

**KREBSTIERE (CRUSTACEA) - BIOLOGIE,
VORKOMMEN, HALTUNG UND ERKRANKUNGEN,
SOWIE IHRE BEDEUTUNG ALS ZOOTIEROBJEKTE
UND LEBENSMITTELRESSOURCEN
- EINE LITERATURSTUDIE -**

MARC WALTHER

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung des Grades eines
Dr. med. vet.

beim Fachbereich Veterinärmedizin
der Justus-Liebig-Universität Gießen



édition scientifique
VVB LAUFERSWEILER VERLAG

Das Werk ist in allen seinen Teilen urheberrechtlich geschützt.

Jede Verwertung ist ohne schriftliche Zustimmung des Autors oder des Verlages unzulässig. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung in und Verarbeitung durch elektronische Systeme.

1. Auflage 2008

All rights reserved. No part of this publication may be reproduced, stored in a retrieval system, or transmitted, in any form or by any means, electronic, mechanical, photocopying, recording, or otherwise, without the prior written permission of the Author or the Publishers.

1st Edition 2008

© 2008 by VVB LAUFERSWEILER VERLAG, Giessen
Printed in Germany



VVB LAUFERSWEILER VERLAG
édition scientifique

STAUFENBERGRING 15, D-35396 GIESSEN
Tel: 0641-5599888 Fax: 0641-5599890
email: redaktion@doktorverlag.de

www.doktorverlag.de

Aus dem Institut für Tierphysiologie
der Justus - Liebig - Universität Gießen

Betreuer: Prof. Dr. W. Claus

**Krebstiere (Crustacea) – Biologie, Vorkommen, Haltung und
Erkrankungen, sowie ihre Bedeutung als Zootierobjekte
und Lebensmittelressourcen.**

- Eine Literaturstudie -

INAUGURAL - DISSERTATION
zur Erlangung des Grades eines
Dr. med. vet.
beim Fachbereich Veterinärmedizin
der Justus - Liebig - Universität Gießen

eingereicht von
Marc Walther
Tierarzt aus Bergisch Gladbach

Gießen 2008

Mit Genehmigung des Fachbereiches Veterinärmedizin
der Justus - Liebig - Universität Gießen

Dekan : Prof. Dr. G. Baljer
Gutachter : Prof. Dr. W. Clauss
Prof. Dr. H. Zahner

Tag der Disputation: 10.06.2008

1. Inhaltsverzeichnis

1.	<u>INHALTSVERZEICHNIS.....</u>	<u>1</u>
2.	<u>MATERIAL UND METHODEN</u>	<u>6</u>
3.	<u>ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS.....</u>	<u>7</u>
4.	<u>EINLEITUNG UND ZIEL DIESER ARBEIT.....</u>	<u>11</u>
5.	<u>SYSTEMATIK</u>	<u>13</u>
5.1.	SYSTEMATIK AUS ZOOLOGISCHER SICHT	13
5.2.	SYSTEMATIK AUS LEBENSMITTELRELEVANTER SICHT	16
6.	<u>ANATOMIE</u>	<u>23</u>
6.1.	KÖRPERBAU	23
6.1.1.	ZUSAMMENFASSUNG DER EINZELNEN SEGMENTE MIT DEN DAZUGEHÖRIGEN EXTREMITÄTEN UND DEREN FUNKTION	24
6.2.	CUTICULA	25
6.3.	NERVENSYSTEM.....	26
6.4.	KREISLAUFSYSTEM.....	26
6.4.1.	EINFACHES SYSTEM, BASISMODELL DES CRUSTACEENKREISLAUFSYSTEMS	27
6.4.2.	KOMPLEXES SYSTEM.....	28
6.5.	ATMUNGSORGANE	33
6.5.1.	KIEMENKAMMERN	33
6.5.2.	KIEMEN	36
6.5.3.	ABDOMINALLUNGEN	39
6.6.	VERDAUUNGSTRAKT.....	42
6.7.	REPRODUKTIONSSYSTEM	44
6.7.1.	MÄNNLICHES REPRODUKTIONSSYSTEM	44
6.7.2.	WEIBLICHES REPRODUKTIONSSYSTEM.....	44
6.7.3.	SPERMATOPHORENAUFBAU	45
6.8.	SINNESORGANE	51
6.8.1.	OLFAKTORISCHES SYSTEM.....	51
6.8.2.	VISUELLES SYSTEM.....	55
7.	<u>IMMUNOLOGIE.....</u>	<u>57</u>
8.	<u>PHYSIOLOGIE</u>	<u>61</u>

8.1.	ATMUNG	61
8.2.	OSMOREGULATION	66
8.2.1.	ONTOGENESE DER OSMOREGULATION BEI <i>CARCINUS MAENAS</i>	67
8.2.2.	ONTOGENESE DER OSMOREGULATION BEI <i>HOMARUS AMERICANUS</i>	68
8.2.3.	ONTOGENESE DER OSMOREGULATION BEI SHRIMPS (PENAEIDAE)	70
8.2.4.	OSMOREGULATION MARINER UND TERRESTRISCHER CRUSTACEEN	72
8.2.5.	OSMOREGULATION EURYHALINER CRUSTACEEN	75
8.2.6.	HYPERREGULATION BEI <i>CARCINUS MAENAS</i> , <i>ERIOCHEIR SINENSIS</i> UND <i>CALLINECTES SAPI-</i> <i>DUS</i>	79
8.2.7.	NEUROENDOKRINE KONTROLLE DER OSMOREGULATION	79
8.2.8.	OSMOREGULATION BEI SÜßWASSERDECAPODEN UND TERRESTRISCHEN SPEZIES	80
8.2.9.	OSMOREGULATION BEI COENOBITEN UND <i>BIRGUS LATRO</i> , <i>ANOMURA</i>	81
8.3.	AUSSCHIEDUNG BEI DECAPODEN CRUSTACEEN	86
8.3.1.	AUSSCHIEDUNG BEI TERRESTRISCH LEBENDEN CRUSTACEEN	92
8.3.2.	ELEKTROLYT- UND WASSERHAUSHALT	101
8.3.2.1.	Wasserbedarf und -gewinn	101
8.3.2.2.	Wasserreserven	103
8.3.2.3.	Salzaufnahme	103
8.3.2.4.	Salzverlust	103
8.3.2.5.	Trinkverhalten bei <i>Birgus latro</i>	104
8.4.	VERDAUUNG	106
8.5.	HÄUTUNG (ECDYSIS); WACHSTUM	107
8.5.1.	ECDYSIS	107
8.5.2.	HORMONELLE KONTROLLE DER HÄUTUNG	110
8.5.2.1.	MIH, Moulting Inhibiting Hormone	110
8.5.2.2.	Crustecdyson	110
8.5.2.3.	CHH, Crustacean Hyperglycaemic Hormone	111
8.5.2.4.	CCAP, Crustacean Cardioactive Peptide	112
8.5.2.5.	MF, Methylfarnesoat	112
8.5.2.6.	Häutungsproteine	112
8.5.3.	CALCIUM- UND MAGNESIUMSTOFFWECHSEL WÄHREND DER HÄÜTUNG	113
8.5.4.	AUTOTOMIE	115
8.5.5.	HÄÜTUNGSVERHALTEN	115
8.6.	LARVENENTWICKLUNG	116
8.6.1.	BESCHREIBUNG DER LARVENSTADIEN NACH CHOI UND HONG (2001)	116
8.6.2.	METAMORPHOSEINDUKTION	133
8.7.	REPRODUKTION	135
9.	<u>ERKRANKUNGEN BEI CRUSTACEEN</u>	136
9.1.	VIRALE ERKRANKUNGEN	136
9.1.1.	dsDNS-VIREN	137
9.1.1.1.	White Spot Syndrome Disease/ Weißfleckenkrankheit	137
9.1.1.2.	Nuclear Polyhedrosis Baculovirus/ NPB	141
9.1.1.3.	Baculoviral Midgut Gland Necrosis/ BMGN	144
9.1.2.	ssDNS-VIREN	146
9.1.2.1.	Infectious Hypodermal and Haematopoietic Necrosis (IHHN):	146

9.1.2.2.	<i>Bay of Piran Shrimp Virus</i>	150
9.1.2.3.	Spawner-isolated Mortality Virus Disease (SMVD)	150
9.1.3.	RNS-VIREN	152
9.1.3.1.	Yellow Head Disease	152
9.1.3.2.	<i>Gill Associated Virus, GAV</i>	155
9.1.3.3.	Taura Syndrom	157
9.1.3.4.	White Tail Disease	162
9.2.	BAKTERIELLE ERKRANKUNGEN	163
9.2.1.	SHELL DISEASE	163
9.2.2.	GAFFKÄMIE, RED TAIL DISEASE	165
9.2.3.	NEKROTISIERENDE HEPATOPANKREATITIS (NHP)	167
9.2.4.	ASYMPTOMATISCHE BAKTERIÄMIE UND SEPTIKÄMIE	171
9.2.5.	ENTERIC DISEASE, <i>CITROBACTER</i> -INFEKTION	172
9.2.6.	BACTERIAL WHITE SPOT SYNDROME, BAKTERIELLE WEIßFLECKENERKRANKUNG ...	173
9.2.7.	CUTICULAFÄULE	173
9.2.8.	VIBRIOSE.....	173
9.2.8.1.	<i>Vibrio penaeicida</i> /Syndrome 93.....	173
9.2.8.2.	<i>Vibrio harveyi</i> /Luminous vibriosis.....	173
9.2.8.3.	<i>Vibrio vulnificus</i>	173
9.2.8.4.	<i>Vibrio parahaemolyticus</i>	173
9.2.8.5.	<i>Vibrio damsela</i>	173
9.2.8.6.	<i>Vibrio alginolyticus</i>	173
9.2.8.7.	Therapie der Vibriose.....	173
9.3.	PILZINFEKTIONEN	173
9.3.1.	KREBSPEST/CRAYFISH PLAGUE.....	173
9.3.2.	SCHIMMELPILZERKRANKUNGEN DURCH FUSARIEN:	173
9.3.3.	BRANDFLECKENKRANKHEIT/ BURN SPOT DISEASE	173
9.3.4.	INFEKTIONEN MIT <i>SAPROLEGNIA PARASITICA</i> , <i>TRICHOSPORON BEIGELII</i> , <i>ACHYLA</i> -ARTEN UND <i>APHANOMYCES LAEVIS</i>	173
9.4.	ERKRANKUNGEN DURCH PROTOZOEN	173
9.4.1.	FLAGELLATEN, FLAGELLATA (MASTIGOPHORA, GEIBELTIERCHEN)	173
9.4.1.1.	Phytomastigophorea, Ordnung Dinoflagellida: <i>Haematodinium</i> , <i>Syndinida</i>	173
9.4.1.2.	Zoomastigophorea, Ordnung: Choanoflagellata: <i>Psorospermium haeckeli</i>	173
9.4.2.	MICROSPORA (MICROSPORIDIA)	173
9.4.2.1.	Thelohianiasis/Porzellankrankheit	173
9.4.2.2.	<i>Pleistophora</i> - und <i>Vavraia</i> -Infektionen	173
9.4.3.	CILIATEN.....	173
9.5.	ERKRANKUNGEN DURCH METAZOISCHE PARASITEN BEI CRUSTACEEN	173
9.5.1.	HELMINTHEN, EINGEWEIDEWÜRMER	173
9.5.1.1.	Plathelminthes, Plattwürmer	173
9.5.1.2.	Nemathelminthes, Schlauchwürmer.....	173
9.5.2.	ANNELIDA, RINGELWÜRMER.....	173
9.5.3.	ARTHROPODEN, GLIEDERFÜßER	173
10.	<u>DECAPODA</u>	173
10.1.	NATANTIA	173

10.1.1. SHRIMPS.....	173
10.1.1.1. Zugehörigkeit	173
10.1.1.2. Geschichtliche Entwicklung und Folgen der Shrimpsindustrie	173
10.1.1.3. Zucht.....	173
10.1.1.4. Biologie der Vermehrung.....	173
10.1.1.5. Auf dem Markt erhältliche Spezies und ihr Vorkommen	173
10.1.1.6. Produktformen nach Cascorbi (2004)	173
10.1.1.7. Gesundheitsmanagement in der Shrimpsindustrie	173
10.1.1.8. HACCP in Aquakulturen	173
<i>10.1.2. MACROBRACHIUM ROSENBERGII, FRESHWATER PRAWN, ROSENBERGGARNELE, SCAMPI.....</i>	<i>173</i>
10.1.2.1. Zugehörigkeit und anatomische Besonderheit	173
10.1.2.2. Wirtschaftliche Bedeutung und Haltung	173
10.1.2.3. Heterogenous individual growth, HIG	173
10.1.2.4. Entwicklung	173
10.2. REPTANTIA.....	173
<i>10.2.1. HOMARUS, HUMMER; ASTACIDEA</i>	<i>173</i>
10.2.1.1. Zugehörigkeit	173
10.2.1.2. Vorkommen.....	173
10.2.1.3. Geschichte des Hummers und seine wirtschaftliche Bedeutung.....	173
10.2.1.4. Anatomische Besonderheiten, Farbe und Geruchssensorik	173
10.2.1.5. Entwicklung	173
10.2.1.6. Häutung und Wachstum	173
10.2.1.7. Paarung.....	173
10.2.1.8. Verhalten	173
10.2.1.9. Hummerhaltung.....	173
<i>10.2.2. CALLINECTES SAPIDUS/BLUE CRAB; BRACHYURA.....</i>	<i>173</i>
10.2.2.1. Zugehörigkeit und Vorkommen	173
10.2.2.2. Erscheinungsbild	173
10.2.2.3. Wirtschaftliche Bedeutung	173
10.2.2.4. Entwicklung	173
<i>10.2.3. CARCINUS MAENAS, STRANDKRABBE, GREEN CRAB, EUROPEAN SHORE CRAB; BRACHYURA</i>	<i>173</i>
10.2.3.1. Zugehörigkeit und Vorkommen	173
10.2.3.2. Erscheinungsbild	173
10.2.3.3. Biologie der Vermehrung.....	173
10.2.3.4. <i>Carcinus maenas</i> -Invasion	173
<i>10.2.4. ERIOCHEIR SINENSIS, CHINESISCHE WOLLHANDKRABBE; BRACHYURA</i>	<i>173</i>
10.2.4.1. Zugehörigkeit	173
10.2.4.2. Erscheinungsbild	173
10.2.4.3. Vorkommen.....	173
10.2.4.4. Entwicklung	173
10.2.4.5. Folgen der Wollhandkrabbeninvasion	173
10.2.5. COENOBITA, <i>BIRGUS LATRO</i> ; ANOMURA	173

11.	<u>LEBENSMITTELKUNDLICHE UND -HYGIENISCHE ASPEKTE BEI DER VERWENDUNG VON KREBSTIEREN ALS LEBENSMITTEL.....</u>	173
11.1.	BESONDERE BEURTEILUNGSMERKMALE FÜR KREBSTIERE UND KREBSTIERERZEUGNISSE	173
11.2.	VERZEICHNIS DER KREBSTIERE (ANLAGE ZU 11.1.)	173
11.3.	GESUNDHEITSRISIKEN DURCH DEN VERZEHR VON KREBSTIEREN	173
11.3.1.	VIRALE ERKRANKUNGEN DURCH DEN VERZEHR VON KREBSTIEREN	173
11.3.2.	BAKTERIELLE ERKRANKUNGEN DURCH DEN VERZEHR VON KREBSTIEREN	173
11.3.2.1.	Erhöhter unspezifischer Keimgehalt	173
11.3.2.2.	<i>Escherichia coli</i>	173
11.3.2.3.	Salmonellen.....	173
11.3.2.4.	<i>Yersinia enterocolitica</i>	173
11.3.2.5.	Shigellen.....	173
11.3.2.6.	Klebsiellen.....	173
11.3.2.7.	Vibrionen.....	173
11.3.2.8.	<i>Listeria monocytogenes</i>	173
11.3.2.9.	Clostridien	173
11.3.2.10.	<i>Staphylococcus aureus</i>	173
11.3.2.11.	<i>Bacillus cereus</i>	173
11.3.2.12.	<i>Francisella tularensis</i>	173
11.3.3.	PARASITÄRE RISIKEN DURCH DEN VERZEHR VON KREBSTIEREN	173
11.3.4.	CHEMISCHE RISIKEN DURCH DEN VERZEHR VON KREBSTIEREN	173
11.3.5.	KREBSTIERE ALS ALLERGENE	173
11.4.	BESTRAHLUNG	173
11.5.	MIKROBIOLOGISCHE ANFORDERUNGEN AN KRUSTENTIERE ALS LEBENSMITTEL	173
12.	<u>EIGENE AUSWERTUNG</u>	173
13.	<u>ZUSAMMENFASSUNG</u>	173
14.	<u>LITERATURVERZEICHNIS</u>	173
15.	<u>ZITIERTER RECHTSMATERIE</u>	173
16.	<u>TABELLENVERZEICHNIS</u>	173
17.	<u>ABBILDUNGSVERZEICHNIS</u>	173
18.	<u>ERKLÄRUNG</u>	173
19.	<u>DANKSAGUNG</u>	173

2. Material und Methoden

In der vorliegenden Arbeit wurde die wissenschaftliche Literatur von 1845 bis 2007 über Krankheiten insbesondere bei Crustaceen, die als Lebensmittel Verwendung finden, deren biologische und anatomische Besonderheiten und deren Vorkommen und Haltung gesammelt. Besonderes Augenmerk verdienten Arbeiten der letzten zwanzig Jahre, in denen ein verstärktes Interesse an Crustaceen aufgetreten war und somit intensive Forschungsergebnisse verzeichnet werden konnten.

Als wissenschaftliche Arbeiten galten solche, die unter kontrollierten und ausreichend beschriebenen, experimentellen Bedingungen entstanden sind und aus denen neue wissenschaftliche Erkenntnisse auf den jeweiligen Gebieten gewonnen werden konnten. Übersichtsarbeiten mit vollständiger Literaturdokumentation und Kongressreferate wurden ebenso berücksichtigt wie Dissertationen. Populäre Darstellungen, Buchbeiträge oder Referate ohne Literaturangaben blieben dagegen unberücksichtigt.

Die eigene Auswertung in dieser Arbeit stützt sich auf einen per E-Mail versendeten Fragebogen, der weltweit an Betriebe verschickt wurde, die mit Krebstieren arbeiten. Die Auswertung erfolgte dabei anonym.

3. Abkürzungsverzeichnis

Abb.	:	Abbildung
ADP	:	Adenosindiphosphat
ANSTF	:	Aquatic Nuisance Species Task Force
ATP	:	Adenosintriphosphat
BAnz.	:	Bundesanzeiger
β-GlcN-Acidase	:	N-Acetyl-β-Glucosaminidase
BGBI.	:	Bundesgesetzblatt
BGBP	:	β-1,3 Glucan-bindendes Protein
BMGN	:	Baculoviral Midgut Gland Necrosis
BMNV	:	<i>Baculovirus Midgut Gland Necrosis Virus</i>
BP	:	<i>Baculovirus Penaei</i>
BWSS	:	Bacterial White Spot Syndrome
„c“	:	Annahmezahl
°C	:	Grad Celsius
CA	:	Carboanhydrase
Ca²⁺	:	Calciumion
CaCO₃	:	Calciumkarbonat
cAMP	:	zyklisches Adenosinmonophosphat
CBP	:	Cholera Binding Protein
CCAP	:	Crustacean Cardioactive Peptide
CHH	:	Crustacean Hyperglycemic Hormone
Cl⁻	:	Chloridion
cm	:	Zentimeter
CO₂	:	Kohlendioxid
d	:	Dies, Tag(e)
Da	:	Dalton; atomare Masseneinheit
DAFF	:	Department of Agriculture, Forestry and Fisheries
DD	:	Data Deficiens
DMDS	:	Dimethyldisulfid
DMTS	:	Dimethyltrisulfid
DNS	:	Desoxyribonucleinsäure
EAG	:	Elektroantennogramm
EHEC	:	<i>Enterohaemorrhagische Escherichia coli</i>
EIEC	:	<i>Enteroinvasive Escherichia coli</i>
ELISA	:	Enzyme-linked Immunosorbent Assay
EPEC	:	<i>Enteropathogene Escherichia coli</i>
g	:	Gramm

GAV	:	<i>Gill Associated Virus</i>
GKZ	:	Gesamtkeimgehalt
GMBI	:	Gemeinsames Ministerialblatt
GTP	:	Guanosintriphosphat
Gy	:	Gray; 1Gy = 1J/kg = 100 rad; durch Radioaktivität und andere ionisierende Strahlung verursachte Energiedosis; pro Masse absorbierte Energie
H⁺	:	Proton
ha	:	Hektar
HACCP	:	Hazard Analysis and Critical Control Point
HCO₃⁻	:	Hydrogenkarbonat
H₂CO₃	:	Kohlensäure
HHNBV	:	<i>Baculoviral Hypodermal and Haematopietic Necrosis Virus</i>
HIG	:	Heterogenous Individual Growth
HOCL	:	hypochlorige Säure
H₂O₂	:	Wasserstoffperoxid
5-HAT	:	5-Hydroxytryptamin
IgE	:	Immunglobulin E
IHHN(V)	:	Infectious Hypodermal and Haematopietic Necrosis (Virus)
IP₃	:	Inositoltriphosphat
IUCN	:	International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Weltnaturschutzorganisation
K⁺	:	Kaliumion
kb	:	Kilobasenpaare
KBE	:	Kolonie bildende Einheit
kDa	:	kiloDalton = 1000 Dalton
kg	:	Kilogramm
kGy	:	kiloGray
kmh⁻¹	:	Kilometer pro Stunde
l	:	Liter
L 1, 2, ...	:	Larvenstadium 1, 2, ...
LD₅₀	:	Dosis letalis media, mittlere letale Dosis; Dosis, bei der 50% der Tiere sterben
LGBP	:	Lipopolysaccharid-bindendes Protein
LOS	:	Lymphoid Organ Spheroids
LOV	:	<i>Lymphoid Organ Virus</i>
LPS	:	Lipopolysaccharid
m	:	Meter
„m“	:	Richtwert

m^2	:	Quadratmeter
m^3	:	Kubikmeter
„M“	:	Warnwert
<i>MBV</i>	:	<i>Monodon Baculovirus</i>
MF	:	Methylfarnesoat
MgCl	:	Magnesiumchlorid
MHK	:	minimale Hemmkonzentration
microg/ml	:	Microgramm pro Milliliter
ml	:	Milliliter
mm	:	Millimeter
mmHg	:	Millimeter Quecksilbersäule, Maßeinheit für Druck
mmol	:	Millimol
μmol	:	Micromol
nmol	:	Nanomol
mosmol/l	:	Osmolarität; Anzahl der osmotisch aktiven Teilchen pro Liter Lösung
<i>MrNV</i>	:	<i>Macrobrachium rosenbergii Nodavirus</i>
MTGX	:	Medulla Terminalis Ganglion-X-(Organ)
μm	:	Micrometer = 10^{-6} Meter
n	:	Stichprobenumfang
N	:	Stickstoff
Na^+	:	Natriumion
NaCl	:	Natriumchlorid
NH_3	:	Ammoniak
$\text{NH}_3 \uparrow$:	Ammoniak, der gasförmig entweicht
NH_4^+	:	Ammoniumion
NHP	:	Nekrotisierende Hepatopankreatitis
nm	:	Nanometer = 10^{-9} Meter
n.n.	:	nicht nachweisbar
NPB	:	Nuclear Polyhydrosis Baculovirosis
ORF	:	Open Reading Frame
3-OH-K	:	3-Hydroxy-L-Kynurenin
PCO_2	:	Kohlendioxidpartialdruck
PCR	:	Polymerase Chain Reaction, Polymerasekettenreaktion
pH	:	potentia Hydrogenii; „Stärke des Wasserstoffs“ (negativer dekadischer Logarithmus der H_3O^+ -Ionenkonzentration)
PIB	:	Polyhedral Inclusion Body (Virus Disease)
p. inf.	:	post infectionem
PKC	:	Proteinkinase C

PO₂	:	Sauerstoffpartialdruck
POB	:	Polyhedral Occlusion Body (Virus Disease)
ppm	:	parts per million; 10⁻⁶g/kg
ppt	:	parts per trillion; 10⁻⁹g/kg
PsHCT	:	antifungales Peptid bei <i>Penaeus stylirostris</i>; Fragment des C-terminalen Endes des crustacealen Haemocyanins
PvHCT	:	antifungales Peptid bei <i>Penaeus vannamei</i>; Fragment des C-terminalen Endes des crustacealen Haemocyanins
qm	:	Quadratmeter
RDS	:	Runt Deformity Syndrome
RGY-Agar	:	Riverwater-Glucose-Yeast-Agar
RhGK	:	Humane Rhesus related Protein
RKI	:	Robert Koch-Institut
RLO	:	Rickettsia like Organism
RNS	:	Ribonukleinsäure
RT-PCR	:	Reverse-Transkriptase-Polymerase-Kettenreaktion
RV-PJ	:	<i>Rod shaped nuclear Virus of Penaeus japonicus</i>
s	:	Sekunde
SMV(D)	:	<i>Spawner isolated Mortality Virus (Disease)</i>
spp.	:	Spezies (Plural)
TCBS-Agar	:	Thiosulfat-Citrat-Gallesalz-Agar
TDH	:	Thermostable Direct Hemolysin
TEM	:	Transmissionselektronenmikroskop
TM	:	Trockenmasse
TRH	:	TDH-Related Hemolysin
TRP	:	Transient Receptor Channel
TS	:	Taura Syndrom
V-ATPase	:	Vacuolar-Type-H⁺-ATPase
WSBV	:	<i>White Spot Baculovirus</i>
WSSV	:	<i>White Spot Syndrome Virus</i>
XL	:	Rohfett
XP	:	Rohprotein
XSV	:	<i>Extra Small Virus</i>
YHV	:	<i>Yellow Head Virus</i>
%	:	Prozent
<	:	kleiner
>	:	größer
[]	:	Konzentration

4. Einleitung und Ziel dieser Arbeit

Die steigende Beliebtheit von Krebstieren aller Art, die zum Einen als Lebensmittel Verwendung finden, zum Anderen aber auch in Schauaquarien in Zoos und mittlerweile auch im Heimaquarium gehalten werden, erforderte eine intensive Forschung auf dem Gebiet der Crustaceenerkrankungen. Die Flut an Informationen über Erkrankungen bei Crustaceen wurde gerade in den letzten Jahren immer größer und unübersichtlicher. Nach Berichten über neu entdeckte bakterielle und virale Krankheitserreger bei verschiedensten Krebsen trat die Frage der Behandlungsmöglichkeiten in den Vordergrund, um nicht zuletzt Verluste in Aquakulturen eindämmen oder gar vermeiden zu können. Tierärzte im Bereich von Aquakulturen und Zuchtanlagen, aber auch in Aquarien in zoologischen Gärten, werden daher immer stärker mit Fragen zu Erkrankungen, Todesursachen und Therapien konfrontiert und angehalten, adäquate Behandlungen durchzuführen. Dies setzt jedoch voraus, dass Erkrankungen zunächst erkannt und richtig diagnostiziert werden, um dann eine möglichst frühzeitige und erfolgreiche Therapie einzuleiten. Bei vielen viralen Erkrankungen ist jedoch eine Therapie zwecklos, so dass das für die Tiere verantwortliche Personal derart geschult sein muss, Erkrankungen schon in ihrem Anflug zu erkennen und entsprechend zu handeln.

Erst in den letzten Jahren wurden aufgrund von zufällig beobachteten Veränderungen wissenschaftliche Untersuchungen eingeleitet mit daraus resultierenden Veröffentlichungen.

Das Auftreten von Krebspest und diverser bakterieller und viraler Erkrankungen in Aquakulturen erforderte daraufhin weitere Untersuchungen, nicht zuletzt um wirtschaftliche Verluste in kommerziellen Anlagen zu minimieren.

Diese Arbeit wurde mit der Absicht angefertigt, die wichtigsten Erkrankungen sowohl bei Süß- als auch bei Salzwasser crustaceen, respektive bei Arten, die als Lebensmittel Verwendung finden, herauszustellen und zu katalogisieren. Neben den Ätiologien der Erkrankungen werden die klinischen Symptome und die möglichen Therapieformen dargestellt, wobei hier die neuesten Veröffentlichungen von besonderem Interesse waren.

Doch nicht nur Erkrankungen bei Krebstieren selbst, sondern auch Erkrankungen, die durch den Verzehr von Krustentieren beim Menschen auftreten können (Zoonosen), werden gesondert, in einem eigenen Kapitel abgehandelt. Desweiteren werden mikrobiologische Anforderungen an das Lebensmittel Krustentier in diesem Abschnitt aufgeführt.

Um ein Verständnis in die physiologischen Abläufe bei Crustaceen zu bekommen, wurden die Anatomie und Physiologie vergleichend bei Süßwasser-, Salzwasser- und terrestrisch lebenden Crustaceen zusammengefasst und beschrieben. Auch hier wurde vermehrt auf die erst in den letzten Jahren veröffentlichten Berichte zurückgegriffen.

Im Kapitel Decapoda werden die schon in den ersten drei Kapiteln erwähnten Spezies anhand ihrer Biologie, ihrem Vorkommen und ihrer Haltung vorgestellt.

Zur Zeit gibt es zwar zahlreiche Veröffentlichungen über Krankheiten bei diversen Crustaceen, aber kein Werk, das eine zusammenfassende Darstellung der Biologie, respektive vergleichenden Anatomie und Physiologie, der Erkrankungen, deren Ätiologien und Therapien bei Süßwasserkrebsen und marinen Crustaceen und zudem eine lebensmittelkundliche Abhandlung über Crustaceen als Lebensmittel beinhaltet.

Durch Erstellung eines Fragebogens, in dem Fragen zur Haltung, Fütterung und Erkrankungen bei Crustaceen gestellt wurden, sollten gängige Behandlungsschemata, praxisnahe Futte rvorschläge und Haltungsempfehlungen herausgestellt werden, die so die vorherigen Kapitel sinnvoll ergänzen und dem Leser nützliche Hinweise geben sollen.

5. Systematik

Crustaceen, Krebstiere, gehören dem Stamm der Arthropoden, Gliederfüßer, an. Innerhalb der Arthropoda weisen sie eine Zugehörigkeit zu den Mandibulata auf, da sie hinter den Antennen gelegene Mandibeln besitzen (Claus und Claus, 2005).

5.1. Systematik aus zoologischer Sicht

Eine systematische, zoologische Übersicht der Crustacea liefern Storch und Welsch in „Systematische Zoologie“, 6. Auflage, 2003. Ergänzt wird diese systematische Übersicht durch eine kurze, stichwortartige Charakterisierung der einzelnen Klassen, die sinngemäß aus Storch und Welsch's „Kurzem Lehrbuch der Zoologie“, 8. Auflage, 2005, übernommen wurde.

Die Zehnfußkrebse (Decapoda) werden in manchen zoologischen Systematiken zu den Eucarida gezählt, andere Systematiken wiederum ordnen sie den Peracarida zu. Häufig werden die Decapoda auch als eigene Ordnung geführt, wobei dann die Eucarida und Peracarida als Unterklasse in Erscheinung treten. Da die Meinungen in dieser Sache divergieren, sind, nach Absprache mit Kollegen, in dieser Systematik die Eucarida als eigene Ordnung aufgeführt und die Decapoda diesen als Unterordnung angegliedert.

Crustacea (Krebse)

1. Klasse : REMIPEDIA
2. Klasse : CEPHALOCARIDA
3. Klasse : PHYLLOPODA (Blattfußkrebse)
 1. Ordnung: *Notostraca*
 2. Ordnung: *Onychura*
4. Klasse : ANOSTRACA
5. Klasse : OSTRACODA (Muschelkrebse)
 1. Ordnung: *Myodocopa*
 2. Ordnung: *Cladocopa*
 3. Ordnung: *Platycopa*
 4. Ordnung: *Podocopa*
6. Klasse : COPEPODA (Ruderfußkrebse)
7. Klasse : BRANCHIURA (Karpfenläuse)
8. Klasse : MYSTACOCARIDA
9. Klasse : TANTULOCARIDA
10. Klasse : ASCOTHORACIDA
11. Klasse : CIRRIPIEDIA (Rankenfüßer)
 1. Ordnung: *Thoracica*
 2. Ordnung: *Acrothoracica*
 3. Ordnung: *Rhizocephala*
12. Klasse : MALACOSTRACA (höhere Krebse)
 1. Ordnung: *Phyllocarida*
 2. Ordnung: *Syncarida*
 3. Ordnung: *Pancarida*
 4. Ordnung: *Hoplocarida*
 5. Ordnung: *Peracarida*
 6. Ordnung: *Eucarida*
 - Unterordnung: Euphausiacea, Leuchtkrebse
 - Unterordnung: Decapoda, Zehnfußkrebse:
 - > *Palinura* : Langusten, Bärenkrebse
 - > *Astacidea* : Flusskrebse
 - > *Thalassinidea* : Maulwurfskrebse
 - > *Anomura* : Einsiedlerkrebse
 - > *Brachyura* : Kurzschwanzkrebse

- REMIPEDIA** : - homonom gegliederte Kleinkrebse mit Extremitäten am gesamten Körper
- CEPHALOCARIDA:** - bodenbewohnende, zwitterige Kleinkrebse mit 19 Rumpsegmenten
- PHYLLOPODA** : - Blattfußkrebse, im Süßwasser vorkommend, die einen zweilappigen Carapax, der als Brutraum dient, besitzen; Turgorextremitäten, denen aufgrund des Hämolympdruckes Festigkeit verliehen wird
- ANOSTRACA** : - Schalenlose; besitzen einen reduzierten Carapax
- OSTRACODA** : - Muschelkrebse; Körper ist von einer zweiklappigen Schale umgeben; stellen Parasiten anderer Crustaceen dar
- COPEPODA** : - Ruderfußkrebse; besitzen eine reduzierte Carapaxfalte und kommen teilweise als Fischparasiten vor
- BRANCHIURA** : - Kiemenschwänze; abgeflachte Ektoparasiten bei Fischen und Kaulquappen
- MYSTACOCARIDA:** - im Sandlückensystem des Meeres vorkommend, vor allem im Bereich der Küstengewässer
- TANTULOCARIDA:** - Parasiten anderer Krebse im Tiefseebenthos, die erst im letzten Jahrzehnt genauer bekannt wurden
- ASCOTHORACIDA:** - Parasiten bei marinen Wirbeltieren
- CIRRIPEDIA** : - Rankenfußkrebse; festsitzende Zwitter; die erste Antenne enthält Drüsen, die Haftung verleihen; die Thorakalbeine sind zu Rankenfüßen umgestaltet

„Innerhalb der 14000 Arten umfassenden Decapoda sind die Dendrobranchiata primitiv. Ihr Bau entspricht dem ursprünglicher Decapoden und sie haben als Larve noch einen Nauplius, während alle anderen Decapoden als Zoea schlüpfen. Zu ihnen gehört *Penaeus* (Penaeidae, Shrimps). Früher fasste man sie mit den ebenfalls garnelenartig organisierten, aber nicht näher verwandten Stenopodida zu den Natantia zusammen. Dieser Lebensformtypus zeichnet sich dadurch aus, dass die Tiere überwiegend mit Hilfe der Pleopoden schwimmen. Eine weitere Gruppe, die Reptantia, hat das Schwimmvermögen verloren oder schwimmt sekundär mit den hinteren Thorakalbeinen (Schwimmkrabben, *Portunus*, *Licocarcinus*, u.a.) oder rückwärts durch Schlag mit ausgebreitetem Schwanzfächer“ (Storch und Welsch, 2005).

Zur Gruppe der Reptantia gehören die oben erwähnten Palinura, Astacidea, Thalassinidea, Anomura und Brachyura.

5.2. Systematik aus lebensmittelrelevanter Sicht

Eine lebensmittelrelevante Einteilung der Crustacea nach den „Leitsätzen für Fische, Krebs- und Weichtiere und Erzeugnisse daraus“ liefert das deutsche Lebensmittelbuch in seiner Neufassung vom 27. November 2002. Diese Systematik beachtet jedoch nicht die Zugehörigkeit einzelner Crustaceenarten zu ihren jeweiligen Klassen und Ordnungen. Vielmehr teilt sich das Verzeichnis der Krebstiere zunächst auf in Seewasser- und Süßwasserkrebse (Langschwanzkrebse).

Die Seewasserkrebse werden in vier verschiedene Gruppen unterteilt: Natantia (Garnele, Schwimmkrebse), Macrura (Langschwanzkrebse, kriechende Krebse), Anomura (Mittelkrebse), Brachyura (Kurzschwanzkrebse). Den Natantia weist das Verzeichnis die Familie der Crangonidae (Sandgarnelen), die Familie der Pandalidae (Tiefseegarnelen), die Familie der Penaeidae (Geißelgarnelen) und die Familie der Palaemonidae (Felsengarnelen) zu. Zu den Macrura gehören die Nephropsidae (Hummerartige), Palinuridae (Langusten) und Scyllaridae (Bärenkrebse, Langustenartige). Den Anomura (Mittelkrebse) gehören zwei Familien an, die Familie der Galatheidae (Furchenkrebse) und die Familie der Lithodidae (Steinkrabben). Die Brachyura (Kurzschwanzkrebse) besitzen acht Familien: Majidae (Dreieckskrabben), Cancridae (Taschenkrebse, Bogenkrabben), Atelecyclidae (Rundkrabben), Portunidae (Schwimmkrabben), Xanthidae, Geryonidae, Grapsidae (Springkrabben) und Euphausiacea (Leuchtkrebse).

Den Süßwasserkrebsen (Langschwanzkrebse) werden keine Familien zugeordnet. Hier erfolgt lediglich eine Aufzählung wissenschaftlicher Artnamen.

Das Verzeichnis der Krebstiere informiert den Verbraucher zudem über Verkehrsbezeichnungen, die hinter den jeweiligen Arten aufgeführt sind, sowie über internationale Verkehrsbezeichnungen, das jeweilige Hauptvorkommen der aufgeführten Arten, sowie deren Länge in Zentimeter. Aufgrund dessen ist diese systematische Einteilung für den Verbraucher/Konsumenten aufschlussreicher als die zoologische Übersicht, die lediglich die Zugehörigkeit von Ordnungen und Unterordnungen zu den jeweiligen Klassen liefert.

Verzeichnis der Krebstiere

Nach den „Leitsätzen für Fische, Krebs- und Weichtiere und Erzeugnisse daraus“ des Deutschen Lebensmittelbuches, Neufassung vom 27. November 2002 (Beilage Nr. 46 b zum BAnz. vom 7. März 2003, GMBL. Nr. 8-10 S. 157 vom 20. Februar 2003).

Wissenschaftlicher Name	Verkehrsbezeichnung ^{*)} [internationale Bezeichnung] ^{**)}	Hauptvorkommen (S/M=Süßwasser/Meerwasser)	Länge bis cm
A Seewasserkrebse			
1. Natantia (Garnelen) - Schwimmkrebse-			
1.1. Crangonidae (Sandgarnelen)			
1.1.1. <i>Crangon crangon</i>	Krabbe, Nordseekrabbe (- Garnelen, örtl. Granat)	Nordsee	5 bis 8
1.2. Pandalidae (Tiefseegarnelen)	a) gleichsinnig als Garnelen oder Shrimps, kleine Sortierungen auch als Krabben, jeweils mit Hinweis auf die Herkunft (z.B. Region);	N-Atlantik, N-Pazifik	6 bis 10
1.2.1. <i>Pandalus borealis</i>		Indo-Pazifik	6 bis 30
1.2.2. <i>Pandalus platyceros</i>		Indo-Pazifik	6 bis 12
1.2.3. <i>Heterocarpus reedi</i>			
1.3. Penaeidae (Geißelgarnelen)			
1.3.1. <i>Penaeus sp.</i>			6 bis 30
1.3.2. <i>Metapenaeus sp.</i>		Mittel-, S-Atlantik,	
1.3.3. <i>Aristeomorpha foliacea</i>		Indo-Pazifik	6 bis 20
1.3.4. <i>Parapenaeus longirostris</i>		Mittelmeer	6 bis 15
1.3.5. <i>Plesiopenaeus edwardsianus</i>		NW-Afrika	6 bis 16
1.3.6. <i>Xiphopenaeus kroyeri</i>	b) große Sortierungen auch als Prawns und / oder mit einer auf die Größensortierung hinweisenden	SW-Atlantik	6 bis 16

Wissenschaftlicher Name	Verkehrsbezeichnung ^{*)} [internationale Bezeichnung] ¹³⁾	Hauptvorkommen (S/M=Süßwasser/Meerwasser)	Länge bis cm
1.4. Palaemonidae (Felsengarnelen) 1.4.1. <i>Palaemon serratus</i> 1.4.2. <i>Leander adpersus</i> 1.4.3. <i>Macrobrachium sp.</i>	Bezeichnung (z.B. Groß-, Riesen-, King), auch als Scampi mit einer auf die Garnelenart hinweisenden Bezeichnung, z.B. „Scampi“ (King Prawn)	N-Atlantik Ostsee Indo-Pazifik, Karibik	6 bis 12 5 bis 8 6 bis 25
2. Macrura (Langschwanzkrebse) – kriechende Krebse 2.1. Nephropsidae (Hummerartige) 2.1.1. <i>Homarus gammarus</i> 2.1.2. <i>Homarus americanus</i> 2.1.3. <i>Nephrops norvegicus</i>	Hummer [Lobster] Tiefseekrebs, Kaisergranat, Scampi	NO-Atlantik NW-Atlantik Atlantik, Mittelmeer	bis 90 bis 90 16 bis 20
2.2. Palinuridae (Langusten) 2.2.1. <i>Jasus sp.</i> 2.2.2. <i>Palinurus sp.</i> 2.2.3. <i>Puerulus sp.</i>	Langusten [Rock lobster] [Spiny lobster]	Atlantik Indo-Pazifik Indo-Pazifik	30 bis 60 30 bis 60 bis 20
2.3. Scyllaridae (Bärenkrebse/Langustenartige) 2.3.1. <i>Scyllarides latus</i> 2.3.2. <i>Scyllarus arctus</i> 2.3.3. <i>Scyllarides aquamonus</i> 2.3.4. <i>Ibacus sp.</i> 2.3.5. <i>Thenus sp.</i>	Langusten, jeweils mit Hinweis auf die Herkunft (z.B. Region) [Slipper lobster]	O-Atlantik Mittelmeer Indo-Pazifik Indo-Pazifik	bis 45 bis 15 bis 15

Wissenschaftlicher Name	Verkehrsbezeichnung ^{*)} [internationale Bezeichnung] ^{**)}	Hauptvorkommen (S/M=Süßwasser/Meerwasser)	Länge bis cm	
3. Anomura (Mittelkrebse)				
3.1. Galatheidae (Furchenkrebse)				
3.1.1. <i>Pleuroncodes</i> sp.	Langostinos, jeweils mit Hinweis auf die Herkunft (z.B. Chile-Langostinos)	SO-Pazifik	bis 15	
3.1.2. <i>Cervimunida</i> sp.				
3.2. Lithodidae (Steinkrabben)				
3.2.1. <i>Paralithodes camtschatica</i>	Kamtschatkakrabbe, Alaska-Königskrabbe, Alaska-king crab	N-Atlantik N-Pazifik		
3.2.2. <i>Paralithodes platypus</i>			bis 20 (total 130)	
3.2.3. <i>Paralithodes brevipes</i>		N-Atlantik		
3.2.4. <i>Lithodes maja</i>	King crab, Königskrabben, Steinkrabben, Krabbe	Nordsee		
3.2.5. <i>Lithodes antarctica</i>				SO-Pazifik
3.2.6. <i>Lopholithodes mandtii</i>			NO-Pazifik	

Wissenschaftlicher Name	Verkehrsbezeichnung ^{*)} [internationale Bezeichnung] ^{**)}	Hauptvorkommen (S/M=Süßwasser/Meerwasser)	Länge bis cm
<p>4. Brachyura (Kurzschwanzkrebse)</p> <p>4.1. Majiidae (Dreieckskrabben, Seespinnenartige)</p> <p>4.1.1. <i>Maja sp.</i></p> <p>4.1.2. <i>Chionoecetes sp.</i></p> <p>4.2. Cancridae (Taschenkrebse, Bogenkrabben)</p> <p>4.2.1. <i>Cancer pagurus</i></p> <p>4.2.2. <i>Cancer irroratus</i></p> <p>4.2.3. <i>Cancer magister</i></p> <p>4.3. Atelecyclidae (Rundkrabben)</p> <p>4.3.1. <i>Erimacrus sp.</i></p> <p>4.3.2. <i>Telemessus sp.</i></p>	<p>Seespinne, Krabbe [spider crab]</p> <p>Eismeer-Krabbe, Krabbe [snow-, green crab]</p> <p>Taschenkrebs, Krabbe (örtl. Knieper)</p> <p>Taschenkrebs, Krabbe [rock crab]</p> <p>Rundkrabbe</p> <p>Krabbe</p>	<p>N-Atlantik</p> <p>N-Pazifik</p> <p>Nordsee</p> <p>O-Atlantik</p> <p>W-Atlantik</p> <p>O-Pazifik</p> <p>N-Pazifik</p> <p>Indo-Pazifik</p>	<p>bis 18</p> <p>bis 25</p> <p>bis 20</p>

Wissenschaftlicher Name	Verkehrsbezeichnung *) [internationale Bezeichnung] **)	Hauptvorkommen (S/M=Süßwasser/Meerwasser)	Länge bis cm
4.4. Portunidae (Schwimmkrabben) 4.4.1. <i>Neptunus sp.</i> 4.4.2. <i>Portunus sp.</i> 4.4.3. <i>Callinectes sp.</i> 4.4.4. <i>Scylla sp.</i> 4.4.5. <i>Charybdis sp.</i> 4.4.6. <i>Carcinus maenas</i>	Blaukrabbe Krabbe [blue crab] Strandkrabbe	Indo-Pazifik Atlantik Europa Mittelmeer Karibik Europa	bis 20 bis 8
4.5. Xanthidae 4.5.1. <i>Menippe mercinaria</i> 4.5.2. <i>Eriphia spinifrons</i>	Krabbe, schwarze Steinkrabbe [black stone crab]	NW-Atlantik O-Atlantik Mittelmeer	bis 18
4.6. Geryonidae 4.6.1. <i>Geryon quinquedens</i>	Krabbe, rote Tiefseekrabbe [deep sea red crab]	NW-Atlantik	bis 12
4.7. Grapsidae (Springkrabben) 4.7.1. <i>Eriocheir sp.</i>	Wollhandkrabbe [mitten crab]	Asien, Europa	bis 10
5. Euphausiacea (Leuchtkrebse) 5.1. <i>Euphausia superba</i> Krill		Antarktis	3 bis 6

Wissenschaftlicher Name	Verkehrsbezeichnung *) [internationale Bezeichnung] **)	Hauptvorkommen (S/M=Süßwasser/Meerwasser)	Länge bis cm
B Süßwasserkrebse (Langschwanzkrebse)			
1. <i>Astacus astacus</i>	Edelkrebs	Europa	10 bis 18
2. <i>Astacus leptodactylus</i>	Galizischer Krebs (Stachelkrebs)	Europa	bis 30
3. <i>Oronectes limosus</i> (<i>Cambarus affinis</i>)	Amerik. Flusskrebs, Kam- berkrebs	USA, Europa	bis 12
4. <i>Pacifastacus leniusculus</i>	Signalkrebs	USA, Europa	bis 18
5. <i>Euastacus serratus</i>	Austral. Flusskrebs	Australien	bis 50

*) Handelsübliche Sonderbezeichnungen bleiben unberührt.

**) Die in eckigen Klammern angeführten internationalen Bezeichnungen dienen der Information, sie ersetzen nicht die Verkehrsbezeichnungen.

6. Anatomie

6.1. Körperbau

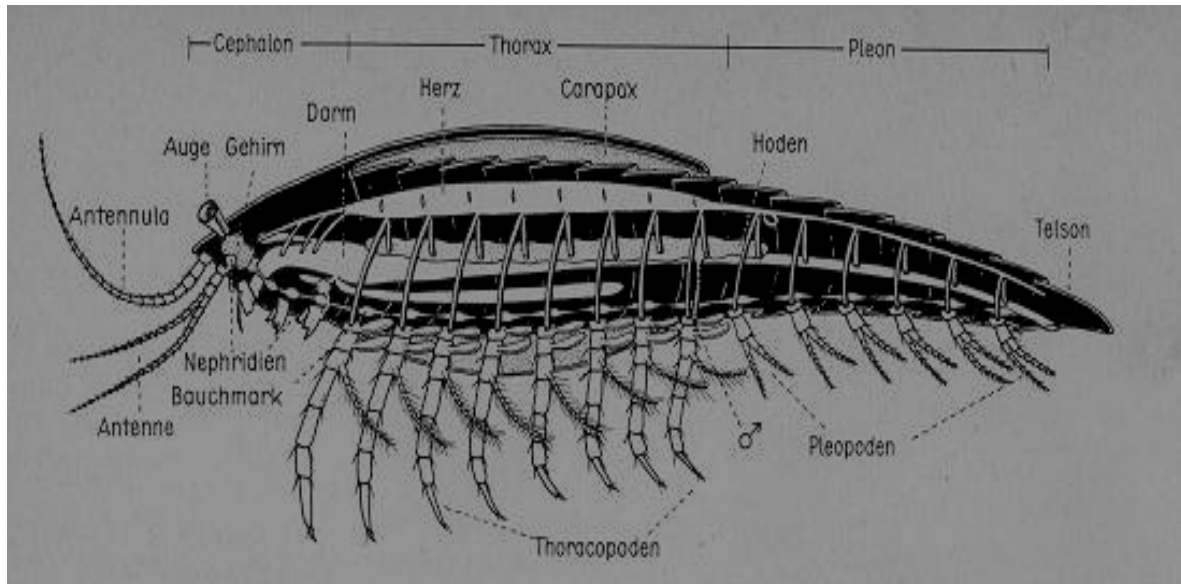


Abbildung 1: Quelle: Internet: www.people.freenet.de/biologie-web/evolution/krebse.htm

Malacostrace Crustaceen, höhere Krebse, sind durch eine Einteilung ihres Körpers in verschiedene Segmente, Tagmata, gekennzeichnet (Abb. 1). Der vordere Abschnitt wird durch den Kopfbereich, Cephalon, gebildet. Der Brustabschnitt, Thorax, bildet, meist aufgrund einer Verschmelzung mit dem Cephalon, den Cephalothorax. Auf den Thorax folgt das Endstück, Abdomen/Pleon. Der gesamte Körper der Krebse wird von einer Chitincuticula umgeben. Diese bildet im Rückenbereich den sogenannten Carapax, einen schützenden Panzer, der auch das Cephalon umspannt und die seitlichen Kiemenhöhlen bedeckt.

Decapode Crustaceen besitzen fünf Kopftremitätenpaare, die ihnen den Namen Zehnfüßer gegeben haben. Die Kopftremitäten bestehen aus den ersten Antennen, Antennulen, und den zweiten Antennen, die als Tastorgane fungieren. Die dritten Kopftremitätenpaare werden von den paarigen Mandibeln gebildet. Das vierte und fünfte Extremitätenpaar sind die paarigen Maxillen. Am Thorax befinden sich die Thorakopoden, die aus Maxillipeden und fünf Pereiopoden bestehen. Am Abdomen werden die Extremitäten als Pleopoden bezeichnet. Die Extre-

mitäten bilden Spaltbeine, die aus drei verschiedenen Anteilen bestehen. Basal am Körper setzt das Protopodit an. Dies ist dreigeteilt und besteht aus einem Basipodit, einem Coxopodit und einer Praecoxa. Das Protopodit gabelt sich dann in einen medialen Laufbeinast, Endopodit, und einen lateralen Exopoditen, Schwimmbeinast (Abb. 2). Am unpaaren Protopoditen sitzen an seitlichen Anhängen Kiemen, Epipoditen.

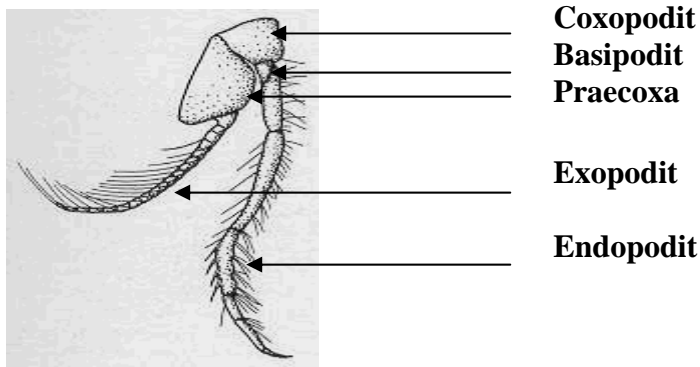


Abbildung 2: Aufbau eines Spaltbeines.

Quelle: Internet: www.people.freenet.de/biologie-web/evolution/krebse.htm

6.1.1. Zusammenfassung der einzelnen Segmente mit den dazugehörigen Extremitäten und deren Funktion

Cephalon:

- | | | |
|-------------------|---|--|
| 1. Antenne | : | Geruch, Geschmack (Antennulen) |
| 2. Antenne | : | Tasten |
| 3. Mandibel | : | Kauen |
| 4. erste Maxille | : | Kauen |
| 5. zweite Maxille | : | Kauen, enthält als flächig ausgebildeten Anhang Scaphognathiten, die einen Atemwasserstrom in die Kiemenhöhle hinein erzeugen. |
-

Thorax:

1. erste Thorakopode	:	Atmung, Nahrungsaufnahme
2. zweite Thorakopode	:	Atmung, Nahrungsaufnahme
3. dritte Thorakopode	:	Atmung, Nahrungsaufnahme
4. erste Pereiopode	:	Scheren zum Nahrungserwerb, Kampf
5. zweite Pereiopode	:	Fortbewegung, weibliche Geschlechtsöffnung
6. dritte Pereiopode	:	Fortbewegung
7. vierte Pereiopode	:	Fortbewegung, männliche Geschlechtsöffnung
8. fünfte Pereiopode	:	Fortbewegung

Abdomen:

1. erste Pleopode	:	Wasserzirkulation, Samenleiter beim Männchen
2. zweite Pleopode	:	Wasserzirkulation, Samenleiter
3. dritte Pleopode	:	Wasserzirkulation
4. vierte Pleopode	:	Anheftung der Eier bei weiblichen Tieren
5. fünfte Pleopode	:	Anheftung der Eier
6. Telson	:	Seitenteil des Schwanzes mit Uropoden, die der Fortbewegung und der Anheftung von Eiern dienen

6.2. Cuticula

Crustaceen besitzen als äußere Hülle eine Cuticula, deren wesentlicher Bestandteil Chitin ist. Chitin ist ein Polysaccharid, das aus mehreren Acetylglucosaminen besteht (N-acetyl-D-glucos-2-amine). Die Acetylglucosamine sind durch β -1,4 Verbindungen gekoppelt - die gleiche Kopplung, wie die von Glukose zu Zellulose. Chitin stellt ein Exkretionsprodukt der Epidermis dar und bildet mit dieser das Integument bei Crustaceen/Arthropoden (Gehring und Wehner, 1995; Smolowitz et al., 1992; Storch und Welsch, 2005). Die Cuticula besteht aus einer obersten Epicuticula, die einer Exocuticula aufliegt. Die darunterliegende Endocuticula steht in direktem Kontakt mit der Epidermis. Der dünnen Epicuticula fehlt Chitin, sie enthält Cuticulin (Polyphenole), Wachsester, Alkane und Alkene. Aufgrund der wasserundurchlässigen Wachsester stellt sie die wichtigste Permeabilitätsbarriere dar. Chitin ist in den anderen Schichten in

eine Grundsubstanz, Sklerotin, eingebettet, die den entsprechenden Schichten Festigkeit verleiht (Gehring und Wehner, 1995).

6.3. Nervensystem

Das Nervensystem besteht bei Krebsen aus einem Strickleitersystem, das median an der ventralen Körperfläche verläuft. Jedes Segment enthält dabei ein Ganglienpaar, das über Querverbindungen innerhalb eines Segmentes und über Längsverbindungen segmentübergreifende Kontakte zu benachbarten Ganglien besitzt. Das Oberschlundganglion bildet mit Vorderganglien eine gehirnartige Struktur im Cephalon. Die Augenstielganglien besitzen neben ihrer sinnesphysiologischen Funktion auch regulative Kontrollfunktionen, die über Neurohormone gesteuert werden (Claus und Claus, 2005; Gehring und Wehner, 1995).

6.4. Kreislaufsystem

Das Kreislaufsystem von Crustaceen ist ein offenes System. Haemolymphe ist hierbei nicht wie bei Vertebraten von endotheliale Gewebe umgeben, sondern umspült Organe und passiert verschiedene Gewebe, um sich dann in Lakunen zu sammeln und zur Sauerstoffanreicherung wieder zu den Kiemen zu gelangen (McMahon, 2001). Innerhalb des Kreislaufsystems kann man bei Krebsen verschiedene Typen beobachten. Bei Copepoden und decapoden Nauplienstadien finden sich keinerlei Gefäße, so dass man von einem einfachen, offenen Haemolymphekreislaufsystem spricht. Bei adulten Decapoden dagegen ist ein komplexes System mit Ausbildung von Haemolymphe führenden Gefäßen präsent. Bei einem offenen System fehlen Kapillargefäße, die zwischen Arterien und Venen liegen. Die Haemolymphe verlässt die Arterien, tritt in die Körperhöhle ein, umspült Organe und verlässt das Haemocoel wieder über Venen, die die Haemolymphe über Ostien ins Herz bringen. Myokardiale Kontraktionen treiben dabei den Haemolymphefluss voran. Das cardiale Ganglion reguliert über cardioregulatorische Nerven und über Neurohormone die Herzfrequenz (McMahon, 2001).

6.4.1. Einfaches System, Basismodell des Crustaceenkreislaufsystems

Das einfache Haemolymphkreislaufsystem kommt bei niederen, frühen Crustaceen, wie Copepoden, vor. Hier bildet eine Longitudinalarterie mit segmentalen Ostien eine Art röhrenförmiges Herz. Dieses liegt in einem flüssigkeitsgefüllten Raum, einem Perikardialsinus, und ist seitlich über Bänder und Muskeln in der Körperhöhle verankert. Bei einer Kontraktion wird die Haemolymph nach vorne in die Arterie getrieben und fließt über das cephale Nervensystem und über die Augenstiele hinweg, bevor es nach hinten in die Posteriorarterie gelangt. Über Kanäle, die segmental quer verlaufen, gelangt es an verschiedene Organe und zu den Kiemen. Hier wird die Haemolymph reoxygeniert, über Kanäle in den Perikardialsinus und über Ostien wieder ins Herz transportiert. Während der Systole werden die Bänder und Muskeln, die das Herz verankern, unter Spannung gesetzt und die Ostien werden geschlossen, so dass die Haemolymph vorwärts getrieben wird. Bei der Erschlaffung öffnen die Ostien wieder und die Haemolymph kann, aufgrund eines durch die Erschlaffung bedingten Saugeffektes, zurück ins Herz gelangen (McMahon, 2001). Als Beispiel können hier Artemiaarten genannt werden (Abb. 3).

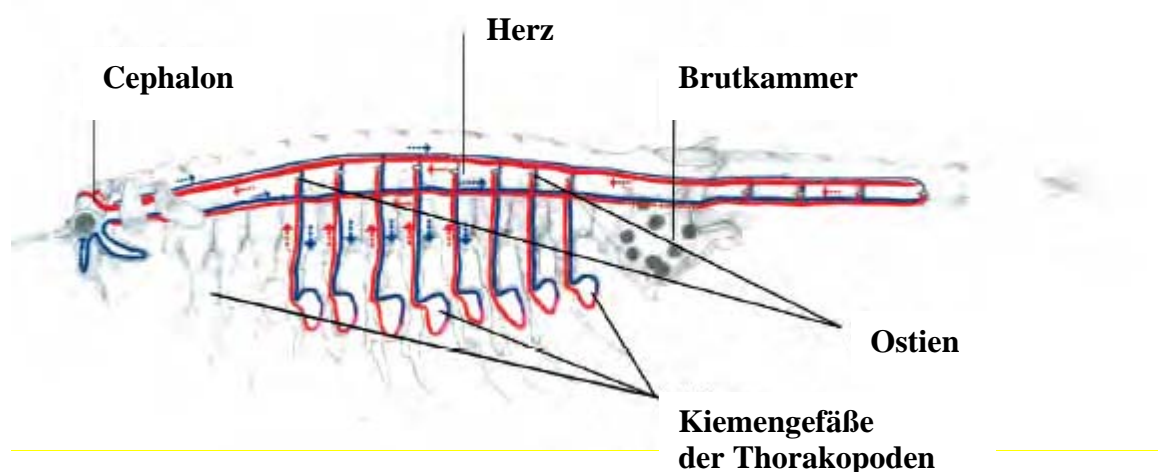


Abbildung 3: Darstellung des Kreislaufsystemes bei Artemiaarten. Die Pfeile zeigen die Richtung der oxygenierten (rot) und der deoxygenierten Haemolymph (blau) im Herzen und innerhalb eines jeden Segmentes an. Abbildung aus McMahon, mit ergänzender Beschriftung: „Control of cardiovascular function and its evolution in Crustacea.“ *Journal of Experimental Biology* 204, 2001: 923-932. Mit freundlicher Genehmigung der „Company of Biologists Ltd“, Cambridge.

Bei Daphnien kommt es aufgrund einer Verkürzung des gesamten Körpers zu einer Reduktion des Zirkulationsapparates. Das Herz besitzt hier eine Kugelform. Die Haemolymph fließt zu-

nächst in Richtung Cephalon und umspült hier die wichtigen Strukturen. Danach gelangt sie einerseits über medioventrale Lakunen zu den Beinen 1-4 und kehrt über Carapaxlakunen zum Perikardialsinus zurück. Die Oxygenierung geschieht hier im Bereich der Kiemen oder in den Carapaxlakunen. Andererseits fließt ein zweiter Strom in intestinale Lakunen, wo er dann auf Haemolymphe aus den fünften Beinpaaren trifft. Dieses Gemisch umspült dann die Gewebe, bevor es über eine separate, dorsale Lakune zum Perikardialsinus gelangt (McMahon, 2001).

6.4.2. Komplexes System

Limulus polyphemus besitzt ein altes, komplexeres Kreislaufsystem. Das Herz ist hier ein länglich-tubuläres, muskulöses Organ, das ebenfalls Ostien besitzt. Die Haemolymphe wird kopfwärts in arterielle Gefäße, die in einem vaskulären Ringsystem vereinigt sind, gepumpt. Von diesem vaskulären, cranialen Ringsystem entspringt ein einzelnes Gefäß, eine frontale Anteriorarterie, die mit einem vorderen Marginalring in Kontakt steht. Dieser Marginalring durchzieht den prosomalen Carapax randförmig. Andere arterielle Gefäße verlassen ebenfalls im Vorderbereich das Ringsystem, vereinigen sich jedoch zu einem weiteren Ring, einem Posteriormarginalsystem, der die prosomalen und opisthosomalen Gewebe versorgt. Paarige große Ventralgefäße verlassen das Herz anterioventral, um von dort aus Gefäße zu entsenden, die einen Ventralring bilden. Dieser versorgt die Kiemen und Gliedmaßen. Dieses ventrale System umgibt komplett das zentrale Nervensystem, einschließlich der Gliedmaßenerven.

Bei *Limulus polyphemus* ist die Perfusion des zentralen Nervensystems weiter entwickelt als bei Artemiaarten, da bei *Limulus polyphemus* dies komplett vom Ventralssystem umrundet wird (Abb. 4). Deoxygeniertes Blut wird in den Gliedmaßen über Sinussysteme, die ins Ventralssystem münden, zu den Kiemen transportiert. Nach der Anreicherung mit Sauerstoff passiert die Haemolymphe branchiocardiale Gefäße, die direkt im Perikardialsinus des Opisthosomas münden. Um die Vermischung von oxygenierter und deoxygenierter Haemolymphe zu vermeiden, gelangt oxygenierte Haemolymphe nur im Bereich des Opisthosomas in den Perikardialsinus und verlässt das Herz nur über den prosomalen Abschnitt (McMahon, 2001).

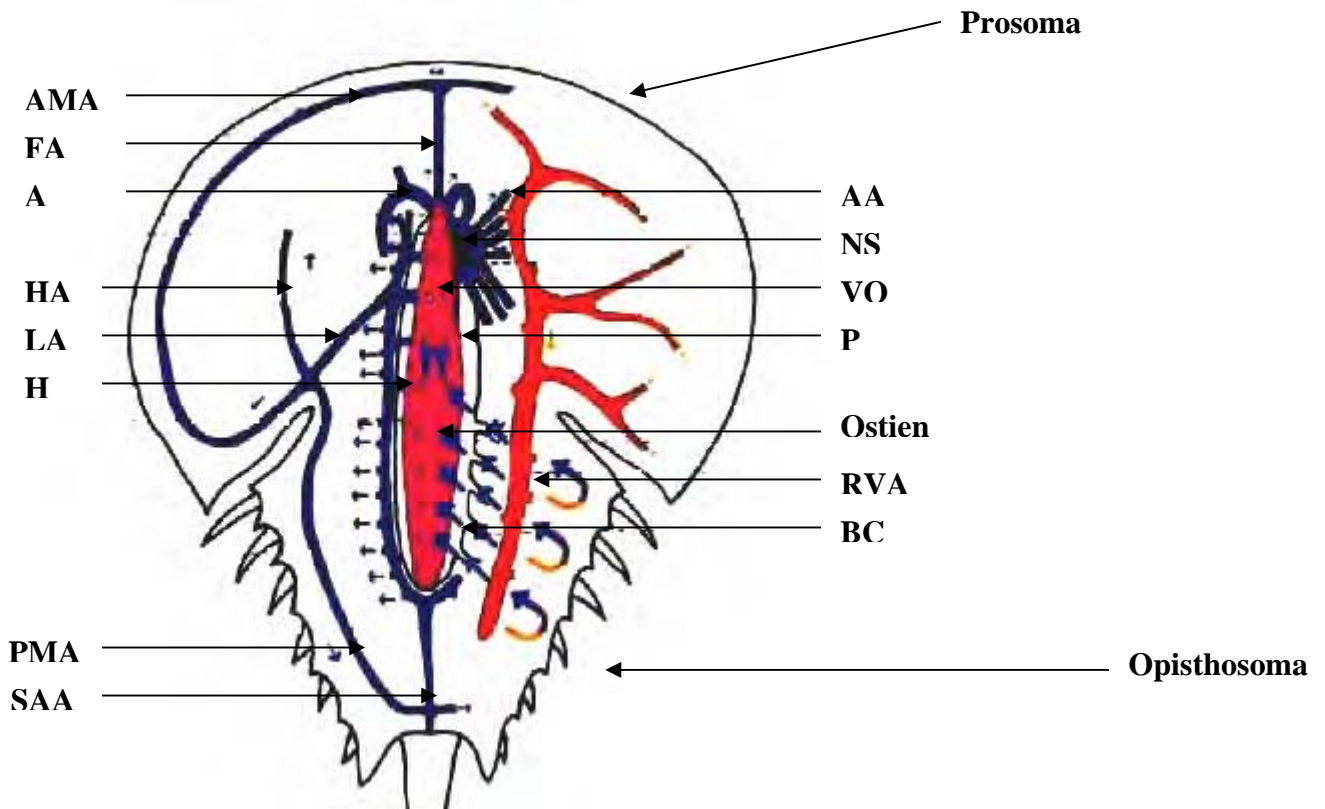


Abbildung 4: Darstellung des Kreislaufsystems von *Limulus polyphemus*. A: Anteriorarterie; AA: Anteriorarterien; AMA: Anteriormarginalring, vorderer Marginalring; BC: branchiocardiale Gefäße; FA: frontale Anteriorarterie; H: Herz; HA: hepatische Arterie; LA: Lateralarterie; O: Ostien; P: Perikardialsinus; PMA: Posteriormarginalarterie/-system; RVA: rechter venöser Sammelsinus; SAA: abdominale Superiorarterie; VO: vestigial Ostium: verkümmerte, frontale Ostien; NS: Nervensystem.

Abbildung aus McMahon: „Control of cardiovascular function and its evolution in Crustacea.“ *Journal of Experimental Biology* 204, 2001: 923-932. Mit freundlicher Genehmigung der „Company of Biologists Ltd“, Cambridge.

Während der Evolution der Malacostraca ist eine strukturelle und zugleich funktionelle Spezialisierung der Gliedmaßen/Körperanhänge geschehen. Respiratorische Strukturen, die bei den niederen Krebsen auf vielen Körperanhängen oder Gliedmaßen zu finden sind, sind bei höheren Krebsen auf bestimmte Regionen beschränkt. Dafür sind diese Regionen jedoch durch eine höhere Komplexität und Funktionalität gekennzeichnet. Um diese Funktionalität zu sichern, wurde eine Modifikation des vaskulären Systems nötig. In frühen malacostracen Crustaceen wird oxygenierte Haemolymph über eine dorsale Arterie, die das Herz verlässt, segmental zu den Eingeweiden gebracht. Eine ventrale Arterie versorgt dabei die segmentalen Körperanhänge. Ist der Sauerstoffaustausch erfolgt, sammelt sich die Haemolymph in ventralen Lakunen und wird dann zu den Kiemen transportiert. Von hier aus gelangt das Reoxygenat über dorsale

Sinussysteme in den Perikardialsinus und von hier aus über Ostien in den hinteren Herzabschnitt.

Mit weiterer Spezialisierung bei **decapoden Crustaceen** reduziert sich die segmentale Verteilung von oxygenierter Haemolymphe zugunsten einer starken Sternalarterie, die das Herz und die Ventralarterie verbindet. Die Posteriorarterie besteht weiterhin fort und versorgt über kleinere laterale Segmentalarterien die Muskulatur. Das zirkulatorische System decapoder Arten besteht aus einem Herzen, das die Haemolymphe in acht verschiedene Arterien pumpt: eine unpaare Anteriorarterie; eine Sternalarterie, die der Abdominalarterie entspringt und die Scheren, die Mundwerkzeuge und die Pereiopoden versorgt; eine Ventralarterie; eine dorsale Posteriorarterie/Abdominalarterie; paarige Anteriolateralarterien und paarige hepatischen Arterien, die sich im Hepatopankreas verzweigen (Abb. 5). Die genannten Gefäße verzweigen sich mehr oder weniger, abhängig vom zu versorgenden Gewebe, bis sie in Lakunen münden (McMahon, 2001).

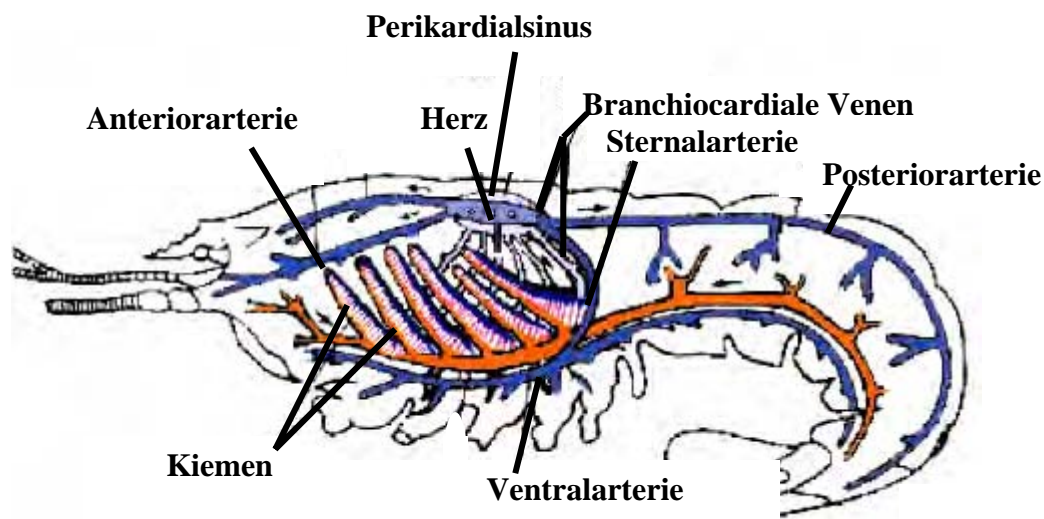


Abbildung 5: Darstellung des Kreislaufsystems von decapoden Arten. Abbildung aus McMahon: „Control of cardiovascular function and its evolution in Crustacea.“ *Journal of Experimental Biology* 204, 2001: 923-932. Mit freundlicher Genehmigung der „Company of Biologists Ltd“, Cambridge.

Der Aufbau der Arterien ist bei decapoden Crustaceen komplex im Vergleich zu anderen malacostracen Arten. Eine lumenseitige *Elastica* liegt einer Epithelschicht auf, die von einer kollagenfaserhaltigen Adventitia umgeben ist. Quergestreifte Gefäßmuskeln finden sich in der Dorsalarterie beim Hummer. Laut Wilkens und Mitarbeitern (1997) könnte die Dorsalarterie als Widerstandsgefäß durch aktive Veränderung ihres Durchmessers bei der Haemolymphverteilung beteiligt sein. Oxygenierte Haemolymph aus den Kiemen passiert infrabranchiale Sinussysteme, dann branchiopericardiale Venen, um danach ins Perikard zu gelangen. Von hier wird die oxygenierte Haemolymph in die Postarteriorarterie, in die Anteriorarterie, in die Sinussysteme, die das zentrale Nervensystem umgeben, über die Sternalarterie in die Ventralarterie und in die Anteriolateralarterien gebracht. Die Anteriolateralarterien versorgen viele viszerale Strukturen im vorderen Cephalothorax einschließlich Antennendrüsen, Suboesophagealganglion, Gonaden, Hepatopankreas, Magen, Antennulen, Antennen, Hypodermis des vorderen Carapaxbereiches und die Basis der Augenstiele.

Neben dem komplexeren Gefäßaufbau zeigt die Durchblutung des decapoden zentralen Nervensystemes eine Besonderheit. Während frühe Crustaceenarten ihr Nervensystem mittels Umrundung durch Arterien im Sinne einer Superperfusion durchbluten, geschieht bei Decapoden eine interne, komplexe Perfusion über Sinussysteme. Eine weitere Besonderheit liegt im Aufbau des Crustaceenherzens. Dies ist bei Decapoden verkleinert und liegt komplett im Cephalothorax. Es besteht aus einem Ventrikel und besitzt Semilunarklappen mit innervierten Muskeln, die auf neurohormonelle und neurale Stimuli reagieren. Somit kann das cardiale Output in das jeweilige Gefäßsystem hinein kontrolliert werden. Wachter und Mitarbeiter (1997) konnten zeigen, dass bei Tieren, die zu einem kontinuierlichen Laufen gezwungen worden waren, die Herzaktivität einerseits deutlich zunahm, die Haemolymphverteilung andererseits jedoch nicht gleichmäßig auftrat. Der Haemolymphfluss wurde einerseits im hepatischen, arteriellen System vermindert und stieg andererseits in Arterien, die die Gliedmaßen und die Kiemen versorgten. Die Wiederaufnahme der normalen Haemolymphversorgung im digestiven Bereich fand nach Beendigung der Aktivität statt.

Die Kontrolle der Herzaktivität und der Haemolymphverteilung geschieht über Peptidhormone, die in den Perikardialorganen des Herzens gebildet werden (Wachter und McMahon, 1996). Proctolin steigert die Herzaktivität und verursacht eine vermehrte Durchblutung der Sternalarterie. CCAP, Crustacean Cardioactive Peptide, besitzt den gegenteiligen Effekt mit vermehrtem Haemolymphfluss in der Anteriorarterie und somit weg von der Ventralarterie. Octopamin veranlasst ebenfalls eine stärkere Durchblutung der Anteriorarterie. Kardioregulatorische Nerven entspringen der inneren, dorsalen Herzwand als paarige Dorsalnerven und entlassen jeweils zwei exzitatorische und ein inhibitorisches Axon.

Die exzitatorischen Axone sind für eine initiale Tachykardie, bedingt durch eine plötzliche Beanspruchung wie Flucht, verantwortlich. Bei länger anhaltenden Belastungen sind Neurohormone für die vermehrte Perfusion zuständig, so berichteten verschiedene Autoren, wie

Guirguis und Wilkens (1995), Hill und Mitarbeiter (1991), McGaw und Reiber (2002), McMahon (2001), Wachter und McMahon (1996), Wachter und Mitarbeiter (1997), Wilkens (1997), Wilkens und Mitarbeiter (1997).

6.5. Atmungsorgane

6.5.1. Kiemenkammern

Die Kiemen der höheren Krebse sitzen dem Basipodit der Laufbeine zweiteilig auf. Sie werden vom Carapax, dem schützenden Panzer, der eine Kiemenhöhle bildet, eingeschlossen. Mittels eines Anhanges der zweiten Maxille, die Scaphognathiten, wird ein Atemwasserstrom in die Kiemenhöhle hinein erzeugt. Durch Änderung des Scapognathitenschlages kann der Wasserstrom umgekehrt werden und dient dann zur Reinigung der Kiemen. Die Kiemenkammer, die die Kiemen enthält, wird innen durch eine Falte, die Branchiostegalfalte, in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt aufgeteilt (Abb. 6). Die Branchiostegalfalte bildet innen ein respiratorisches Epithel und kleidet die Kiemenkammer so als Pleura aus. Bei der Anomure *Birgus latro*, Palmendieb, sind die Kiemenkammern, Branchiostegiten, nach lateral erweitert und vergrößern so die effektive Gasaustauschkapazität (Farrelly und Greenaway, 2005). Innen bildet das Epithel der Branchiostegalmembran Ausbuchtungen zum effektiveren Gasaustausch. *Birgus latro* besitzt somit Branchiostegiten vom Evaginationstypus (Farrelly und Greenaway, 2005; Greenaway, 2003).

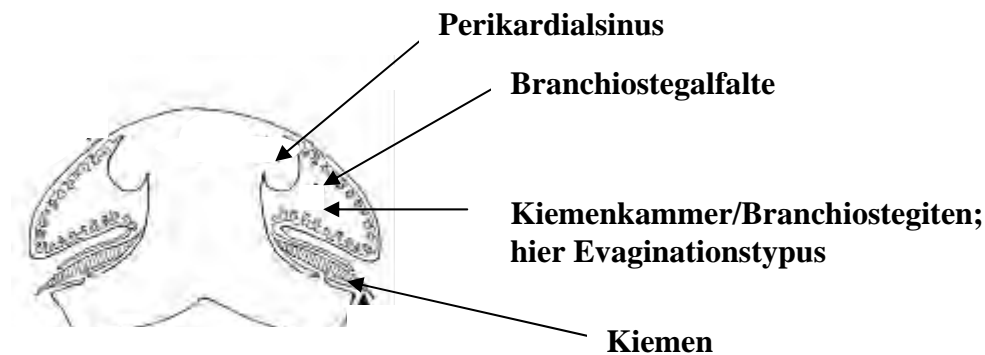


Abbildung 6: Darstellung der Kiemenhöhle bei *Birgus latro*. Abbildung aus Farrelly et al.: „The morphology and vasculature of the respiratory organs of terrestrial hermit crabs (*Coenobita* and *Birgus*): gills, branchiostegal lungs and abdominal lungs.“ *Arthropod Structure & Development* 34, 2005: 63-87. Mit freundlicher Genehmigung von „Elsevier Ltd“, Oxford.

Die Kiemenkammern können mit ihrer inneren Auskleidung als vaskularisierte Auswüchse des Carapax verstanden werden. Außen befindet sich calcifizierte Cuticula mit einer darunter liegenden Hypodermis mit Bindegewebe, Drüsengewebe und Gefäßen. Das Bindegewebe steht einerseits mit dem respiratorischen Epithel in Verbindung und bildet andererseits Wände von Blutgefäßen und Lakunen. Unter dem respiratorischen Epithel liegt eine 60 nm dicke Basalmembran. Das respiratorische Epithel weist eine Dicke von 600 nm auf und wirkt als Diffusionsbarriere. Die Vaskularisation der Kiemenkammern geschieht über einen Kopfsinus, der venöse Haemolymphe aus den Antennen und Mundwerkzeugen führt. Ein kleiner Ventralsinus läuft entlang des Carapaxes und enthält Haemolymphe aus anteriolateralen Bereichen der Branchiostegiten. Die Haemolymphe strömt sodann in ein Venensystem unter der Carapaxhypodermis. Hier befinden sich Venengeflechte mit Gasaustauschlakunen, in denen es zur Sauerstoffanreicherung kommt. Efferente Gefäße bringen die Haemolymphe in 2 pulmonale Venen und dann ins Perikard (Farrelly und Greenaway, 2005).

Der Gasaustausch im Branchiostegalorgan geschieht über zwei Arten von Zirkulationssystemen. *Birgus latro* besitzt ein verzweigtes Netzsystem, bei dem afferente Gefäße sich mehr und mehr aufzweigen und über ein Lakunennetzwerk mit efferenten Gefäßen kommunizieren (Abb. 7). Hier kommt es zu einer Sauerstoffsättigung von 85%. Bei *Grapsiden und Gecarciniden*, Brachyuren, ist das Zirkulationssystem durch ein Zwei-Portalsystem gekennzeichnet (Abb. 8). Afferente Gefäße geben Haemolymphe in ein Lakunennetzwerk ab, die dann vom ersten Portalgefäß aufgenommen wird. In der ersten Lakune beträgt die Sauerstoffsättigung rund 47%. Darauf folgt ein zweites Lakunennetzwerk, aus dem die Haemolymphe dann in ein zweites Portalgefäß aufgenommen wird. Hier kommt es zur Sauerstoffaufnahme von 34%. Nach einem dritten Lakunennetzwerk wird die Haemolymphe in efferente Gefäße und von dort in die Pulmonalvene und den Pericardialsinus transportiert (Farrelly und Greenaway, 1994; Farrelly und Greenaway, 2005).

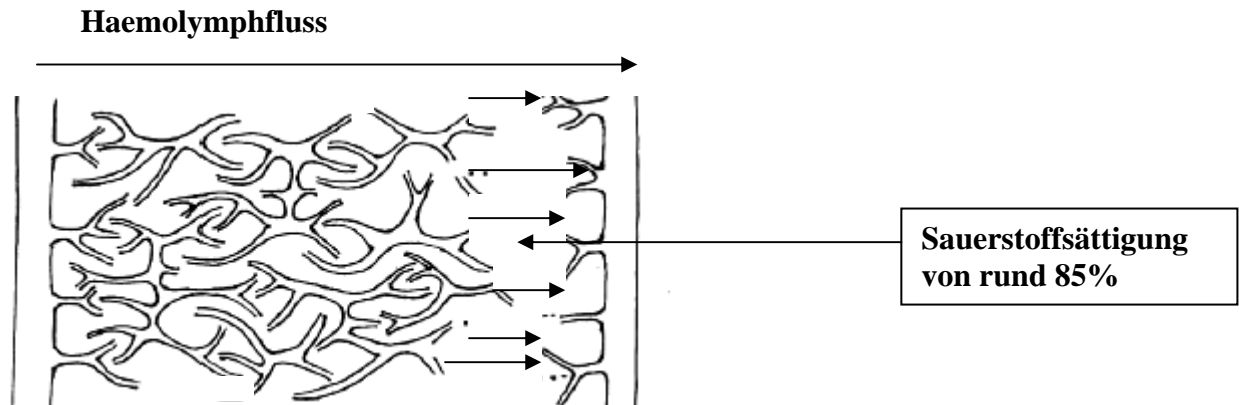


Abbildung 7: Branchiostegales Zirkulationssystem bei *Birgus latro*; die Pfeile verdeutlichen den Haemolymphfluss.

Abbildung aus Farrelly et al., mit ergänzender Beschriftung: „The morphology and vasculature of the respiratory organs of terrestrial hermit crabs (*Coenobita* and *Birgus*): gills, branchiostegal lungs and abdominal lungs.“ *Arthropod Structure & Development* 34, 2005: 63-87. Mit freundlicher Genehmigung von „Elsevier Ltd“, Oxford.

Haemolymphfluss

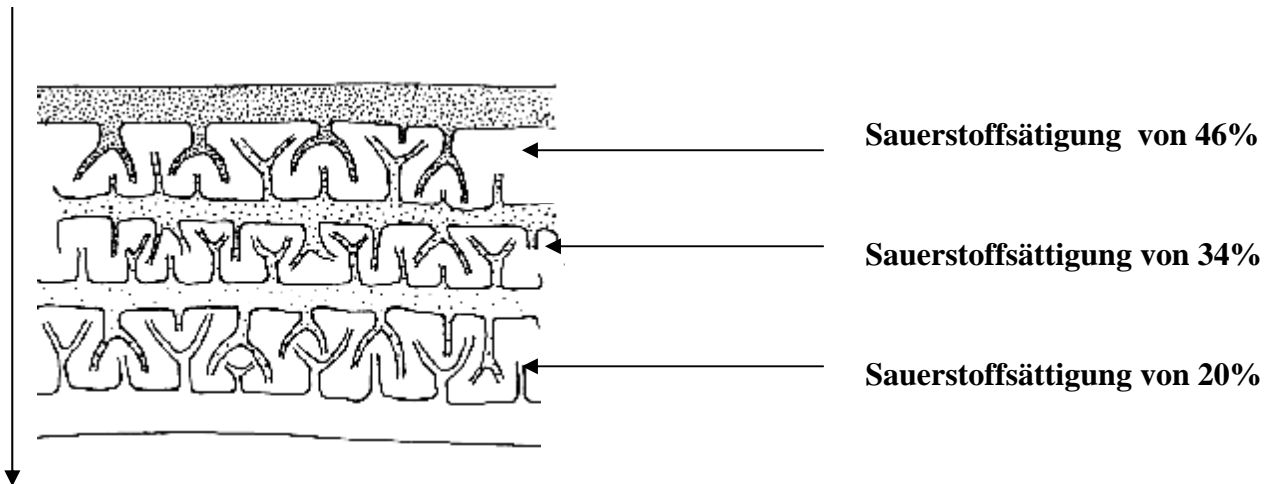


Abbildung 8: Branchiostegales Zirkulationssystem bei Brachyuren.

Abbildung aus Farrelly et al., mit ergänzender Beschriftung: „The morphology and vasculature of the respiratory organs of terrestrial hermit crabs (*Coenobita* and *Birgus*): gills, branchiostegal lungs and abdominal lungs.“ *Arthropod Structure & Development* 34, 2005: 63-87. Mit freundlicher Genehmigung von „Elsevier Ltd“, Oxford.

6.5.2. Kiemen

Decapode Crustaceen besitzen 14 Kiemenpaare, wobei die ersten 4 Paare schwer zu erkennen sind. Die Paare 5-7 sind klein, Paare 8, 9, 10 und 12 erscheinen mittelgroß und die Paare 11, 13, und 14 sind am größten. Bei Coenobiten sind nur noch die letzten zehn Kiemenpaare funktionstüchtig. Außerdem weisen ihre Kiemen eine reduzierte effektive Gasaustauschfläche auf. Eine Versteifung der Kiemen und eine Verdickung des Kiemenepithels deuten bei Coenobiten auf eine untergeordnete Rolle der Kiemen hinsichtlich des Sauerstoffaustausches hin (Farrelly und Greenaway, 1992; Farrelly und Greenaway, 1994; Farrelly und Greenaway, 2005). Die verminderte Effektivität der Kiemen im Sauerstoffaustausch bei terrestrischen Spezies macht daher eine Lungenausbildung nötig. Coenobiten weisen Abdominallungen auf, die sich bei *Birgus latro* nicht finden lassen. *Birgus latro* hat die Eigenschaft des Bewohnens von Schneckenhäusern, welches ein typisches Merkmal der Coenobiten ist, abgelegt. *Birgus latro*, der nur noch in seinem Juvenilstadium Schneckenhäuser bewohnt, hat zu seinem eigenen Schutz eine verstärkte Calcifizierung seines Abdomens erfahren, die zusätzlich vor evaporativem Wasserverlust schützt. Die Ausbildung von Abdominallungen ist daher für ihn unnötig. Kompensiert wird der Verlust dieses Organes durch eine Oberflächenvergrößerung des Branchiostegalorganes im Sinne des Evaginationstypus mit Ausweitung der Kiemenkammern nach lateral. Zusätzlich sind die Mitteldarmdrüse und die Gonaden, die sich beide im Bereich der Branchiostegiten bei aquatischen Spezies befinden, in den zentralen Thoraxraum gewandert, um der Abdominallunge genügend Platz zu lassen (Farrelly und Greenaway, 1992; Farrelly und Greenaway, 1994; Farrelly und Greenaway, 2005).

Bei Coenobiten, die schneckenhausbewohnend sind, findet zusätzlich zur Ausbildung der Abdominallungen eine Segmentvermehrung zu fünf Abdominalsegmenten statt, die eine Oberflächenvergrößerung der Abdominallungen zur Folge hat (Farrelly und Greenaway, 1992; Farrelly und Greenaway, 1994; Farrelly und Greenaway, 2005). Die Kiemen bestehen aus runden bis ovalen Lamellen mit einem Marginalkanal und einem dorsolateralen Knoten, der als Abstandhalter zwischen den Lamellen fungiert (Abb. 9). Die Lamelle wird außen von einer 2 µm dicken Cuticula bedeckt und besitzt eine basale Epidermis, Basalmembran, die eine Breite von 2,6 µm bei aquatischen Spezies und bis 10 µm bei terrestrischen Spezies besitzt. Ein dünnes respiratorisches Epithel mit einer Dicke von 0,5-2,8 µm sitzt der Basalmembran auf und ist verantwortlich für den Gasaustausch. Das respiratorische Epithel besitzt langgezogene Kerne und wenig Organellen.

Von der Cuticula reichen Stütz-/Pfeilerzellen und epidermale Zellen in die Tiefe der Lamelle und bilden dort Zellverbindungen. Ein schwammförmiges Bindegewebe, das von den Stützzellen Festigung erfährt, bildet ein intralamelläres, fenestriertes Septum. Durch dieses wird die afferente Haemolymphe in zwei Lager aufgeteilt, was eine Reduktion des Diffusionsweges zur Folge hat. Ein großes afferentes Gefäß bringt Haemolymphe basal zur Lamelle (Abb. 11). Radial verlaufende afferente Gefäße, die sich in der Lamelle befinden, werden vom intralamellä-

ren Septum in zwei Lager aufgeteilt. Nach der Oxygenierung tritt die Haemolymphe in den Marginalkanal, der in ein efferentes Stielgefäß in der Lamelle mündet (Abb. 10). Efferente Kiemengefäße sorgen dann für den Abtransport des Oxygenates.

In den Kiemen lassen sich verschiedene Zelltypen entdecken. Respiratorisches Epithel ist vor allem in den vorderen Kiemenpaaren zu finden. Ein intermediärer Zelltyp, 2,8-5 µm dick, findet sich im afferenten Bereich der Lamelle und steht über Hemidesmosomen mit der Cuticula in Kontakt. Der Intermediärtyp besitzt wenig Mitochondrien und eine gefaltete Basalmembran. Die Funktion dieses Intermediärtyps scheint eine stützende zu sein. Der dritte Zelltyp wird durch osmoregulatorische Zellen gebildet. Das osmoregulatorische Epithel befindet sich an den vorderen und vor allem an den hinteren Kiemen. Das 3,5-5,7 µm dicke Epithel weist zahlreiche Basalmembraneinfaltungen zur Oberflächenvergrößerung auf. Im Bereich der apikalen Membran, in Nähe der Haemolymphe, befinden sich viele Mitochondrien. Der vierte Zelltyp, der im Kiemengewebe zu finden ist, sind Stützzellen, die Blutgefäße voneinander trennen und dem Septum Halt geben. Zahlreiche Mikrotubuli kennzeichnen diese Zellen (Farrelly und Greenaway, 1992; Farrelly und Greenaway, 1994; Farrelly und Greenaway, 2005).

Innerhalb terrestrisch lebender Arten können Unterschiede in der Anatomie des Kiemenaufbaus und in der Verteilung der Zelltypen erkannt werden (Barra et al., 1983; Farrelly und Greenaway, 1992). Bei Grapsiden finden sich alle Epitheltypen mit funktionellen Differenzen in jedem Lamellenbereich. Gecarciniden dagegen besitzen nur respiratorisches und osmoregulatorisches Epithel, wobei die vorderen Kiemen hauptsächlich für den Gasaustausch, die hinteren Kiemen vornehmlich für osmoregulatorische Zwecke funktionieren. Bei *Cardisoma hirtipes*, Gecarcinidae, findet sich dagegen nur noch osmoregulatorisches Epithel. Die Reduktion des respiratorischen Kiemenepithelgewebes korreliert mit zunehmender Terrestrizität. Die Sauerstoffversorgung wird dann durch Lungen übernommen (Farrelly und Greenaway, 1992).

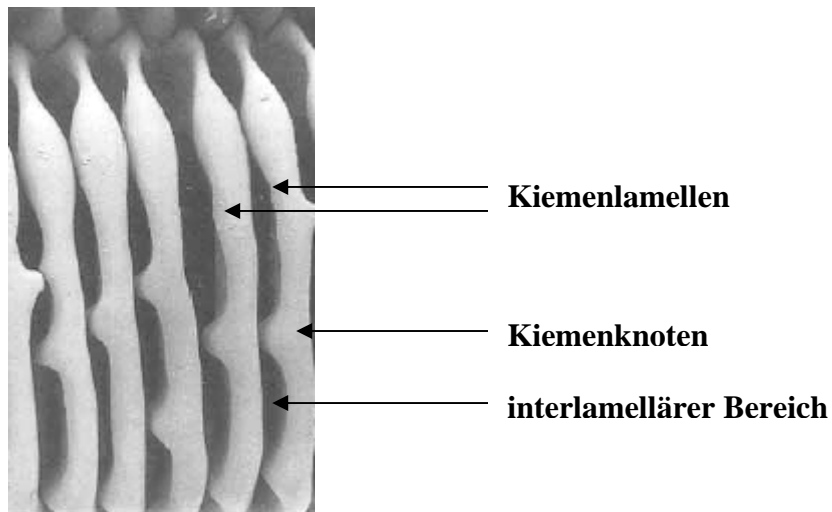


Abbildung 9: Darstellung der Kiemenlamellen.

Abbildung aus: Farelly et al., modifiziert, mit ergänzender Beschriftung: „Morphology and ultrastructure of the gills of terrestrial crabs (Crustacea, Gecarcinidae and Grapsidae): Adaptions for air-breathing.“
Zoomorphology 112, 1992: 39-49.

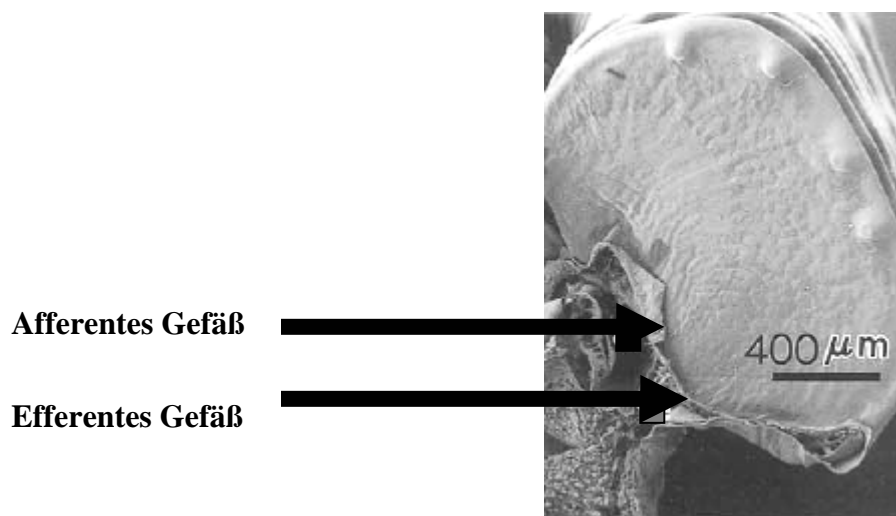
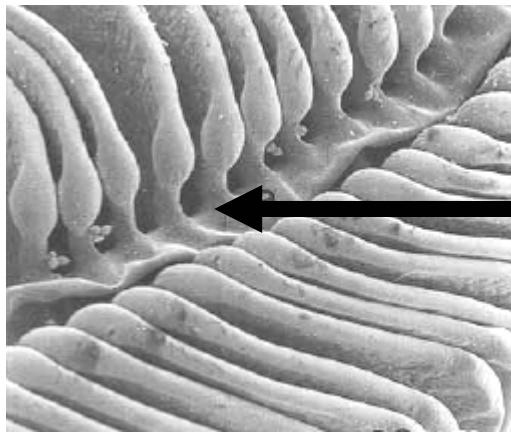


Abbildung 10: Darstellung einer Kiemenlamelle.

Abbildung aus: Farelly et al., modifiziert, mit ergänzender Beschriftung: „Morphology and ultrastructure of the gills of terrestrial crabs (Crustacea, Gecarcinidae and Grapsidae): Adaptions for air-breathing.“
Zoomorphology 112, 1992: 39-49.



Afferentes Basalgefäß

Abbildung 11: Darstellung des großen afferenten Kiemengefäßes, das Haemolymphe basal in jede Lamelle transportiert.

Abbildung aus: Farelly et al., modifiziert; „Morphology and ultrastructure of the gills of terrestrial crabs (Crustacea, Gecarcinidae and Grapsidae): Adaptions for air-breathing.“ *Zoomorphology* 112, 1992: 39-49.

6.5.3. Abdominallungen

Coenobiten haben mit zunehmender Terrestrizität ihre effektive Kiemenoberfläche reduziert. Die Nutzung von Schneckenhäusern führte zu einer retardierten Entwicklung des Branchiostegalorganes. Daher wurde ein weiteres Organ zur Sauerstoffaufnahme nötig.

Coenobiten entwickelten Abdominallungen, die für ausreichend Oxygenierung der Haemolymphe sorgen. Die Cuticula ist am dorsalen Abdomen mit Gruben versehen, die rund 50 µm tief und 33 µm breit sind. In diesen Gruben, respektive an den lateralen Wänden, findet der Gasaustausch statt. Die Cuticula, die die dorsale Oberfläche der abdominalen Lungen und die Lateralwände auskleidet, ist sehr dünn (100-250 nm). Das darunter liegende Epithel ist ebenfalls dünn (30-60 nm) und sitzt auf einer Basalmembran mit einer Stärke von 20-30 nm. Daher ist die Blut-Gas-Diffusionsdistanz mit 200-350 nm sehr gering und somit höchst effektiv. Die Basalmembran in Nähe des Perikaryons ist gefaltet und steht über lange Ausläufer mit der von Nachbarzellen in Kontakt. Die Funktion dieser Einfaltungen und der Ausläufer ist jedoch bis jetzt nicht bekannt. Pfeilerzellen mit einer hohen Anzahl von Mikrotubuli erscheinen in Gebieten, die mechanischen Belastungen ausgesetzt sind und verankern Gefäßwände fest mit der Cuticula. Ein Dorsalsinus mit afferentem Blut verzweigt sich in ein Venengeflecht, das die Grubenwände auskleidet. Afferente Gefäße geben Äste ab, die um efferente Gefäße herumliegen und mit diesen über Anastomosen in Verbindung stehen (Abb. 12 und 13). Ist der Gasaustausch im afferenten Teil erfolgt, wird die Haemolymphe über den efferenten Teil zum Herzen abtransportiert. Für die Respiration ist vor allem das vordere Abdomen verantwortlich. Der

hintere Teil besitzt zwar auch Gruben, die jedoch größer und breiter sind als die des vorderen Abdomens und nur in unregelmäßigem Abstand vorhanden sind. Die Cuticuladicke beträgt ca. 4 μm und ist somit 16 mal dicker als die im respiratorischen Bereich. Das Epithel weist zudem eine Dicke von 16 μm auf und wird von dichtem Bindegewebe, Drüsen und quergestreifter Muskulatur unterlaufen. Weder ein vaskuläres Netzwerk noch Anzeichen respiratorischer Funktionen lassen sich in diesen Bereichen erkennen (Farrelly und Greenaway, 2005).

Eine ähnliche Einrichtung findet sich an den Beinen von Porzellankrebsen. Solche „Gas Windows“ ermöglichen den Gasaustausch bei hoher Luftfeuchtigkeit (Farrelly und Greenaway, 2005).

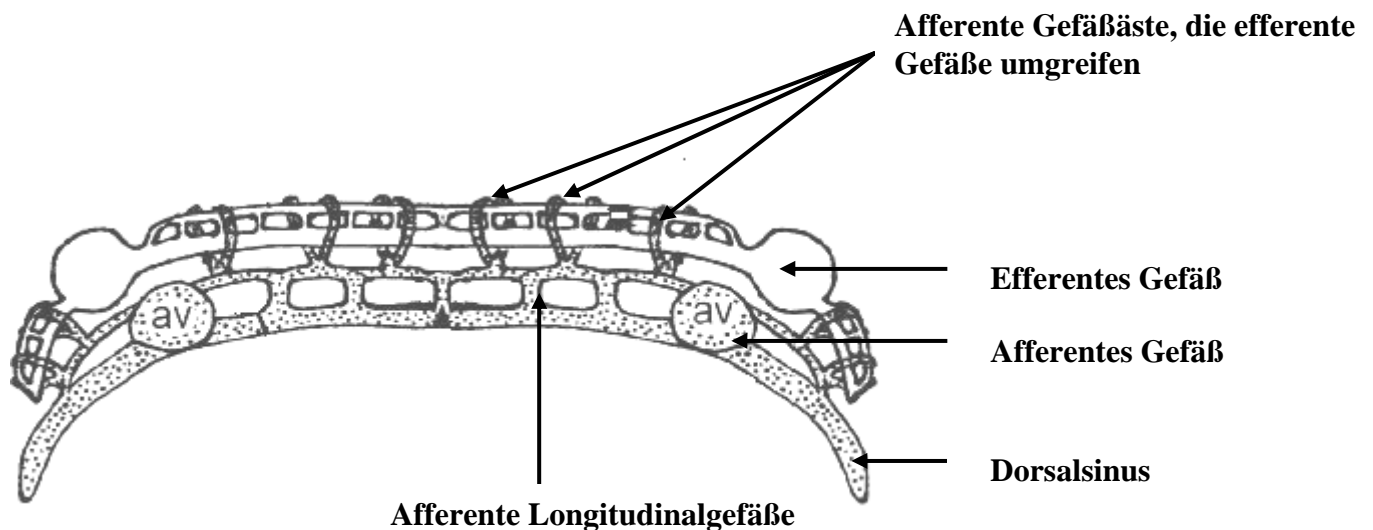


Abbildung 12: Schematische Darstellung der Vaskularisation der Abdominallungen bei Coenobiten. Abbildung aus Farrelly et al., modifiziert, mit ergänzender Beschriftung: „The morphology and vasculature of the respiratory organs of terrestrial hermit crabs (*Coenobita* and *Birgus*): gills, branchiostegal lungs and abdominal lungs.“
Arthropod Structure & Development 34, 2005: 63-87. Mit freundlicher Genehmigung von „Elsevier Ltd“, Oxford.

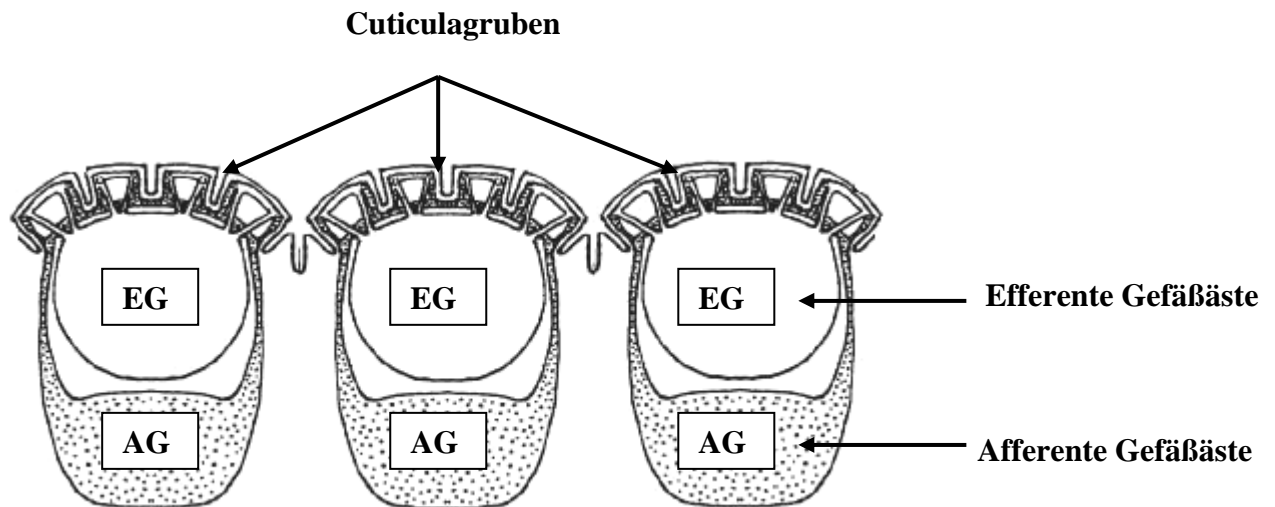


Abbildung 13: Schematische Darstellung eines Longitudinalschnitts der Abdominallungen im Bereich der afferenten Äste (AG), die efferente Anteile (EG) umgreifen.

Abbildung aus Farrelly et al., modifiziert, mit ergänzender Beschriftung: „The morphology and vasculature of the respiratory organs of terrestrial hermit crabs (*Coenobita* and *Birgus*): gills, branchiostegal lungs and abdominal lungs.“

Arthropod Structure & Development 34, 2005: 63-87. Mit freundlicher Genehmigung von „Elsevier Ltd“, Oxford.

6.6. Verdauungstrakt

An die Mundöffnung schließt sich ein kurzer Ösophagus an. Auf diesen folgt der Magen. Der Magen ist in eine vordere cardiale Kammer mit einer kleinen Pyloruskammer und in eine hintere cardiale Kammer aufgeteilt. Die vordere und hintere cardiale Kammer besitzen Gastrolithen, kugelige Gebilde aus Kalk, die als Mineralisationsdepot für die neue Cuticula nach einer Häutung dienen. Beide Anteile funktionieren als Kaumagen. Enzyme aus dem Hepatopankreas werden in die cardialen Magenabschnitte entlassen. Die Pylorusregion ist von der vorderen cardialen Kammer durch die Cardiopylorusklappe räumlich getrennt und reguliert die Magenbreipassage in den Mitteldarm. Der kurze Mitteldarm, der am Pylorus beginnt, ist endodermalen Ursprunges und mit einem einfachen glandulären Epithel ausgestattet. Der Mitteldarm ist cuticulafrei und endet mit einem einzigen hinteren Mitteldarmcaecum. Die paarigen vorderen Mitteldarmcaeca beginnen kurz hinter der Pylorusmündung (Factor, 2005).

Der Mitteldarm mündet im Hepatopankreas, der paarigen Mitteldarmdrüse. Der darauf folgende Enddarm beginnt im Bereich des sechsten Abdominalsegmentes und ist mit einer Cuticula ausgestattet. Er läuft am Abdomen entlang zum Anus, welcher sich ventral am Telson befindet. Der Enddarm treibt die mukoperitrophischen Membranen mit ihrem Inhalt durch Peristaltik voran. Nach Factor (2005) und McGaw und Reiber (2000) betragen die crustacealen intestinalen Durchgangszeiten im Schnitt 12-18 Stunden.

Die Mitteldarmdrüse findet sich als paariges Gebilde rechts und links von Magen und Enddarm. Die vorderen Anteile des Hepatopankreas liegen im Cephalothorax, die mittleren Anteile befinden sich im Thoraxbereich und die hinteren Mitteldarmdrüsengewebe füllen das Abdomen aus. Alle drei Anteile stehen in Kontakt mit dem kurzen Mitteldarm. Histologisch können im Hepatopankreas verschiedene Zelltypen unterschieden werden (Abb. 14). Im Bereich des Drüsenausganges befinden sich E (embryonic)-Zellen. Sie besitzen ein dichtes Cytoplasma und ein hohes Cytoplasma-Kern-Verhältnis, weisen eine hohe Mitoserate auf und stellen eine Art pluripotente hepatopankreale Stammzelle dar, aus der sich die anderen Zelltypen entwickeln. B-Zellen mit holokrin-sekretorischer Funktion finden sich unterhalb der E-Zellen in einem Zellverband von 7-15 Zellen (Sousa und Petriella, 2000). Der dominante R-Zelltyp liegt basal. Er beinhaltet Lipidtröpfchen und bei *Birgus latro* Kügelchen mit elektrodichtem Inhalt. Diese Kügelchen sind von einer einschichtigen Membran umgeben und stellen Uratansammlungen zur Ausscheidung dar. Lysosomen, Glykosomen und Peroxisomen sind zahlreich. Ein fibrillärer Zelltyp, F-Zellen, findet sich zwischen den R-Zellen und besitzt Anzeichen von Zelluntergang. Eine gewisse stützende Funktion wird diesem Zelltyp zugesprochen (Dillaman et al., 1999; Sousa und Petriella, 2000).

Die Mitteldarmdrüse besitzt demnach verschiedene Funktionen. Die Produktion von Verdauungsenzymen und die Resorption und Speicherung von Nährstoffen sind ein wichtiger Teil. Weiterhin steuert die Mitteldarmdrüse den Lipid- und Kohlenhydratstoffwechsel. Aufgrund ihres hohen Gehaltes an Peroxidase ist sie bei *Birgus latro* bei der Uratsynthese beteiligt (Dillaman et al., 1999). Die Mitteldarmdrüse ist einem dynamischen Zellturnover, der abhängig

vom Häutungsstadium ist, unterworfen. In der frühen Vorhäutung ist die Mitteldarmdrüse durch eine vermehrte Sekretion charakterisiert. Zahlreiche R-Zellen mit großen subapikalen Vakuolen lassen sich finden. In der frühen Posthäutung zeigen sich B-Zellen im proximalen Tubulusabschnitt. Einige Tubuli weisen eine gefältelte Basalmembran auf, degenerative Desquamationen lassen sich im proximalen Tubulusbereich in allen Stadien erkennen. Diese Bereiche werden jedoch von sich differenzierenden E-Zellen wieder aufgefüllt. Die Zellhöhe steigt in der Vorhäutung, sinkt jedoch in der Zwischenhäutung, um hier der Drüse mehr Stabilität zu verleihen (Sousa und Petriella, 2001).

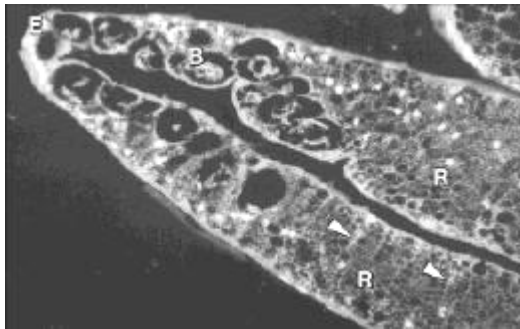


Abbildung 14: Mitteldarmdrüse; E: E-Zellen, R: R-Zellen, B: B-Zellen, F-Zellen werden durch die weißen Pfeile dargestellt.

Abbildung: Dillaman et al., modifiziert: „Role of the midgut gland in purine excretion in the robber crab, *Birgus latro* (Anomura: Coenobitidae).“ *Journal of Morphology* 241, 1999: 227-235.

6.7. Reproduktionssystem

6.7.1. Männliches Reproduktionssystem

Beim männlichen Tier finden sich paarige, innenliegende Hoden mit jeweils einem Vas deferens, das aus drei Anteilen, einem proximalen, einem mittleren und einem distalen Anteil, besteht. Das proximale Vas deferens entspringt als feiner Gang am hinteren Ende des Hodens und geht in ein mittleres Vas deferens über. Das darauf folgende distale Vas deferens stellt sich als langer, geschlängelter Ductus dar, der im Bereich des letzten cephalothorakalen Segmentes die Körperwand berührt, um danach nach ventral abzustei-gen und mit dem Ejakulationskanal Kontakt aufzunehmen. Der Ejakulationskanal besitzt zwei ineinander übergehende Kammern. Die erste Kammer stellt eine Erweiterung des letzten Abschnittes des distalen Vas deferens dar und enthält die Spermatophoren. Die andere Kammer wird als „Plug Substance Chamber“ bezeichnet und enthält die für die Spermatophorenanheftung wichtige Klebesubstanz. Diese wird nach der Abgabe der Spermatophoren ausgeschieden und dient zur Verankerung der Samenzellen im Receptaculum seminis des weiblichen Tieres. Weiterhin wird hypothesisiert, dass die „Plug Substance“ das Einbringen von Spermien anderer paarungsbereiter Männchen verhindert (Bauer und Min, 1993). Der Ejakulationskanal eröffnet sich dann mit den Gonoporen im Bereich der ersten und zweiten Pleopoden, die als Petasmen bezeichnet werden und für die Spermienübertragung verantwortlich sind (Bauer und Min, 1993). Der Hoden selbst ist ein unpigmentiertes, durchscheinendes Gebilde. Er besteht aus einem vorderen und fünf lateralen Läppchen, die sich im Bereich der Herzgegend dorsal des Hepatopankreas unter dem Carapax befinden. Die einzelnen Läppchen sind untereinander verbunden und stehen so mit dem Vas deferens in Verbindung (Bailey-Brock und Moss, 1992; Bauer und Min, 1993).

6.7.2. Weibliches Reproduktionssystem

Die Organe des weiblichen Geschlechtsapparates bei Krebsen bestehen aus paarigen Ovarien, paarigen Eileitern und einem Thelycum als externes Organ bei Penaeiden. Die Ovarien sind bilateral symmetrisch und in einer Medianen fusioniert. Sie reichen beim adulten Tier von der Herzregion bis zum vorderen Teil des Telsons. In der Cephalothoraxregion bestehen die Ovarien aus einem vorderen Lappen mit sechs fingerähnlichen lateralen Fortsätzen. Der hintere ovarielle Anteil reicht bis zum Telson und liegt dorsolateral der Intestini und ventrolateral der Abdominalvene. Die Lateralfortsätze der vorderen ovariellen Region befinden sich im Hepatopankreasgewebe eingebettet. Die Eileiter entspringen im Bereich der sechsten Lateralfortsätze,

steigen hinab und eröffnen sich in den externen Genitalapparat der dritten Pereiopoden. Das Thelycum, eine Art Tasche am ventralen Abdomen, die als Receptaculum seminis verstanden werden kann, kann offen oder geschlossen sein, was abhängig von der jeweiligen Spezies ist. Das geschlossene Thelycum wird durch Carapaxplatten verschlossen. Die Spermatothecen werden zum Zeitpunkt der Posthäutung, in der der Carapax noch weich ist, in einer Grube der Platten abgesetzt. Bei einem offenen Thelycum dagegen werden die Samenzellen erst kurz vor der Eiablage im Bereich des Thelycums deponiert. Geschlossene Thelyca finden sich bei *Penaeus stylirostris* und *Penaeus vannamei*. Offene Thelyca kommen bei *Penaeus monodon*, *chinensis*, *indicus* und *merguiensis* vor (Arkarajamon, 1991; Bailey-Brock und Moss, 1992).

6.7.3. Spermatothecenaufbau

Die Spermatothecen decapoder Crustaceen sind grundsätzlich von ähnlichem Aufbau. Eine spermagefüllte Ampulle, die durch eine präformierte Bruchstelle in zwei Hälften geteilt wird, sitzt auf einem Stiel variabler Länge. Dieses Gebilde wird wiederum von einem Sockel getragen (Tudge, 1991). Tudge (1991) untersuchte die Spermatothecenmorphologie innerhalb der Gruppe der Anomura und stellte fest, dass der unterschiedliche Spermatothecenaufbau zur Klassifizierung innerhalb dieser Gruppe (aber auch anderer decapoder Arten) genutzt werden kann. Er verglich die Spermatothecen der Familie der Coenobitidae, der Diogenidae und der Paguridae. Spermatothecen der Coenobiten erscheinen stabil mit einer ovalen Ampulle auf einem kurzen Stiel (Abb. 15 und 16). Diogeniden besitzen eher fragile Spermatothecen mit kleinen Ampullen auf langen, dünnen Stielen (Abb. 17). *Dardanus lagopodes*, Diogenidae, weist zudem zwei Ampullen auf, die auf einem gemeinsamen Stiel verankert sind (Abb. 18). Paguriden zeichnen sich durch längliche Ampullen und zusätzliche akzessorische, kleine Ampullen an der eigentlichen Ampullenbasis aus (Abb. 19). Die akzessorischen Ampullen besitzen zuweilen auch einen Pseudostiel (Pedunculus).

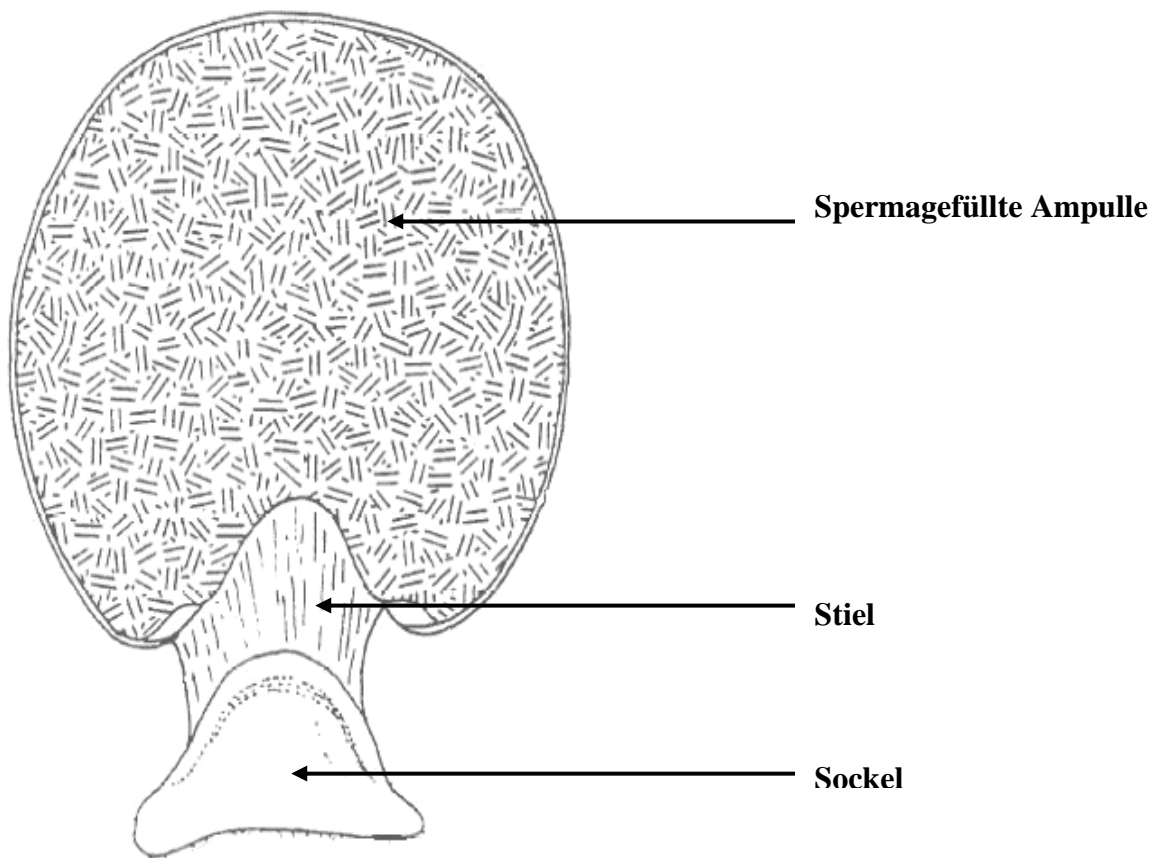


Abbildung 15: Schematische Darstellung einer Spermatophore von *Birgus latro*, Anomura, Coenobita, Decapoda.

Abbildung aus Tudge, mit ergänzender Beschriftung: „Spermatophore diversity within and among the hermit crab families, Coenobitidae, Diogenidae, and Paguridae (Paguroidea, Anomura, Decapoda).“ *The Biological Bulletin* 181, 1991: 238-247. Mit freundlicher Genehmigung vom „Marine Biological Laboratory“, Woods Hole, Massachusetts.



Abbildung 16: Schematische Darstellung einer Spermatophore von *Coenobita brevimanus*.
Abbildung aus Tudge: „Spermatophore diversity within and among the hermit crab families, Coenobitidae, Diogenidae, and Paguridae (Paguroidea, Anomura, Decapoda).“ *The Biological Bulletin* 181, 1991: 238-247. Mit freundlicher Genehmigung vom „Marine Biological Laboratory“, Woods Hole, Massachusetts.



Abbildung 17: Schematische Darstellung einer Spermatophore von *Calcinus latens*, Diogenidae.
Abbildung aus Tudge: „Spermatophore diversity within and among the hermit crab families, Coenobitidae, Diogenidae, and Paguridae (Paguroidea, Anomura, Decapoda).“ *The Biological Bulletin* 181, 1991: 238-247. Mit freundlicher Genehmigung vom „Marine Biological Laboratory“, Woods Hole, Massachusetts.



Abbildung 18: Schematische Darstellung einer Spermatophore mit zweigeteilter Ampulle von *Dardanus lagopodes*, Diogenidae.

Abbildung aus Tudge: „Spermatophore diversity within and among the hermit crab families, Coenobitidae, Diogenidae, and Paguridae (Paguroidea, Anomura, Decapoda).“ The Biological Bulletin 181, 1991: 238-247. Mit freundlicher Genehmigung vom „Marine Biological Laboratory“, Woods Hole, Massachusetts.

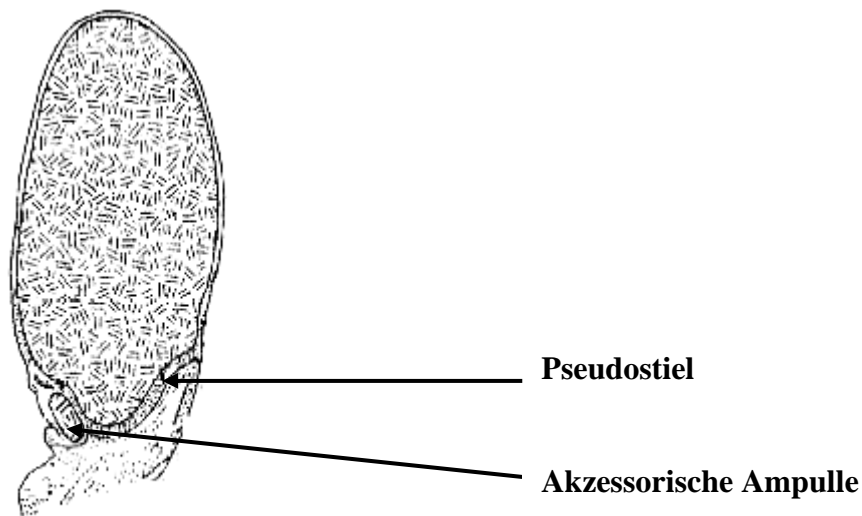


Abbildung 19: Schematische Darstellung einer Spermatophore von *Pagurus hirtimanus*, Paguridae. Abbildung aus Tudge, mit ergänzender Beschriftung: „Spermatophore diversity within and among the hermit crab families, Coenobitidae, Diogenidae, and Paguridae (Paguroidea, Anomura, Decapoda).“ *The Biological Bulletin* 181, 1991: 238-247. Mit freundlicher Genehmigung vom „Marine Biological Laboratory“, Woods Hole, Massachusetts.

Die Spermatophoren von Coenobiten sind im Durchschnitt 650 μm lang (Abstand Sockel-dorsales Ampullenende) und 450 μm breit. Bei *Birgus latro* besitzt die Ampulle die Form eines umgedrehten Herzens. Der Stiel, der die Ampulle stützt, weist eine Länge von 100 μm auf. Die Spermatophorenwand ist aus einer inneren und äußeren Schicht aufgebaut, die zusammen ungefähr 10 μm breit sind und als Lateralkamm unterhalb der Ampulle auslaufen und als präformierte Bruchstelle dienen. Die Freisetzung der Spermien geschieht einerseits aufgrund einer Erhöhung des internen Druckes infolge veränderter osmotischer Kräfte und andererseits infolge einer chemisch-enzymatischen Auflösung der Bruchstelle. Den genauen Hergang schildert der Autor allerdings nicht (Tudge, 1991).

Die Ampullenwand der Coenobiten ist fibrillären Typs. Diese Struktur findet sich jedoch nicht im Bereich der Bruchstelle, so dass hier zusätzlich ein Schwachpunkt entsteht. Der stabile Aufbau der Spermatophoren bei Coenobiten sichert nach Helfmann (1977) das Überleben an Land, da durch die robuste Bauweise diese schwieriger zu zerstören sind. Im Gegensatz zu Coenobiten besitzen die aquatisch lebenden Diogeniden Spermatophoren von feinerer Bauart. Ein dünner langer Stiel stützt eine kleine Ampulle, die eine Länge von 50-70 μm besitzt. Diogenidenspermatophoren sind nicht der Gefahr von Austrocknung ausgesetzt, so dass ein robuster Aufbau, wie er bei Coenobiten zu finden ist, nicht nötig ist. Paguridenspermatophoren

besitzen einen kurzen Stiel mit einem Pseudostiel, Pedunculus, der eine kleine akzessorische Ampulle an der Hauptampullenbasis stützt. Die eigentliche Ampulle ist von länglich-zylindrischer Gestalt, 280 μm lang und 150 μm breit. Die akzessorische Ampulle besitzt lediglich eine Größe von 36x12 μm und beinhaltet zuweilen nur ein bis zwei Samenzellen (Tudge, 1991; Tudge, 1997; Tudge, 1999).

6.8. Sinnesorgane

6.8.1. Olfaktorisches System

Gerüche werden von den Antennulen wahrgenommen (Abb. 20). Diese besitzen in ihrem oberen Abschnitt einen Bereich, Flagellum, der für die Aufnahme von Duftstoffen zuständig ist (Abb. 21). Ventral dieses Flagellums sitzen Riechhärchen, Aesthetasken, in einer Vertiefung (Abb. 21 und 22). Die exponierte Seite dieser Haare ist mit einer permeablen Cuticula ausgestattet, wo hingegen die der Antennule zugewandten Seite eine dicke Cuticula aufweist. Bei marinen Crustaceen sind die Aesthetasken dagegen mit einer gleichdicken Cuticula versehen. Basal der Riechhaare entlassen „Basal cell bodies“, die aus 30-50 Neuronen bestehen, Dendriten in Richtung „Haarspitze“. Die Dendriten sind von einer inneren und einer äußeren Zellscheide umgeben. In einem Lymphraum, der bei terrestrischen Spezies vorkommt, stehen Dendriten, die von der äußeren Cuticula kommen („outer dendritic segment“) mit den Dendriten der basalen Zellkörper („inner dendritic segment“) über Verästelungen in Kontakt und leiten so die Erregung zellulipetal zum Perikaryon weiter (Abb. 23). Ein ähnlicher Aufbau findet sich bei den Insekten, wobei hier nur 2-4 Neurone basal vorkommen. Bei marinen Crustaceen fehlt der Lymphraum, der die Dendritenverästelungen beinhaltet (Stensmyr et al., 2005).

Stensmyr und Mitarbeiter (2005) konnten im Elektroantennogramm (EAG), (Abb. 24), mit *Birgus latro* beweisen, dass die EAG-Ausschläge dosisabhängig auftreten und denen von Insekten ähneln. *Birgus latro* reagierte vor allem auf hydrophile Stoffe, wie Dimethyltrisulfid (DMTS) und Dimethyldisulfid (DMDS). Beide Stoffe sind im Aas enthalten. Kokosnusssduft, gamma Nonalacton, war wider Erwarten erst bei höheren Konzentrationen reizauslösend.

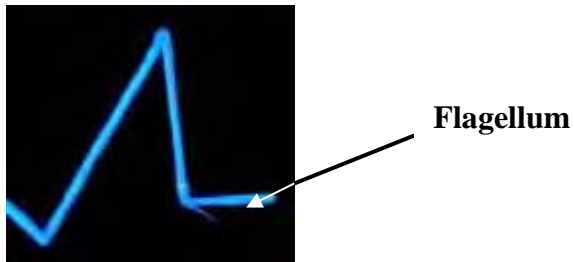


Abbildung 20: Schematische Darstellung einer Antennule.

Abbildung: Stensmyr et al., mit ergänzender Beschriftung: „Insect-like olfactory adaptations in the terrestrial Giant Robber Crab.“ *Current Biology* 15, 2005: 116-121. Mit freundlicher Genehmigung von „Elsevier Ltd“, Oxford.

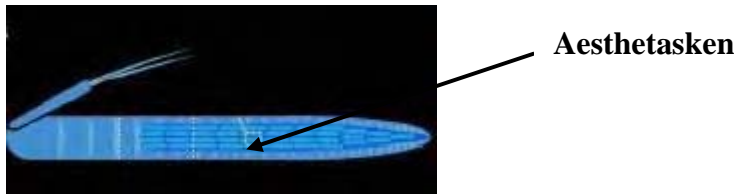


Abbildung 21: Schematische Darstellung der Ventralseite des Flagellums.

Abbildung: Stensmyr et al., mit ergänzender Beschriftung: „Insect-like olfactory adaptations in the terrestrial Giant Robber Crab.“ *Current Biology* 15, 2005: 116-121. Mit freundlicher Genehmigung von „Elsevier Ltd“, Oxford.

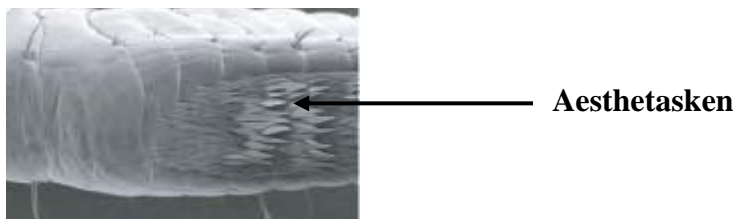


Abbildung 22: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme der Unterseite des Flagellums.

Abbildung: Stensmyr et al., mit ergänzender Beschriftung: „Insect-like olfactory adaptations in the terrestrial Giant Robber Crab.“ *Current Biology* 15, 2005: 116-121. Mit freundlicher Genehmigung von „Elsevier Ltd“, Oxford.

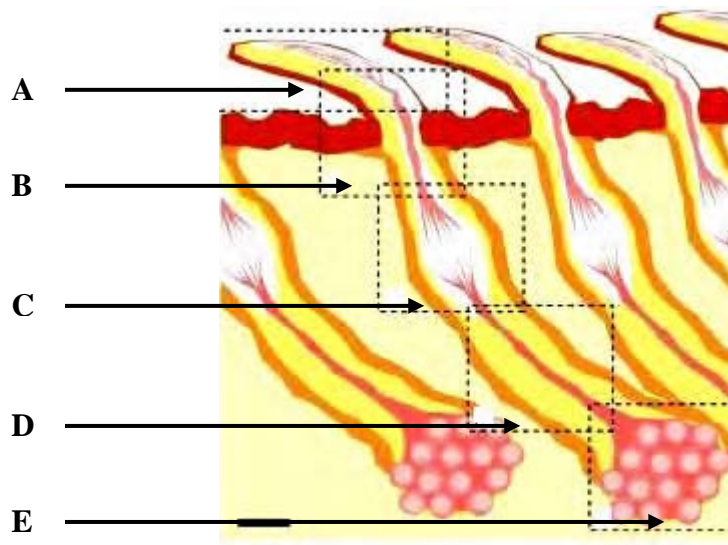


Abbildung 23:

Schematische Darstellung der Aesthetasken mit ihrer Innervation.

A: Die Außenseite der Aesthetasken wird von einer dünnen, permeablen Cuticula bedeckt. Die des Flagellums zugewandte Seite ist mit einer dicken Cuticula versehen

B: Sensorische Nervenfasern, die von der Cuticula ausgehen, „outer dendritic segment“

C: Lymphraum, der als Rezeptor fungiert

D: Dendriten, die von den sensorischen Neuronen, „basal cell bodies“ ausgehen und als „inner dendritic segment“ bezeichnet werden

E: „basal cell bodies“, 30-50 Neuronen.

Abbildung: Stensmyr et al., mit ergänzender Beschriftung: „Insect-like olfactory adaptations in the terrestrial Giant Robber Crab.“ *Current Biology* 15, 2005: 116-121. Mit freundlicher Genehmigung von „Elsevier Ltd“, Oxford.

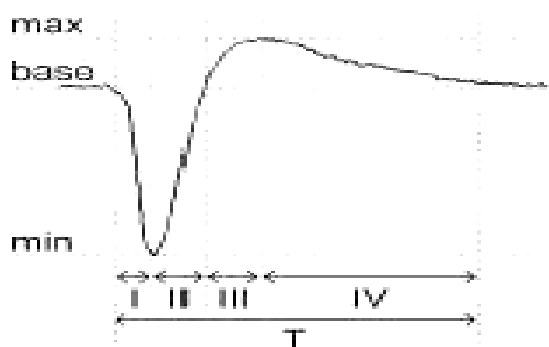


Abbildung 24:

Ableitung im Elektroantennogramm nach Reizauslösung.

I: Initiale, schnelle Depolarisation;

II: Rückkehr zu Basalwerten;

III: Hyperpolarisation;

IV: Rückkehr zu Basalwerten;

Abbildung: Stensmyr et al.: „Insect-like olfactory adaptations in the terrestrial Giant Robber Crab.“ Current Biology 15, 2005: 116-121. Mit freundlicher Genehmigung von „Elsevier Ltd“, Oxford.

6.8.2. Visuelles System

Die Augen von Krebsen und Insekten bestehen aus vielen Einzelaugen, Ommatidien, die jeweils mehrere, bei Insekten und Crustaceen acht, Rezeptorzellen, Retinulazellen, enthalten. Unter der Cornea findet sich ein Kristallkegel, der aus Kristallzellen aufgebaut ist und einen weiteren Teil des dioptrischen Apparates neben der Cornea bildet. Distale Pigmentzellen umgeben den Kristallkonus und trennen optisch die Ommatidien voneinander.

Die Sinneszellen, Retinulazellen, gehören zum Rhabdomertyp. Sie besitzen Mikrovillissäume, die zum Zentrum des Ommatidiums gerichtet sind. Diese Mikrovillissäume enthalten das Photopigment. Die Mikrovilli eines Ommatidiums bilden das Rhabdomer. Rhabdomere der 8 Retinulazellen eines Ommatidiums bilden das Rhabdom. Die Erregung wird über die Axone der Sinneszellen auf die Lamina ganglionaris des Augenstieles übertragen (Abb. 26). Danach kommt es zur Weiterleitung auf die Medulla externa, Medulla interna und Medulla terminalis (Abb. 25).

Decapode Arten besitzen rund 30000 Ommatidien. Bei tagaktiven Insekten trennen die Pigmentzellen die Einzelaugen optisch voneinander, so dass zwar ein scharfes, aber lichtschwaches Bild entsteht (Appositionsauge). Bei Krebsen, die vornehmlich nachtaktiv sind, gelangt das einfallende Licht auch zu benachbarten Ommatidien, da die Pigmentabschirmung fehlt (Superpositionsauge) (Escamilla-Chimal et al., 2001; Gehring und Wehner, 1995; Storch und Welsch, 2005).

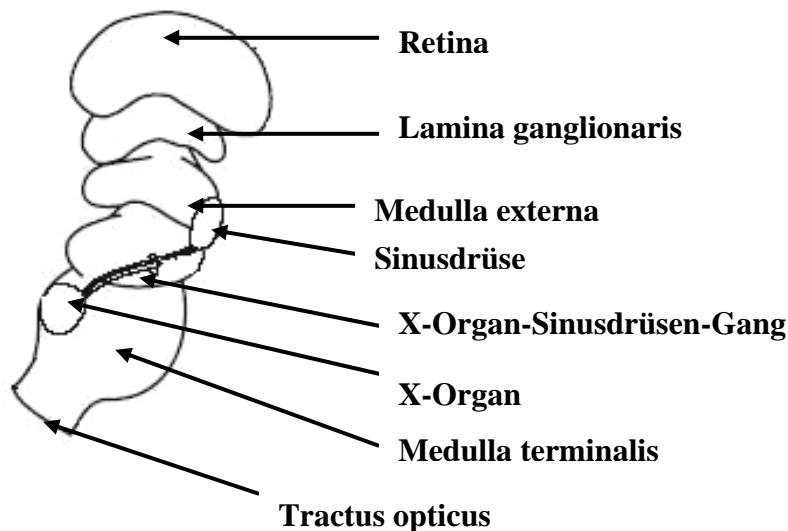


Abbildung 25: Schematische Darstellung des Aufbaus des Augenstieles.

Abbildung: Escamilla-Chimal et al., mit ergänzender Beschriftung: „Daily variations in crustacean hyperglycaemic hormone and serotonin immunoreactivity during the development of crayfish.“ *Journal of Experimental Biology* 204, 2001: 1073-1081. Mit freundlicher Genehmigung der „Company of Biologists Ltd“, Cambridge.

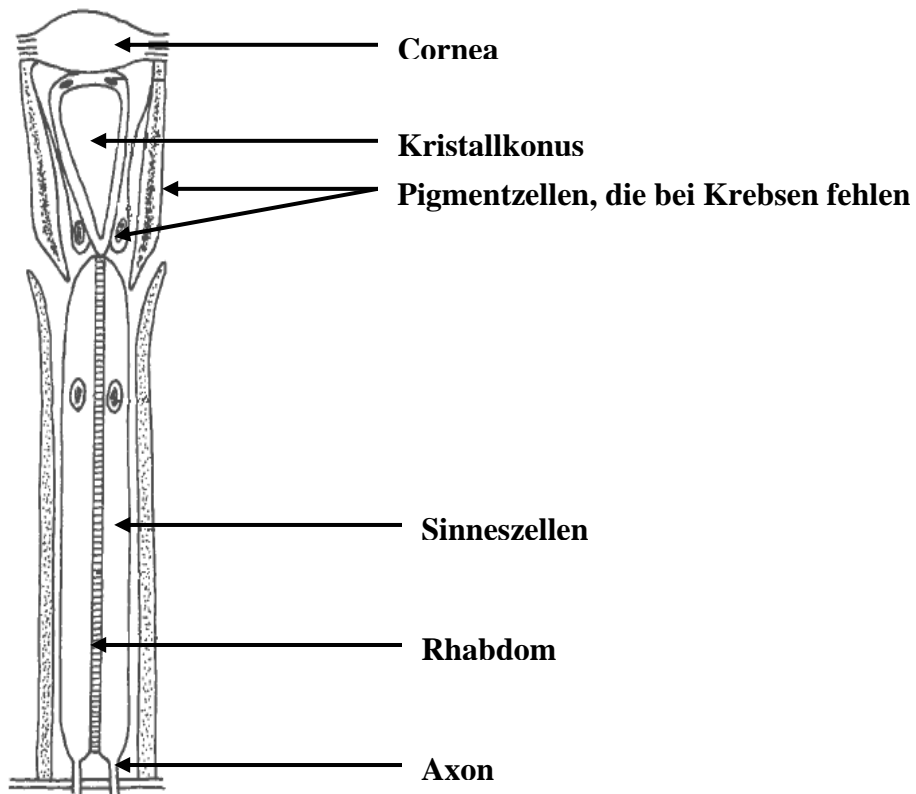


Abbildung 26: Schematische Darstellung eines Ommatidiums.

Abbildung verändert nach Storch, Welsch: „Kurzes Lehrbuch der Zoologie“, 8. Auflage, 2005.

7. Immunologie

Bei Crustaceen sind die Haematocyten für die zelluläre Abwehr zuständig. Sie stammen aus dem haematopoetischen Gewebe dorsal und lateral des Magens. Sie sind für die Gerinnung der Haemolymphe, für Abkapselungsprozesse, für die Wundheilung und für die Phagocytose verantwortlich. Die wichtigste Funktion in der zellulären Abwehr, die den Haematocyten zukommt, ist das Prophenoloxidasystem, das in den Haematocyten gespeichert ist.

Haematocyten decapoder Crustaceen unterscheiden sich in ihrem Gehalt an Granula und in ihrer Funktion. Hyaline Haematocyten (Hyalinzellen) besitzen keinerlei Granula, dafür aber kleine intrazelluläre Einschlüsse, die infolge von Phagocytose entstanden sind.

Semigranulocyten sind durch kleinere Granula charakterisiert und speichern in diesen Prophenoloxidase. Sie beteiligen sich an Abkapselungsreaktionen, selten an Phagocytose von Antigenen und wirken bei cytotoxischen Reaktionen mit. Granulocyten weisen dagegen viele große Granula auf. Sie sind die Haematocyten, die den größten Gehalt an Prophenoloxidase besitzen. Auch sie sind an cytotoxischen Zellreaktionen beteiligt (Atar und Yildiz, 2002; Decker et al., 2001a; Rainer und Brouwer, 1993). Die Semigranulocyten sind trotz ihres geringeren Gehaltes an Prophenoloxidase die Zellen, die zuerst mit einer Degranulation als Antwort auf LPS und β -1,3-Glucane reagieren. Granulocyten reagieren verzögert; ihre Degranulation wird jedoch durch Peroxinectin getriggert (Bangyeekhun, 2002).

Der Gehalt an intrahaematocytären Granula korreliert mit der Häufigkeit der jeweiligen Haematocyten. Hyalinocyten sind nur mit bis zu 15% der Gesamthaematocyten vertreten. Dagegen kommen Semigranulocyten bis zu 54,25% vor. Die stärkste Fraktion bilden die prophenoloxidasereichen Granulocyten mit 30,75% (Atar und Yildiz, 2002). Experimentelle Injektion von β -1,3-Glucan reduziert die Anzahl der Haematocyten rapide infolge Zellaggregationen im Sinne einer Abwehrfunktion im Bereich der Injektionsstelle der β -1,3-Glucane (Bangyeekhun, 2002). *Panulirus homarus*, Indian Spiny Lobster, weicht dagegen etwas von der genannten Haematocytenmorphologie ab, indem er neben den Hyalinocyten noch Prohyalinocyten, eosinophile und chromophile Granulocyten besitzt (Manjula et al., 1997).

Haemocyanin, das Sauerstoffcarrierprotein bei Crustaceen, wird im Hepatopankreas synthetisiert und spielt eine zentrale Rolle in der Immunabwehr. Es besitzt eine Größe bis 10^7 kDa und enthält Kupfer als zentrales Atom. Haemocyanin besteht aus multiplen Hexameren, wobei jedes Hexamer wiederum aus mit bis zu 75 kDa großen Monomeren aufgebaut ist. Jedes Monomer weist drei Domänen auf, wobei die zweite kupferbindend ist (Decker et al., 2001a). Durch den Besitz von Phenoloxidase kommt den Haematocyten eine zentrale Rolle in der Abwehr zu (Decker und Rimke, 1998). Die Phenoloxidase ist ein Enzym vom Tyrosinasetypus und beteiligt sich an der Melaninsynthese, an der Gerinnung der Haemolymphe, an der Haematocytenlokomotion und an der Sklerosierung des Exoskeletts mit N-Acetyldopamin als Substrat. Außerdem verfügt die Phenoloxidase über antimikrobielle und lytische Eigenschaften (Decker et al., 2001b). Lipopolysaccharide, β -1,3-Glucan, Peptidoglycan und Lipoteichonsäure aus Bakterien binden an ein „BGBP“, ein „ β -1,3-Glucan-bindendes Protein“ oder an ein

„LGBP“, ein „ β -1,3-Glucan und LPS-bindendes Protein“, die beide frei in der Haemolymphe zirkulieren und eine Gedächtnisfunktion besitzen. Die Synthese von BGBP findet im Hepatopankreas, die der LGBP in den Haematocyten selbst statt. Nach der Bindung von Antigen an das jeweilige Bindeprotein kommt es zur Bindeprotein-Haematocyteninteraktion, die über einen spezifischen Rezeptor stattfindet (Barracco et al., 1991). Daraufhin degranulieren die Haematocyten und eine Prophenoloxidase wird mit einem prophenoloxidaseaktivierendem Enzym (ppa), eine trypsinähnliche Proteinase, freigegeben (Barracco et al., 1991). Durch mikrobielle Stoffwechselprodukte, LPS und β -1,3-Glucane wird ppa aktiviert. Die Prophenoloxidase wird sogleich enzymatisch in Phenoloxidase überführt. Phenoloxidase ist ein kupferhaltiges Enzym und katalysiert in der Haemolymphe die Reaktion von Monophenolen zu Diphenolen und die Oxidation von Diphenolen zu Chinonen, die dann nicht-enzymatisch zu Melanin polymerisieren. Durch Anheftung von Phenoloxidase an die Oberfläche von Parasiten wie *Aphanomyces astaci*, aber auch an Wunden und anderer körperfremder Oberflächen, können diese melanisiert werden. Ebenfalls wird eine 76 kDa Haem-enthaltende Peroxidase, Peroxinectin, die in den Granula der Haematocyten gespeichert ist, bei der Degranulation freigesetzt. Peroxinectin stimuliert die Abkapselungsprozesse, die Phagozytoseaktivität und die haematocytäre Degranulation, im Sinne einer initialen Degranulationsverstärkung. Weiterhin bindet Peroxinectin an Haematocyten, die Superoxiddismutaseaktivität besitzen, so dass unter Anwesenheit von Sauerstoff und der Peroxidaseaktivität des Peroxinectins H_2O_2 entsteht. Dieses wird sogleich von Peroxinectin zur Herstellung hypochloriger Säure (HOCl) verwendet. Hypochlorige Säure und H_2O_2 wirken sodann toxisch auf Mikroorganismen (Bangyeekhun, 2002; Kawabata und Nagai, 2000). Um eine überschießende Aktivierung des Prophenoloxidasystems zu vermeiden, werden Proteinaseinhibitoren benötigt. Pacifastin, ein 155 kDa Trypsininhibitor, und ein Alpha-macroglobulin hemmen die Prophenoloxidase (Bachere et al., 2001; Bangyeekhun, 2002; Decker et al., 2001b; Decker und Rimke, 1998; Kawabata und Nagai, 2000).

Die Gerinnung bei Crustaceen verhindert einerseits Blutverluste, dient aber auch der Immobilisation von eingedrungenem Antigen im Bereich der Wunde. Bei Crustaceen spielen ein Plasmaklumpprotein und eine aus Haematocyten stammende Transglutaminase eine zentrale Rolle. Das Klumpprotein der Krebstiere ist ein Lipoprotein der „high density-Klasse“ und ist aus 210 kDa Subunits aufgebaut. Es wird im Hepatopankreas gebildet und von dort in die Haemolymphe abgegeben. Die Transglutaminase wird in den Haematocyten synthetisiert und auch dort gespeichert. Sie induziert die Bindung der Klumpproteine untereinander in Anwesenheit von Calciumionen. Es entsteht eine gelartige Substanz im Bereich der Wunde (Kawabata und Nagai, 2000). Das crustaceale Gerinnungssystem ähnelt dem vertebralen Komplementsystem. Durch mikrobielle Polysaccharide werden die Komponenten des Gerinnungssystems freigesetzt. Faktor C, ein Protein mit einer Serinproteinasedomäne und einer LPS-Binderegion, bindet an LPS und wird autokatalytisch aktiviert. Die nun aktive Form C aktiviert Faktor B, eine Serinproteinase, welcher wiederum eine weitere Serinproteinase („Proclotting Enzyme“) akti-

viert. Dieses „Proclotting Enzyme“, die dritte Serinproteinase, kann ebenfalls durch einen Faktor G, der durch β -1,3-Glucane in eine aktive Form überführt wird, aktiviert werden. Das „Proclotting Enzyme“ bindet schließlich an Coagulogen, ein Klumpprotein ähnlich dem vertebralen Fibrinogen und induziert die Coagulinbildung, welches zu einem Gel aggregiert (Abb. 27), (Bangyeekhun, 2002).

Antimikrobielle Peptide, die in der Immunabwehr tätig werden, wurden intensiv bei *Drosophila melanogaster* studiert (Bangyeekhun, 2002). Sieben antimikrobielle Peptide wurden bei *Limulus polyphemus* gefunden (Iwanaga und Kawabata, 1998), zwei in *Carcinus maenas* (Schnapp et al., 1996), eins in *Pacifastacus leniusculus* (Lee et al., 2003) und verschiedene Penaeidine in *Penaeus vannamei* (Bachere et al., 2001). Alle Peptide weisen ein breites Spektrum an antimikrobieller Aktivität gegen Pilze und Bakterien auf. Sie werden in den Haematocyten synthetisiert und im Rahmen einer Immunantwort freigesetzt. Was die Freisetzung genau induziert, ist jedoch noch nicht bekannt (Bangyeekhun, 2002).

In Shrimps hat man kürzlich drei verschiedene Penaeidine gefunden. PvHCT aus *Penaeus vannamei* und PsHCT 1+2 aus *Penaeus stylirostris*. Alle sind zu 95-100% identisch mit dem C-terminalen Ende des Haemocyanins und stellen so ein Fragment dar, das bei Pilzinfektionen, aber auch mikrobiellen Infektionen, enzymatisch vom Haemocyanin abgespalten wird. Die Größe dieser Peptide liegt bei 2753,2-8362,8 kDa. *Pacifastacus leniusculus* weist ein ähnliches Peptid wie PvHCT auf. Dieses Astacidin-1 besitzt eine Länge von 16 Aminosäuren und hemmt gram-positive und gram-negative Bakterien in Anwesenheit von LPS (Bachere et al., 2001; Lee et al., 2003).

Die in der Haemolymphe vorkommenden freien Aminosäuren dienen der Herstellung des osmotischen Druckes. Bei Crustaceen sind vor allem Alanin, Glycin und Prolin zu finden (Burton, 1992; Camien et al., 1951).

Die Hemmung mikrobieller Proteinase ist eine weitere Möglichkeit Antigene abzuwehren. Dies geschieht über crustaceale Proteinaseinhibitoren, wie Alphamakroglobulin, Serpin, Metalloproteinaseinhibitoren, Cysteinproteinaseinhibitoren und Pacifastin. Pacifastin ist eine kürzlich neu entdeckte Serinproteinase mit einer cysteinreichen Domäne, die zusätzlich einen hemmenden Einfluss auf das Prophenoloxidasystem besitzt (Bangyeekhun, 2002). Der Mechanismus der Proteinaseblockade ist bei allen Proteinaseinhibitoren gleich. Sie binden an den reaktiven Bereich der Proteinase und hemmen so die proteolytische Aktivität. Sie können frei in der Haemolymphe, in Haematocyten und in der Cuticula vorkommen und verhindern jedoch nicht nur mikrobielle proteolytische Aktivitäten, sondern regulieren auch körpereigene Proteinase (Bangyeekhun, 2002).

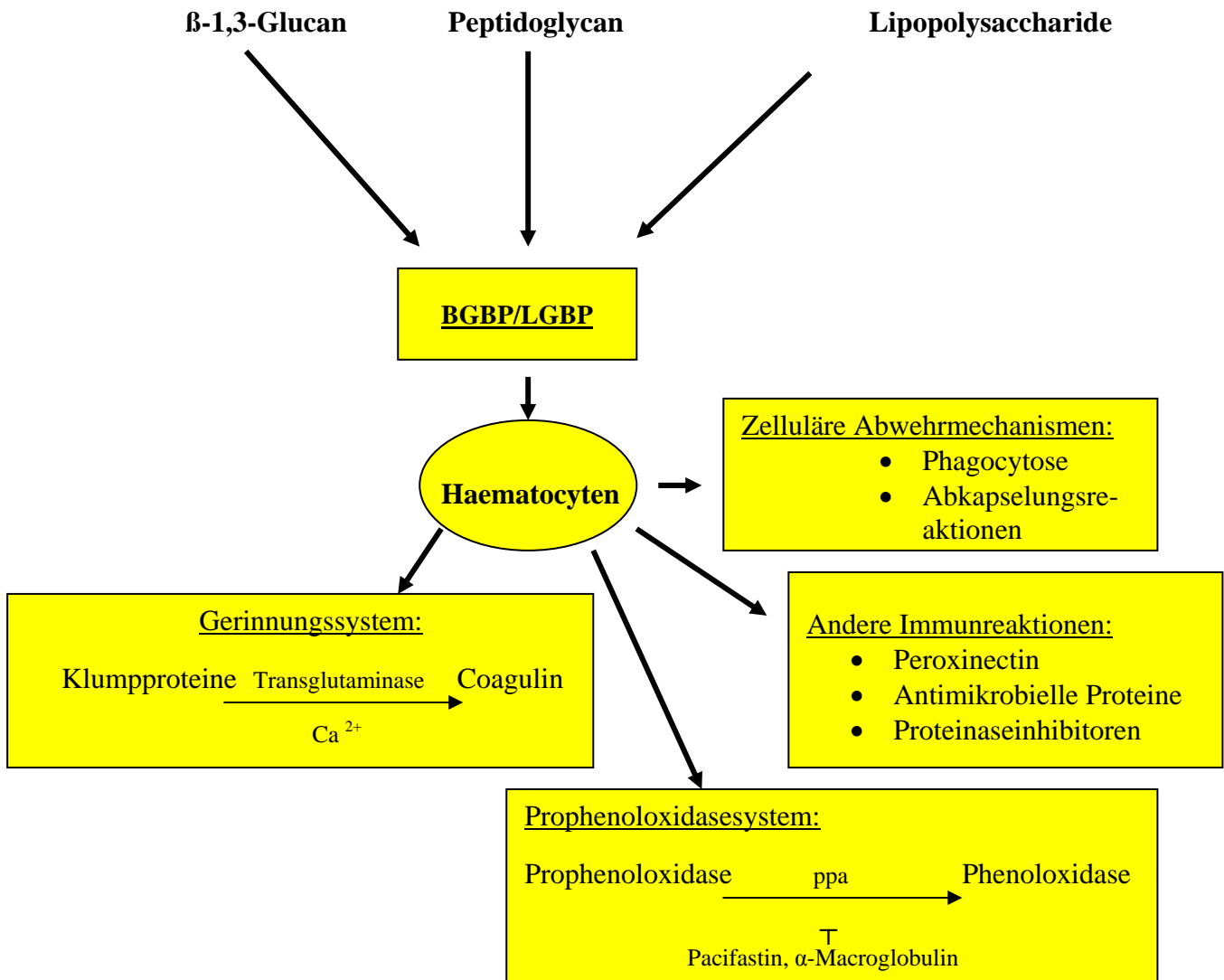


Abbildung 27: Schematische Übersicht über die Abwehrmechanismen bei Crustaceen; verändert nach Bangyeekhun, E.: „Parasite on crayfish, characterisation of their pathogens, host interactions and diversity.“ Dissertation for the degree of doctor of philosophy in comparative physiology presented at Uppsala University, 2002, 46 Seiten.

8. Physiologie

8.1. Atmung

Aufgrund der besonderen Anatomie der respiratorischen Organe landlebender Krebse wird die Physiologie der Atmung bei Coenobiten im Allgemeinen und bei *Birgus latro* im Speziellen bevorzugt beschrieben. Grundsätzlich kann man sagen, dass bei zunehmender Terrestrizität ein Schwund der Kiemenanzahl und deren effektiver Oberfläche stattfindet, bei gleichzeitiger Versteifung der Kiemenlamellen und Verdickung des entsprechenden Epithels und der Cuticula (Greenaway, 1998; Greenaway, 2003). Dieses Phänomen findet sich bei allen terrestrisch lebenden Brachyuren und in besonderem Maße auch bei Coenobiten. *Birgus latro* besitzt das geringste Gewicht der spezifischen Kiemenfläche unter den decapoden Arten, was auf eine untergeordnete Rolle hinsichtlich des Gasaustausches hinweist (Greenaway, 1998; Greenaway, 2003). Stattdessen erfolgt die Sauerstoffaufnahme über die großen, evaginierten branchiostegalen Lungen. Die Cuticula und Epidermis, die die Lungenmembran ausmachen, sind extrem dünn und bilden einen geringen Gasaustauschdiffusionsweg (Farrelly and Greenaway, 1994). Aufgrund Messungen des prae- und postbranchialen CO₂-Gehaltes wurde festgestellt, dass die Kiemen den Ort der CO₂-Elimination darstellen und vor allem bei der Osmoregulation mitwirken (Greenaway, 1998). Wegen der reduzierten Kiemenanzahl bei Coenobiten - *Coenobita scaevola* weist beispielsweise eine ähnliche reduzierte Kiemenoberfläche wie *Birgus latro* auf - muss auch hier die Sauerstoffsättigung in einem anderen Organ geschehen. Da Coenobiten physiologischerweise Schneckenhäuser bewohnen - eine Eigenschaft, die *Birgus latro* nur noch in seinem Jugendstadium aufweist und im Adultstadium abgelegt hat - ist die Ausbildung von raumfordernden Branchiostegiten nicht möglich (Greenaway, 1998; Greenaway, 2003). Daher sind diese bei Coenobiten klein und besitzen eine hohe Blut-Gas-Diffusionsschranke mit einer ineffektiven vaskulären Versorgung. Aufgrund dessen entwickelte sich ein weiteres Organ, das den Funktionsverlust der Kiemen und der Branchiostegiten kompensiert. Die abdominalen Lungen besitzen einen für den Gasaustausch effektiven, sehr geringen Diffusionsweg und werden von einem komplexen vaskulären System umgeben. Sie stehen mit der Luft im oberen Bereich des Schneckenhauses in Verbindung, wobei jedoch noch nicht klar ist, wie diese im Schneckenhaus erneuert wird. Einige Autoren vermuten, dass durch die Carapaxbewegungen eine Art Konvektion entstehe. Der ventrale Bereich des Abdomens steht ständig mit dem Wasser im Schneckenhaus in Verbindung und ist daher nicht im Sinne eines Gasaustauschorgans modifiziert (Farrelly und Greenaway, 1992; Farrelly und Greenaway, 1994; Farrelly und Greenaway, 2005; Greenaway, 1998; Greenaway, 2003).

Ein weiterer Typ eines für die Sauerstoffaufnahme verantwortlichen Organes sind die sogenannten „Gas Windows“ von Porzellankrabben. Sie funktionieren ähnlich wie Abdominallungen und sorgen besonders bei sehr hohen Temperaturen für eine ausreichende Sauerstoffsättigung. Aufgrund der starken Abflachung des Körpers bei Porzellankrebsen, die diesen erlaubt

schmale Felsspalten als Versteck zu nutzen, ist eine Ausbildung von Branchiostegiten und Abdominallungen nicht praktikabel (Greenaway, 2003).

Die Ventilation der Kiemen und Lungen ist bei Coenobiten, aber auch bei allen anderen Crustaceen durch Scaphognathiten gesichert. Die Ventilationsrate kann durch Veränderung des Scaphognathitenschlags variieren (Taylor, 1976). Die Kontrolle der Ventilation geschieht hauptsächlich über den CO₂-Gehalt der Hämolymphe. Ein Absinken des Sauerstoffpartialdruckes unter 90 Torr (mmHg) in der Inspirationsluft führt außerdem zu verstärkter Ventilation. Im Gegensatz dazu ist die ventilatorische Antwort auf einen hohen PCO₂ bei *Coenobita clypeatus* gering, so dass primär eine Kontrolle über den PO₂ geschieht - ähnlich bei aquatischen Crustaceen. Dies weist auf einen aquatischen Ursprung hin, so der Autor (Greenaway, 2003). *Coenobita clypeatus* befeuchtet seine Kiemen mit Wasser aus dem Schneckenhaus, so dass der O₂-Gehalt des Wassers ein Regulator für die Ventilationsrate der Scaphognathiten zu sein scheint (Greenaway, 2003). Vertikalbewegungen des Carapax wurden bei *Birgus latro* und Coenobiten beschrieben, tragen aber nach Greenaway (2003) nur wenig zum effektiven Gasaustausch bei. Die verstärkte Carapaxbewegung während Hypoxie und Hyperkapnie, wie es bei *Coenobita clypeatus* berichtet wurde, entsteht vielmehr durch die vermehrte Ventilation der Abdominallungen. Über 90% des Sauerstofftransportes findet durch Bindung an das Haemocyanin statt, nur 10% ist gelöster Sauerstoff, der frei in der Hämolymphe vorkommt (Greenaway et al., 1988). Der Sauerstoffgehalt der arteriellen Hämolymphe ist dabei bei *Birgus latro* mit 1,1 mmol⁻¹ an vorderster Stelle unter den Crustaceen (Greenaway et al., 1985). Die Sauerstofftransportkapazität bei *Birgus latro* und Coenobiten liegt im oberen Bereich von decapoden Crustaceen und beträgt 1,85 mmol⁻¹ bei *Birgus latro* und 1,51 mmol⁻¹ bei *Coenobita compressus* (Greenaway, 2003). Die Sauerstoffaffinität der respiratorischen Pigmente liegt dabei im mittleren Bereich von Decapoden und beträgt bei ruhenden und erregten Coenobiten 12-19 Torr und bei *Birgus latro* 13,6 Torr, beides gemessen bei 30°C. *Birgus latro* weist einen hohen „Bohr-Shift“ in seiner haemocyanen Sauerstoffaffinität auf, der mit einem Bohreffekt bei einem pH-Wert von 8-7,3 auftritt. Dies erleichtert die Sauerstofffreisetzung während Anstrengungen und stellt sicher, dass die Sauerstoffbindung auch bei niedrigeren pH-Werten und erhöhten CO₂-Gehalten vorhanden ist (Greenaway et al., 1988; Greenaway et al., 1985; Morris et al., 1988). Die Sauerstoffbindung sinkt wie bei Vertebraten auch bei *Birgus latro* bei steigender Temperatur, respektive bei Aufregung und Anstrengung und erleichtert so die Sauerstoffabgabe in die Gewebe. Da *Birgus latro* jedoch vornehmlich in stenothermalen Gebieten und Wäldern vorkommt, ist die Sensitivität des Haemocyanins bezüglich der Sauerstoffbindung von untergeordneter Bedeutung. Coenobiten weisen im Gegensatz zu *Birgus latro* eine temperaturinsensitive Bindefähigkeit auf. Dies ist vorteilhaft, da Coenobiten Gebiete mit größerer Temperaturspanne bewohnen und so eine ausreichende Sauerstoffversorgung gewährleisten muss. Der Sauerstoffverbrauch terrestrischer Coenobiten liegt im Bereich anderer terrestrischer decapoder Crustaceen und steigt bei erhöhter Temperatur, wobei die Sauerstoffabgabe an die

verschiedenen Gewebe mit der Temperatursensitivität des Haemocyanins korreliert (Burggren und McMahon, 1981).

Im Gegensatz zu Coenobiten, bei denen die Abdominallungen hauptsächlich für die Sauerstoffversorgung zuständig sind, sind dies bei *Birgus latro* die „Lungen“, das Branchiostegalorgan, das durch die Evaginationen der Branchiostegiten entsteht. Dies zeigten Greenaway und Mitarbeiter (1985), indem sie den Sauerstoffgehalt der perikardialen Haemolymphe, die ein Gemisch aus pulmonaler Haemolymphe und Kiemenhaemolymphe darstellt, verglichen. Dabei fiel auf, dass der Sauerstoffpartialdruck der perikardialen Haemolymphe deutlich niedriger war als der der pulmonalen Haemolymphe, was darauf hinweist, dass vornehmlich das Branchiostegalorgan bei *Birgus latro* für die Sauerstoffaufnahme zuständig ist. Der CO_2 -Verlust geschieht in geringem Maße über die „Lungen“, einerseits im Sinne einer simplen Diffusion entlang des Druckgradienten, wobei dieser Weg der Ausscheidung vernachlässigbar zu sein scheint (Greenaway et al., 1985). Andererseits tritt bei Belastung und erhöhtem CO_2 -Partialdruck eine regulative Hyperventilation mit einem vermehrten Abatmen von CO_2 auf. Die dafür wichtige Carboanhydrase befindet sich membrangebunden an Epithelzellen der Lunge und katalysiert die CO_2 -Synthese aus HCO_3^- und H^+ . Der größte Verlust wird aber durch die CO_2 -Ausscheidungsfähigkeit der Kiemen erreicht. Sie besitzen neben der membrangebundenen Carboanhydrase auch eine cytoplasmatische Fraktion des Enzymes und weisen somit eine höhere Carboanhydraseaktivität als die Lungen auf (über $3000 \mu\text{mol}^{-1}\text{CO}_2 \text{min}^{-1}$), die jedoch, und dies in beiden Fällen, limitiert ist (Greenaway et al., 1985; Morris, 2001). Coenobiten erweisen sich als ausdauernde Läufer. Wheatly und Mitarbeiter (1986) konnten zeigen, dass *Coenobita compressus* über fünf Stunden eine Fortbewegungsgeschwindigkeit von $0,02\text{-}0,03 \text{ kmh}^{-1}$ aufrechterhalten konnte und Distanzen von über 150 m erreichte. Dabei passten sich die respiratorischen und zirkulatorischen Parameter innerhalb von 30 Minuten nach Beginn der Belastung an, so dass keinerlei Laktatakkumulationen entstanden sind. Dies sieht jedoch anders aus bei *Birgus latro*. Dieses Tier ist ein obligater Sauerstoffatmer, der nur noch Wasser aufsucht, um Eier zu legen oder zu trinken. Im freien Feld konnte beobachtet werden, dass sich die Krabbe nur langsam fortbewegt und öfters für längere Zeit in Starre verfällt. Das Tier legt physiologischerweise große Distanzen während der Futtersuche oder bei der Rückkehr zum Wasser in der Laichsaison zurück, beides aber über einen längeren Zeitraum mit vielen Pausen. Schnelle Fortbewegung wird lediglich bei Aufregung und Angriffen beobachtet, doch sobald das Tier das schützende Versteck erreicht hat, pausiert es wieder. Dies liegt darin begründet, dass *Birgus latro* kein hohes aerobes Leistungsvermögen besitzt. Vielmehr steigt bei Beanspruchung relativ schnell - nach ca. 30 Minuten - der Haemolymphlaktatwert aufgrund eines anaeroben Stoffwechsels. *Birgus latro* nutzt die anaerobe Glykolyse bei Beanspruchung zur Energiebereitstellung und gleichzeitig wird so einer übermäßigen CO_2 -Produktion und damit dem Problem der limitierten CO_2 -Abgabe aus dem aeroben Metabolismus aus dem Wege gegangen (Greenaway et al., 1985). Die Laktatspiegel bei erregten Tieren erreichen Konzentrationen von $25\text{-}40 \text{ mmol/l}$ und sind so deutlich höher als bei anderen untersuchten Crustaceen. Durch das

folgliche Absinken des Haemolymph-pH-Wertes kommt es zu einer verminderten Sauerstoffbindefähigkeit des Haemocyanins und somit zu einer Sauerstoffschuld. Die Rückkehr zur Ausgangskonzentration wird über die Oxidation des Laktats erreicht. In dieser Phase erscheint das Tier refraktär und kaum ansprechbar auf äußere Reize. Laktat wird langsam durch die Laktatdehydrogenase zu Pyruvat synthetisiert und kann bei einer Rückzahlung der O₂-Schuld in den aeroben Stoffwechsel eingehen (Greenaway und Morris, 1989).

Die Laktatdehydrogenase findet sich bei *Birgus latro* in höchsten Konzentrationen in der Bein- und Herzmuskulatur. Hier kommt es zu maximaler L-Laktatproduktion bei einem pH-Wert von 7, bei pH 6 und 8 sinkt dagegen die Umsatzgeschwindigkeit. In geringem Maße wird hier auch Pyruvat aus Laktat produziert. Die Kiemen und die Haemolymphe weisen dagegen nur eine geringe Enzymaktivität in Richtung Laktat auf (Greenaway und Morris, 1989).

Die Laktatdehydrogenase vom H₄-Typ findet sich in vertebralen Myokardialzellen. Bei einer Pyruvatkonzentrationserhöhung sinkt die Umsatzgeschwindigkeit zu Laktat, um Pyruvat in den aeroben Stoffwechsel einzuschleusen (Abb. 28), (Greenaway und Morris, 1989). Neben dem H₄-Typus ist bei Vertebraten auch ein M₄-Typ im Skelettmuskel charakteristisch. Dieser hat die Eigenschaft einen hohen Pyruvatumsatz bei niedriger Substratkonzentration zu erzielen. Greenaway und Morris (1989) konnten im Versuch zeigen, dass die Laktatdehydrogenase des Beinmuskels von *Birgus latro* stark der von Vertebraten ähnelt. Bei normalen pH-Werten findet keine Substratinhibition statt, jedoch kommt es in der Azidose zu einer Hemmung des Enzyms und so zu einer unterdrückten Synthese saurer Stoffwechselprodukte in einem ohnehin schon azidotischen Tier. *Birgus latro* ist daher für kurze Sprints gewappnet, gerät aber schnell in eine Laktatazidose und Sauerstoffschuld, für deren Beseitigung er eine Refraktärperiode, in der es zu Oxidation von Laktat kommt, benötigt, so Greenaway und Morris (1989).

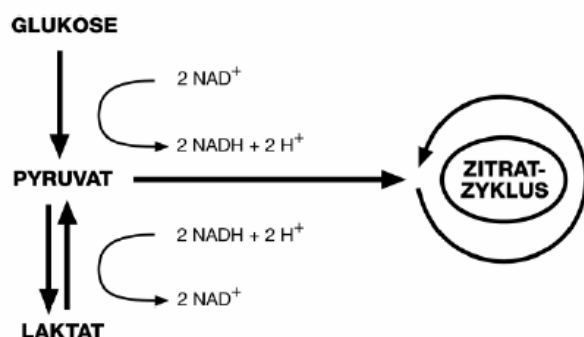


Abbildung 28: Zusammenhang zwischen Glukose, Pyruvat und Laktat.

Die Kompensation der metabolischen Azidose geschieht über einen Calciumanstieg in der Haemolymphe. Calcium wird aus dem im Exoskelett befindlichen CaCO_3 herausgelöst. Das übrig bleibende $[\text{CO}_3]^{2-}$ fängt die in der Azidose vorhandenen Protonen ab. Das entstandene H_2CO_3 wird über das Kiemengewebe ausgeschleust. Verschiedene Ionenaustauscher, wie H^+/Na^+ -Austauscher oder $\text{HCO}_3^-/\text{Cl}^-$ -Austauscher werden zudem tätig (Greenaway et al., 1985).

Sowohl Taylor (1976) als auch Wachter und Mitarbeiter (1997) sprachen Laktat eine Signalfunktion zu. Sie untersuchten die Auswirkungen von Laktat auf *Carcinus maenas*. Da *Carcinus maenas* aufgrund seiner hohen Umwelttoleranz nicht selten täglichen und saisonalen physikochemischen Schwankungen in seiner Umgebung unterworfen ist, tritt eine Laktatakkumulation infolge Hypoxie häufig auf. Trotz hoher physikalischer und metabolischer Adaptationen an die Umwelt, zeigt *Carcinus maenas*, wie auch andere Crustaceen, Verhaltensänderungen. Das Abtauchen in kältere Gewässer down-reguliert den Stoffwechsel im Sinne eines verringerten Energieverbrauches. Die haemocyanäre Sauerstoffbindung wird optimiert und einer Laktatacidose wird entgegengewirkt. Laktat besitzt insofern eine Signalfunktion für Crustaceen, als dass es in Situationen gebildet wird, die für das Tier auf längere Sicht nicht zu dulden sind und das Tier so veranlasst wird, andere Lebensräume aufzusuchen.

8.2. Osmoregulation

Ontogenese der Osmoregulation

Der Salzgehalt des Wassers ist ein Umweltfaktor, der mit seinen Schwankungen einen Einfluss auf die Ionenzusammensetzung und die Osmolalität der Körperflüssigkeit bei aquatischen Crustaceen ausübt, unter denen sich Spezies befinden, die eine physiologische Osmoregulation besitzen, um bei einer Änderung der Außenwelt ihren osmotischen Wert aufrecht zu erhalten (Charmantier und Charmantier-Daures, 2001; Gehring und Wehner, 1995).

Es werden drei Gruppen innerhalb der Ontogenese der Osmoregulation unterschieden. In die erste Gruppe fallen Tiere, bei denen kein nennenswerter Unterschied zwischen der larvalen und adulten osmoregulatorischen Fähigkeit besteht. Diese Tiere sind zumeist marine, stenohaline Crustaceen mit schwacher osmoregulatorischer Fähigkeit, sogenannte Osmokonformer oder euryhaline Tiere. Als Vertreter dieser Gruppe können die Miesmuschel *Mytilus edulis* oder die Meereskrabbe *Lithodes maja* genannt werden (Charmantier und Charmantier-Daures, 2001; Gehring und Wehner, 1995). Die zweite Gruppe wird durch Tiere charakterisiert, bei denen die osmoregulatorische Fähigkeit schon im ersten postembryonalen Stadium vorhanden ist. Die Adulten sind euryhalin und leben im Salzwasser mit stark schwankendem Salzgehalt oder im Süßwasser. In diese Gruppe fallen Süßwasserkrebse oder die chinesische Wollhandkrabbe, *Eriochelone sinensis* (Charmantier und Charmantier-Daures, 2001). Die dritte Gruppe kennzeichnet sich durch Tiere aus, deren Larven zuerst osmokonform sind, sich dann zu schwachen Osmoregulatoren entwickeln und erst im Adultstadium die volle osmoregulatorische Fähigkeit besitzen. Hierunter fallen *Carcinus maenas*, *Homarus americanus* und die Familie der Penaeidae (Charmantier und Charmantier-Daures, 2001).

Die Entwicklung der osmoregulatorischen Fähigkeit ist abhängig von der Ausbildung der für die Ionenregulierenden wichtigen Strukturen, wie hauptsächlich Na^+/K^+ -ATPase und Carboanhydrase. Diese Strukturen treten innerhalb der Entwicklung auf, so dass es bei anatomischen Veränderungen, beispielsweise bei Ausbildung eines osmoregulatorischen Epithels, auch zu physiologischen Modifikationen kommt, wie eine verstärkte Na^+/K^+ -ATPase-Expression. Dies ist vor allem der Fall in Gruppe 3. In Gruppe 1 treten dagegen keinerlei nennenswerte osmoregulatorische Veränderungen im gesamten Lebenszyklus auf (Charmantier und Charmantier-Daures, 2001). Es wird hypothetisiert, dass schon in Gruppe 2 während der Embryogenese eine osmoregulatorische Fähigkeit vorhanden ist. Die Gruppe 2 kann in zwei weitere Untergruppen aufgeteilt werden, in denen entweder die embryonale Entwicklung intern stattfindet, respektive in der Brutkammer des Muttertieres, oder extern, bei der das Ei in direktem Kontakt mit dem Außenmedium steht.

In der ersten Untergruppe entwickelt sich das Ei in der mütterlichen Brutkammer. Die embryonale Körperosmolalität ist isoosmotisch zur Osmolalität der Brutkammer, die von der Haemo-

lymphe der Mutter umgeben ist. Diese ist entweder hyposmotisch in hypersalinem Wasser oder hyperreguliert in Süßwasser. Dieser Mechanismus bietet dem Embryo Schutz. Kurz vor dem Schlupf öffnet sich die Brutkammer und entlässt ihren Inhalt in das umgebende Medium. Der Embryo, der sich bereits in der Brutkammer mit seinen osmoregulatorischen Organen entwickelt hat, ist dann auch zur Osmoregulation befähigt.

In der zweiten Untergruppe sind die Eier an die Pleopoden des Weibchens geheftet und stehen so in direktem Kontakt mit dem Wasser. Die Osmolalität der embryonalen Körperflüssigkeit ist hyposmolar unter hypersalinen Bedingungen und hyperosmolar unter Süßwasserbedingungen. Die Eihülle schützt den Embryo bis er seine osmoregulatorische Fähigkeit ausgebaut hat. Bei Süßwasserkrebsen ist ein sogenanntes „Neck Organ“ im Kopfbereich für die Osmoregulation verantwortlich. Es besitzt Ionentransportzellen zur Salzaufnahme und Wasserekkretionsorgane. Das Organ degeneriert beim Schlupf, wobei gleichzeitig die endgültigen osmoregulatorischen Organe ausgebildet werden (*Artemia salina*) (Bouaricha et al., 1994; Charmantier und Charmantier-Daures, 2001).

8.2.1. Ontogenese der Osmoregulation bei *Carcinus maenas*

Adulte *Carcinus maenas* können über längere Zeit in Gewässern mit niedriger Salzkonzentration leben. Ihre Larven benötigen dagegen höhere Salzgehalte von mindestens 20 ppt. Unter 20 ppt Salinität wird der Zoeaschlupf und jegliche Entwicklung unterbunden (Anger et al., 1998; Nagaraj, 1993). Bei *Carcinus maenas* kann die Entwicklung der Osmoregulation als eine morphologische Zweistufenmetamorphose verstanden werden, die zugleich auch osmophysiologische Veränderungen mit sich bringt (Cieluch et al., 2004). In osmoregulatorischer Hinsicht entwickelt sich *Carcinus maenas* von einer zuerst osmokonformen Zoelarve zu einer schwach hyperregulierenden Megalopalarve. Erst in einem zweiten Entwicklungsschritt wird aus der Megalopa ein effektiv hyperregulierendes Adulttier entstehen. Die frisch geschlüpfte Zoea zeigt eine schwache hyperregulative Funktion, die dann in den folgenden drei Zoeastadien wieder verschwindet um beim Megalopastadium wieder aufzutauchen. Cieluch und Mitarbeiter (2004) vermuteten, dass die Fähigkeit zur schwachen Hyperregulation im ersten Zoeastadium überlebensnotwendig ist, da die Larven in Gewässern mit niedrigerem Salzgehalt schlüpfen und dann mit der Flut hinausgetragen werden. Die Fähigkeit zur Hyperregulation könnte durch eine temporäre Ausbildung von Ionocyten gekennzeichnet sein, was jedoch noch bewiesen werden muss.

Die Zoeastadien zwei und drei stellen dagegen echte marine Osmokonformer dar, die Gewässer mit mindestens 20 ppt Salzgehalt benötigen. Das folgende Megalopastadium ist durch Hyperregulation in Wasser mit 10 ppt Salinität befähigt. Die hyperregulative Eigenschaft steigt ab diesem Stadium bis zum Adulttier kontinuierlich an. Die Ausbildung und Befähigung zur Os-

moregulation korreliert mit der Expression von Na^+/K^+ -ATPase und der Entwicklung der Kiemen. Die morphologischen Veränderungen in der Entwicklung von *Carcinus maenas*, die für die Osmoregulation nötig sind, sollen hier kurz angeschnitten werden. Im letzten Zoeastadium besitzen die Kiemen noch undifferenzierte Knötchen; noch wird keine Na^+/K^+ -ATPase gefunden. Mit fortschreitender Kiemenausbildung im Megalopastadium beginnt auch die Differenzierung der Ionentransportzellen. Basolaterale Einstülpungen der Zytoplasmamembran, Mitochondrien und apikale Mikrovilli werden erkennbar. Zudem besitzen die Ionocyten auch Na^+/K^+ -ATPase-Tätigkeit. Diese Veränderungen beschränken sich jedoch zunächst nur auf die letzten beiden Kiemenpaare. Das Megalopastadium ist somit eine Art Wendepunkt hinsichtlich der Osmoregulation. Eine Veränderung von der osmokonformen Larve zum osmoregulierenden/hyperregulierenden Tier ermöglicht der Krabbe ein Einwandern in Gewässer mit erniedrigtem Salzgehalt. Das Auftreten von Na^+/K^+ -ATPase zeigt, dass die Kiemen nun zum Ionenaustausch befähigt sind. Mit weiterer Entwicklung zum Juveniltier erweitert sich die Fähigkeit zum Ionenaustausch auf die letzten drei Kiemenpaare. Die vorderen Kiemenpaare sind dagegen allein für den Gasaustausch verantwortlich (Charmantier und Charmantier-Daures, 2001).

8.2.2. Ontogenese der Osmoregulation bei *Homarus americanus*

Wie auch *Carcinus maenas* gehört *Homarus americanus* zum dritten Typ der Ontogenese der Osmoregulation. Die Entwicklung läuft über osmokonforme Zoealarven, schwach hyperregulierende Megalopastadien und zur vollen Osmoregulation befähigte Juvenil- und Adultstadien (Charmantier et al., 1988). Allerdings besitzen schon die Larvenstadien Zellen an den Epipoditen, die charakteristische Eigenschaften von Ionocyten aufweisen. Apikale Mikrovilli, basolaterale Einfaltungen und viele Mitochondrien deuten auf ein osmoregulatorisches Epithel hin. Na^+/K^+ -ATPase ist in den Epipoditenionocyten lokalisiert und nach der Metamorphose zum Megalopastadium auch an der Innenseite der Branchiostegiten zu finden. Ihre Häufigkeit und Aktivität nimmt mit fortschreitender Entwicklung zu, wie auch die osmoregulatorische Kapazität. Mit der Metamorphose und dem Übergang vom schwach hyperregulierenden Larvenstadium zum Postlarvalstadium differenzieren sich die Ionocyten der Branchiostegiten und die Ionocytenanzahl in den Epipoditen nimmt zu. Die Carboanhydraseaktivität steigt und die endokrine Kontrolle der Osmoregulation setzt ein (Pavicic-Hamer et al., 2003). Diese Veränderungen zusammen führen zu einer vermehrten Salinitätstoleranz. Die Ontogenese der Osmoregulation des Hummers findet daher in den Epipoditen und Branchiostegiten als ein Zweistufenprozess statt: eine frühe, embryonale Expression der Na^+/K^+ -ATPase in den Epipoditen führt zu einem schwach hyperregulierenden Tier, das dann in einer zweiten Phase, in der Metamorphose, aufgrund verstärkter Na^+/K^+ -ATPase-Expression und Enzymaktivität in den Branchiostegiten zu einem mehr und mehr effektiv osmoregulierenden Tier wird. Die Entwicklung geschieht

parallel zum Übergang von der planktonischen zur benthischen Phase (Lignot und Charman-tier, 2001). Werden Hummer in verdünntes Meerwasser gegeben, so steigt ihre Na^+K^+ -ATPase-Aktivität um das 1,4fache und die Epithelien der Epipoditen und Branchiostegiten hypertrophieren. Dies geschieht in ähnlicher Weise wie bei *Carcinus maenas*, jedoch scheinen Hummer schwächere Osmoregulatoren zu sein (Flik und Haond, 2000; Lucu und Devescovi, 1999).

Im Gegensatz zu *Carcinus maenas*, bei dem sich die Osmoregulation auf die hinteren Kiemenpaare beschränkt, geschieht in der Hummerentwicklung eine strikte Aufteilung. Die Atmung und Exkretion finden in den Kiemen statt, die Osmoregulation ist in den Epipoditen und Branchiostegiten lokalisiert (Haond et al., 1998; Lignot et al., 1999). Dem entgegen steht jedoch der Bericht von Flik und Haond (2000), in dem die Kiemen 40% der gesamten Na^+K^+ -ATPase-Aktivität besitzen und so einen größeren Beitrag zum osmoregulatorischen Ionen-transport liefern. Da die Antennen des Hummers (aber auch anderer Crustaceen) für die Erkennung von verschiedenen Gerüchen zuständig sind, wurde vermutet, dass auch sie als Salzrezeptoren fungieren. Hummer, denen die Antennen entfernt worden waren, zeigten jedoch weiterhin eine Antwort auf verminderte Salinitäten des Wassers. Allerdings wurden osmosensitive Rezeptoren in den Setae der Mundwerkzeuge des Hummers und in den Beinen von *Carcinus maenas* gefunden. Diese spielen jedoch eine untergeordnete Rolle in der Osmoregulation (Garm et al., 2004). Obwohl der amerikanische Hummer als stenohalin gilt und Salzgehalte nicht unter 25 ppt verträgt, können Jungtiere durchaus Gebiete mit fluktuierenden Salinitäten bewohnen. Beispielsweise finden sich Hummer in der Great Bay Estuary, New Hampshire, die im Sommer normalerweise Salzgehalte von 22-28 ppt aufweist. Im Frühjahr jedoch sinkt dieser oft unter 15 ppt. Langzeitexpositionen in niedrigen Salzgehalten werden aber dennoch nicht gut vertragen. Ein vermindertes Wachstum und fehlende Reproduktion sind meist die Folge. Im Labor konnten Dufort und Mitarbeiter (2001) nachweisen, dass sowohl juvenile als auch adulte Hummer Gewässer mit erniedrigten Salinitäten meiden, sofern diese Option zur Wahl steht.

8.2.3. Ontogenese der Osmoregulation bei Shrimps (Penaeidae)

Wie der Hummer und *Carcinus maenas* gehören auch die Shrimps der Familie Penaeidae in die dritte Gruppe der Ontogenese der Osmoregulation. Bouaricha und Mitarbeiter (1994) und Charmantier und Mitarbeiter (1988) untersuchten die morphologischen Veränderungen der Organe, die für die Osmoregulation zuständig sind, während der Shrimp-Entwicklung. Im Mysisstadium 2 und 3 erscheinen die Kiemen als Knospen, die eine Haemolymphkavität umschließen. Sie werden von einem einfachen Epithel bedeckt. Die Kiemenkammer ist noch nicht geschlossen und steht so mit dem Außenmedium in direktem Kontakt. Im ersten Postlarvalstadium wird die Knospe größer und die von ihr umschlossene Haemolymphkavität erweitert sich. Im vierten Postlarvalstadium setzt die Bildung des intralamellären Septums ein. Die die Kiemenlamelle versorgenden afferenten und efferenten Gefäße entstehen im fünften Postlarvalstadium, in dem sich auch die Kiemenkammer nun als ein geschlossener Raum präsentiert, der durch eine ventrolaterale Einfaltung der Branchiostegiten entstanden ist. Im zehnten Postlarvalstadium haben sich bereits einige wenige Kiemenorganellen gebildet und das Kiemenepithel weist nun eine Dicke von 0,1-0,7 µm auf. In drei Monate alten Juvenilen enthalten die Kiemen nicht mehr Organellen als im letzten Postlarvalstadium. Basale Membraneinfaltungen sind selten und Mikrovilli erscheinen nur inhomogen. Doch knappe zwei Monate später hat sich das Bild gewandelt. Jetzt herrschen Mitochondrien und zahlreiche Mikrovilli vor, basale Einfaltungen fehlen aber immer noch.

Die crustaceale Branchiostegalmembran bildet eine Art Pleura an der Innenseite der Kiemenkammern. Im zweiten Zoeastadium besitzt diese Membran zwei verschiedene Epitheltypen: ein dünnes Epithel, das wenig Differenzierung besitzt und ein dickeres mit weiten basalen Membraneinfaltungen und zahlreichen Mitochondrien. Freie Ribosomen und endoplasmatisches Retikulum sind hier ebenfalls zahlreich. Beide Epitheltypen reichen bis ins dritte Mysisstadium, wobei die differenziertere Form dorsoventral in die Pleura eingebettet ist und sich noch weiter differenziert hat. Erst im Postlarvalstadium bilden sich die Pleuradifferenzierungen wieder zurück, bis sie im Adultstadium ganz verschwunden sind.

Die Branchiostegiten bestehen aus einer inneren und einer äußeren Membran und einer dazwischen liegenden Haemolymphhöhle. Beide Epithelien werden durch Pfeilerzellen verbunden. Das äußere Epithel liegt direkt unter dem Carapax, ist dünn und wenig differenziert. Das innere dagegen ist dicker und seine Strukturen variieren innerhalb der Entwicklungsstadien. Im Mysisstadium drei zeigt die innere Membran einige differenzierte Zonen mit Mikrovilli, rauhem endoplasmatischem Retikulum und Mitochondrien. Die Dicke der Membran nimmt im Postlarvalstadium weiter zu, die Differenzierung bleibt jedoch gleich. Bei Adulten ist die Differenzierung der Membran verschwunden.

Die Epipoditen oder Mastigobranchien sitzen bei Shrimps zu sechst in der Kiemenkammer. Im Mysisstadium zwei und drei erscheinen sie zunächst als kleine Knospen an den

Protopoditen. Mit fortschreitender Entwicklung verlängern sie sich und werden mit Setae bedeckt. Voll entwickelt sind sie erst im elften Postlarvalstadium.

Zusammenfassung:

Kiemenknospen erscheinen am Ende der Larvenphase mit der sich auch das Epithel beginnt zu differenzieren. Es zeichnet sich ein Kiemenepithel ab, das sich aus Zellen mit apikalen Mikrovilli und Mitochondrien zusammensetzt. Eine morphologische Aufteilung in vordere, mittlere und hintere Kiemen gibt es bei Shrimps nicht und steht so im Gegensatz zum Kiemenaufbau anderer decapoder Crustaceen, wie beispielsweise *Eriocheir sinensis*, der ein dünnes respiratorisches Epithel in den vorderen Kiemen und ein dickes osmoregulatorisches Epithel in den hinteren Kiemenpaaren besitzt. Die Kiemen von Shrimps dienen hauptsächlich der Respiration und entwickeln sich zu ihrer eigentlichen Form und Funktion erst im Adultstadium vollständig. Sie weisen, anders als bei anderen Crustaceen, ein simples Epithel auf. Die Branchiostegalmembran und Pleura differenzieren sich erst im Zoeastadium 2, die Differenzierungen persistieren bis zum Postlarvalstadium und verschwinden wieder im Adultstadium. Es wird hypothetisiert, dass diese Strukturen osmoregulatorische Funktionen in den Voradultstadien besitzen (Bouaricha et al., 1994).

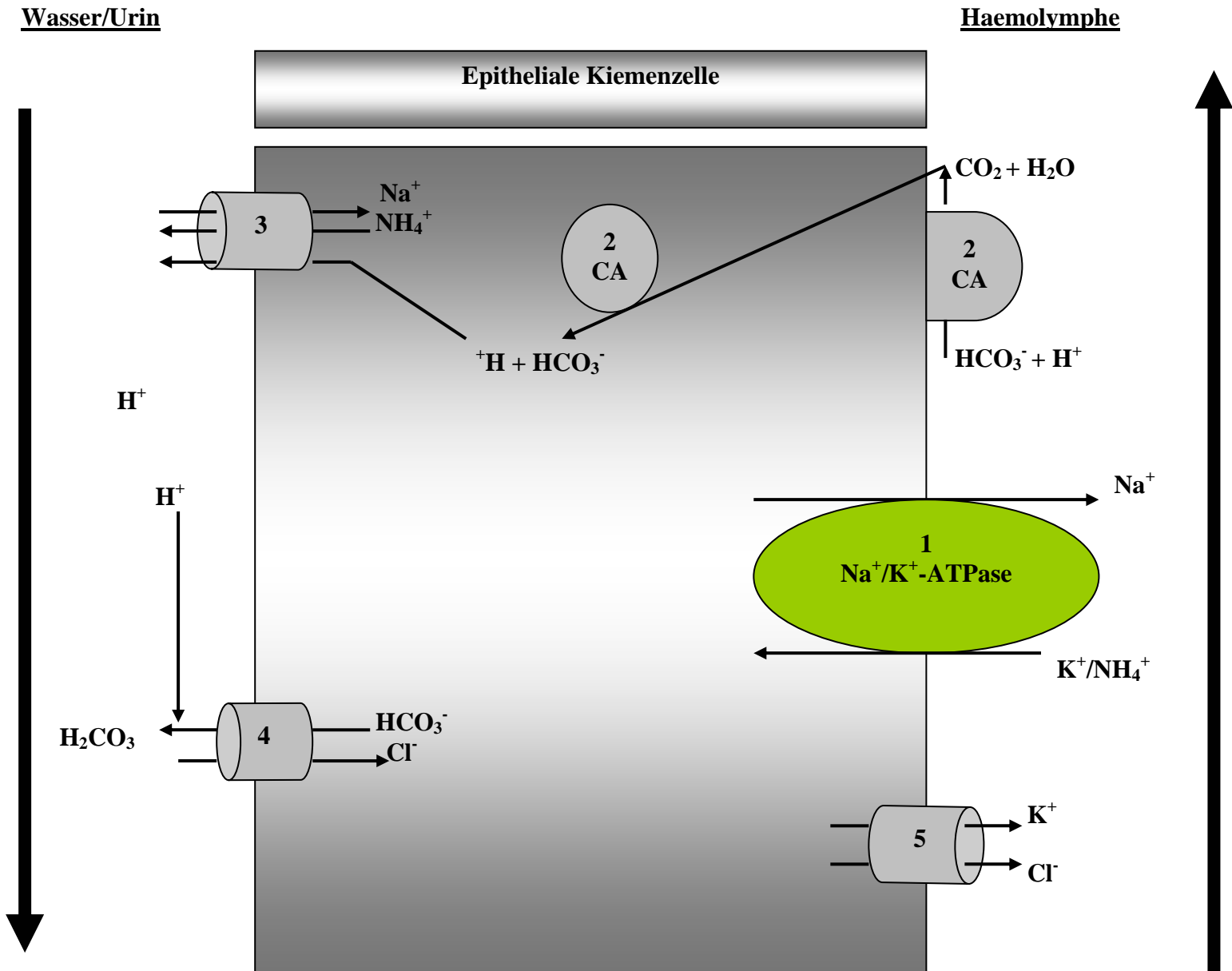
Die Zellen der Epipoditen ähneln denen der Ionocyten der hinteren Kiemen bei Krabben und sind hauptsächlich in der Osmoregulation tätig. Dies bestätigen auch hohe Na^+/K^+ -ATPase-Aktivitäten. In den Larvenstadien, in denen Kiemen und Epipoditen noch nicht präsent sind, übernehmen die Branchiostegiten und die Pleura die Osmoregulation, welche sich hier jedoch in den Juvenil- und Adultstadien verliert. Die Kiemen und Epipoditen treten im Mysisstadium auf, entwickeln sich postlarval weiter und entfalten ihre effektive Funktion im Adultstadium. So steigt auch die Salzgehaltstoleranz mit dem Auftreten der Epipoditen und erreicht ihr Maximum in den späten Postlarvenstadien und Juvenil-/Adultstadien. Zu diesem Zeitpunkt wandern die Stadien vom offenen Meer zu Küstenregionen, in denen physiologisch Salzgehaltsfluktuationen auftreten. Die Kiemen von Shrimps besitzen somit eine rein respiratorische Funktion, die der Epipoditen ist eine rein osmoregulatorische (Bouaricha et al., 1994; Charmantier et al., 1988).

Osmoregulation decapoder Crustaceen

Die Aufrechterhaltung des Salz- und Wasserhaushaltes geschieht in unterschiedlicher Weise bei terrestrisch lebenden und aquatischen Crustaceen. Aquatische Süßwasserkrebse sind dabei einem größeren Ionen- und Osmoseproblem ausgesetzt als marine Tiere. Terrestrisch lebenden Crustaceen fehlt dagegen das entsprechende Austauschmedium Wasser, so dass die Problematik der Osmoregulation, der CO₂-Ausscheidung und der Exkretion von Ammoniak anders als bei aquatischen Spezies gelöst werden muss. Bei marinen Crustaceen sind die Kiemen das entscheidende Organ, das für die Osmoregulation verantwortlich ist. Süßwasserkrebse nutzen aufgrund der Tatsache, dass ein Ionenaustausch mit dem Wasser alleine über die Kiemen nicht ausreicht, ein weiteres Organ, um die Körpersalzkonzentrationen aufrecht zu erhalten. Sie reabsorbieren Ionen aus dem Urin mittels ihrer Antennendrüsen und vermeiden so einen Salzverlust. Terrestrisch lebende Krebse zeigen eine Fortentwicklung der Osmoregulation von Süßwasserkrebsen, indem sie zwar zugunsten einer Ausbildung von Lungen retinierte Kiemen aufweisen, diese jedoch vermehrt, neben den Antennendrüsen, in der Osmoregulation tätig sind. Dies konnten Farrelly und Greenaway (1992, 1994, 2005), Greenaway (1998, 2003) und Morris (2001) in verschiedenen Studien zeigen.

8.2.4. Osmoregulation mariner und terrestrischer Crustaceen

Im Folgenden soll die Osmoregulation streng marin lebender Crustaceen dargestellt werden. Das Modell (Abb. 29) kann ebenso als Basismodell für terrestrische Spezies verwendet werden. Die Osmoregulation findet in den hinteren Kiemenpaaren statt. Eine Na⁺/K⁺-ATPase, die pro ATP 3 Natriumionen hinaus und 2 K⁺-Ionen oder NH₄⁺-Ionen in die Zelle schleust, befindet sich basolateral. Eine basale, membranständige Carboanhydrase und eine weitere cytoplasmatische Carboanhydrase, die bei *Callinectes sapidus* lokalisiert wurden, sind verantwortlich für die CO₂-Exkretion. Die Lokalisation der Carboanhydrase bei anderen Crustaceenarten ist noch unbekannt (Weihrauch et al., 2004). Die Carboanhydrase katalysiert basal die Reaktion HCO₃⁻ + H⁺ zu CO₂, welches in die Zelle diffundiert und dort wieder zu H⁺ und HCO₃⁻ per cytoplasmatischer Carboanhydrase gespalten wird. H⁺ wird sogleich apikal über den Na⁺/H⁺-Austauscher in das umgebende Medium, Wasser oder Urin, gegeben. Natrium wird aus diesem über den Na⁺/H⁺/NH₄⁺-Kanal in die Zelle getragen, Chlorid wird sodann über einen entsprechenden Austauscher, der HCO₃⁻ im Gegenzug heraustransportiert, in die Zelle gebracht. Der Sinn dieser Mechanismen ist das Erreichen einer Isoosmolyse der Haemolympe mit dem Wasser oder Urin.



$[\text{Na}^+]_{\text{au\ss en}} > [\text{Na}^+]_{\text{innen}}$

Abbildung 29: Modell einer osmoregulatorisch tätigen epithelialen Kiemenzelle einer marinen Krabbe und Basismodell für terrestrisch lebende Crustaceen marinen Ursprungs. Basismodell für die Osmoregulation bei *Birgus latro*. Abbildung verändert nach Weihrauch et al.: „Ammonia excretion in aquatic and terrestrial crabs.“ *Journal of Experimental Biology* 207, 2004: 4491-4504.

- 1: $\text{Na}^+/\text{K}^+/\text{NH}_4^+$ -ATPase, basolateral
 - 2: basolaterale und cytoplasmatische Carboanhydrase
 - 3: $\text{Na}^+/\text{H}^+/\text{NH}_4^+$ -Kanal, apikal
 - 4: $\text{HCO}_3^-/\text{Cl}^-$ -Austauscher
 - 5: K^+/Cl^- -Kanal, basolateral
-

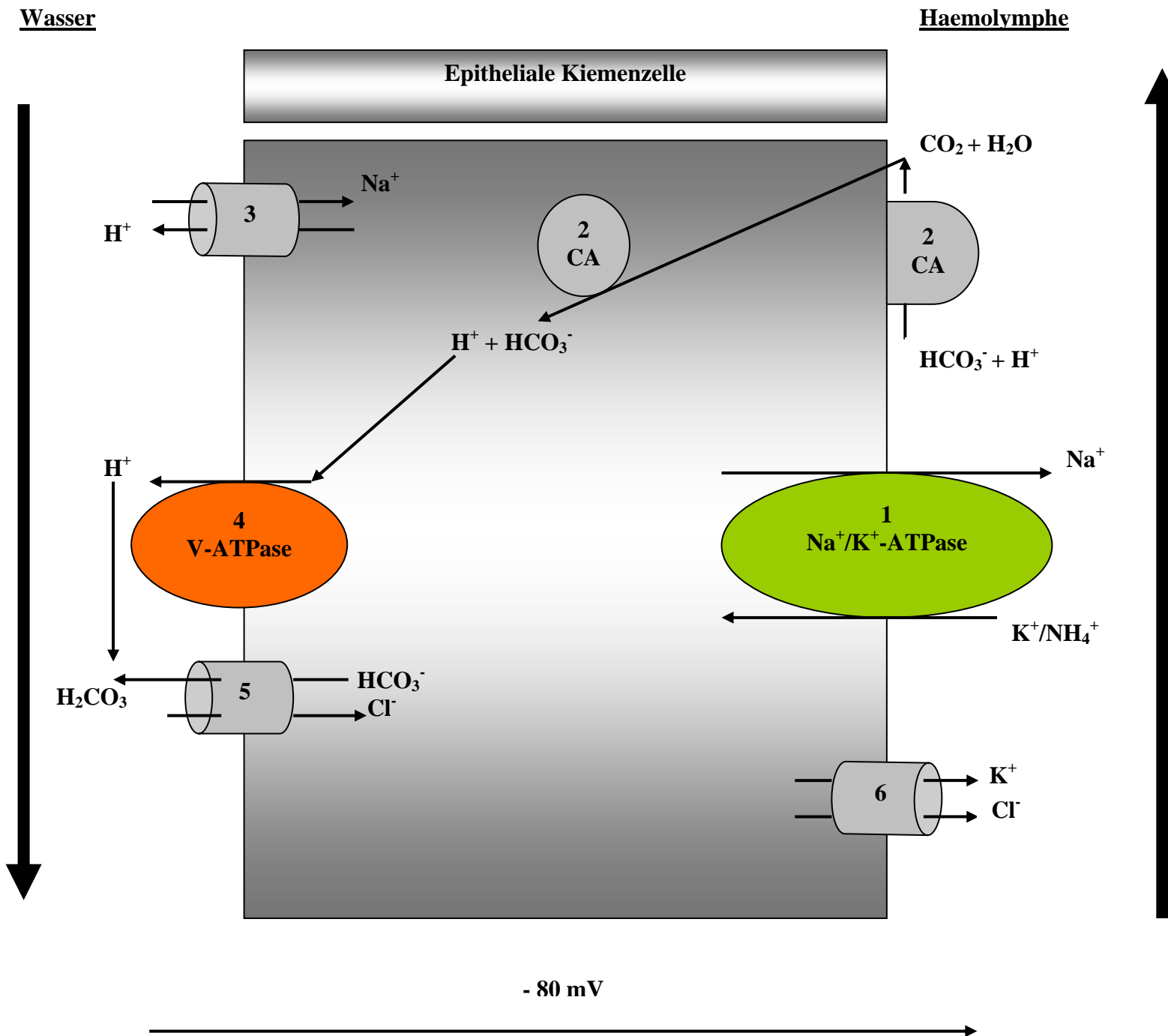
8.2.5. Osmoregulation euryhaliner Crustaceen

Euryhaline Organismen besitzen die Eigenschaft, sich gegenüber Salzgehaltsschwankungen ihrer Umgebung anzupassen. Auch hier ist die treibende Kraft der Osmoregulation die basolaterale Na^+/K^+ -ATPase (Abb. 30). Als eine weitere energieverbrauchende Pumpe findet sich die auch bei Eukaryonten, Archaeobakterien und Eubakterien vorkommende V-ATPase, vacuolar-type- H^+ -ATPase. Sie wird nötig, wenn die externe NaCl -Konzentration die der Haemolymphe unterschreitet und der Na^+/H^+ -Austauscher nicht mehr erfolgreich arbeiten kann. So wird ein elektrochemischer Gradient für den Cl^- -Transport nötig, der nachfolgend über Kanäle Natrium nachströmen lässt. Die V-ATPase transportiert H^+ entgegen eines elektrochemischen Gradienten unabhängig von der Natriumaufnahme über eine Membran hinweg und findet sich apikal und im Zytoplasma in den hinteren Kiemen bei euryhalinen Crustaceen. Ein apikaler Natrium-Protonen-Austauscher, der anstelle von H^+ auch NH_4^+ transportiert, ist verantwortlich für einen apikalen Natriumtransport. Er transportiert 2 Natriumionen in die Zelle und schleust dafür ein H^+ hinaus. Ein ähnlicher Austauscher lässt sich im Hummerhepatopankreas finden, spielt hier wahrscheinlich aber vermehrt eine Rolle in der Aufrechterhaltung des intrazellulären pH-Wertes (Ahearn et al., 1994; Clauss, 2001; Duerr und Ahearn, 1996).

Ein $\text{Na}^+/\text{K}^+/2\text{Cl}^-$ -Cotransporter (nicht eingezeichnet) sorgt apikal für ein Einströmen von Natrium aus dem Extrazellulärbereich in die Kiemenzelle hinein. Das Einströmen lässt sich auf einen elektrochemischen Gradienten für Natrium zurückführen. Da es relativ unwahrscheinlich ist, dass der Cotransporter für einen Natriumeinstrom im Süßwasserbereich sorgt, tritt er wahrscheinlich nur im Brackwasser in Kraft, und wird insbesondere bei *Carcinus maenas* und *Calinectes sapidus* in den hinteren Kiemen exprimiert (Onken, 1996; Onken und Putzenlechner, 1995; Onken et al., 2000; Towle und Weihrauch, 2001; Towle et al., 2001).

Towle und Weihrauch (2001) charakterisierten die bei der Osmoregulation verantwortlichen Transporter nach eingehender molekularer Untersuchung. Die Carboanhydrase (Henry, 1987) katalysiert die Spaltung von CO_2 in der Kiemenzelle und liefert so H^+ für den Na^+/H^+ Austauscher und HCO_3^- für den entsprechenden apikalen $\text{HCO}_3^-/\text{Cl}^-$ -Austauscher (Towle et al., 1997). Die Aktivität steigt dramatisch, gerät das Tier in Wasser mit vermindertem Salzgehalt. Im Sinne einer Hyperregulation steigt die NaCl -Aufnahme (Towle und Weihrauch, 2001). Die Argininkinase phosphoryliert Adenosindiphosphat zu Adenosintriphosphat (ATP) und liefert so Energie für die Na^+/K^+ -ATPase und die V-ATPase. Ihre Aktivität steigt ebenso in verdünntem Salzwasser, jedoch ergeben sich hierbei Speziesunterschiede. *Calinectes sapidus* zeigt eine Verdopplung der Enzymaktivität in verdünntem Meerwasser. *Carcinus maenas* scheint dagegen schwächer hyperregulierend zu sein, denn bei ihm lässt sich keinerlei veränderte Aktivität erkennen (Kotlyar et al., 2000; Towle und Weihrauch, 2001). Anders sieht es aus bei der Na^+/K^+ -ATPase. Bei verringerter Salinität kommt es zur De Novo-Synthese des Enzyms und folglich zu vermehrter Aktivität. Im Gegensatz dazu wird die V-ATPase bei *Carcinus maenas* nicht vermehrt bei Salzgehaltsschwankungen exprimiert. Daher kann die Krabbe nicht auf

Dauer im Süßwasser oder in Gewässern mit stark erniedrigtem Salzgehalt überleben. Die Fähigkeit der V-ATPase-Transkription in Abhängigkeit zum Salzgehalt zu verstärken, gelingt jedoch *Eriocheir sinensis*. Bei diesem Tier wird die ATPase bevorzugt in den hinteren Kiemen exprimiert, sofern dies durch Salinitätsschwankungen erforderlich wird, so berichteten verschiedene Autoren, wie Lucu und Flik (1999), Riestenpatt und Mitarbeiter (1996), Shetlar and Towle (1989), Siebers und Mitarbeiter (1982) und Towle und Weihrauch (2001).



$$[Na^+]_{\text{außen}} < [Na^+]_{\text{innen}}$$

Abbildung 30: Modell der Osmoregulation bei euryhalinen Krebsen. Abbildung verändert nach Weihrauch et al.: „Ammonia excretion in aquatic and terrestrial crabs.“ Journal of Experimental Biology 207, 2004: 4491-4504.

- 1: Na⁺/K⁺/NH₄⁺-ATPase, basolateral**
 - 2: basolaterale und cytoplasmatische Carboanhydrase**
 - 3: Na⁺/H⁺-Austauscher, apikal**
 - 4: Vacuolar-type-H⁺-ATPase, V-ATPase**
 - 5: HCO₃⁻/Cl⁻-Austauscher**
 - 6: K⁺/Cl⁻-Kanal, basolateral**
-

8.2.6. Hyperregulation bei *Carcinus maenas*, *Eriocheir sinensis* und *Callinectes sapidus*

Carcinus maenas, *Eriocheir sinensis* und *Callinectes sapidus* besitzen als euryhaline Krabben die Fähigkeit ihre Haemolymphosmolarität trotz schwankender Salinitäten konstant zu halten. Dies geschieht über hyperregulative Mechanismen in Gewässern mit vermindertem Salzgehalt. Beträgt die Wasser-osmolarität ca. 1000 mosmol/l kann *Carcinus maenas* seine Haemolymphosmolarität bei ca. 1070 mosmol/l halten; in verdünntem Meerwasser, Brackwasser oder im Bereich von Flussmündungen mit beispielsweise einer Osmolarität von 300 mosmol/l kommt es zu einer verstärkten Aktivität der basalen Na^+/K^+ -ATPase, die eine aktive Aufnahme von Natrium, Chlorid und Calcium mit sich bringt. In einer Studie von Lucu und Flik (1999) betrug die Haemolymphosmolarität von *Carcinus* in verdünntem Meerwasser mit 300 mosmol/l circa 600 mosmol/l. Wichtig in diesem hyperregulierenden Prozess sind vor allem die hinteren Kiemenpaare 5-9, die vermehrt Zellen für den Ionenaustausch bereitstellen. Eine hohe Anzahl von Mitochondrien und eine verstärkte Enzymaktivität der Na^+/K^+ -ATPase kennzeichnen diese Kiemenpaare. Eine Hyperregulation tritt nach vier Stunden bei *Carcinus maenas* in hypotischem Meerwasser durch Aktivierung bestehender ATPasen, aber auch durch de Novo-Synthese von Enzym ein. Durch Dopaminfreisetzung wird cAMP gehemmt, was wiederum eine Aktivitätssteigerung der Na^+/K^+ -ATPase hervorruft (Lucu und Flik, 1999). Ans Meerwasser adaptierte *Eriocheir sinensis* zeigten im Versuch eine Hyperregulation der V-ATPase-Tätigkeit, die besonders in den hinteren Kiemen auftrat. *Eriocheir sinensis* ist in der Lage, anders als *Carcinus maenas*, die Aktivität der V-ATPase in Abhängigkeit vom Salzgehalt des Wassers zu kontrollieren (Lucu und Flik, 1999). *Callinectes sapidus* hyperreguliert in ähnlicher Weise wie *Carcinus maenas* (Lohrmann und Kamemoto, 1987).

8.2.7. Neuroendokrine Kontrolle der Osmoregulation

Die Pericardialorgane stellen neurosekretorische Axone des Herzens dar, die eine Reihe von Monoaminen, einschließlich Dopamin und 5-Hydroxytryptamin (5-HT), Octopamine und verschiedene Peptidhormone, wie Proctolin oder cardioaktive Peptide synthetisieren (Morris, 2001). Bei *Carcinus maenas* kommt es nach längerer Exposition in hypotischem Meerwasser zu einem 2fachen Anstieg von Dopamin und Norepinephrin im Vergleich zu 100%igem Meerwasser. Bei hypotischem Stress erfolgt ein kurzer Abfall des Haemolymphvolumens aufgrund Zellschwellungen, auch der Ionocyten, bedingt durch einen Wassereinstrom in die Zellen. Dopamin wird freigesetzt, welches zyklisches Adenosinmonophosphat (cAMP) hemmt. Da bei *Carcinus maenas* cAMP und die Na^+/K^+ -ATPase negativ korreliert sind - anders als bei

Birgus latro - steigt die ATPase-Aktivität bedingt durch den Wegfall des hemmenden cAMP und es kommt zur Hyperregulation (Lucu und Flik, 1999). Bei *Birgus latro* sind dagegen cAMP und die Na^+/K^+ -ATPase nicht negativ korreliert, da das Tier an Süßwasser adaptiert ist und eine ständige Hyperregulation nicht vorteilhaft wäre. Bei einem Salzüberangebot kommt es über Dopamin zu einer Downregulation von cAMP und so zu einer verminderten ATPase-Aktivität (Morris, 2001; Morris et al., 2000; Taylor und Greenaway, 2002). Die Regulation auf zellulärer Ebene stellt sich somit bei *Birgus latro* gegensätzlich zur Situation bei anderen Krebsen dar. *Eriocheir sinensis* zeigt wiederum eine andere Art der endokrinen Regulation. Werden Tiere, die ans Meerwasser adaptiert sind, ins Süßwasser verbracht, steigt die V-ATPase-Aktivität in den hinteren Kiemenpaaren, um die Haemolymphkonzentration im Sinne einer Hyperregulation zu halten. Diese Adaptation steht ebenfalls wieder unter neurohormonaler Kontrolle. Dopamin und ein 2 kDa Protein aus den Augenstielen erhöhen bei vermindertem Salzgehalt den cAMP-Spiegel, die Proteinkinase C-Aktivität (Asselbourg et al., 1991) und Calmodulin (Pequeux, 1992), welches die Phosphorylierung der V-ATPase induziert und somit eine Aktivitätserhöhung veranlasst. Somit sind cAMP und V-ATPase positiv korreliert (Lucu und Flik, 1999). Zusätzlich werden neue Natriumkanäle exprimiert; eine Stimulation der basolateralen Na^+/K^+ -ATPase wird jedoch nicht veranlasst, so berichteten verschiedene Autoren, wie Asselbourg und Mitarbeiter (1991), Bianchini und Gilles (1990), Onken (1996), Onken und Putzenlechner (1995), Onken und Mitarbeiter (2000), Riestenpatt und Mitarbeiter (1994) und Shaw (1961). *Callinectes sapidus* nutzt cAMP als second messenger und zeigt eine ähnliche neuroendokrine Steuerung wie *Carcinus maenas* (Lohrmann und Kamemoto, 1987).

8.2.8. Osmoregulation bei Süßwasserdecapoden und terrestrischen Spezies

Die Kiemen von Süßwasserkrebsen müssen entgegen eines hohen, nach außen gerichteten osmotischen Gradienten und somit entgegen eines Salzverlustes arbeiten (Morris, 2001). Deshalb sind nicht nur die Kiemen, sondern auch die Antennendrüsen in der Osmoregulation tätig (Abb. 31). Die Antennendrüsen besitzen viel Na^+/K^+ -ATPase und Carboanhydrase, was den Ionenaustausch um das dreifache effektiver macht, als eine alleinige Regulation durch die Kiemen. Die Drüsen resorbieren Ionen aus dem Urin, so dass dieser hypoton wird. *Potamonautes warreni*, South African River Crab, resorbiert ca. 95% seiner benötigten Ionen aus dem Urin (Morris, 2001). Anstelle von Kalium wird in der basolateralen Na^+/K^+ -ATPase NH_4^+ verwendet. Bei einem physiologischen pH-Wert liegt Ammoniak zu 99% als NH_4^+ -Ion vor und der NH_3 -Partialdruck ist niedrig. NH_3 ist leicht löslich und würde leicht über das Kiemengewebe hinweg diffundieren, wäre ein entsprechender Druckgradient vorhanden. Da dieser nicht für einen effektiven Austausch ausreicht, wird NH_4^+ aktiv in die Kiemenzelle geschleust. Dies

führt einerseits zur Regulation des Natriumhaushaltes und andererseits zur Ausscheidung von NH_4^+ . Neben den Antennendrüsen besitzt die apikale V-ATPase (in Abb. 31 nicht eingezeichnet) eine starke Aktivität. Sie schleust cytosolisches H^+ aus der Zelle hinaus, welches gleich mit HCO_3^- zu H_2O und Wasser reagiert. Der entstehende elektrochemische Gradient für Cl^- treibt den $\text{Cl}^-/\text{HCO}_3^-$ -Austauscher an, der ein Nachströmen von Natrium veranlasst. Natrium wird sodann über die basolaterale $\text{Na}^+/\text{K}^+(\text{NH}_4^+)$ -ATPase in die Haemolymphe gepumpt und NH_4^+ wird ausgeschieden (Morris, 2001). Während der Passage des Urins entlang der Kiemen-gewebe wird dieser durch Deprotonieren von NH_4^+ basischer. Der zu Beginn entlassene Urin weist einen pH-Wert von 5,5 auf, am Ende, nach Aufnahme verschiedener Ionen, liegt der pH-Wert bei 7,0 (Morris, 2001).

Süßwassercrustaceen sind in vieler Hinsicht präadaptiert für ein Leben an Land (Morris, 2001). Die Verwendung der Antennendrüsen minimiert Salzverluste bei gleichzeitiger Herstellung kleiner Urinvolumina, die Wasserverlusten entgegenwirken. Mit stärker werdender Terrestri-zität kommt es zur Ausbildung von Lungen, die effektiv im Gasaustausch wirken. Die Kiemen zeigen vermehrt osmoregulatorische Tätigkeit, die zusätzlich noch durch die Antennendrüsen verstärkt wird.

8.2.9. Osmoregulation bei Coenobiten und *Birgus latro*, Anomura

Coenobiten lassen sich aufgrund ihrer Osmoregulation in drei verschiedene Gruppen unterteilen. Amphibisch lebende Tiere, die sowohl im Wasser als auch auf dem Land leben können; Tiere, die im Gezeitenbereich ihren Lebensraum besitzen, wie Porzellankrabben und diogenide Einsiedlerkrebse; und Tiere, die rein terrestrisch leben (*Birgus latro*).

Coenobiten zeigen die unterschiedlichsten Methoden der Osmoregulation (Tab. 1). Während die Einen supralitoral leben und Salzwasser trinken, wandern die Anderen ins Landesinnere und bevorzugen Frischwasser. Greenaway (2003) liefert dazu eine Übersicht über einzelne Spezies, deren Verteilung und Art des aufgenommenen Wassers:

Tabelle 1: Osmoregulation bei terrestrischen Coenobiten. Verändert und übersetzt, aus: „Terrestrial adaptations in the anomura.“ Peter Greenaway; *Memoirs of the Museum of Victoria* 60(1), 13-26, 2003.

<u>Spezies</u>	<u>Vorkommen</u>	<u>Art des aufgenommenen Wassers</u>	<u>Haemolymphosmolarität; mosmol/l</u>	<u>Osmolarität des Wassers im Schneckenhaus; mosmol/l</u>
<i>Coenobita scaevola</i>	Strand	Salzwasser	Daten nicht bekannt	Daten nicht bekannt
<i>Coenobita perlatus</i>	Strand, Atolle	Salzwasser	> 1020-1500	> 970-1260
<i>Coenobita cavipes</i>	Strand und strandnahes Inland	Süß-/Salzwasser	< 865-975	Daten nicht bekannt
<i>Coenobita rugosus</i>	Strand und strandnahes Inland	Süß-/ Salzwasser	Daten nicht bekannt	Daten nicht bekannt
<i>Coenobita cyclepeatus</i>	Strand und Inland	Süßwasser	< 969	< 915-945
<i>Coenobita brevimanus</i>	Küstennahe Wälder mit dichter Vegetation	Süßwasser	< 840	< 762-908
<i>Birgus latro</i>	Inland	Süßwasser	< 650-750	nutzt kein Schneckenhaus

Coenobiten halten das sie umgebende Wasser im Schneckenhaus isosmotisch zu ihrer Haemolymph (Tab. 1), um Ionenverluste zu vermeiden (Greenaway, 2003). Die Mechanismen, wie dies bei diesen schneckenhausbewohnenden Tieren abläuft, sind bis jetzt noch nicht geklärt. Vermutlich wird Urin, nachdem diesem Ionen in der Kiemenkammer entzogen wurde, in das im Schneckenhaus befindliche Wasser gegeben (Greenaway, 2003).

Die Osmoregulation bei *Birgus latro* differiert von der anderer Coenobiten, da ein Schneckenhaus fehlt und so Wasser als Austauschmedium nicht vorhanden ist. *Birgus latro* besitzt eine bemerkenswerte Toleranz gegenüber variierender Haemokonzentrationen. In den meisten Fäl-

len hat das Tier Zugang zu Süßwasser und kann so seine Haemolymphkonzentration von 650-750 mosm aufrecht erhalten. Lassen die Umstände nur eine Salzwasseraufnahme zu (Atolle), steigt die Osmolarität der Haemolymph. Das Tier toleriert jedoch Konzentrationen von über 1100 mosm über längere Perioden (Greenaway, 2003). Aufgrund des fehlenden Schneckenhauses und damit des umgebenden Wassers, nutzt *Birgus latro* seinen Urin, um einen Ionenaustausch zu betreiben. Urin, der isosmotisch zur Haemolymph von den Antennendrüsen abgegeben wird und die Kiemenkammern durchfließt, wird zur Ionenresorption verwendet (Abb. 31).

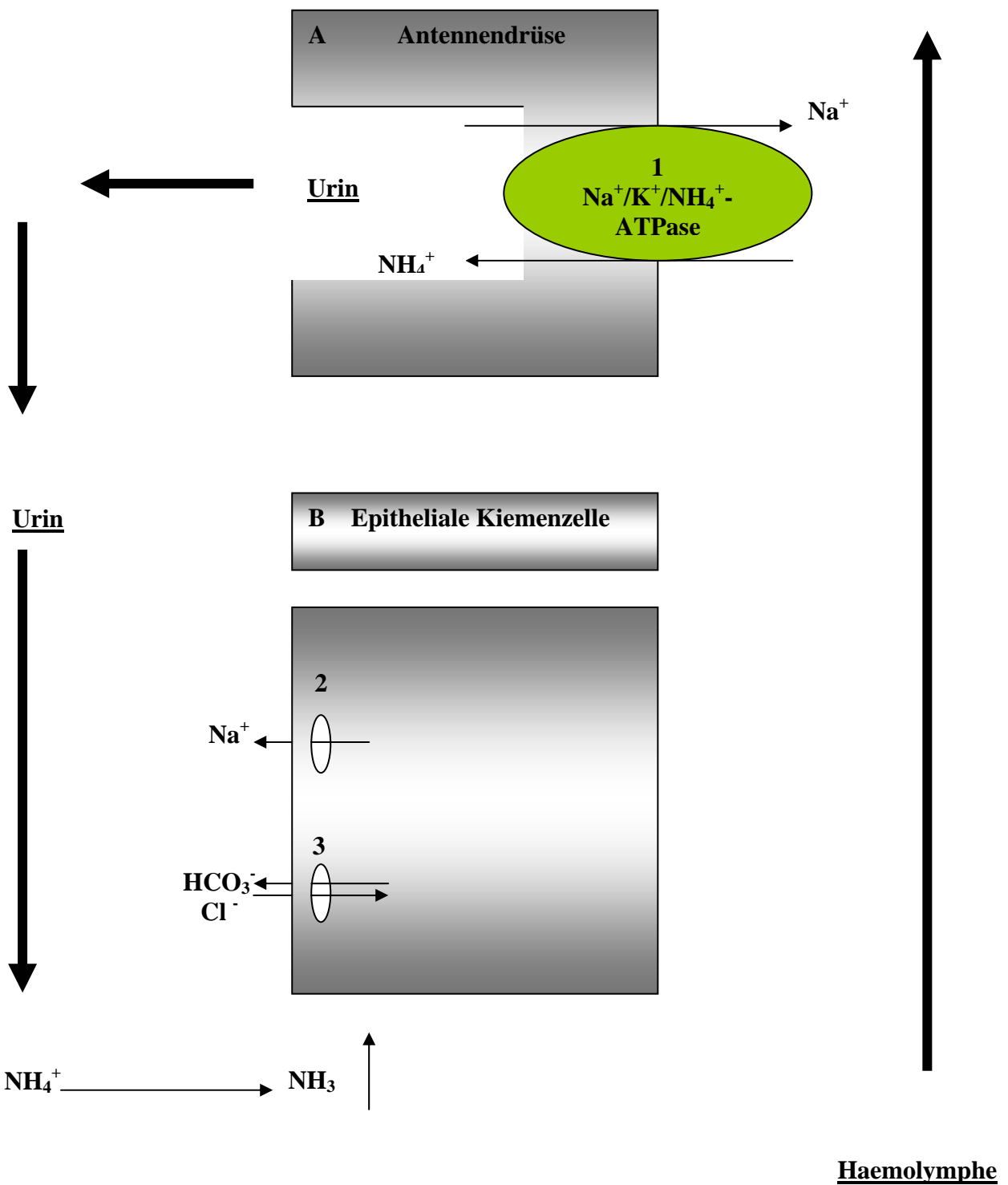


Abbildung 31: Darstellung der Osmoregulation bei Süßwasserkrebsen mit Beteiligung der Antennendrüsen. A: Antennendrüse, B: epitheliale Kiemenzelle. Abbildung verändert nach Weihrauch et al.: „Ammonia excretion in aquatic and terrestrial crabs.“ Journal of Experimental Biology 207, 2004: 4491-4504.

1: $\text{Na}^+/\text{K}^+/\text{NH}_4^+$ -ATPase, basolateral

2: Na^+ -Kanal, apikal

3: $\text{HCO}_3^-/\text{Cl}^-$ -Austauscher, apikal

8.3. Ausscheidung bei decapoden Crustaceen

Die Ausscheidung von Stickstoff als Abfallprodukt geschieht bei Crustaceen in unterschiedlicher Weise. Der Proteinmetabolismus führt über Transaminierung und Deaminierung zu Ammoniak. Ammoniak wirkt besonders toxisch auf Vertebraten, aber auch auf Crustaceen, die jedoch in der Lage sind, höhere Ammoniakkonzentrationen (in gebundener Form) zu ertragen. Dennoch müssen sie versuchen den Ammoniakgehalt in einer tolerablen Grenze zu halten. Aquatische Spezies können Ammoniak in der Form, in der er produziert wurde (NH_4^+), über bestimmte Mechanismen ins umgebende Milieu Wasser geben. Damit ist diese Form der Ausscheidung die energetisch und ökonomisch günstigste. Landlebende Spezies dagegen besitzen den Nachteil entweder gar keinen Kontakt zum Wasser zu haben oder nur sporadischen. Daher scheiden sie Stickstoff in Form von Purinen und/oder Harnstoff aus. Diese komplexeren Moleküle besitzen den Nachteil, dass ihre Synthese energetisch kostspieliger ist als die pure Ammoniakbildung. Zudem werden für die Synthese eine Reihe von Enzymen benötigt. NH_3 und NH_4^+ werden bei landlebenden Crustaceen nur im Rahmen der Osmoregulation in kleiner Menge ausgeschieden (Greenaway, 1990).

Ammoniak entsteht aus dem Katabolismus von Aminosäuren, aber auch in kleineren Mengen beim Purin- und Pyrimidinbasenabbau, sowie direkt aus Harnstoff mittels Urease. In aquatischen Spezies stellen die Kiemen die wichtigste Stelle der Ammoniakausscheidung und –detoxifikation dar. Normalerweise wird Ammoniak kontinuierlich abgegeben. Bei steigenden Konzentrationen oder diskontinuierlicher Exkretion wird eine nicht-toxische Transportform benötigt. Daher wird NH_4^+ an Glutamat mittels ATP-verbrauchender Glutaminsynthetase gebunden. Glutamin stellt somit einen Aminogruppendonator dar. Die Kiemen besitzen hohe Level an Glutaminase und geben so NH_4^+ wieder frei (Abb. 32). Glutaminsynthetase dagegen findet sich vornehmlich in der Muskulatur der Tiere.

Alanin wird ebenfalls eine Rolle in der Detoxifikation zugesprochen, da Crustaceen über das Enzym Alanintransferase verfügen. Doch zur Zeit gibt es noch keine wissenschaftlichen Belege, ob dies auch tatsächlich zutrifft. *Cherax destructor* dagegen detoxifiziert mittels Serin und eines zugehörigen Serinzyklus (Greenaway, 1990).

Die Ausscheidung von Ammoniak geschieht bei aquatischen Spezies in erster Linie über die Kiemen. Ammoniak gelangt zu 99% als NH_4^+ und zu 1% als NH_3 oder als detoxifizierte Form zu den Kiemen (Greenaway, 1990; Weihrauch et al., 2004). Der größte Teil wird mittels osmoregulatorischer Mechanismen abgegeben, ein kleinerer Teil unterliegt der Exkretion. Doch die Grenzen sind verschwommen. Meist ist unklar, ob die bestehenden Mechanismen primär osmoregulatorischer oder exkretorischer Form sind, da beide fließend ineinander übergehen und die eine Form die treibende Kraft der anderen darstellt.

Eine NH_3 -Diffusion ins Wasser entlang seines Druckgradienten ist zwar vorhanden, spielt aber eine untergeordnete Rolle, da der Gradient und die Membranpermeabilität für NH_3 im Vergleich zu CO_2 sehr gering sind. Weiterhin erfordert ein passiver Diffusionstransport nach außen

auch entsprechende Umweltbedingungen mit sehr niedrigen NH_3 -Konzentrationen, die meist in benthischen Regionen nicht vorhanden sind (Greenaway, 1990; Weihrauch et al., 2004).

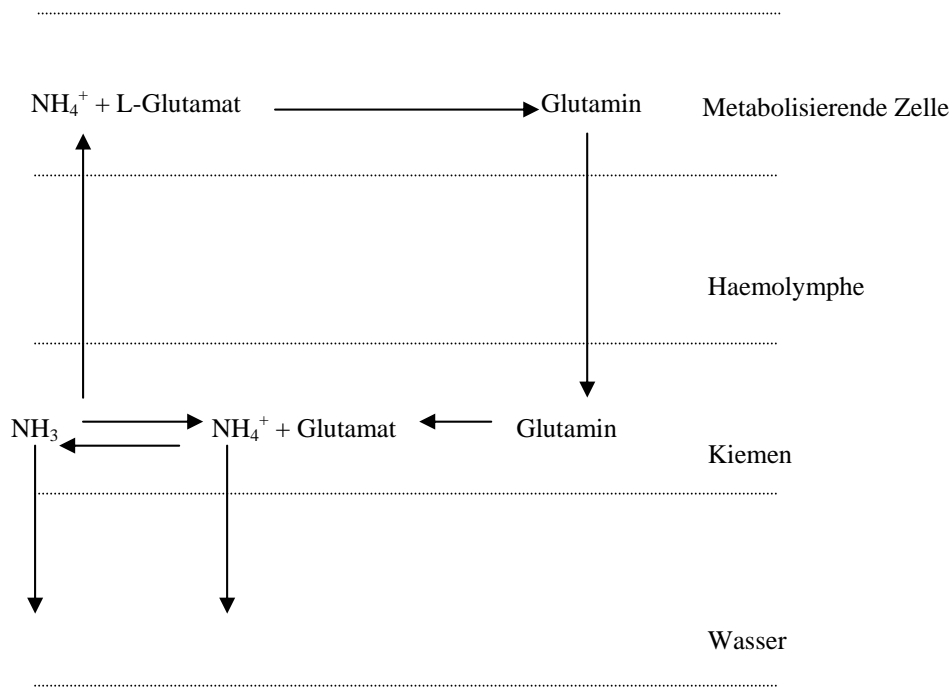


Abbildung 32: Kreislauf der Stickstoffausscheidung.

Parazellulärer Transport von Ammoniumionen entlang ihres elektrochemischen Gradienten in das freie Wasser hinaus findet nach Weihrauch und Mitarbeitern (2004) in geringem Maße statt, wobei es hier allerdings noch wenig Belege gibt.

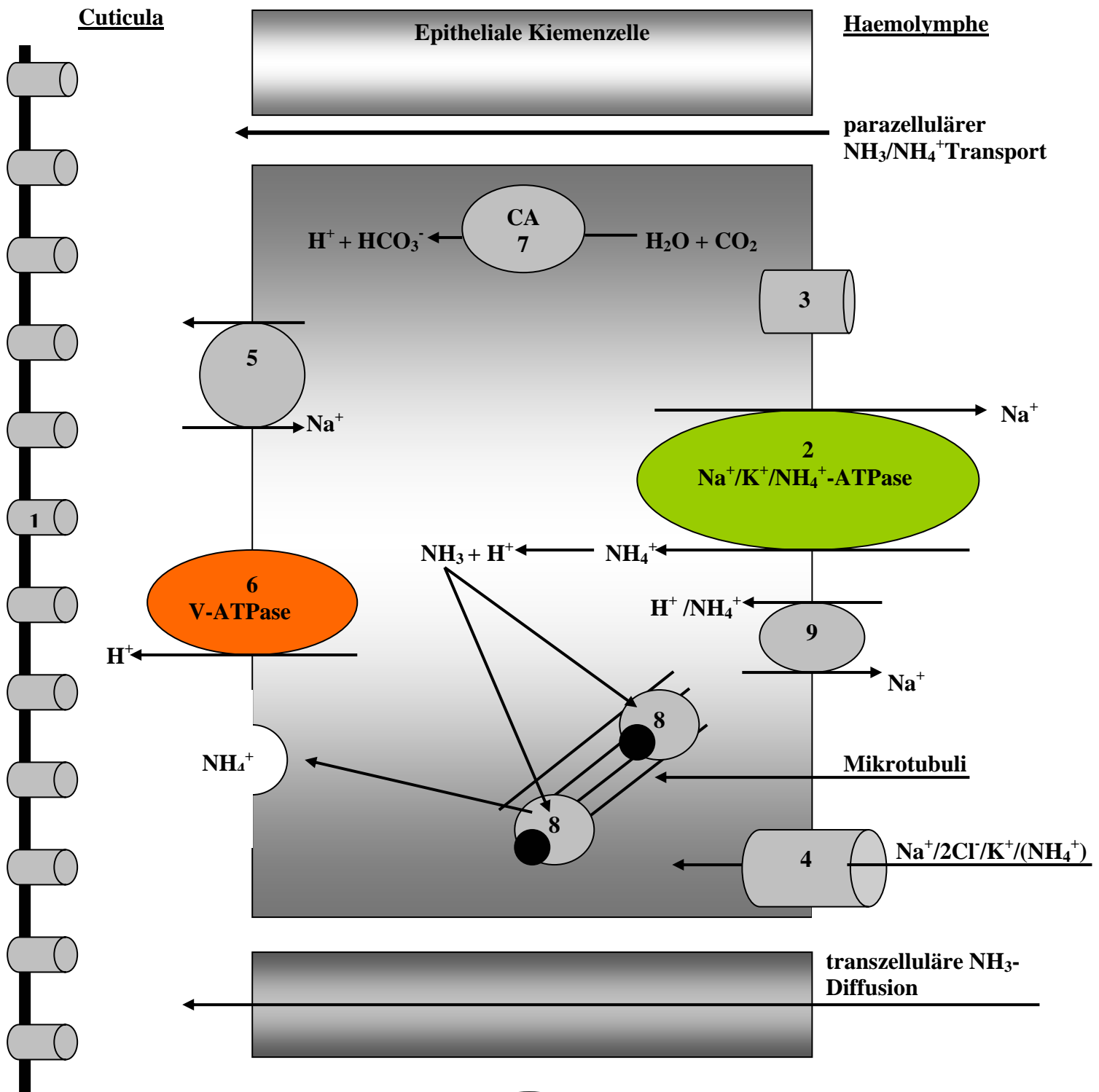
Ein alleiniger passiver Verlust, sei es per Diffusion durch die Kiemenzelle hindurch oder per parazellulären Transport scheint zu gering zu sein für eine effektive Ausscheidung. Daher werden aktive, effektive Transportmechanismen nötig, die eine Ausschleusung der transportpflichtigen Substanzen ermöglichen. Studien an isolierten Kiemen verschiedener aquatischer Krabben zeigen, dass diese aktiven Transportmechanismen derart effektiv sind, dass sie, trotz eines 4-8 fachen nach innen (in die Zelle) gerichteten Gradienten für NH_4^+ , Ammonium weiter nach außen transportieren. Weihrauch und Mitarbeiter (2004) verglichen zudem das Vorkommen der einzelnen Transporter bei verschiedenen Crustaceen (Tab. 2). Der aktive Transport von Ammonium wird durch eine basolaterale $\text{Na}^+/\text{K}^+(\text{NH}_4^+)\text{-ATPase}$ angetrieben. Hohe Konzentrationen von NH_4^+ veranlassen eine Expression neuer Bindungsstellen für Ammoniumionen an der

ATPase. Ein apikaler Amilorid-sensitiver $\text{Na}^+/\text{NH}_4^+$ -Austauscher in der Cuticula transportiert subcuticuläres Ammonium nach außen ins freie Wasser. Ein basaler und apikaler Na^+/H^+ -Austauscher, der anstelle von H^+ auch NH_4^+ transportiert, liefert 2 Na^+ in Richtung Haemolymphe und 1 H^+ / 1 NH_4^+ in Richtung Außenmedium. Basale Kaliumkanäle sind ebenfalls durchlässig für Ammoniumionen.

Die bei der Osmoregulation erwähnte V-ATPase, eine H^+ -Pumpe, findet sich bei *Carcinus maenas* apikal und intracytoplasmatisch. Die intracytoplasmatische Fraktion ist mit Vesikeln assoziiert. NH_4^+ wird per Na^+/K^+ -ATPase basolateral in die Kiemenzelle gebracht. NH_4^+ dissoziiert in NH_3 und H^+ . Durch die apikale V-ATPase wird H^+ in den subcuticulären Raum gepumpt, so dass ein cytoplasmatischer relativer H^+ -Mangel entsteht, der NH_4^+ dazu veranlasst zu dissoziieren. NH_3 diffundiert in cytoplasmatische Vesikel hinein, die über die vesikeleigene V-ATPase angesäuert werden. Im Vesikel entsteht wieder NH_4^+ , das vesikelassoziiert über Mikrotubuli zur apikalen Membran gebracht wird. Nach Fusion der Vesikelmembran mit der Zellmembran werden die Ammoniumionen in den subcuticulären Raum entlassen. Die amilorid-sensitiven $\text{Na}^+/\text{NH}_4^+$ -Austauscher in der Cuticula schleusen dann NH_4^+ ins freie Medium (Abb. 33).

Tabelle 2: *Typ und Lokalisation der einzelnen Ionentransporter bei verschiedenen Crustaceen. Verändert und übersetzt aus: „Ammonia excretion in aquatic and terrestrial crabs“, Weihrauch, D., Morris, S., Towle, D.W.; Journal of Experimental Biology 207, 4491-4504, 2004.*

<u>Protein/Transporter</u>	<u>Spezies</u>	<u>Lokalisation</u>
Na⁺/K⁺-ATPase	<i>Callinectes sapidus</i> <i>Callinectes danae</i> <i>Carcinus maenas</i> <i>Eriocheir sinensis</i> <i>Hemigrapsus nudus</i>	alle basolateral
K⁺-Kanäle	<i>Carcinus maenas</i>	basolateral, apikal
Na⁺/K⁺/2Cl⁻-Cotransporter	<i>Callinectes sapidus</i> <i>Carcinus maenas</i> <i>Eriocheir sinensis</i>	unbekannt apikal ? unbekannt
Na⁺/H⁺-Austauscher	<i>Callinectes sapidus</i> <i>Carcinus maenas</i> <i>Eriocheir sinensis</i>	apikal ? apikal ? unbekannt
Cl⁻/HCO₃⁻-Austauscher	<i>Carcinus maenas</i>	apikal ?
V-Type H⁺-ATPase	<i>Callinectes sapidus</i> <i>Cancer irroratus</i> <i>Carcinus maenas</i> <i>Eriocheir sinensis</i>	unbekannt unbekannt vesikelständig apikal
Carboanhydrase	<i>Callinectes sapidus</i>	cytoplasmatisch und basal- membranständig
Amilorid-sensitive Na⁺/NH₄⁺-Austauscher	<i>Carcinus maenas</i>	Cuticula
Rhesus-like proteins	<i>Carcinus maenas</i>	vesikelständig? basolateral?



Vesikel:

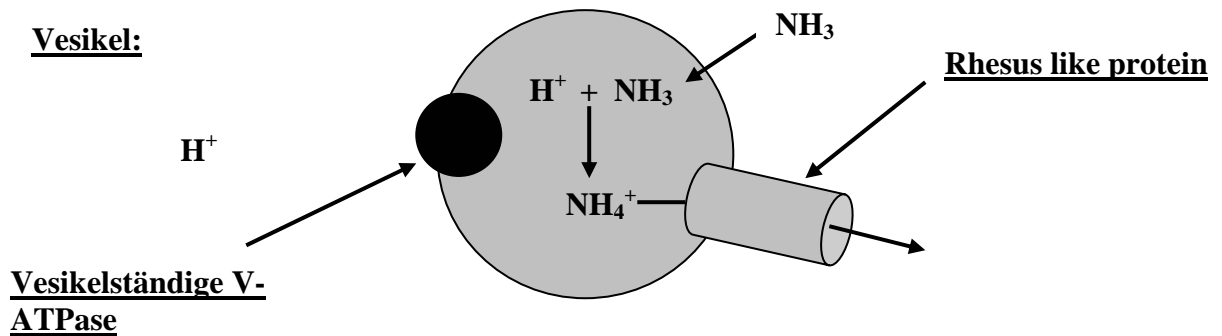


Abbildung 33: Schematische Darstellung der Ausscheidung bei Crustaceen. Abbildung verändert nach Weihrauch et al.: „Ammonia excretion in aquatic and terrestrial crabs.“ *Journal of Experimental Biology* 207, 2004: 4491-4504.

- 1: Amiloridsensitive $\text{Na}^+/\text{NH}_4^+$ -Austauscher in der Cuticula
- 2: $\text{Na}^+/\text{K}^+/\text{NH}_4^+$ -ATPase, basolateral
- 3: basaler Kaliumkanal, der auch durchlässig ist für NH_4^+
- 4: $\text{Na}^+/\text{K}^+/\text{2Cl}^-$ -Cotransporter
- 5: Na^+/H^+ -Austauscher
- 6: V-ATPase, verursacht einen nach außen gerichteten Protonengradienten
- 7: intracytoplasmatische Carboanhydrase; basolaterale Fraktion nicht eingezeichnet
- 8: NH_4^+ -transportierende Vesikel mit eigener V-ATPase, die mittels Mikrotubulitransportes zur apikalen Membran befördert werden
- 9: basolateraler Na^+/H^+ -Austauscher
- 10: Rhesus like protein

„Rhesus like proteins“ leiten sich von humanen „Rhesus related proteins“ (RhGK) ab und sind, wie bei Säugern, für einen NH_4^+ -Transport verantwortlich. Bei *Carcinus maenas* wird der Sitz dieser Proteine in den Vesikelmembranen sowie im Bereich der basolateralen Membran vermutet. Weihrauch und Mitarbeiter (2002, 2004) konnten eine Sequenzanalyse einer DNS durchführen, die für derartige „Rhesus like proteins“ bei *Carcinus maenas* codiert. Über die genaue Funktion ist man sich derzeit noch nicht ganz klar, vermutet wird aber, dass diese Proteine bei einer hohen externen NH_4^+ -Konzentration exprimiert werden und NH_4^+ wieder in Richtung Haemolymphe transportieren. Bei einer hohen NH_4^+ -Belastung der Umwelt kommt es zu einem passiven Einstrom in die Zelle und so schnell zu einer toxischen Akkumulation. Durch Beförderung von Ammonium in Richtung Haemolymphe kann dies durch Bindung an Glutamin kurzfristig aus der Zelle und Haemolymphe entfernt werden und verhindert so toxische Level.

8.3.1. Ausscheidung bei terrestrisch lebenden Crustaceen

„Terrestrisch lebende Crustaceen scheinen einen weitaus höheren Haemolymphammoniakgehalt zu ertragen als aquatische Spezies“ (Weihrauch et al., 2004).

Weihrauch und Mitarbeiter (2004) liefern dazu eine Tabelle, in der der Haemolymphammoniakgehalt terrestrischer und aquatischer Crustaceen miteinander verglichen wird:

Tabelle 3: *Konzentration von Ammoniak in der Haemolymph bei ausgesuchten Crustaceenspezies. Aus: „Ammonia excretion in aquatic and terrestrial crabs“, Weihrauch, D., Morris, S., Towle, D.W.; Journal of Experimental Biology 207, 4491-4504, 2004.*

Spezies	Ammoniakgehalt (mmol/l)
Aquatisch:	
• <i>Callinectes sapidus</i>	0,83
• <i>Cancer pagurus</i>	0,22
• <i>Carcinus maenas</i>	0,88
• <i>Eriocheir sinensis</i>	0,12
Terrestrisch:	
• <i>Cardisoma carniflex</i>	1,6
• <i>Gecarcoidea natalis</i>	1,46
• <i>Geograpsus grayi</i>	1,92
• <i>Cardisoma hirtipes</i>	1,66-2,31

Im Gegensatz zu aquatischen Crustaceen, die Ammoniak in Form von Ammonium mittels relativ einfacher Mechanismen und Transporter direkt ins Milieu Wasser abgeben können, ist dies bei zunehmender Terrestrizität nicht mehr möglich, da ein ständiger Kontakt mit dem Wasser fehlt. Hier müssen andere Exkretionsmechanismen tätig werden.

Terrestrische Crustaceen umspülen daher ihre Kiemen mit dem eigenen Urin, um diesem Salze zu entziehen, was gleichzeitig mit einer Exkretion von Ammoniak assoziiert ist (de Vries et al., 1994). Crustaceen, die sich zumindest zeitweise im Wasser aufhalten, scheiden Ammoniak/Ammonium während ihres Wasseraufenthaltes über die Kiemen aus. Gehen sie an Land, kommt die Exkretion über die Kiemen jedoch zum Erliegen. Beispielsweise steigen aber bei *Holthusiana transversa* oder *Potamonautes warreni* die Ammoniakhaemolymphkonzentrationen während des terrestrischen Aufenthaltes nicht an, so dass eine Speicherung im Körper stattfinden muss. Gelangen die Tiere ins Wasser, nehmen die Kiemen ihre exkretorische Funktion

wieder auf und die N-Ausscheidung erreicht ursprüngliche Werte (Dela-Cruz und Morris, 1997; Greenaway, 1990).

Mit zunehmender Terrestrizität verändert sich die Art der N-Ausscheidung. Innerhalb der Brachyuren können dabei zwei verschiedene Exkretionsmechanismen unterschieden werden. *Gecarcoidea natalis*, eine terrestrisch lebende Brachyure, die vor allem auf den Weihnachtsinseln zu finden ist, zeigt nur noch zu Fortpflanzungszwecken einen Zugang zu Wasser. Somit fehlt dieses Medium für eine kontinuierliche N-Beseitigung. Gecarciniden nutzen nicht, wie *Ocypode quadrata*, ihre Antennendrüsen im Exkretionsprozess. Ihr Primärharn enthält mit 0,36 mmol NH₄⁺/l deutlich weniger Ammonium/Ammoniak als ihre Haemolymphe. Nach Reutilisierung des Harnes steigt jedoch der NH₄⁺-Gehalt auf über 10,8 mmol/l, was eine bis zu 68%ige Exkretion über die Kiemen bedeutet. Dies erlaubt eine Exkretion an Land, die jedoch vom Urinfluss abhängig ist (Weihrauch et al., 2004). Aufgrund dessen synthetisieren die Tiere Purine per „De-novo-Synthese“ in Trockenzeiten, die eine nicht-toxische Speicherform der „N-Abfälle“ darstellen. Sobald sie wieder ins Wasser gelangen, nehmen die Kiemen ihre exkretorische Funktion wieder auf.

Die Speicherung geschieht bei Gecarciniden und anderen terrestrischen Crustaceen intrazellulär im Bindegewebe des gesamten Körpers. „N-Abfälle“ wie NH₄⁺ werden an Glutamat unter ATP-Verbrauch gebunden, wobei Glutamin entsteht. Weitere Verwendung finden die Abfälle in der Aspartat- und Glycinsynthese. Glutamin kann zu einem gewissen Teil intrazellulär gespeichert werden, ist in höheren Konzentrationen aber osmotisch wirksam (Greenaway, 1990). Daher erfolgt eine „De-novo-Synthese“ von Purinen (Adenin und Guanin) aus den Aminosäuren, die dann gefahrlos gespeichert werden können (Abb. 34).

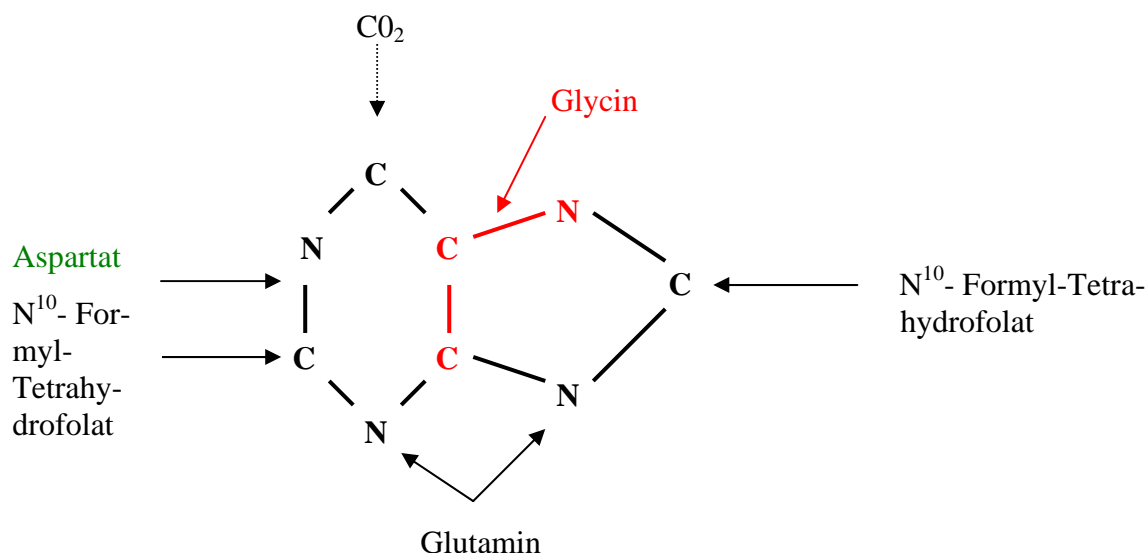


Abbildung 34: Übersicht über die Herkunft der Atome des Purinringes.

Der Abbau der Purine erfolgt bei Wiedereintritt ins Wasser über eine Desaminierung und Oxidation zu Hypoxanthin und Xanthin. Die Xanthinoxidase oxidiert dabei Hypoxanthin zu Xanthin und dann weiter zu Urat, Harnsäure. Als Oxidationsmittel fungiert hierbei molekularer Sauerstoff, der zu H_2O_2 reduziert und dann per Katalase in H_2O und O_2 zerlegt wird. Urat wird sodann mittels Uricase zu Allantoin oxidiert, ein Schritt, der bei Affen und Menschen nicht möglich ist (Abb. 35). Uricaseaktivität findet sich im Bindegewebe und vor allem in den Kiemen, die den Ort der Ammoniakausscheidung darstellen (Greenaway, 1998). Die metabolischen Kosten der Synthese der purinhaltigen Nucleotide belaufen sich auf 7-9 ATP; der Abbau der Purine zu Harnsäure gewinnt 6 ATP, so dass die „Nettokosten“ pro Molekül Harnsäure 1-3 ATP betragen (Greenaway, 1998).

Harnsäure wird über Allantoin zu Allantoinsäure mittels Allantoinase umgewandelt. Aus Allantoinsäure entsteht sodann Harnstoff, Urea, der wiederum durch in den Kiemen lokalisierter Urease zu CO_2 und NH_3 degradiert wird (Greenaway, 1998). Die Ammoniaksyntheserate aus Harnstoff durch Urease beträgt beispielsweise bei *Gecarcoidea natalis* 4,5 nmol/g/min sobald das Tier wieder ins Wasser gelangt.

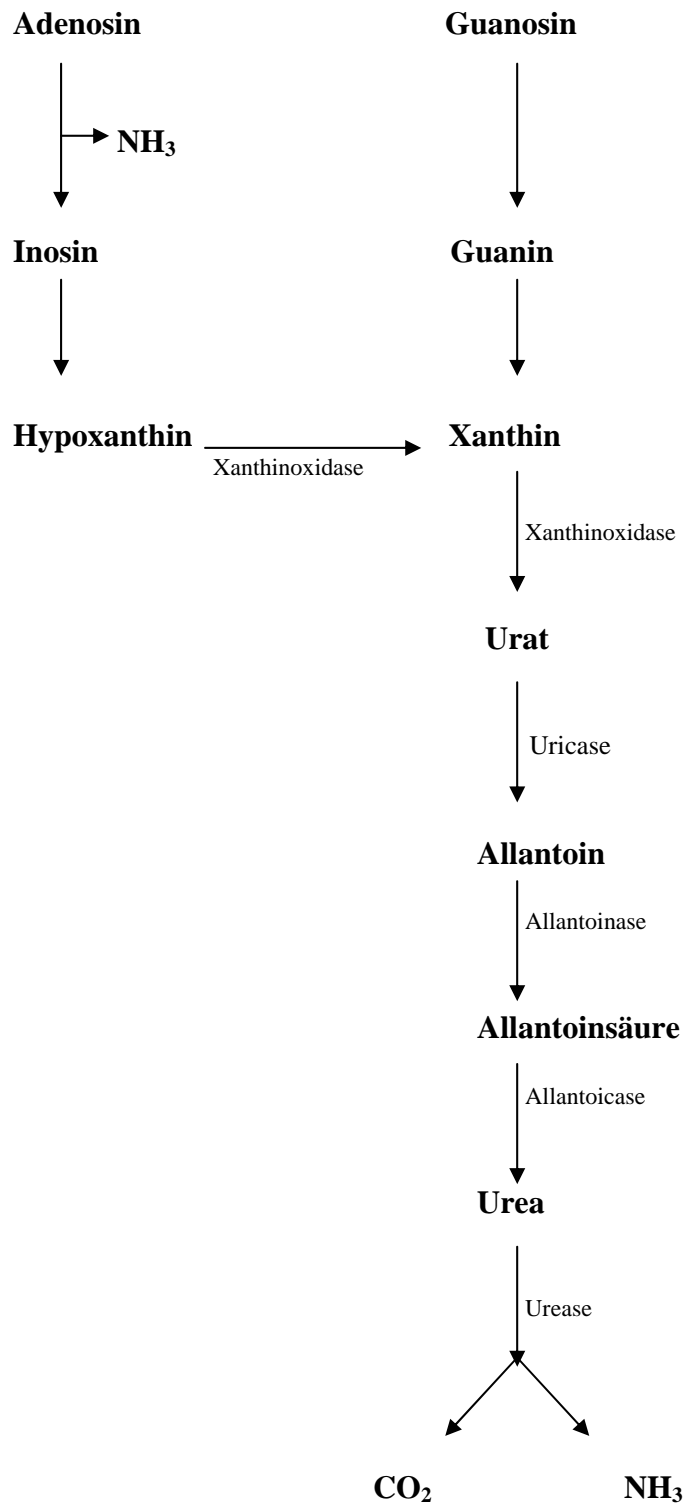


Abbildung 35: Abbau der Purinbasen zu Urat und Urea.

Geograpsus grayi, eine karnivorische, brachyurische Landkrabbe, Familie der Grapsidae, zeigt die andere Variante der Exkretion bei Brachyuren und führt ebenfalls eine Urinaufbereitung im Sinne einer Exkretion durch (Abb. 36). Allerdings findet auch bei ihr keinerlei Ionenresorption in den Antennendrüsen statt. Sie weist eine für Krabben hohe N-Exkretionsrate von rund 100 $\mu\text{mol/kg/h}$ auf (Greenaway, 1990). Der Unterschied zu *Ocypoda quadrata* und Gecarciniden ist jedoch die Form der N-Ausscheidung. Sie findet wie bei terrestrischen Isopoden als NH_3 Volatilisation statt und beträgt rund 78% der Gesamt-N-Ausscheidung. Eine Purinsynthese in Trockenzeiten, wie sie bei Gecarciniden vorhanden ist, kommt bei *Geograpsus grayi* nicht vor (Greenaway, 1990; Varley und Greenaway, 1994; Weihrauch et al., 2004). Die gasförmige Exkretion findet dabei nicht kontinuierlich statt. Zeiten minimaler Exkretion wechseln sich mit bis zu dreitägiger N-Ausscheidung ab (Varley und Greenaway, 1994; Weihrauch et al., 2004). Allerdings ist die Exkretionsrate bei hungernden Tieren ähnlich der Tiere, die Futter aufgenommen haben. Dies zeigt, dass trotz Hungerphasen ein kontinuierlicher Proteinkatabolismus stattfindet und Ammoniak entsorgt werden muss (Greenaway, 1990). Die gasförmige Ausscheidung findet in den Kiemenkammern statt. Ammoniak wird hier entweder direkt als NH_3 volatilisiert oder als NH_4^+ in den Urin gegeben, wo es dann in Folge der Alkalisierung des Urines als NH_3 verloren geht (Greenaway, 1990).

Der Urin bei *Geograpsus grayi* ist im Vergleich zu ihrer Haemolymphe alkalischer mit einem pH-Wert von 8,07. Der Urin- CO_2 -Gehalt beträgt 36 mmol/l und ist somit ebenfalls höher als der der Haemolymphe (13,7-17,2 mmol/l). Durch die Harnalkalisation kommt es zur NH_3 -Volatilisation, welche wiederum einen Diffusionsgradienten für NH_3 in Richtung Urin bildet. Der apikale $\text{Na}^+/\text{NH}_4^+$ -Austauscher sorgt für einen nach außen gerichteten Ammoniaktransport, der basolateral durch die $\text{Na}^+/\text{K}^+/\text{NH}_4^+$ -ATPase gewissermaßen „motorisiert“ wird. Der apikale N-Transport macht bei *Geograpsus grayi* über 80% des Gesamt-N-Transportes aus (Varley und Greenaway, 1994). Nach Varley und Greenaway (1994) stellt die Form der Ausscheidung bei *Geograpsus grayi* eine intensiviertere Form der Exkretion aquatischer Crustaceen dar, indem der apikale Austauscher verstärkt arbeitet.

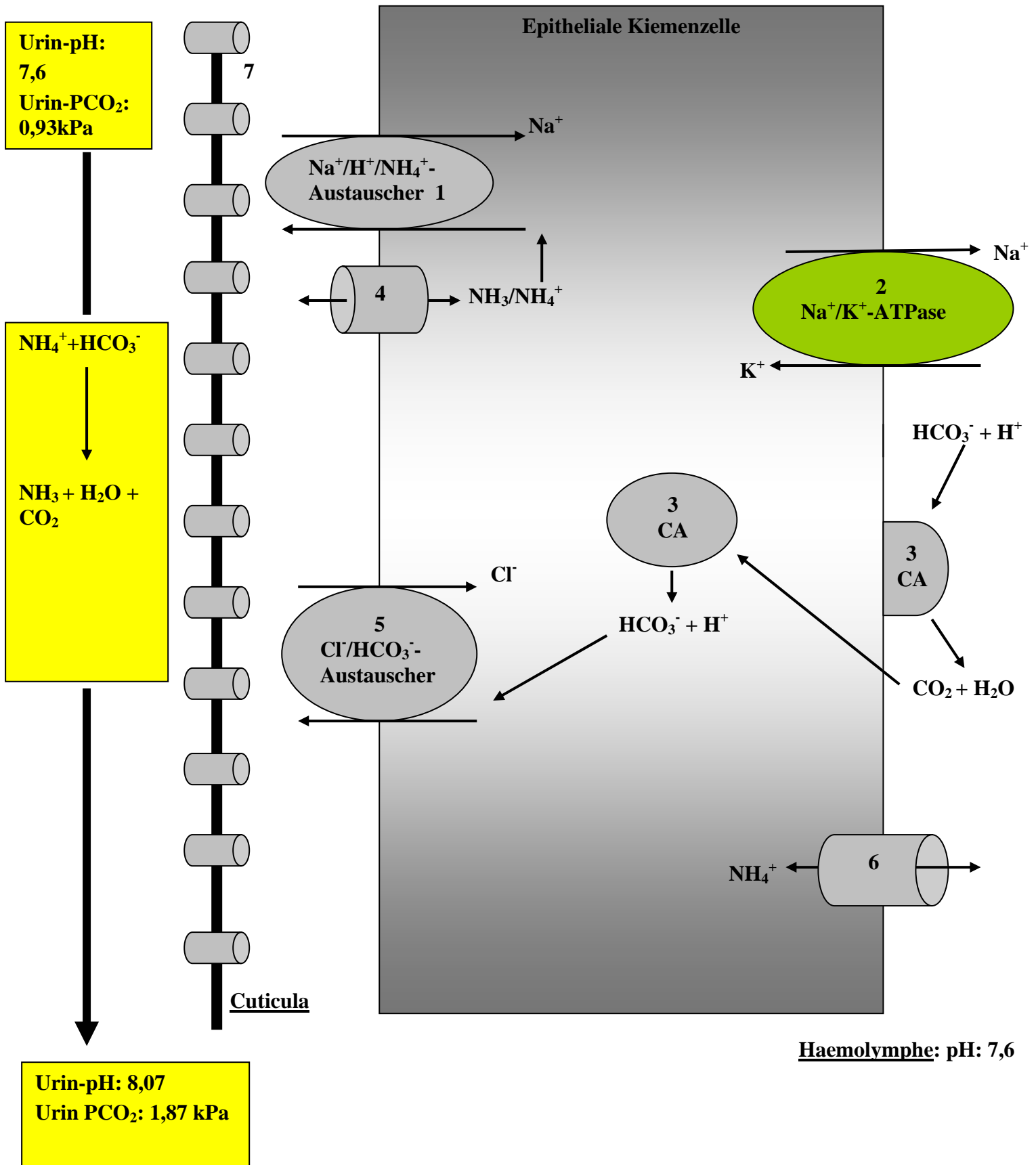


Abbildung 36: Darstellung der Ammoniakausscheidung bei der terrestrisch lebenden Krabbe *Geograpsus grayi*. Abbildung verändert nach Weihrauch et al.: „Ammonia excretion in aquatic and terrestrial crabs.“ *Journal of Experimental Biology* 207, 2004: 4491-4504.

- 1: apikaler $\text{Na}^+/\text{H}^+/\text{NH}_4^+$ -Austauscher
- 2: Na^+/K^+ -ATPase der basolateralen Kiemenzellmembran
- 3: Carboanhydrase
- 4: vermutliches „Rhesus like protein“
- 5: apikaler $\text{Cl}^-/\text{HCO}_3^-$ -Austauscher
- 6: NH_4^+ -permeable Kaliumkanäle
- 7: Amiloridsensitive $\text{Na}^+/\text{NH}_4^+$ -Austauscher in der Cuticula

Terrestrisch lebende *Ocypode quadrata* („Ghost crab“) stellen eine Sonderform unter den landlebenden Crustaceen hinsichtlich ihrer Ausscheidung von Ammoniak dar (Abb. 37). Wie auch bei der Osmoregulation landlebender Crustaceen stehen bei ihr die Antennendrüsen im Vordergrund, denen bislang nur eine Funktion im Elektrolyt- und Wasserhaushalt, sowie im Säure-Basenhaushalt aber nicht im Exkretionsprozess nachgesagt wurden. Ihre basolaterale Na^+/K^+ -ATPase-Aktivität ist höher als die der hinteren Kiemen (de Vries et al., 1994).

Hier werden aus dem Primärharn Natriumionen im Tausch gegen NH_4^+ und NH_3 resorbiert. Die Kiemenepithelien setzen dann den Exkretionsprozess fort. Die Beteiligung der Antennendrüsen in der N-Ausscheidung scheint ausschließlich nur bei *Ocypode quadrata* vorzukommen (Weihrauch et al., 2004). Die Konzentration von NH_4^+ im Primärharn von *Ocypode quadrata* ist ungewöhnlich hoch für Crustaceen und liegt bei 116-212 mmol/l und ist somit um das 134fache größer als die entsprechende Haemolymphkonzentration (de Vries et al., 1994). Der pH-Wert des Urins liegt bei 5,36 und fördert so einen NH_3 -Einstrom von Seiten der Haemolympe entlang des Druckgradienten. Im Urin wird NH_3 sogleich zu NH_4^+ ionisiert, was wiederum den NH_3 -Gradienten aufrechterhält (de Vries et al., 1994; Greenaway, 1990). Die Aktivität des Na^+/H^+ -Antiporters der Antennendrüse hält den niedrigen pH-Wert des Urins aufrecht. Der Urin wird während der Passage in der Kiemenkammer alkalischer mit Werten von 7,01-7,24. In diesen Kiemenbereichen wird über einen apikalen $\text{Cl}^-/\text{HCO}_3^-$ -Austauscher Chlorid in die Zelle und HCO_3^- in den subcuticulären Bereich abgegeben. Durch Aufnahme von Protonen und Bildung von CO_2 kommt es zur NH_3 -Votalisation und beschriebener Alkalisierung des Urins.

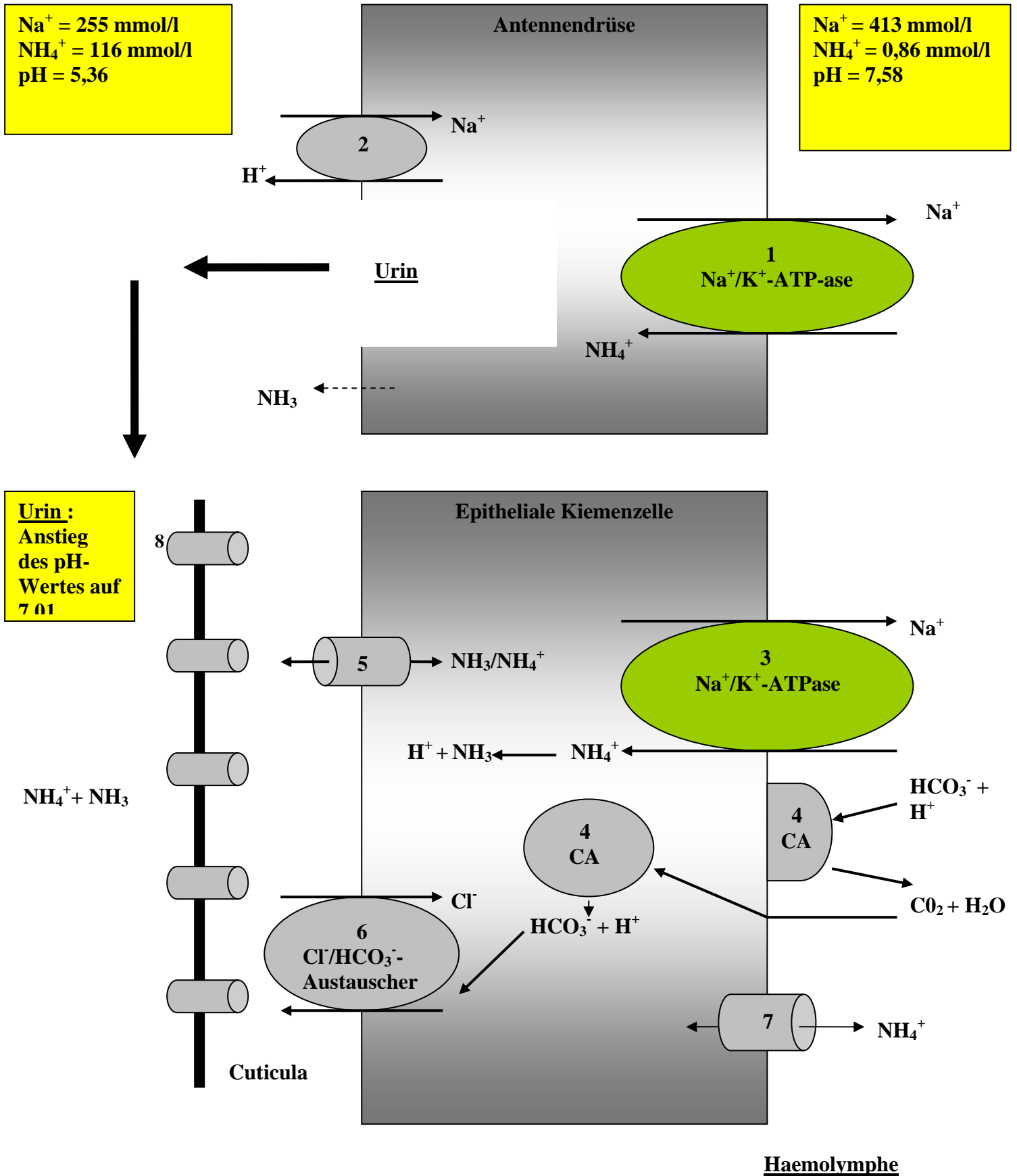


Abbildung 37: Darstellung der Ammoniakausscheidung bei der terrestrischen *Ocypode quadrata*, „Ghost Crab“. Abbildung verändert nach Weihrauch et al.: „Ammonia excretion in aquatic and terrestrial crabs.“ *Journal of Experimental Biology* 207, 2004: 4491-4504.

- 1: **Na⁺/K⁺-ATPase der basolateralen Antennendrüsenmembran**
- 2: **apikaler Na⁺/H⁺-Austauscher der apikalen Antennendrüsenmembran**
- 3: **Na⁺/K⁺-ATPase der basolateralen Kiemenzellmembran**
- 4: **Carboanhydrase**
- 5: **vermutliches „Rhesus like protein“**
- 6: **apikaler Cl⁻/HCO₃⁻-Austauscher**
- 7: **NH₄⁺-permeable Kaliumkanäle**
- 8: **Amiloridsensitive Na⁺/NH₄⁺-Austauscher in der Cuticula**

Mit dem Erreichen eines Höchstmaßes an Terrestrizität hat *Birgus latro* auch seine Exkretionsweise an das Leben an Land angepasst. *Birgus latro* besitzt nur noch in seinem Juvenilstadium eine aquatische Lebensweise, die sich im Adultstadium verliert. So muss seine Exkretion unabhängig vom Medium Wasser funktionieren können. *Birgus latro* ist die einzige terrestrische Spezies unter den Crustaceen, die zugleich eine Speicherung und Exkretion von Urat, Harnsäure, betreibt. Während beispielsweise Gecarciniden ihre Purindepots bei Wasseranwesenheit zu NH₃ umwandeln, kann *Birgus latro* direkt Harnsäure ausscheiden (Greenaway et al., 2005). Neueste Forschungsergebnisse haben zudem zeigen können, dass die Tiere jedoch nicht nur Urat, sondern auch Guanin ausscheiden. Die Gesamtpurinausscheidung hängt vom Stickstoffgehalt der Nahrung ab. Im Fäces beträgt das Urat-Guanin-Verhältnis 1,6:1, mit 61% Urat und 39% Guanin. Die Mitteldarmdrüse ist hierbei der Ort der Uratsynthese. Die Drüse enthält reichlich Xanthinoxidoreduktase, die aus einer Xanthindehydrogenase und einer Xanthinoxidase besteht. Die Xanthinoxidase katalysiert die Reaktion von Hypoxanthin zu Xanthin unter H₂O- und O₂-Verbrauch, sowie den weiteren Abbau zu Urat. Bei Gecarciniden ist die Xanthindehydrogenase das dominierende Enzym, welches sich durch Trypsin und Chymotrypsin irreversibel und durch Oxidation der Sulfhydrylgruppe reversibel in Xanthinoxidase überführen lässt. (Dillaman et al., 1999). Die Behauptung, dass *Birgus latro* nur Xanthinoxidase besitze, (Greenaway, 1989), wurde durch den selben Autor im Jahr 1999 (Dillaman et al., 1999) widerlegt. Die Xanthindehydrogenase scheint demnach die „In-vivo-Form“ der Xanthinoxidoreduktase bei Crustaceen zu sein (Dillaman et al., 1999).

Urat wird bei *Birgus latro* vornehmlich im Bindegewebe der Branchiostegiten gespeichert. Greenaway und Mitarbeiter (2005) untersuchten die verschiedensten Gewebe, in denen eine Purinspeicherung stattfindet. Sowohl Urat und Guanin konnten in aufsteigenden Konzent-

rationen in der Muskulatur, in der Mitteldarmdrüse und im Bindegewebe der Branchiostegiten gefunden werden, wobei hier im Drüsengewebe im Verhältnis mehr Urat als Guanin vorkam (70%:30%). Weiterhin verglichen die Autoren den Uratgehalt der einzelnen Gewebe von *Birgus latro* mit denen von *Coenobita brevimanus*, Coenobitidae. Während die Muskulatur und die Bindegewebe beider Spezies in ihrem Uratgehalt sich nicht stark unterschieden, enthielt die Mitteldarmdrüse von *Birgus latro* 12,7 mal mehr Urat als bei *Coenobita brevimanus*.

Die Faeces von *Birgus latro* enthält einen braunen und einen weißen Anteil. Der braune Anteil besteht aus unverdauten Futterresten, der weiße Anteil wird durch Uratkristalle charakterisiert (Greenaway, 1989). Urat wird in den R-Zellen der Mitteldarmdrüse synthetisiert und mit einer umgebenden peritrophischen Membran, die teils mit Nachbarmembranen fusioniert, als weiße Kügelchen im Sinne einer apokrinen oder merokrinen Sekretion ausgeschieden. Die Kügelchen enthalten neben Urat viel Kalium, wenig Calcium und Phosphat. Der genaue Mechanismus der Ausscheidung von Urat ist jedoch noch nicht ganz geklärt (Dillaman et al., 1999). Da Urat in fester Form ausgeschieden wird, ist zum einen das Problem der Toxizität von NH_3 gelöst und zum anderen geht die Ausscheidung so mit einem minimalen Wasserverlust einher (Greenaway, 1989).

8.3.2. Elektrolyt- und Wasserhaushalt

„Terrestrische Crustaceen sind hinsichtlich ihres Elektrolyt- und Wasserhaushaltes ihren aquatischen Verwandten trotz ihres eingeschränkten Zuganges zu Wasser sehr ähnlich“ (Wolcott, 1992).

Im Folgenden soll die Physiologie des Wasser- und Elektrolythaushaltes bei terrestrischen Coenobiten und Anomuren besprochen werden.

8.3.2.1. Wasserbedarf und -gewinn

„Der Mechanismus des Wassergewinns/-aufnahme hängt vom Habitat und der Form der Osmoregulation der jeweiligen Spezies ab“ (Greenaway, 2003).

Terrestrische Spezies vermeiden zumeist ein Eintauchen in Gewässer, so dass sie auf Regenwasser, oder Tau angewiesen sind. Wasser wird mittels der Chelizeren gelöffelt und zu den Maxillipeden geführt (Greenaway, 2003).

Informationen über die Verwendung und den Umsatz von Wasser bei terrestrischen Decapoden sind meist durch indirekte Messungen, wie Bestimmung des evaporativen Flüssigkeitsverlustes, der Urinproduktion und Wasseraufnahme durch Trinken entstanden. Diese Methoden erlauben jedoch keine genaue Betrachtung des „Wasserturnovers“, da jede Messung nur eine von vielen Komponenten der Wasseraufnahme und des -verlustes darstellt.

Der Wasserverlust wird im Allgemeinen bei terrestrischen Decapoden als hoch beschrieben und basiert auf Messungen des evaporativen Wasserverlustes bei trockener Hitze. Dies stellt aber in keinerlei Hinsicht das Geschehen des Turnovers von Wasser unter natürlichen Bedingungen dar (Greenaway, 2001). In der freien Natur wählen terrestrische Krabben Feuchtgebiete als ihren Lebensraum und beschränken ihre Aktivitäten auf die Nacht (Greenaway, 2001; Greenaway, 2003). Unter diesen Umständen vermeiden sie einen starken evaporativen Wasserverlust und der Wasserbedarf ist geringer als zu heißen Tagzeiten. Greenaway untersuchte in den Jahren 1991-1997 den Umsatz von Wasser und Natrium bei freilebenden „Robber Crabs“, *Birgus latro*, unter Feldbedingungen. Die Studie wurde im Christmas Island National Park durchgeführt. Greenaway stellte fest, dass die Wasseraufnahme von *Birgus latro* unter Feldbedingungen mit 48 ml/kg/d bis zu zwei bis drei Mal höher ist als unter Laborbedingungen (16-18 ml/kg/d) (Greenaway, 2001). Dies konnte ebenfalls für Brachyuren (*Gecarcoidea natalis*) festgestellt werden (Greenaway, 1994).

Die Quellen des Wassers, das *Birgus latro* umsetzt, sind gebundenes Wasser im Futter, freies Wasser in Form von Tau, Regenwasser oder anderweitig frei vorkommendes Wasser, sowie metabolisches Wasser im Körper (Greenaway, 2001).

Die Aufnahme von Wasser über das Futter hängt von der Art des Futters ab. In Greenaways Studien (2001) nahmen die Tiere vornehmlich Früchte und Samenkörner auf, die einen hohen Fettanteil und Kohlehydratanteil besaßen, aber wenig Wasser enthielten. Somit stieg die Aufnahme von Wasser - meist Regenwasser - erheblich, ganz im Gegensatz zu solchen Tieren, die vermehrt tierisches Material, wie gecarcinide Krabben, vertilgten. Das aus dem jeweiligen aufgenommenen Futter entstehende metabolische Wasser, bezifferte Greenaway (2001) wie folgt: Früchte: 0,81 ml/kg/d; Samenkörner: 1,92 ml/kg/d; tierisches Gewebe: 5,5 ml/kg/d. Demnach müssten Tiere, die sich hauptsächlich von Frucht oder Samen ernähren, ihren Wasserbedarf über das Trinken decken, so der Autor. Laut Autor decke die Aufnahme einer etwa 70 g schweren Krabbe der Spezies *Gecarcoidea natalis* (Wassergehalt: 60-70%) den Wasserbedarf eines Tages eines 1 kg schweren *Birgus latro* (Greenaway, 2001).

8.3.2.2. Wasserreserven

Terrestrische Crustaceen verhindern den evaporativen Wasserverlust, indem sie vornehmlich nachtaktiv und in Feuchtgebieten leben. Coenobiten besitzen zwecks Wasserspeicherung zwei dehnbare Säcke, die der Abdominalwand zugehörig sind. Diese können nach Wasseraufnahme gefüllt werden und dienen so als Reservoir (Greenaway, 1989).

8.3.2.3. Salzaufnahme

Birgus latro zeigt eine hohe Salzaufnahmerate (7,8 mmol/kg/d). Grundwasser mit einem Gehalt von 0,5 mmol Na⁺/l versorgt das Tier zwar mit Natrium, was aber nur einen Anteil von 0,3% der Tagesration bedeutet (Greenaway, 2001). Die größte Natriumquelle stellt daher tierisches Eiweiss dar. *Gecarcoidea natalis* enthält ca. 114 g/m² (Greenaway, 2001), was den täglichen Natriumverbrauch eines *Birgus latro* deckt.

8.3.2.4. Salzverlust

Verluste entstehen einerseits über die Fäces. In Greenaways Studie beziffert der Autor den Natriumgehalt der Fäces mit 380 µmol/gTM. Dieser Weg scheint jedoch nur für 10% der gesamten Natriumausscheidung verantwortlich zu sein (Greenaway, 2001). Ein Verlust über den Urin scheint nach Greenaway (2001) bedeutend größer zu sein (Abb. 38). Die Antennendrüsen produzieren einen Primärharn, der isosmotisch zur Haemolymph ist. Dieser Harn gelangt in die Kiemenkammern, in der osmoregulatorische Mechanismen und Ionenresorption stattfinden. Bei einem Frischwasserangebot nimmt *Birgus latro* wenig Wasser auf (rund 1,82 ml/100g/d). Salzverluste werden daher über Resorption aus dem Urin verhindert. Das zur Ausscheidung gelangende Urinendprodukt *P* ist somit verdünnt (Alford et al., 1992; Greenaway et al., 1990). Bei einem Salzwasserangebot im Experiment konnten die Autoren zeigen, dass die Wasseraufnahme und die Filtrationsrate des Harns ums Doppelte steigen. Somit erhöht sich ebenfalls die die Kiemenkammern durchfließende Urinmenge, wobei die Salzresorption aus dem Urin vermindert ist. Das Urinendprodukt *P* enthält somit eine höhere Ionenkonzentration als beim Süßwasserangebot. Daher ist auch hier der Urin isosmotisch zur Haemolymph (Greenaway et al., 1990; Greenaway und Taylor, 1993). Bei einer Rückkehr vom Salzwasserangebot zum Süßwasser bleibt zunächst die erhöhte Wasseraufnahmerate bestehen, die wiederum eine verstärkte *P*-Produktion nach sich zieht. Hier kommt es zu einer Art Verdünnungseffekt/Haemodilution

mit einem Angleichen der Haemolymph- und Wasserkonzentration (Alford et al., 1992; Greenaway und Taylor, 1993).

8.3.2.5. *Trinkverhalten bei *Birgus latro**

Alford und Mitarbeiter (1992) untersuchten das Trinkverhalten von *Birgus latro* in Abhängigkeit von seiner Haemokonzentration. Bei normaler Haemokonzentration (<1050 mosm) verbringt die Krabbe 61 Minuten/d mit der Wasseraufnahme, die aus 660 einzelnen Wasseraufnahmekyklen mit den Scheren besteht. Es wird weder Frisch- noch Salzwasser bevorzugt. Das Tier reguliert seine Haemokonzentration über ein stückweises Trinken beider Wassersorten. Bei Haemokonzentrationen über 1050 mosm steigt die Wasseraufnahmezeit um das Vierfache mit 2702 einzelnen Zyklen, wobei Frischwasser bevorzugt wird.

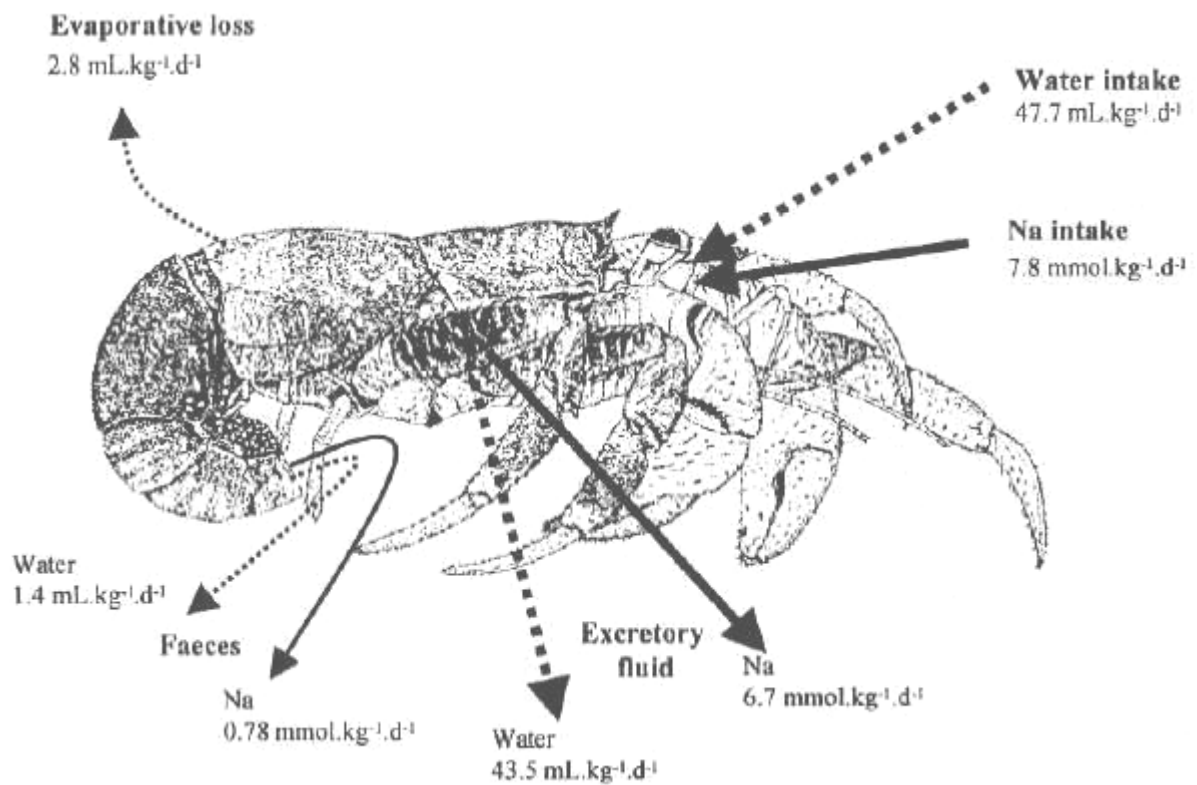


Abbildung 38: Darstellung der Wasser- und Natriumbewegung bei *Birgus latro*.

Abbildung: Peter Greenaway : „Sodium and water balance in free ranging robber crabs, *Birgus latro* (Anomura: Coenobitidae).“ *Journal of Crustacean Biology*, 21(2), 2001: 317-327. Mit freundlicher Genehmigung von „*Journal of Crustacean Biology*“, Washington.

8.4. Verdauung

Futterpartikel werden von den Maxillipeden in Richtung Mandibeln geführt und dort in portionsgerechte Stücke zerkleinert. Im Kaumagen erfahren die Nahrungsbestandteile eine weitere Zerkleinerung infolge der im Kaumagen befindlichen dorsalen und lateralen Zähne.

In der Vorderkammer des Magens wird der so entstandene Futterbrei mit Verdauungsenzymen vermischt. Unverdauliches Material gelangt in den Mitteldarm, wird in peritrophische Membranen verpackt und ausgeschieden. Feine, verdauliche Partikel unter 1 μm Größe und Flüssigkeiten gelangen in den Bereich der Mitteldarmdrüsen und werden hier resorbiert. Amylasen, Lipasen, Endo-/und Exopeptidasen schlüsseln sodann den Futterbrei weiter auf. So entstandene Aminosäuren, Zucker und Fettsäuren werden in den Mitteldarmdrüsen metabolisiert oder gespeichert. In den hepatopankrealen R-Zellen werden sowohl Glykogen als auch Lipide in Form von Triglyceriden gelagert. Die gespeicherten Triglyceride ermöglichen dem Tier längere Hungerphasen (Wilde et al., 2004). *Birgus latro* speichert im Gegensatz zu herbivoren Gecarciniden (Brachyura) beispielsweise sehr große Mengen Fett, die ihm ein Überleben auch ohne Futterangebot erlauben. *Birgus latro* als omnivore Crustacee betreibt eine Futterselektion, bei der er vor allem nährstoffreiche Nahrung mit einem hohen N- und Fettgehalt, wie Früchte, Nüsse und Beutetiere/Aas bevorzugt. Diese Nährstoffquellen sind aber nicht überall zu jeder Zeit vorhanden, so dass das Tier auf die Fähigkeit der Speicherung hoher Fettgehalte angewiesen ist. Herbivore Gecarciniden weisen dagegen hohe Konzentrationen an Hemicellulose und Cellulose auf, um Blätter und Laub schnell verwerten zu können. Ihre intestinale Durchlaufzeiten sind sehr gering (Wilde et al., 2004), die in einem klaren Gegensatz zu denen von *Birgus latro* mit 27 Stunden stehen (Greenaway und Raghaven, 1998; Wilde et al., 2004).

8.5. Häutung (Ecdysis); Wachstum

8.5.1. Ecdysis

Die Häutung bei Crustaceen ist eine komplexe Angelegenheit und unterliegt verschiedenen Stadien.

In der Vorbereitungsphase der Ecdysis, der Vorhäutungsphase, Proecdysis, trennen sich die epidermalen Zellen von der alten epidermalen Cuticula (Apolyse) und beginnen mit der Bildung eines neuen Exoskelettes. Dabei findet eine Calciumresorption aus der Exuvie statt. Die Futteraufnahme der Tiere sinkt zu diesem Zeitpunkt, wobei gespeicherte Energie aus dem Hepatopankreas freigesetzt wird. In der eigentlichen Häutungsphase, Ecdysis, wird das alte Exoskelett abgeworfen und die neue, noch nicht erhärtete Cuticula wird sichtbar. Durch Wasseraufnahme beginnt diese zu quellen, was zu einer rapiden Größenzunahme führt. In der Metecdysis, Posthäutungsphase, erhärtet die neue Cuticula durch Mineralisation infolge Aufnahme anorganischer Salze und Chitinablagerung. Das Ruhestadium zwischen zwei Häutungsphasen wird als Interecdysis bezeichnet, in der es zur Speicherung von Energie im Hepatopankreas im Hinblick auf die nächste Häutung kommt (Gehring und Wehner, 1995; Smolowitz et al., 1992; Storch und Welsch, 2005).

Smolowitz und Mitarbeiter (1992) unterscheiden fünf verschiedene Häutungsstadien (Abb. 40). Im Stadium **A** findet die Mineralisation des postecdysalen Exoskelettes statt. Hier sind Epi- und Endocuticula vorhanden. Das Stadium **B** kennzeichnet sich durch Ausbildung der Endocuticula, die sich als gestreifte Membran darstellt. Das Stadium **C**, das die Zwischenhäutungsphase kennzeichnet, ist in vier verschiedene Unterstadien aufgeteilt. In Stadium **C₁** nimmt die Höhe der Epidermis unter der Cuticula allmählich ab. In **C₂** bilden sich Lamellen innerhalb der Endocuticula, deren Ausbildung in **C₃** fortschreitet (Abb. 39). Über der Epidermis bildet sich so dann in Stadium **C₄** eine membranöse Schicht aus, die als spätere Sollbruchstelle fungiert. Das Stadium **D** entspricht einer passiven Vorhäutungsphase und stellt einen Übergang von der Zwischenhäutungs- zur Vorhäutungsphase dar. Im Bereich der membranösen Schicht des Epithels kommt es zur Apolyse und zu einer Ausbildung einer neuen Epicuticula (**D₁**). In **D₂** bildet sich eine neue Exocuticula unter der alten. Eine intensive Resorption von Mineralien aus der alten Exuvie findet in **D₃** statt. Die alte Endocuticula löst sich auf. Im Stadium **E** sind Epi- und Exocuticula vollständig vorhanden.

Die Häutung an sich teilt sich in eine aktive und eine passive Phase auf. In der passiven Phase erweitern sich die Pleuralnähte von hinten nach vorne, so dass ein Spalt entsteht. Weiterhin erfolgt eine Ruptur der thorakoabdominalen Membran. In der aktiven Phase wird der neue Carapax sichtbar. Diese Erscheinung wird als „Point of no return“ der Häutung beschrieben, da dieser Schritt nicht mehr aufzuhalten ist – im Gegensatz zur passiven Phase, die bei Gefahr

nahezu eingestellt werden kann. Das Exoskelett wird mittels rhythmisch – horizontaler Bewegungen der Antennen, Augenstiele und Mundwerkzeuge im Kopfbereich abgestreift. Am Abdomen treten peristaltische Kontraktionen der thorakalen Coxo- und Basipodite und später der Pereiopoden auf, bis die Exuvie vollständig entfernt ist. Das Ende der Häutung wird durch den Verlust des Chelizerenexoskelettes beschrieben (Chung et al., 2000).

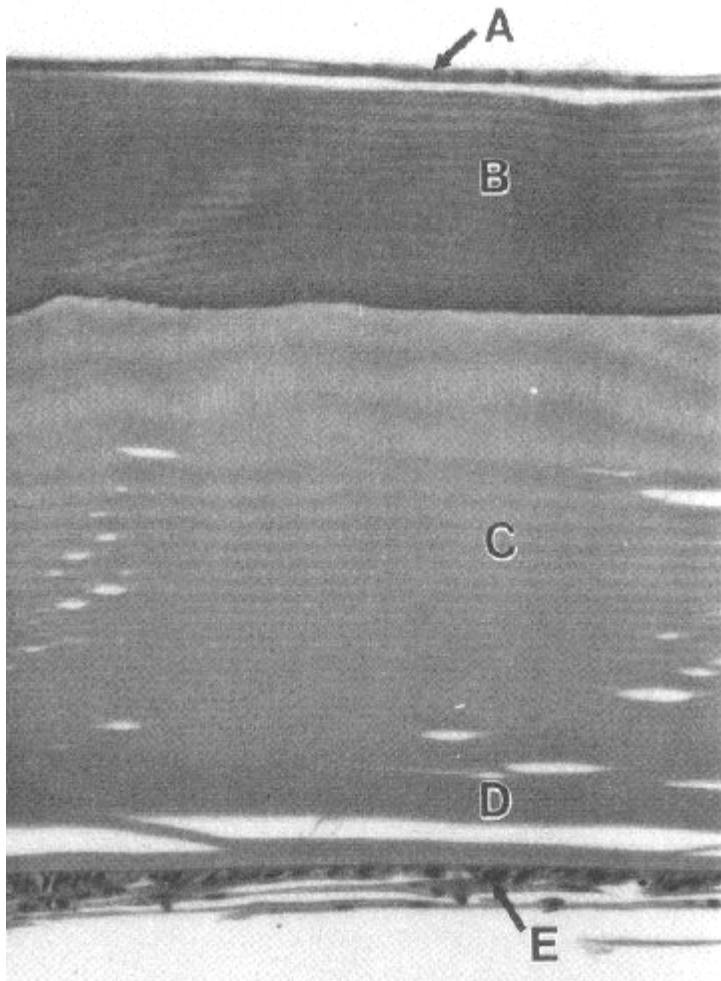


Abbildung 39: Cuticula eines Hummers im Stadium C_2/C_3

A: Epicuticula; B: Exocuticula; C, D: Endocuticula; E: membranöse Schicht.

Abbildung: Smolowitz, R. M., R. A. Bullis, et al.: "Pathologic cuticular changes of winterimpoundment shell disease preceding and during intermoult in the American lobster, *Homarus americanus*." The Biological Bulletin 183, 1992: 99-112. Mit freundlicher Genehmigung von „Marine Biological Laboratory“, Woods Hole, Massachusetts.

Tabelle 4: *Histologie der Cuticula während eines Häutungszyklus beim Hummer. Verändert und übersetzt, aus: "Pathologic cuticular changes of winter impoundment shell disease preceding and during intermoult in the American lobster, Homarus americanus." Smolowitz, R. M., R. A. Bullis, et al.; The Biological Bulletin 183, 1992: 99-112. Mit freundlicher Genehmigung von „Marine Biological Laboratory“, Woods Hole, Massachusetts.*

<u>Häutungsstadium</u>	<u>Veränderung innerhalb des Integuments</u>	<u>vorhandene Cuticulaschichten</u>
Stadium A	Mineralisation der postecdysialen Cuticula	Epicuticula Exocuticula
Stadium B	Ausbildung der Endocuticula	Epicuticula Exocuticula Endocuticula
Stadium C Stadium C₁	Abnahme der Dicke des Cuticulaepithels	Epicuticula Exocuticula Endocuticula
Stadium C₂, C₃	Lamellenbildung innerhalb Endocuticula	Epicuticula Exocuticula Endocuticula mit Lamellen
Stadium C₄	membranöse Schicht auf Epidermis	Epicuticula Exocuticula Endocuticula mit Lamellen membranöse Schicht auf Epidermis
Stadium D Stadium D₁	Apolyse im Bereich der membranösen Schicht und Bildung einer neuen Epicuticula	alte Cuticula Apolysespalt Epicuticula
Stadium D₂	Bildung einer neuen Exocuticula unter der alten Exocuticula	alte Cuticula Apolysespalt Epicuticula Exocuticula
Stadium D₃	Resorption von Mineralien aus der alten Cuticula	alte Cuticula Apolysespalt Epicuticula Exocuticula
Stadium E	Entfernen der Exuvie, vollständiges Vorhandensein von neuer Epi- und Exocuticula	Epicuticula Exocuticula

8.5.2. Hormonelle Kontrolle der Häutung

8.5.2.1. *MIH, Moulting Inhibiting Hormone*

Moulting-inhibiting-hormone, 3-Hydroxy-L-Kynurenin (3-OH-K), ist ein häutungshemmendes Peptidhormon, das in den Ganglien des Augenstiels (X-Organ) gebildet wird. Es hemmt die Freisetzung des in den Carapaxdrüsen (Y-Organ) synthetisierten Crustecdyson, ein Ecdysteroidhäutungshormon. In Versuchen, in denen der Augenstiel entfernt wurde, stieg die Frequenz des Häutungszyklus.

MIH besitzt eine Größe von 4000-8000 kDa, zirkuliert frei in der Haemolymphe und akkumuliert im Y-Organ. MIH wird hier enzymatisch durch die 3-Hydroxy-L-Kynurenin-Aminotransferase in Xanthurensäure umgewandelt, die dann über ein Cytochrom P₄₅₀-System die Ecdysteroidsynthese über Interaktion der OH-Gruppe von 3-OH-K an Stelle 8 mit dem Eisen des Porphyrinringes des Ecdysteroidhormones, Crustecdyson, hemmt. Die Aktivität der 3-OH-K-Aminotransferase variiert während des Jahres. Das erste Maximum erreicht sie im März/April, das zweite im September/Oktober (Borst et al., 1987; Chang, 1985; Chang, 1993; Chang et al., 1993; Naya und Ikeda, 1993; Naya et al., 1989).

8.5.2.2. *Crustecdyson*

Crustecdyson, 3-Dehydroxyecdyson, wird im Y-Organ der Carapaxdrüsen gebildet und steuert die Häutung. Spaziani und Mitarbeiter (2001) fanden heraus, dass die Steroidgenese durch Calcium gesteuert wird. Bei Abwesenheit von externem Calcium, welches in der ionisierten Form aktiv vorliegt, produzieren die Y-Organen Crustecdyson in geringen Mengen, sozusagen als Basalwert. Steigt die externe Calciumkonzentration auf 1-10 mmol (speziesabhängig), erfolgt eine stärkere Sekretion. Werden diese Calciumwerte jedoch überschritten, kommt die Ecdysteroidsynthese zum Erliegen. Calcium wird über spannungsabhängige Kanäle in die Zellen des Y-Organes transportiert und sogleich wieder über Pumpen ins extrazelluläre Medium gepumpt. Calcium akkumuliert hier im Bereich der Kanäle und wird als Messenger aktiv, steigt der lokale transiente Calciumgehalt über 1-10 mmol. Calcium aktiviert sodann eine Y-membran-assoziierte Proteinkinase C (PKC), die wiederum Proteinphosphorylierungen von für die Ecdysteroidsynthese wichtigen Enzyme steuern.

MIH benötigt dagegen kein Calcium, um seine inhibitorische Funktion aufrechtzuerhalten. Wird MIH experimentell zu einem Zeitpunkt fehlenden externen Calciums zugeführt, kann es die basale Steroidproduktion inhibieren. Steigen die Calciumwerte, kommt es infolge einer Konkurrenz um Rezeptorstellen am Y-Organ zu einem Erliegen der Inhibition. MIH reguliert über eine Erhöhung von cyclischem Adenosinmonophosphat (cAMP) die Steroidgenese.

Spaziani und Mitarbeiter (2001) fanden heraus, dass zwar cAMP als Messenger vorkommt, eine Phospholipase C und eine Inositoltriphosphatkaskade wie bei anderen hormoninduzierten Signalkaskaden aber fehlen. Da cAMP und die Synthese von 3-Dehydroxyecdysen negativ korreliert sind, wird über eine cAMP-medierte Kinaseaktivierung und anschließender Enzymphosphorylierung einerseits eine Unterdrückung der Steroidgeneseenzyme und andererseits eine Verhinderung der Expression von Cholesterolrezeptoren erreicht, wie verschiedene Autoren, wie Borst und Mitarbeiter (1987), Chang (1985), Chang (1993), Chang und Mitarbeiter (1993), Mattson und Spaziani (1986), Mattson und Spaziani (1987), Naya und Ikeda (1993), Naya und Mitarbeiter (1989) und Spaziani und Mitarbeiter (2001) berichteten. Cholesterol dient als Substrat für die spätere Crustecdysonsynthese.

8.5.2.3. CHH, Crustacean Hyperglycaemic Hormone

CHH ist ein Neuropeptid mit einer Größe von 7000 Da und mehreren Isoformen in der crustacealen Haemolymphe. CHH wird im sogenannten MTGX (Medulla Terminalis Ganglion X)-Organ im Augenstiel gebildet. Mehrere hundert neuroendokrine Zellen synthetisieren dieses Hormon, welches dann über den X-Organ-Sinusdrüsenangang zur Sinusdrüse, ein Neurohaemalorgan, transportiert wird. Durch Exocytose gelangt das Hormon in die Haemolymphe. CHH hemmt in geringem Maße die Ecdysteroidsynthese (Chung und Webster, 2003). Die wichtigere Funktion kommt dem Hormon jedoch in der Regulation des Kohlenhydratstoffwechsels zu. In der Regulation der Haemolymphzuckerkonzentration zeigt sich eine circadiane Rhythmik sowohl im Glukose- als auch im Hormonspiegel. Niedrige Glukosewerte erscheinen während der Lichtperiode, ein Peak der Glukosekonzentration ist mehrere Stunden nach Beginn der Dunkelheit zu erwarten. Gleiches gilt für die Haemolymph-CHH-Werte, die ebenfalls einen Peak nach Beginn der Dunkelheit zeigen (Abrahamse et al., 1990; Escamilla-Chimal et al., 2001). Escamilla-Chimal und Mitarbeiter (2001) versuchten die circadiane Rhythmik mit einer circadianen Sensibilität des Crustaceenauges zu erklären. In der Retina befinden sich 5-Hydroxytryptamin (5-HT)-bildende Zellen, deren Axone an das MTGX-Organ des Augenstiels herantreten. Bei Einbruch der Dunkelheit veranlasst 5-HT eine Ausschüttung von CHH.

Die Bioaktivität des exocytierten CHH ist laut Abrahamse und Mitarbeiter (1990) höher als bei gespeichertem CHH. Möglicherweise kommt es kurz vor oder nach der Freisetzung zu einer molekularen Veränderung, die dann ebenfalls mit einer funktionellen Modifikation einhergeht. Chung und Mitarbeiter (2000) konnten eine CHH-Sekretion während der Ecdysis aus unbekannter Quelle nachweisen, die eine Wasseraufnahme ins neue Exoskelett ermöglicht.

8.5.2.4. CCAP, *Crustacean Cardioactive Peptide*

CCAP wird in den ventralen Ganglien und im pericardialen Organ gebildet. CCAP unterliegt nicht der Kontrolle des Augenstiels. Es ist ein Nonapeptid mit einer Disulfidbrücke. Hinsichtlich seiner Aminosäuresequenz besitzt es keine Ähnlichkeit mit bekannten vertebralen und invertebralen Neuropeptiden (Stangier et al., 1987). Crustacean Cardioactive Peptide besitzt keine Wirkung auf die Häutung, wird aber kurz vor und nach der aktiven Phase der Häutung massiv freigesetzt. CCAP sorgt für eine ausreichende Sauerstoffversorgung während der Ecdysis, da hier die Scaphognathiten weniger effizient arbeiten (können) und so ein relativer Sauerstoffmangel der Haemolymphe entsteht. Durch Erhöhung des Scaphognathitenschlages unter CCAP-Einfluss wird der O₂-Mangel wieder ausgeglichen (Chung et al., 2000). Eine Steigerung der Motoneuronenaktivität des Gastrointestinaltraktes während der Häutung, eine Kontrolle der Herzschlagfrequenz und des Blutdruckes geschehen durch CCAP. Nach der Häutung wird das Hormon wieder in Nervenknotten und im Perikardialorgan gespeichert, um einer Nachfrage in der nächsten Ecdysis wieder gerecht zu werden (Chang, 1985; Chang, 1993; Chang et al., 1993; Chung et al., 2000).

8.5.2.5. MF, *Methylfarnesoat*

Methylfarnesoat ist ein Insektenjuvenilhormon, das ebenfalls bei *Macrobrachium rosenbergii* gefunden wurde. Es besitzt hier eine regulatorisch-hemmende Funktion auf die Häutung von Juvenilen. Weitere Funktionen und der genaue Mechanismus sind noch nicht bekannt (Abdu et al., 1998; Borst et al., 1987).

8.5.2.6. *Häutungsproteine*

Cryptocyanin ist ein kupferfreies Haemolymphprotein, ähnlich dem Haemocyanin. Es bindet jedoch keinen Sauerstoff und ihm fehlen 3 der 6 kupferbindenden Histidinreste. Auch in der Abwehr lässt sich keine Funktion ausmachen, da keine Phenoloxidaseaktivität besteht. Die Cryptocyaninkonzentration steigt in der Vorhäutungsphase und erreicht auch hier ihr Maximum, wobei sie sogar die Haemocyaninkonzentration kurzzeitig übersteigen kann. In der eigentlichen Ecdysis sinken die Werte wieder, um in der Zwischenhäutungsphase Basalwerte zu erreichen. Ob Cryptocyanin ubiquitär bei allen Crustaceen vorkommt ist ungewiss, jedoch wurde es in diversen Brachyuren und Anomuren, sowie beim Hummer festgestellt. Cryptocyanin wird im Hepatopankreas synthetisiert, ins Gefäßsystem abgegeben und in die extrazelluläre Matrix des neuen Exoskelettes transportiert. Es stellt somit eine Art Strukturprotein dar und ist

zusammen mit von der Epidermis gebildeten Cuticulaproteinen am Aufbau des neuen Exoskeletts beteiligt (Terwilliger et al., 1999; Terwilliger et al., 2005).

Beim Hummer wurde ein weiteres Haemolymphprotein gefunden, das als „non-respiratory pseudo-hemocyanin (PHc)“ bezeichnet wird. Analog zum Cryptocyanin werden ähnliche Funktionen vermutet. Darüber hinaus hypothetisierte (Burmester, 1999) dass PHc wahrscheinlich als Speicherprotein besonders in Hungerzeiten fungiert.

8.5.3. Calcium- und Magnesiumstoffwechsel während der Häutung

Terrestrische Spezies resorbieren Salze aus ihrer alten Exuvie, welche sie dann in Form von Gastrolithen im Vorderdarm, in der Mitteldarmdrüse und in der Haemolymphe (Grapsiden) speichern. Die gespeicherten Salze werden sodann zur nächsten Häutung wieder mobilisiert. Süßwasser- und Meerwassercrustaceen resorbieren die erforderlichen Salze aus dem Wasser, so dass ein Verspeisen der Exuvie nicht nötig ist. Calcium und Magnesium werden vor allem in der Phase nach der Häutung gebraucht, um wichtige Organe, wie Verdauungskanal, Mundwerkzeuge und Pereiopoden zuerst zu calcifizieren (Greenaway, 1993).

Greenaway und Mitarbeiter (1995) wiesen eine Calciumaktivität während des Häutungszyklus bei *Calinectes sapidus* nach, stellvertretend für andere Crustaceen. In der mittleren bis späten Vorhäutungsphase werden 20-25% des gesamten Körpercalsiums aus der alten Exuvie resorbiert. Der Calciumeintritt geschieht von der apikalen Seite der Epidermis in Richtung basolateraler Membran über Calciumkanäle und findet möglicherweise auch über $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$ - und Na^+/H^+ -Austauscher statt. Die basolaterale Calciumfreisetzung geschieht entgegen eines hohen Calciumgradienten und muss deshalb aktiv passieren. Die antreibende Kraft ist eine Quercitinsensitive Calcium-ATPase in der basolateralen Membran.

In der Nachhäutungsphase, in der die Cuticula noch nachhärten muss und Calcium eingelagert wird, findet sich eine vermehrte Calcium-ATPase-Aktivität in der apikalen Membran der Hypodermis, die für einen gerichteten Transport von Calcium aus der Haemolymphe in die Cuticula sorgt (Greenaway, 1993; Greenaway et al., 1995; Greenaway und Wheatly, 1995). Calcium wird in der Mitteldarmdrüse in Form von Calciumgranula gespeichert. Typ 1- und 2- Granula mit einer einschichtigen Hülle liegen extrazellulär, intraluminal und entstehen per Exkretion, nachdem sie intrazellulär calcifiziert worden sind. Typ 3-Granula besitzen mehrere äußere Schichten und liegen extrazellulär (Becker et al., 1974).

Die Calciumaufnahme hängt von der Konzentration des umgebenden Milieus ab. Im Wasser mit hoher Calciumkonzentration ($> 6 \text{ mmol/l}$) kommt es in der Vorhäutungsphase zu einem vermehrten Calciuminflux; in Wasser mit geringerer Calciumkonzentration kommt der Calci-

umeinstrom nahezu zum Erliegen (Neufeld und Cameron, 1994a; Neufeld und Cameron, 1994b). Einen weiteren Speicherort für Calcium stellen die Mitochondrien des Hepatopankreas dar. Hier läuft die Calciumaufnahme parallel zur oxidativen Phosphorylierung (Chen et al., 1974).

8.5.4. Autotomie

Autotomie, die Fähigkeit Körperteile bei Gefahr abzutrennen, ist eine wichtige Überlebensstrategie bei Crustaceen. In einer Studie von Smith und Hines (1991) konnte gezeigt werden, dass 17-39% der untersuchten Tiere (*Callinectes sapidus*) eine oder mehrere Gliedmaßen verloren hatten oder im Begriff waren, diese zu regenerieren. Autotomie korreliert positiv mit der Größe des Tieres und ist unabhängig von Geschlecht, Alter und Häutungszyklus (Smith, 1990; Smith, 1992; Smith und Hines, 1991). Ursachen von Autotomie sind in erster Linie Kämpfe mit den Artgenossen um ein paarungsbereites Weibchen und Kannibalismus (Smith und Hines, 1991).

8.5.5. Häutungsverhalten

McLay (1985) untersuchte das Häutungsverhalten von Crustaceen anhand zweier Anomuren, *Pagurus traversi* und *Pagurus novizealandiae*. Diese Tiere waren insofern von bedeutendem Interesse, als dass sie schneckenhausbewohnende Spezies darstellen und das zu bewohnende Schneckenhaus der Körpergröße entsprechend ausgesucht werden muss. Frühere Studien konnten zeigen, dass zu kleine Schneckenhäuser zu einem verminderten Größenwachstum mit kürzeren Häutungsintervallen führten. Zu große Schalen hingegen veranlassten die Tiere zu einem verstärkten Größenzuwachs pro Häutungsintervall (Fotheringham, 1976). Typisch für decapode Crustaceen ist, dass Körpergröße und Zuwachsrates pro Häutungsintervall negativ korreliert sind, das heißt, dass große Tiere pro Häutung eine geringere Wachstumszunahme zu verzeichnen haben als kleinere Individuen. Gleichzeitig sind die Zwischenhäutungsintervalle großer Tiere länger als die kleinerer Spezies. Die Zwischenhäutungsintervalle für *Pagurus traversi* betragen im Schnitt 32-125 Tage, für *Pagurus novizealandiae* 25-125 Tage (McLay, 1985). Einen sexuellen Dimorphismus bezüglich der Größenzunahme pro Häutungsintervall sieht McLay (1985) insofern bestätigt, als dass weibliche *Pagurus novizealandiae* nur 80 % der Körpergröße männlicher Artgenossen erreichten. Die Häutung findet bei den meisten decapoden Arten nachts statt. Lipicus und Herrnkind (1982) vermuteten, dass dies einen Selbstschutz darstelle, um hungrigen Artgenossen nicht zum Opfer zu fallen. Da die meisten Crustaceen nachtaktiv sind und zu Beginn der Dunkelheit mit ihrer Jagd auf Beute beginnen, sind sie nachts zumeist gesättigt und verlieren so das Interesse an den frischgehäuteten Artgenossen. Eine signifikante Ausnahme zum nächtlichen Häutungsverhalten stellt *Homarus americanus* dar, der sich vornehmlich tagsüber häutet (Tamm und Cobb, 1976).

8.6. Larvenentwicklung

Choi und Hong (2001) beschrieben die komplette decapode Larvenentwicklung mitsamt ihrer anatomischen Veränderungen anhand *Metapenaeopsis dalei*, Decapoda: Penaeidae, in der Laboraufzucht. Die Larven schlüpften 20 Stunden nach der Eiablage im 24-26,0°C warmen Meerwasser mit 32,2-33,2 ppt Salzgehalt. 15 Tage dauerte es dann bis das erste Postlarvalstadium erreicht wurde. Die Tiere entwickeln sich per Häutung über sechs Naupliusstadien, drei Zoeastadien und drei Mysisstadien zum Postlarvalstadium, in der das morphologische Erscheinungsbild der Adulten bereits erreicht ist.

8.6.1. Beschreibung der Larvenstadien nach Choi und Hong (2001)

1. Nauplienstadium: Thoraxlänge : 0,37 mm
Thoraxbreite : 0,23 mm

Der Körper erscheint oval und unsegmentiert und besitzt drei Extremitätenknospen. Die Larve besitzt ein medianes Nauplienaugen. Auf dem Körper befindet sich eine posterodorsale Protuberanz; das hintere Ende weist zwei Borsten/Setae auf. Die Antennulen besitzen zwei terminale und vier lateroventrale Borsten. Die Antennen und Mandibeln sind zweigeteilt.

2. Nauplienstadium: Thoraxlänge : 0,43 mm
Thoraxbreite : 0,16-0,27 mm

Der Körper erscheint längsoval. Die Protuberanz ist verschwunden. Die Borsten des Tieres sind doppelt gefiedert.

3. Nauplienstadium: Thoraxlänge : 0,44 mm
Thoraxbreite : 0,24 mm

Die Antennulen besitzen jetzt drei terminale und vier lateroventrale Borsten. Der Rest ist unverändert.

4. Nauplienstadium: Thoraxlänge : 0,43 mm
 Thoraxbreite : 0,23 mm

Der Körper erscheint länglich mit einer medianen Furche, die das Hinterende in zwei symmetrische Hälften teilt, die jeweils 6 Borsten besitzen. Das Mandibelprotopodit ist leicht geschwollen.

5. Nauplienstadium: Thoraxlänge : 0,41 mm
 Thoraxbreite : 0,18 mm

Der Körper hat sich weiter verlängert und ein rudimentärer Carapax erscheint. Weiterhin treten in diesem Entwicklungsstadium eine rudimentäre Gliederung der Antennen und der Antennulen auf.

6. Nauplienstadium: Thoraxlänge : 0,56 mm
 Thoraxbreite : 0,24 mm

Ein Carapax hat sich vollständig entwickelt, rudimentäre Maxillipeden und Maxillen erscheinen. Die Antennulen sind jetzt elf-gliedrig, die Antennen sitzen jetzt auf einem Stiel.

1. Zoeastadium: Thoraxlänge : 1,07 mm

Der Cephalothorax ist noch inkomplett, wird aber vom Carapax überdeckt. Paarige Komplexaugen kennzeichnen das erste Zoeastadium. Die Antennulen haben eine Reduktion ihrer Gliederung auf sechs Segmente erfahren und besitzen zudem zehn aesthetaskische Setae. Die Antennen sind durch ein zweiteiliges Protopodit, ein zweisegmentiges Endopodit mit zehn Setae und ein zehsegmentiges Exopodit mit 12 Borsten charakterisiert. Im Bereich der Mandibeln können ein Molar mit mehreren kleinen Zähnen und Incisivi mit 2-4 größeren Zähnen erkannt werden. Ein Endo- und Exopodit fehlen.

Die ersten Maxillen, Maxillulen, bestehen aus einem zweilappigen Protopoditen mit einem Coxopoditen, das acht Borsten aufweist. Das Basipodit besitzt zwei starke und zwei feine

Setae. Das Endopodit ist dreiteilig und hat zehn Setae. Das zugehörige Exopodit besitzt vier Atemborsten.

Die zweiten Maxillen bestehen aus einem fünflappigen Protopoditen, einem vierfach segmentierten Endopoditen und einem Exopoditen mit fünf Atemborsten. Die ersten und zweiten Maxillipeden weisen ein Protopodit mit Coxopodit und ein Basipodit auf.

Die dritten Maxillipeden sind in diesem Stadium noch unterentwickelt. Die Postcarapaxregion besteht aus sechs thorakalen und einem freien Somiten; das Telson ist zweilappig.

2. Zoeastadium: Thoraxlänge : 1,58 mm
 Carapaxlänge : 0,55 mm

Im zweiten Zoeastadium findet die Ausbildung des **Rostrums** statt. Weiterhin kommt es zur Ausbildung von Stielaugen. Die Postcarapaxregion besteht nun aus sechs thorakalen und sechs Abdominalsomiten. An den Antennulen finden sich sieben Segmente und drei aesthetaskische Setae. Auch findet nun die Weiterentwicklung der dritten Maxillipeden im Sinne einer Ausbildung von Atemborsten statt.

3. Zoeastadium: Thoraxlänge : 2,22 mm
 Carapaxlänge : 0,60 mm

Kennzeichen dieses Stadiums ist, dass sich das Rostrum stark verlängert hat und es zu einer rudimentären Ausbildung von Pereiopoden gekommen ist.

1. Mysisstadium: Thoraxlänge : 2,79 mm
 Carapaxlänge : 0,75 mm

Das Rostrum hat sich weiter verlängert und weist einen dorsomedialen, rostralen Zahn auf. Die dreigliedrigen Antennulen besitzen einen ventralen und proximalen Stachel am ersten Segment. Dieses Segment weist elf Setae auf. Das zweite Segment ist im Besitz von zehn Setae, das dritte von sieben Setae.

Die Antennen bestehen aus einem segmentierten Protopoditen und unsegmentierten Endo- und Exopoditen. Das Exopodit bildet den Scaphognathiten, der den Atemwasserstrom in die Kiemenhöhle hinein erzeugt und zwölf Atemborsten besitzt.

Die Mandibeln, Maxillulen und Maxillen bestehen jeweils aus einem fünflappigen Protopoditen und einem viersegmentigem Endopoditen und einem den Scaphognathiten bildenden Exopoditen.

Die Maxillipeden sind soweit unverändert. Die erste Pereiopode hingegen ist zweiteilig mit einem dreiteiligen Endopoditen. Ihr Exopodit weist 10-11 Setae auf. Die Pereiopoden zwei und drei sind analog aufgebaut; Pereiopode vier und fünf besitzen dagegen nur neun Setae. Das Abdomen weist dorsomediane Stacheln auf dem 4., 5. und sechsten Segment auf. An der Lateralfäche des sechsten Abdomensegmentes zeigt sich ein weiterer Stachel.

Im ersten Mysisstadium entwickeln sich die **Uropoden**, die ebenfalls aus Proto-, Endo-, und Exopodit aufgebaut sind. Das Telson erfährt eine mediane Kerbung.

2. Mysisstadium: Thoraxlänge : 3,71 mm
Carapaxlänge : 0,87 mm

3. Mysisstadium: Thoraxlänge : 4,45 mm
Carapaxlänge : 1,13 mm

Im zweiten und dritten Mysisstadium erfährt das Tier insofern eine morphologische Veränderung, als dass sich die Setaeanzahl erhöht.

1. Postlarvalstadium, PL1: Thoraxlänge : 5,07 mm
Carapaxlänge : 1,21 mm

Im ersten Postlarvalstadium (Megalopastadium) ist die Adultform erreicht. Alle Pleopoden und der Carapax sind vollständig entwickelt. Das lange Rostrum weist einen epigastrischen Zahn und drei weitere dorsale Zähne auf. Die Antennulen besitzen einen starken ventralen und einen kleinen proximalen Stachel. Sie sind dreigliedrig und beherbergen die Aesthetasken. Die Antennen besitzen ein Endopodit aus 23 Segmenten. Die Mandibeln sind dreifach segmentiert, die Maxillulen besitzen ein zweilappiges Protopodit und ein vierfach segmentiertes Endopodit. Die Maxillen bestehen aus einem vierlappigen Protopoditen und einem zeilappigen Endopoditen.

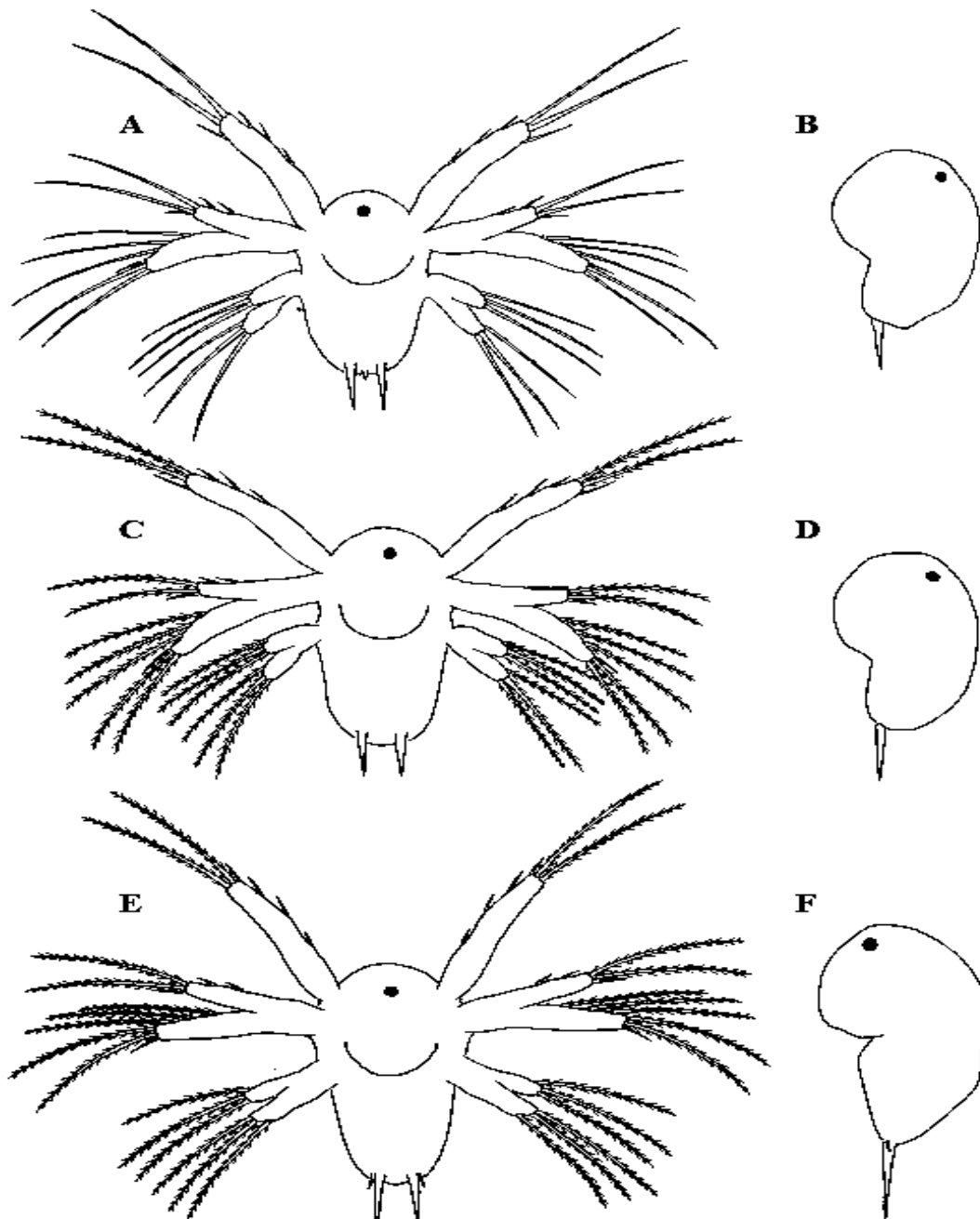


Abbildung 40: Naupliuslarve: *A) erstes Naupliusstadium, Ventralansicht*
B) erstes Naupliusstadium, Seitenansicht
C) zweites Naupliusstadium, Ventralansicht
D) zweites Naupliusstadium, Seitenansicht
E) drittes Naupliusstadium, Ventralansicht
F) drittes Naupliusstadium, Seitenansicht

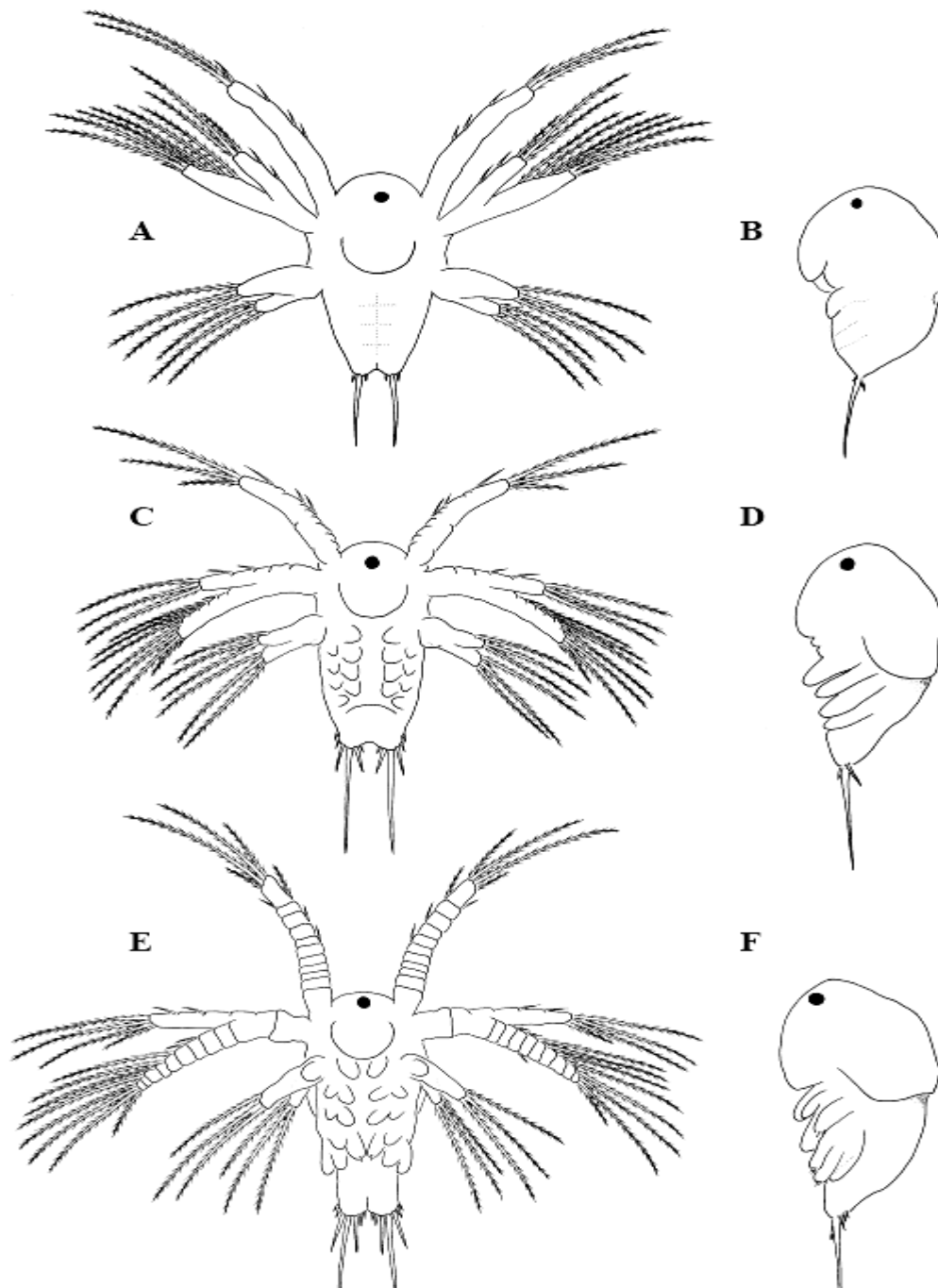


Abbildung 41: Naupliuslarve: *A) viertes Naupliusstadium, Ventralansicht*
B) viertes Naupliusstadium, Seitenansicht
C) fünftes Naupliusstadium, Ventralansicht
D) fünftes Naupliusstadium, Seitenansicht
E) sechstes Naupliusstadium, Ventralansicht
F) sechstes Naupliusstadium, Seitenansicht

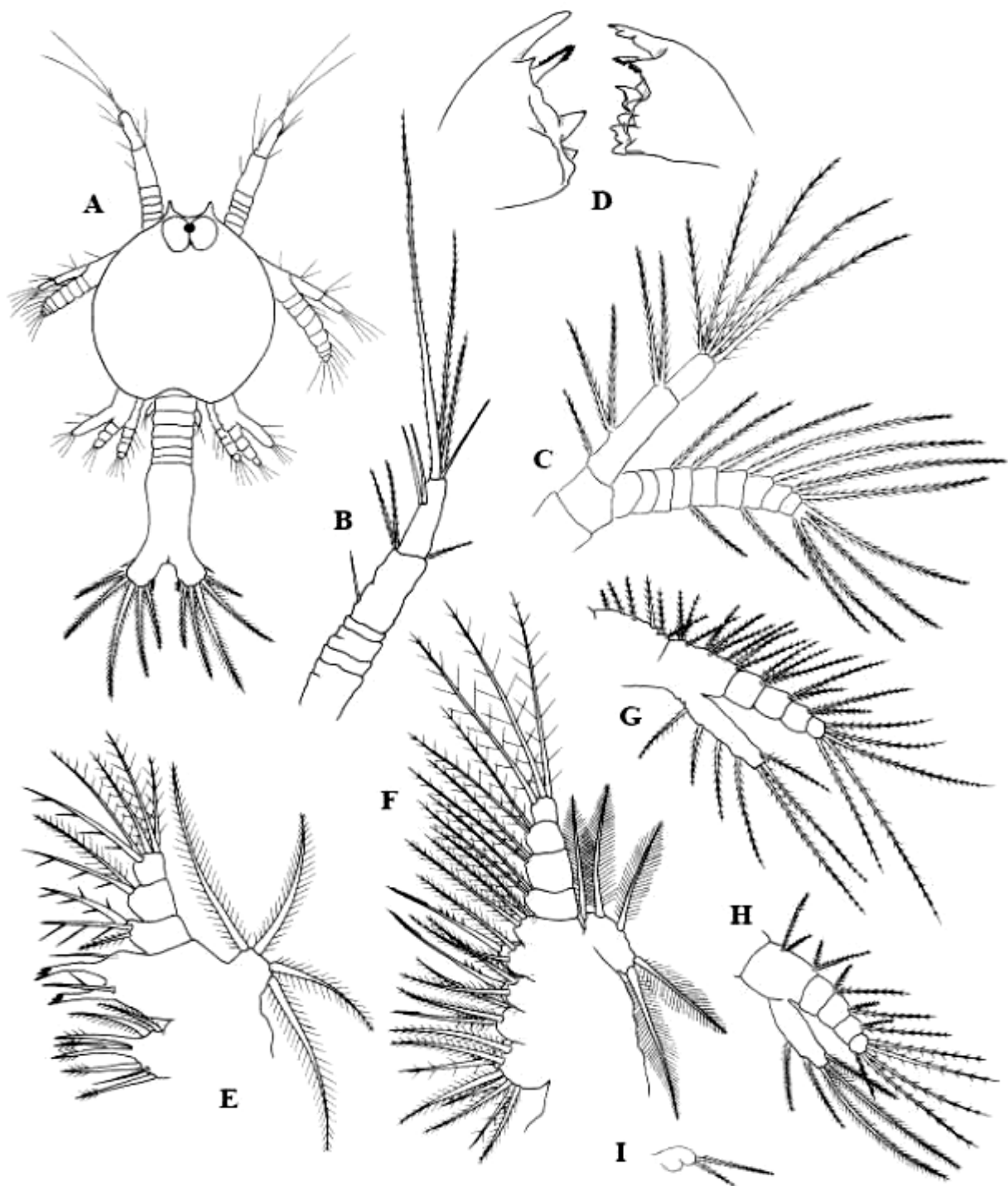


Abbildung 42: erstes Zoeastadium:

- | | |
|------------------------------|------------------------------|
| <i>A) Dorsalansicht</i> | <i>B) Antennule</i> |
| <i>C) Antenne</i> | <i>D) Mandibel</i> |
| <i>E) Maxillule</i> | <i>F) Maxille</i> |
| <i>G) erste Maxillipede</i> | <i>H) zweite Maxillipede</i> |
| <i>I) dritte Maxillipede</i> | |

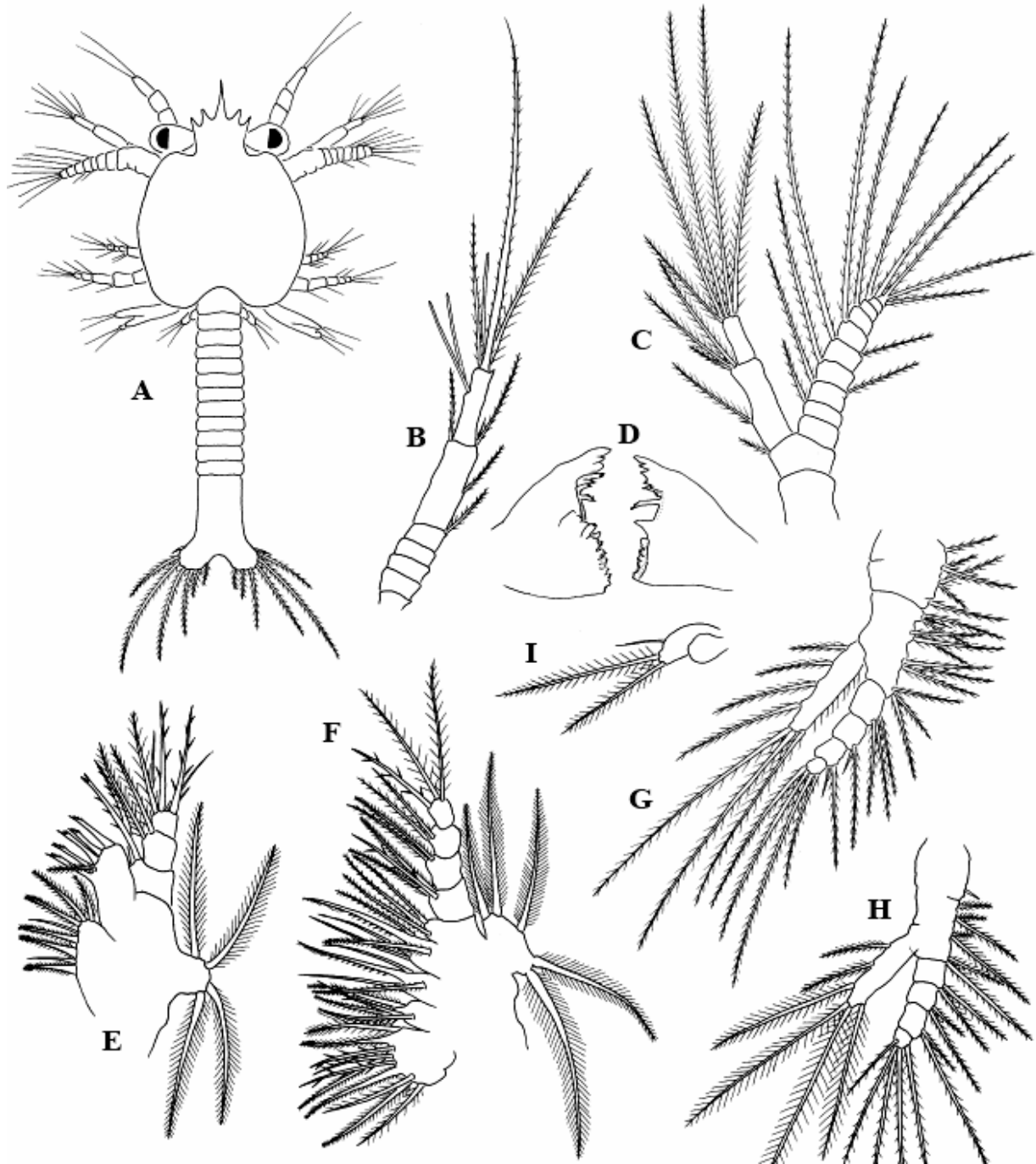


Abbildung 43: zweites Zoeastadium:

- | | |
|-----------------------|-----------------------|
| A) Dorsalansicht | B) Antennule |
| C) Antenne | D) Mandibel |
| E) Maxillule | F) Maxille |
| G) erste Maxillipede | H) zweite Maxillipede |
| I) dritte Maxillipede | |

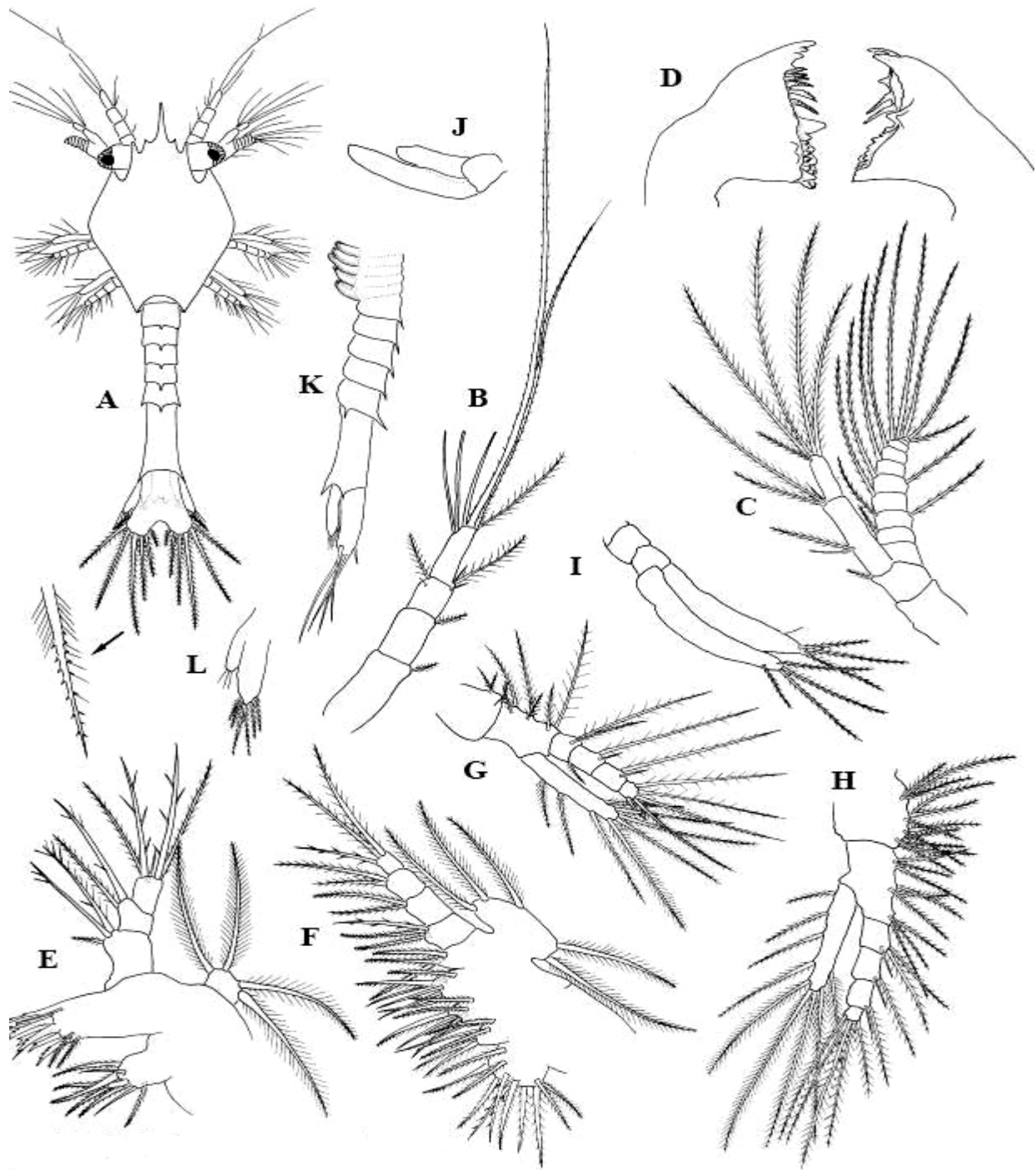


Abbildung 44: drittes Zoeastadium:

A) Dorsalansicht

B) Antennule

C) Antenne

D) Mandibel

E) Maxillule

F) Maxille

G) erste ,

H) zweite,

I) dritte Maxillipede

J) Pereiopode

K) Lateralansicht Abdomen

L) Uropode

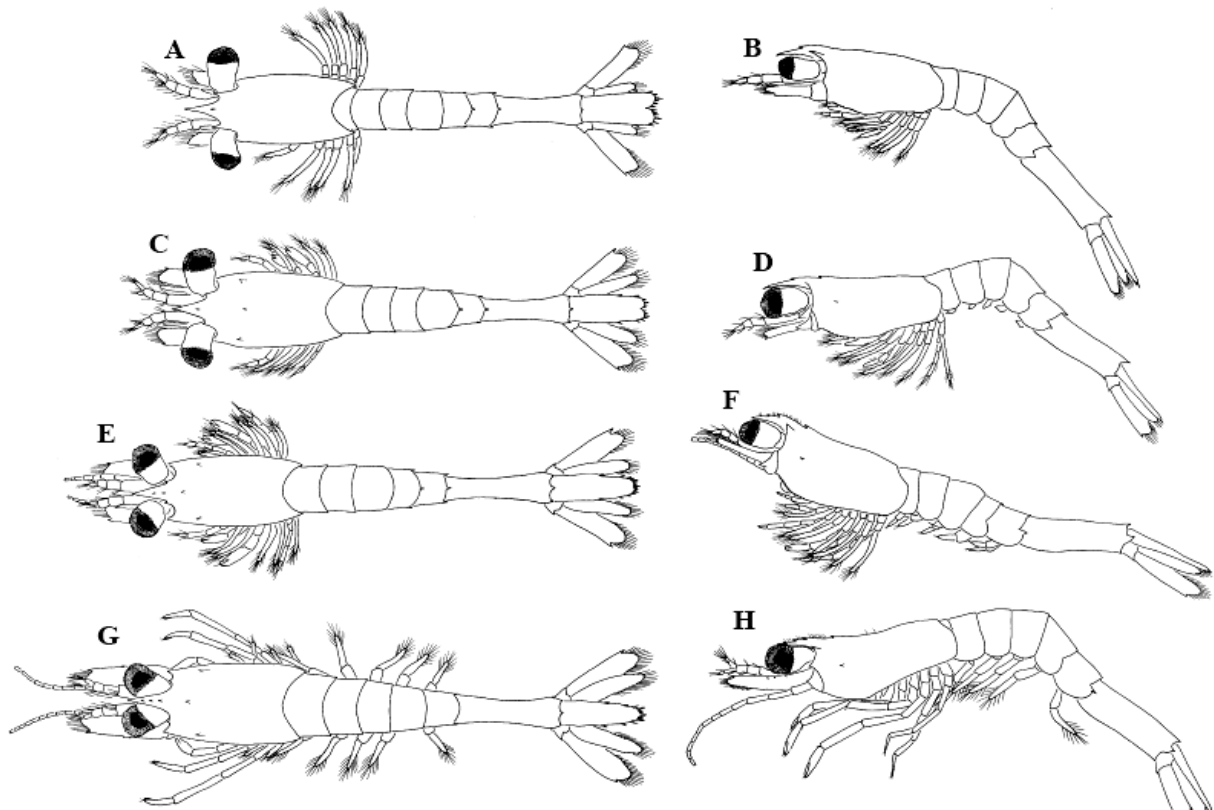


Abbildung 45: Mysis und Postlarve:

- A) erstes Mysisstadium, Dorsalansicht*
- B) erstes Mysisstadium, Lateralansicht*
- C) zweites Mysisstadium, Dorsalansicht*
- D) zweites Mysisstadium, Lateralansicht*
- E) drittes Mysisstadium, Dorsalansicht*
- F) drittes Mysisstadium, Lateralansicht*
- G) erstes Postlarvalstadium, Dorsalansicht*
- H) erstes Postlarvalstadium, Lateralansicht*



Abbildung 46: erstes Mysisstadium:

- | | | |
|----------------------|-----------------------|-------------|
| A) Antennule | B) Antenne | C) Mandibel |
| D) Maxillule | E) Maxille | F) erste, |
| G) zweite, | H) dritte Maxillipede | I) erste, |
| J) zweite, | K) dritte, | L) vierte, |
| M) fünfte Pereiopode | N) Uropode und Telson | |



Abbildung 47: zweites Mysisstadium:

- | | | |
|----------------------|-----------------------|-------------|
| A) Antennule | B) Antenne | C) Mandibel |
| D) Maxillule | E) Maxille | F) erste, |
| G) zweite, | H) dritte Maxillipede | I) erste, |
| J) zweite, | K) dritte, | L) vierte, |
| M) fünfte Pereiopode | N) Pleopode | O) Telson, |
| Uropode | | |

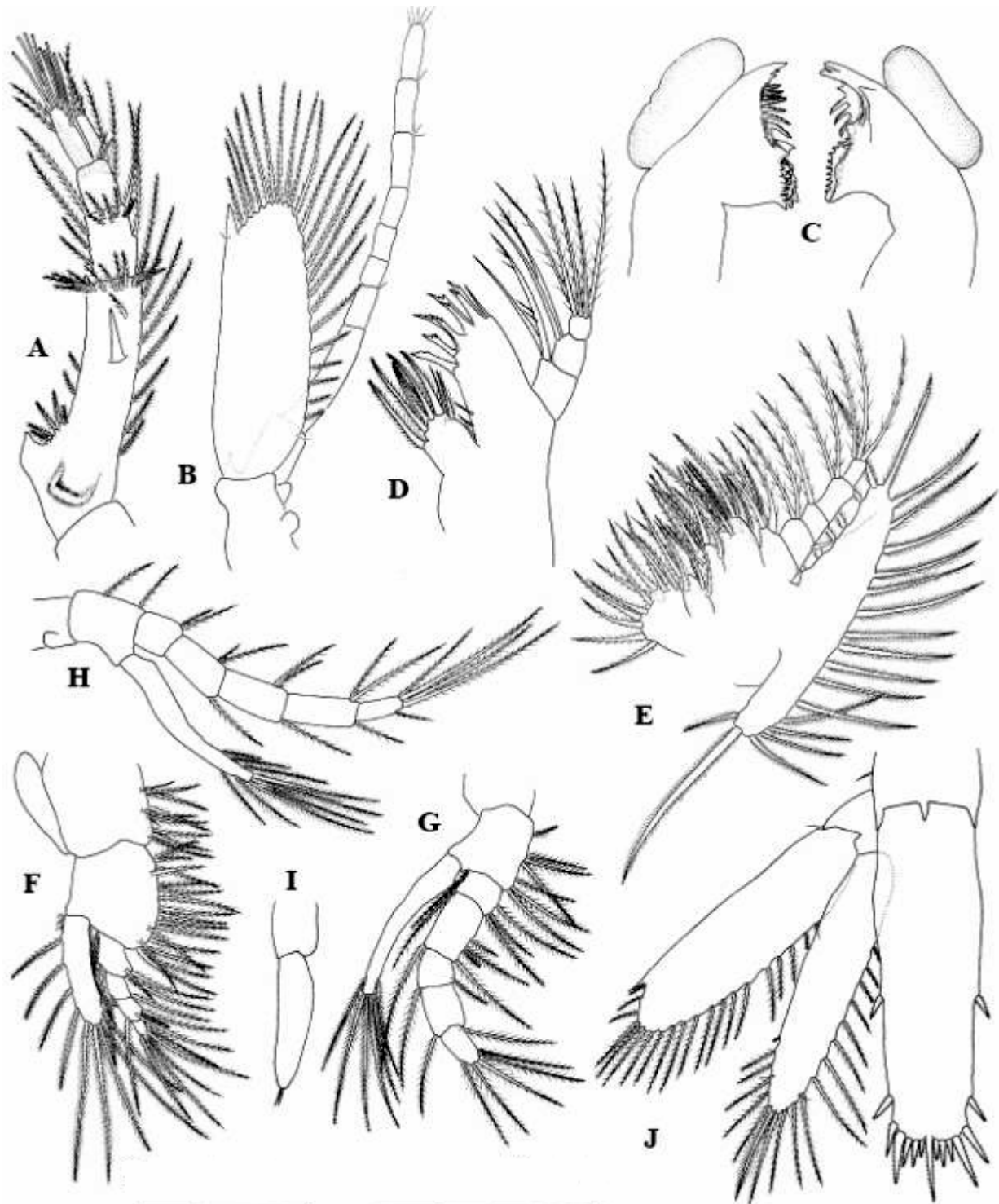


Abbildung 48: drittes Mysisstadium:

A) Antennule

B) Antenne

C) Mandibel

D) Maxillule

E) Maxille

F) erste,

G) zweite,

H) dritte Maxillipede

I) Pleopode

J) Telson und Uropode

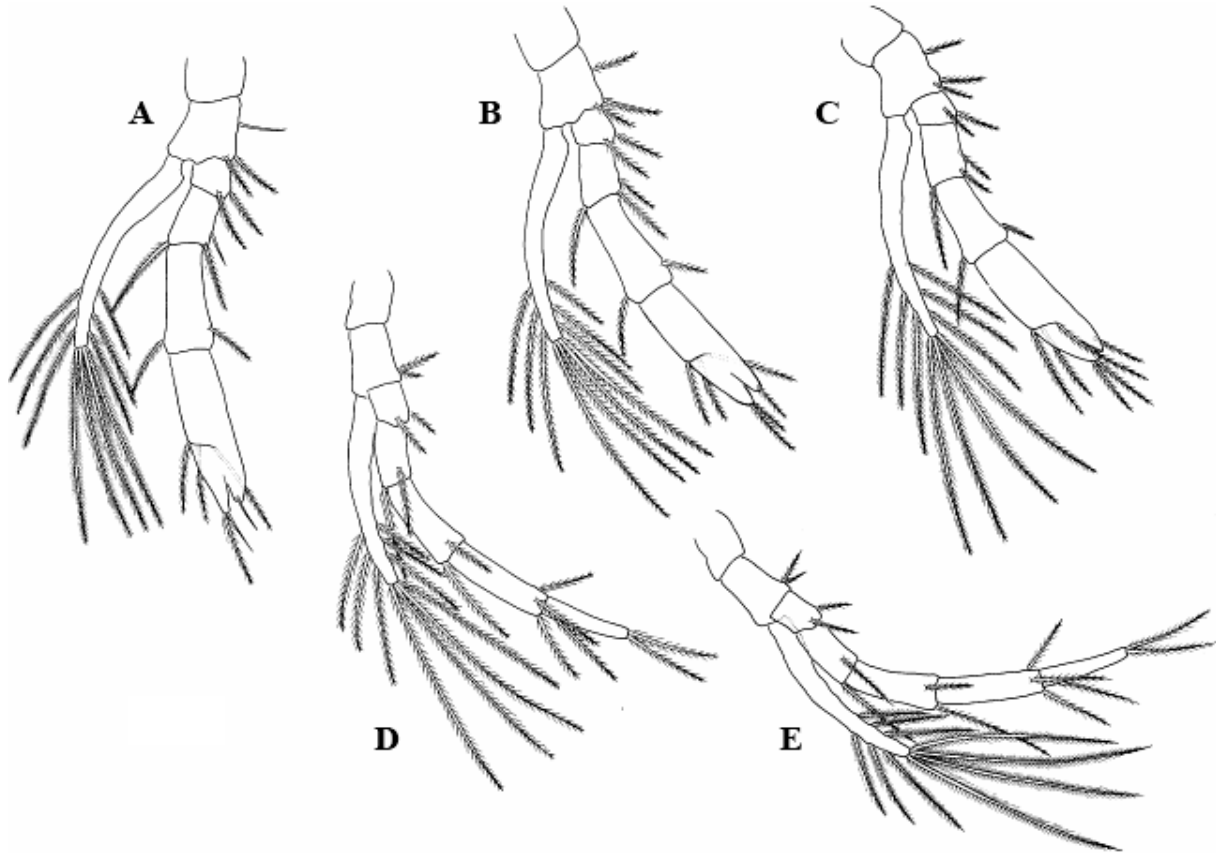


Abbildung 49: drittes Mysisstadium: A) erste, B) zweite, C) dritte,
D) vierte, E) fünfte Pereiopode



Abbildung 50: erstes Postlarvalstadium: A) Antennule
 D) Maxillule
 G) zweite,
 H) dritte Maxillipede
 J) Telson, Uropode

B) Antenne C) Mandibel
 E) Maxille F) erste,
 H) dritte Maxillipede

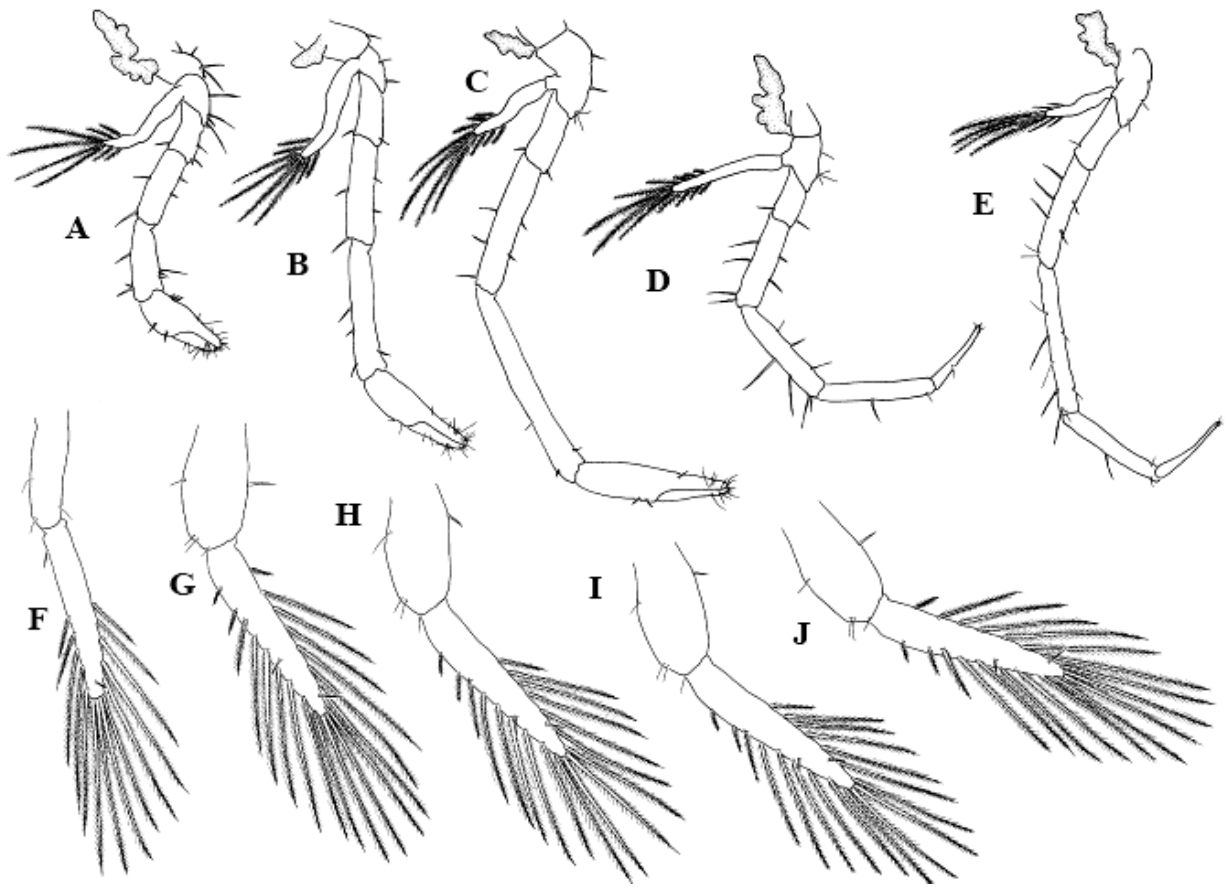


Abbildung 51: erstes Postlarvalstadium: A) erste , B) zweite, C) dritte,
 D) vierte, E) fünfte Pereiopode F) erste,
 G) zweite, H) dritte, I) vierte,
 J) fünfte Pleopode

[Abbildungen 40-51 aus: Choi und Hong: „Larval development of the kishi velvet shrimp, *Metapenaeus dalei* (Rathbun) (Decapoda: Penaeidae) reared in the laboratory“. *Fishery Bulletin* 99, 2001: 275-291. Mit freundlicher Genehmigung von „Fishery Bulletin“, Juneau, Alaska.]

8.6.2. Metamorphoseinduktion

Anger und Mitarbeiter (2003) fanden heraus, dass spezifische Substrate, physikalische oder chemische Stimuli oder Gerüche, die von Artgenossen ausgehen, nötig sind, um die larvale Metamorphose/Häutung auszulösen. Fehlen diese, kann die Larvenentwicklung mehrere Tage bis Monate unterbrochen werden. Im Folgenden kann es entweder zu einer spontanen Weiterentwicklung/Metamorphose oder zum Larventod kommen. Die Folgen einer verzögerten Larvenentwicklung äußern sich entweder in einer reduzierten Körpergröße, wie es auch von Harvey (1992) bei den Einsiedlerkrebsen *Clibanarius longitarsus* und *Clibanarius vittatus* beschrieben wurde, oder in einer erhöhten Mortalitätsrate. Die Autoren vermuten, dass die Schicksale einer verzögerten Entwicklung in einem vermehrten Verbrauch körpereigener Energiereserven in dieser Zeit begründet liegen (Anger et al., 2003).

Verschiedene Stimuli wurden bereits für decapode Larven identifiziert, jedoch sind solche Studien noch selten und bedürfen weiterer Beobachtungen. Für Einsiedlerkrebse ist die Größe des Schneckenhauses, das sie bewohnen, ein auslösender Stimulus (Harms, 1992; Harvey, 1996). *Homarus americanus* benötigt Substrate des adulten Habitats, um sich weiterentwickeln zu können (Botero und Atema, 1982). Euryhaline Spezies bedürfen des Signals von Brackwasser und schwankenden Salzgehaltsschwankungen (Forward et al., 1996; Forward et al., 1994; Forward et al., 1997b; Wolcott und DeVries, 1994). Gerüche von Artgenossen triggern die Metamorphose bei *Sesarma curacaoense* (Gebauer et al., 2002), *Chasmagnathus granulata* (Gebauer et al., 1998) und *Uca pugilator* (O'Connor, 1991). Die Larven reagieren jedoch nicht nur auf einzelne Stimuli, sondern eine Kombination verschiedener Reize ist nötig und verursacht überdies hinaus eine beschleunigte Entwicklung. *Chasmagnathus granulata* entwickelt sich umso schneller, wenn einerseits der Geruch von Artgenossen und andererseits ein moderiges Bodensediment vorhanden sind (Anger et al., 2003). Eine mögliche Erklärung wäre die Akkumulation sezernierter Substanzen von Artgenossen im Bodensediment, die eine höhere Konzentration des entsprechenden Stimulus bewirken und so zu verstärkter Reizauslösung führen (Anger et al., 2003).

Die Larvenperiode gliedert sich im Allgemeinen in eine *Präkompetenzphase*, in der die Larven noch nicht fähig sind auf Metamorphose induzierende Agentien zu reagieren. In der folgenden *Kompetenzphase* besitzt die Larve dann die Fähigkeit ihre Metamorphose einzuleiten (Anger et al., 2003).

Experimente zur Bestimmung der Stimuluslänge, die nötig ist, um eine Metamorphose auszulösen, sind rar. Allerdings konnte für die Crustaceen *Sesarma curacaoense* (Gebauer et al., 2002) und *Chasmagnathus granulata* (Gebauer et al., 1998) die Periode ermittelt werden, die nötig war, um Megalopastadien zur Weiterentwicklung zu veranlassen. Dazu wurden die Larven, die sich bereits in der Häutungsphase befanden, Gerüchen von Artgenossen ausgesetzt. *Sesarma curacaoense* benötigte nur einen Tag lang Kontakt mit dem Artgenossenduft, um sei-

ne Häutung fortzusetzen. *Chasmagnathus granulata* dagegen setzte seine Entwicklung erst nach einer fünf Tage dauernden Exposition fort (Anger et al., 2003). Anger und Mitarbeiter (2003) vermuteten, dass Metamorphose auslösende Stimuli einen Anstieg der Ecdysteroidgenese verursachen.

Tabelle 5: *Tabellarische Übersicht über die bei verschiedenen Crustaceenarten auslösenden Metamorphosestimuli. Verändert und übersetzt aus: „Delayed metamorphosis in decapod crustaceans: evidence and consequences.“ Anger, K., Gebauer, P., Paschke, K.; Revista Chilena de Historia Natural, 76, 2003: 169-175.*

<u>Stimulus</u>	<u>Spezies</u>	<u>Literaturquelle</u>
Brackwasser	<i>Callinectes sapidus</i>	(Forward et al., 1996; Forward et al., 1994; Forward et al., 1997b)
Seegrass, Algen	<i>Callinectes sapidus</i>	(Forward et al., 1996)
Bodensediment	<i>Uca pugilator</i> <i>Chasmagnathus granulata</i>	(Christy, 1989; O`Connor, 1991)
Größe des Schneckenhauses	<i>Clibanarius vittatus</i> <i>Clibanarius erythropus</i>	(Harms, 1992; Harvey, 1992)
Gerüche von Artgenossen	<i>Uca pugilator</i> <i>Chasmagnathus granulata</i> <i>Sesarma curacaoense</i>	(Gebauer et al., 1998) (Gebauer et al., 2002)

8.7. Reproduktion

Trifft ein Männchen auf ein paarungsbereites Weibchen, so umklammert es es mit den Scheren und dreht es auf den Rücken. Daraufhin sondert es seinen Samen ab, der zu einer gelartigen Masse erhärtet. Die gelartige Masse, die die Spermatothoren beinhaltet, werden an die weibliche Geschlechtsöffnung geklebt (Greenaway, 2003).

Die speziesspezifische Art der Paarung und Besonderheiten in der Larvenentwicklung sollen bei der Beschreibung der verschiedenen Spezies erfolgen.

9. Erkrankungen bei Crustaceen

9.1. Virale Erkrankungen

Einen der frühesten Berichte über Viruserkrankungen bei Crustaceen lieferten Bonami und Vago (1971). Sie beschrieben eine Viruserkrankung bei *Macropipus depurator*. Das isolierte Virus war von ovaler Gestalt, 150-300 nm groß und behüllt. Im Laborversuch zeigte es eine starke Pathogenität und einen Tropismus zu crustacealen Herzzellen. Über die Art des Virus wird leider nichts geschrieben.

Ahne und Halder (1988) konnten *Astacus astacus* experimentell mit dem Virus der infektiösen Pankreasnekrose, ein Erreger, der bei Salmoniden vorkommt, infizieren.

Anderson und Prior (1992) beschrieben ein *Cherax*- und *Scylla*-*Baculovirus*. Das Virus verursachte fokale Hepatopankreashypertrophien, die jedoch nicht mit klinischen Symptomen einhergingen.

Edgerton und Mitarbeiter (1994) entdeckten ein Virus bei *Cherax quadricarinatus*, das Mortalitäten verursachte und sich so vom *Cherax-Baculovirus* unterschied. Sie bezeichneten es als „*Cherax-Giardavirus-like Virus*“.

Mittlerweile ist die Anzahl der nachgewiesenen Viren, die bei Crustaceen vorkommen, gestiegen. Besonders in Aquakulturen verursachen Virusinfektionen immer wieder verheerende Verluste.

9.1.1. dsDNS-Viren

9.1.1.1. *White Spot Syndrome Disease/ Weißfleckenkrankheit*

Das auslösende Agens der Weißfleckenerkrankung ist das *White Spot Syndrome-Virus*, WSSV. Es ist ein doppelsträngiges DNS-Virus und gehört zur Familie der Nimaviridae. Die Virusgröße liegt bei 80-120 x 250-380 nm. Neben „*White Spot Syndrome Disease*“ finden sich weitere Bezeichnungen in der Literatur, wie „*Baculoviral Hypodermal and Haematopoietic Necrosis*“ (HHNBV), „*China Virus Disease*“, „*Rod Shaped Nuclear Virus of Penaeus japonicus*“ (RV-PJ) und „*White Spot Baculovirus*“ (WSBV) (Lightner et al., 1997a; Sangamaheswaran und Jeyaseelan, 2001).

Die Erkrankung trat zuerst Anfangs der 90er Jahre in China auf, verbreitete sich dann in Thailand, Indonesien, Indien, Vietnam, Japan, um Ende der 90er in den USA zu erscheinen. Im Jahre 2000 wurde WSSV auf den Philippinen nachgewiesen. Der Vergleich der Virus-DNS von Penaeiden aus China, Indien, Thailand, Texas und South Carolina untereinander zeigte keine deutlichen Unterschiede in der Virus-DNS, so dass davon ausgegangen werden muss, dass WSSV aus verschiedenen geographischen Regionen aus einem Virus hervorgegangen ist und sich dann ausgebreitet hat (Wang et al., 2000a). Nachdem in den 90ern in Taiwan in Shrimpkulturen mit *Penaeus monodon*, *japonicus* und *penicillatus* hohe Verluste aufgetreten waren (Chou et al., 1995) und alle betroffenen Tiere weiße Punkte am Carapax und an den inneren Oberflächen zeigten, wurden die Tiere näher untersucht. Es konnten Virionen von 87x330 nm Größe nachgewiesen werden, von denen vermutet wurde, dass diese das auslösende Agens seien. Infektion gesunder Tiere mit epidermale Infiltrat erkrankter Tiere führte dann zu 100%iger Mortalität nach 5-7 Tagen. Zuerst wurde das Virus dem *Baculovirus* zugeordnet, doch DNS-Sequenzanalysen ergaben eine Zugehörigkeit der Nimaviridae (Bondad-Reantaso et al., 2001).

WSSV tritt v.a. in Zuchtbetrieben mit *Penaeus japonicus* auf. Wildinfektionen bei *Penaeus chinensis*, *indicus*, *merguiensis*, *monodon*, *setiferus*, *stylirostris* und *vannamei* kommen vor (Lo et al., 1996; Magbanua et al., 2000). Experimentell kann das Virus auf *Penaeus aztecus* und *duodardum* übertragen werden. 1997 konnte mittels PCR WSSV in wilden Shrimps in South Carolina identifiziert werden. 32 Tiere von 1150 Individuen wiesen WSSV auf. Experimentelle Infektion gesunder Tiere führte zu erheblicher Mortalität (Chou et al., 1995). Hiermit war zum einen die Existenz von WSSV in Wildshrimps in den USA bewiesen, zum anderen gab es den Verdacht, dass diese Tiere als Überträger des Virus angesehen werden konnten (Chapman et al., 2004).

Die Erkrankung kann auch bei Süßwassercrustaceen, wie *Cherax destructor*, vorkommen, zeigt aber hier weniger Auswirkung. Edgerton und Mitarbeiter (2004) infizierten *Cherax destructor*

albidus experimentell per injectionem und per os. Die per os infizierten Tiere starben erst nach 14 Tagen, und dies nur bei Temperaturstress in Form von länger anhaltenden Temperaturschwankungen. Fehlten diese Schwankungen, so überlebten sie. Die Tiere jedoch, die per injectionem infiziert worden waren, zeigten ähnliche Mortalitätsraten wie beim natürlichen, oralen Infektionsweg bei *Penaeus monodon*

Die klinische Symptomatik einer WSSV-Infektion ist zunächst durch plötzlich auftretende Anorexie und Lethargie gekennzeichnet. Weiße Punkte, 0,5-2 mm groß im Durchmesser, finden sich kurz darauf an der Innenseite des Carapax (Abb. 52 und 53). Das Tier erfährt zusätzlich eine Diskoloration in den rötlichen Bereichen; die ektodermale Cuticula, das Kiemengewebe und das Subcuticulagewebe werden zerstört. Die Virusreplikation findet hauptsächlich im Kiemengewebe statt (Shi et al., 2005). Histologisch finden sich intranucleäre Einschlusskörperchen vom Cowdry-A-Typ im Cuticulaepithel und im darunter liegenden Gewebe, die von Chromatin umgeben sind (Abb. 54). Die Nuclei der betroffenen Zellen hypertrophieren. Zellpyknosen in lymphoiden Organen, haematopoetischem Gewebe, Bindegewebe, Herz und in den Antennendrüsen treten gleichzeitig neben den oben erwähnten Zellen mit Kernhypertrophie auf (Bondad-Reantaso et al., 2001; Rodriguez et al., 2003).

Die Erkrankung zeigt drei verschiedene Verläufe (Sudha et al., 1998). Beim subakuten Verlauf kommt es zu einer Rötung der Tiere; der Tod tritt nach 2-3 Tagen post infectionem (p. inf.) ein. Beim akuten Verlauf erscheinen die typischen weißen Punkte an der Innenseite des Carapax. Die Tiere verenden nach 7-10 Tagen p. inf. Der chronische, subklinische Verlauf ist dadurch gekennzeichnet, dass keinerlei weiße Pünktchen oder Rötungen entstehen. Die Tiere nehmen nur weniger Futter auf und erscheinen träge. Sie sterben meist nach 15-28 Tagen post infectionem. Das Virus schwächt die Tiere, so dass sich Sekundärinfektionen ausbreiten können. Zusätzliche Vibrioneninfektionen sind daher bei WSSV-Infektionen nicht selten (Selvin und Lipton, 2003).

Es wird vermutet, dass das Virus nur bei hohen Wassertemperaturen replizieren kann. Jiravanichpaisal und seine Mitarbeiter studierten den Einfluss der Wassertemperatur auf eine experimentell mit WSSV durchgeführte Infektion bei *Astacus astacus* und *Pacifastacus leniusculus*. Mortalitäten traten nicht ein bei Wassertemperaturen von 4-12°C; bei Temperaturen von 22°C konnten dagegen Mortalitäten bis zu 100% verzeichnet werden. Bei diesen Temperaturen war die Haematocytenanzahl signifikant höher als bei niedrigen Temperaturen, woraus die Autoren folgerten, dass die Virenreplikation bei hohen Temperaturen um die 22°C stattfindet. Bei niedrigen Temperaturen wäre es möglich, dass die Tiere als subklinische Träger fungieren. Steigt die Wassertemperatur, kommt es zur vermehrten Virenreplikation und so zu klinischen Symptomatiken (Jiravanichpaisal, 2005; Jiravanichpaisal et al., 2004).

Übertragen wird das Virus über das Wasser. Wildfänge gelten als Überträger und stellen in Betrieben, in denen junge Postlarven aus Wildbeständen zur Aufzucht verwendet werden, eine Gefahr dar. Über Futter, das aus Shrimpstücken besteht, kann das Agens weiterhin verbreitet werden. Sogar gefrorene Shrimps, zur Fütterung bestimmt, die mit WSSV infiziert worden waren, konnten das Virus weitergeben (Soto et al., 2001). Aquatische Insektenlarven können ebenfalls als Vektoren dienen (Bondad-Reantaso et al., 2001; Kanchanaphum et al., 1998; Lightner et al., 1997b; Soto et al., 2001).

Diagnostiziert werden kann die Erkrankung zunächst einmal makroskopisch, doch dies nur im Falle eines subakuten und akuten Verlaufes. Zu beachten ist jedoch, dass das Bacterial White Spot Syndrome ebenfalls eine ähnliche Klinik verursacht, so dass man auf histopathologische Untersuchungen nicht verzichten sollte. Elektronenmikroskopisch können Einschlusskörperchen festgestellt werden. Virus kann im Nucleus und in Vakuolen von Semigranularzellen und Granularzellen gefunden werden. In Hyalinzellen dagegen befindet sich kein Virus (Wang et al., 2002). Ein Primer für die PCR-Untersuchung, der auf einem geklonten Fragment des Virusgenoms basiert, ermöglicht das Entdecken von *WSS-Virus* (Bondad-Reantaso et al., 2001; Shi et al., 2005; Tapay et al., 1999; Wang et al., 2002).

Ist das Virus einmal im Zuchtbecken festgestellt worden, sollten die Tiere mit 30 ppm starkem Chlor getötet werden. Die Tiere sollten dann aus dem Wasser gefischt und verbrannt werden. Das Becken muss 4 Tage mit dem chlorhaltigen Inhalt ruhen, bevor ein Wasseraustausch und Neubesatz stattfindet. Park und Mitarbeiter (2004) empfahlen eine Desinfektion des Beckenwassers mit Chlor mit einer Konzentration von 0,125 ppm. Dies wirke effektiv in der Prävention von WSSV-Infektionen. Postlarven sollten vor dem Besatz einer Screeninguntersuchung unterzogen werden, um WSSV-Freiheit festzustellen.



Abbildung 52:

Penaeus monodon mit WSSV-Infektion. Abbildung: *Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases*, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001. Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

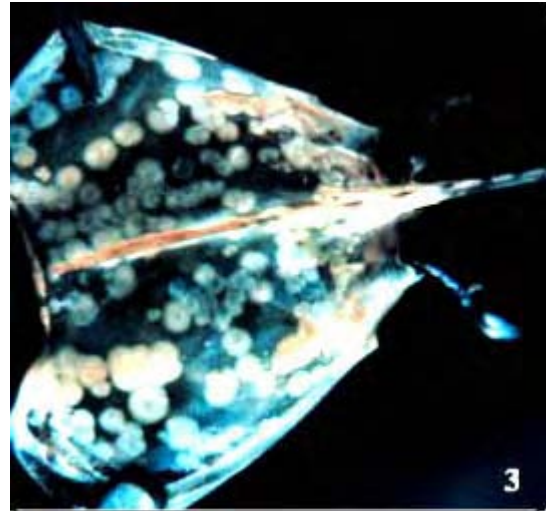


Abbildung 53:

Carapax von *Penaeus monodon* mit WSSV-Infektion. Abbildung: *Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases*, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001. Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

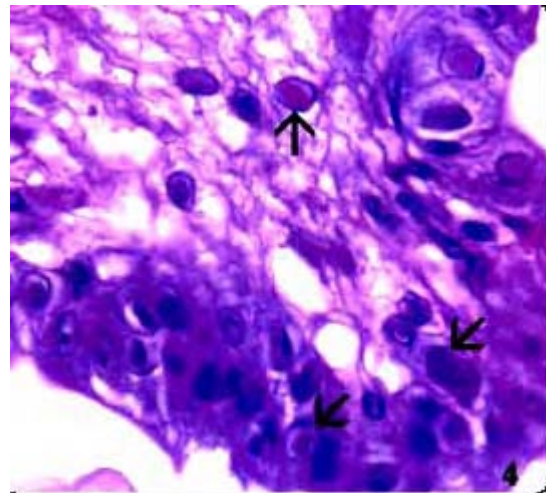
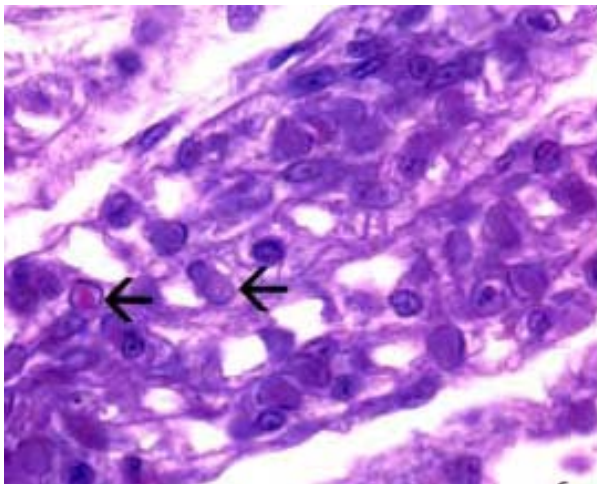


Abbildung 54:

Histologischer Schnitt durch das Kiemenepithel von *Penaeus chinensis* mit WSSV-Infektion. Infizierte Zellen zeigen sich entwickelnde und vollständig entwickelte intranukleäre Einschlusskörper (Pfeile); 900-fache Vergrößerung, HE-Färbung. Abbildung: *Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases*, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001. Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

9.1.1.2. Nuclear Polyhedrosis Baculovirosis/NPB

NPB-Infektionen werden durch Baculoviren, speziell durch ein *Baculovirus penaei*, BP, und ein *Monodon Baculovirus*, MBV, verursacht. Die Erkrankungen, die mit diesen Viren assoziiert sind, werden als „*Baculovirus disease*“, „*Nuclear polyhedrosis disease*“, „*Polyhedral occlusion body virus disease*“, POB, „*Polyhedral inclusion body virus disease*“, PIB, oder als „*Baculovirus penaei virus disease*“ bezeichnet (Bondad-Reantaso et al., 2001; Office International des Epizooties, 2003).

Baculovirus penaei kommt bei zahlreichen Shrimps der Familie Penaeidae, mit *Penaeus aztecus*, *duorarum*, *setiferus*, *stylirostris*, *marginatus* (Bondad-Reantaso et al., 2001) und *vannamei* (Stuck et al., 1996) vor. Berichte über Infektionen bei *Penaeus paulensis*, *penicillatus*, *schmitti* und *subtilis* (Bondad-Reantaso et al., 2001), sowie bei *Scylla serrata* und *Cherax quadricarinatus* (Anderson und Prior, 1992) sind in der Literatur vorhanden. *Monodon Baculovirus* dagegen findet sich nur bei *Penaeus monodon* und ist kaum mit einer klinischen Symptomatik assoziiert. Spann und Lester (1996) berichteten über ein *Baculovirus* bei *Metapenaeus*-Arten. Es ähnelte ultrastrukturell dem MBV und war nicht infektiös für *Penaeus monodon* (Spann und Lester, 1997). *Baculovirus penaei* ist in ganz Amerika, an der Ostküste vom Golf von Mexiko bis Zentral-Brasilien und von Peru bis Mexiko an der Pazifikküste, verbreitet. *Monodon Baculovirus* wurde in Australien, Ostafrika, im mittleren Osten, in indopazifischen Regionen und in Asien gefunden (Bondad-Reantaso et al., 2001).

Das *Baculovirus* ist ein doppelsträngiges DNS-Virus mit Hülle, das eine Genomgröße von 168 kb besitzt (Wongteerasupaya et al., 1995b). Es bildet Einschlusskörperchen (Wongteerasupaya et al., 1995b), die aus Untereinheiten aufgebaut sind (Bonami et al., 1997a). Baculoviren kommen auch bei Insekten vor (Bonami et al., 1997a), jedoch sind hier die Einschlusskörper einheitlich (Bonami et al., 1997a; Bondad-Reantaso et al., 2001; Spann und Lester, 1996; Spann und Lester, 1997; Wang et al., 1995; Wongteerasupaya et al., 1995b).

Die Symptomatiken bei *Baculovirus*-Infektionen sind jeweils abhängig von der infizierten Spezies. *Penaeus aztecus* und *Penaeus vannamei* sind hochempfindlich für *Baculovirus penaei*. *Penaeus stylirostris* ist weniger empfindlich; *Penaeus monodon* und *setiferus* zeigen Resistenz gegenüber *Baculovirus penaei* (Bondad-Reantaso et al., 2001).

Bei infizierten Tieren kommt es nach hoher Erkrankungsrate zu plötzlichem Verenden, vor allem in den Larven- und Postlarvenstadien. Gekennzeichnet ist der Verlauf der Erkrankung durch vermindertes Wachstum, Inappetenz, Lethargie und cuticuläre Fäule infolge bakterieller Sekundärinfektionen (Bondad-Reantaso et al., 2001; Karunasagar und Otta, 1998). Zielorte des Virus sind die Zellkerne von Hepatopankreasepithelzellen und Mitteldarmepithelien. Nicht immer folgt auf eine *Baculovirus penaei*-Infektion eine klinische Symptomatik. Subklinische Verläufe sind bekannt, besonders bei Larven, die älter als 63 Tage sind. Diese fungieren dann als

asymptomatische Trägertiere und tragen zur Virusverbreitung bei (Bondad-Reantaso et al., 2001).

Das *Monodon Baculovirus* zeigt neben den Zielorten Hepatopankreas und Mitteldarm auch einen Tropismus zum Lymphoidorgan von *Penaeus monodon*-Larven. Im Gegensatz zum *Baculovirus penaei* verursacht das *Monodon Baculovirus* kaum klinische Veränderungen, und wenn, dann nur im Larvenstadium. Hier ähnelt die Symptomatik dann der *Baculovirus penaei*-Infektion (Bondad-Reantaso et al., 2001).

Diagnostisch muss auf die Mikroskopie zurückgegriffen werden, da im Falle von klinischen Anzeichen diese recht unspezifisch sind. Auch zum Nachweis von subklinischen *Baculovirus penaei*-Trägern ist man auf mikroskopische Untersuchungen angewiesen. Hellfeld- oder Phasenkontrastmikroskopie weisen vereinzelte bis mehrere polyedrale Einschlusskörperchen vom Cowdry-A-Typ in den Kernen von Hepatopankreas und Mitteldarmepithel nach (Abb. 55 a,b). Die Größe dieser Körper variiert von 0,1-20 µm Länge.

Im Transmissionselektronenmikroskop können Virionen in Kernnähe mit einer Größe von 286-337 nm x 56-79 nm nachgewiesen werden (Bondad-Reantaso et al., 2001; Vickers et al., 2000). Histopathologisch können lebende, erkrankte Tiere verwendet werden. Bei toten Tieren ist die Histopathologie aufgrund schneller Autolyse schwierig bis unmöglich. Bei der Histopathologie können nach entsprechender Haematoxilin-Eosin-Färbung die Einschlusskörper sichtbar gemacht werden. Primer zum Nachweis von Virusgenom in der PCR sind bereits erhältlich (Wang et al., 1996). Nachweis von Virionen im Kot mittels Mikroskopie ist auch möglich und eignet sich als nicht-invasives Screeningverfahren bei Neubesatz oder Verdachtsfällen (Belcher und Young, 1998; Bondad-Reantaso et al., 2001; Wang et al., 1996).

Übertragen werden *Baculovirus penaei* und *Monodon Baculovirus* per os durch Aufnahme von Fäkalien infizierter Tiere. Kannibalismus führt ebenfalls zur Weiterverbreitung (Bondad-Reantaso et al., 2001).

Die Infektiosität des Virus scheint von der Virusentwicklung abhängig zu sein. Hammer und Mitarbeiter (1998) inokulierten Virus, das 12-18 Stunden im Gewebe repliziert hatte, erneut in *Penaeus vannamei*. Infektionen traten auf, im Gegensatz zu Virus, das weniger als 12 Stunden im Gewebe verbracht hatte. Dieses Virus schien nicht infektiös zu sein. Stuck und Mitarbeiter (1996) konnten nachweisen, dass sehr hohe Energiereserven in Form von Triacylglycerol, zu erhöhter Anfälligkeit führten.

Verhindert werden kann die Infektion durch Vermeiden von Überbesatz und daraus resultierendem Kannibalismus. 1-2 minütiges Waschen von Nauplienlarven und befruchteten Eiern in Meerwasser mit anschließendem Eintauchen in eine 400 ppm starke Formalinlösung und eine 0,1 ppm starke Jodlösung sollen eine Infektion vermeiden. Bei befruchteten Eiern soll die verwendete Formalinlösung nicht stärker als 100 ppm sein. Screeninguntersuchungen von Fäka-

lien in Verdachtsfällen oder bei Neubesatz sollten durchgeführt werden (Bondad-Reantaso et al., 2001; Chang et al., 1998; LeBlanc und Overstreet, 1991).

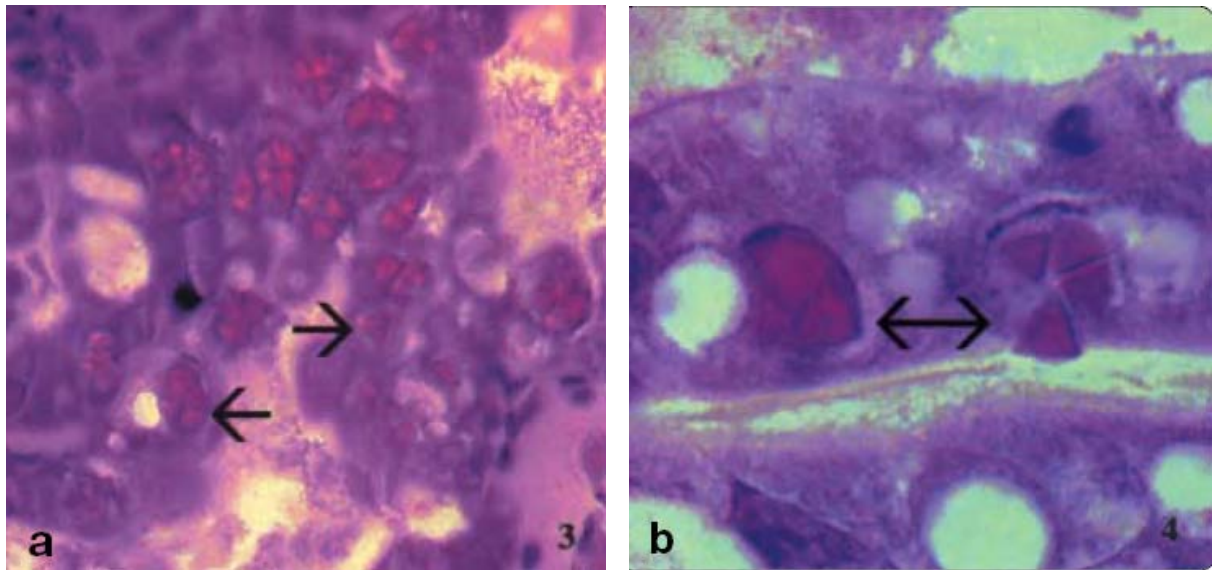


Abbildung 55a,b:

Infektion des Hepatopankreas mit multiplen eosinophilen, tetrahedralen Einschlusskörpern und hypertrophierten hepatopankrealen Zellkernen; 700-fache Vergrößerung (a), 1800-fache Vergrößerung (b), HE-Färbung. Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001. Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

9.1.1.3. *Baculoviral Midgut Gland Necrosis/BMGN*

Der Erreger der virusbedingten Mitteldarmdrüsennekrose ist das *Baculoviral midgut gland necrosis*-Virus (*BMGNV*), ein darminfektöses, doppelsträngiges, intranukleäres DNS-Virus. Es besitzt keine Virushülle und misst zwischen 36-250 nm im Durchmesser. Das Virus befällt *Penaeus japonicus*, *monodon*, *orientalis* und *plebejus*, wobei experimentell Infektionen bei *Penaeus chinensis* und *semisulcatus* gelangen. Edgerton und Mitarbeiter (1996) und Stentiford und Mitarbeiter (2004) berichteten über ein intranukleäres, bacilliformes Virus bei *Crangon crangon*, das ultrastrukturelle Ähnlichkeit mit dem *Baculovirus* besitzt. Zum ersten Mal trat der Erreger 1971 in der Gegend der Insel Kyushu und im Westen der Insel Honshu, in der Region Chugoku in Japan in Erscheinung (Bondad-Reantaso et al., 2001). 1993 traten Massenmortalitäten in chinesischen Aquakulturen mit *Penaeus orientalis* infolge Baculovirusinfektionen auf (Guoxing et al., 1997).

In Japan ist BMGN ein großes Problem in Aufzuchtanlagen, da das Virus besonders Larven und frühe Postlarvenstadien infiziert (Guoxing et al., 1997). Es verursacht Entzündungen mit folgender Nekrose der Mitteldarmdrüsen mitsamt ihren Epithelien. Die Tiere erscheinen schwach und verenden schnell. Diagnostisch kann ein nekrotisch-löchriges Hepatopankreas schon mit bloßem Auge bei den durchscheinenden Larven erkannt werden. Unter dem Lichtmikroskop fallen hypertrophierte Nuclei mit Chromatinmargination auf. In der Histopathologie zeigen sich Nekrosen des Hepatopankreas, die von hypertrophierten Kernen mit Chromatinmargination begleitet werden. Intranucleäre eosinophile, irregulär-geformte Einschlusskörperchen fallen in zerstörten Zellen auf (Abb. 56, 57 b,c) (Bondad-Reantaso et al., 2001).

Übertragen wird das Virus auf oralem Wege. Virusausscheidung mit der Faeces in die Umwelt über Entwässerungssysteme trägt dann zur weiteren Ausbreitung bei. Verhindert werden kann die Ausbreitung durch Vernichten infizierter Bestände. Eier können im sauberen Meerwasser mit 28-30% Salzgehalt gereinigt werden, so dass anhaftende Fäkalien und Viruspartikel entfernt werden (Bondad-Reantaso et al., 2001; Edgerton, 1996; Nadala et al., 1998; Stentiford et al., 2004).

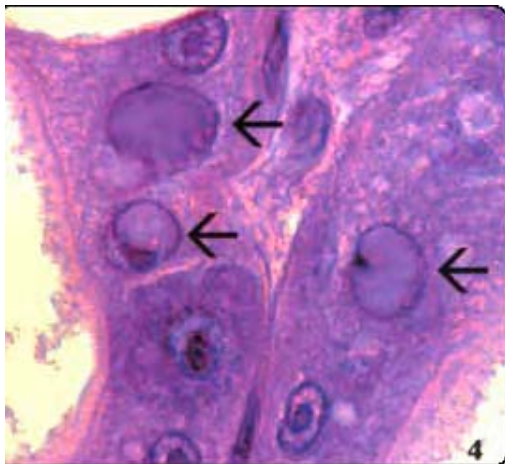


Abbildung 56:

Schnitt durch das Hepatopankreas von Penaeus plebejus. Zu erkennen ist, dass verschiedene hepatopankreale Zellen intranukleäre Einschlusskörper aufweisen, 1700-fache Vergrößerung, HE-Färbung. Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001. Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

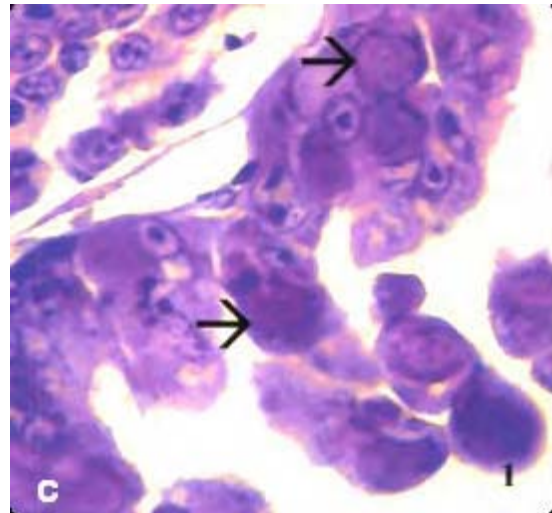
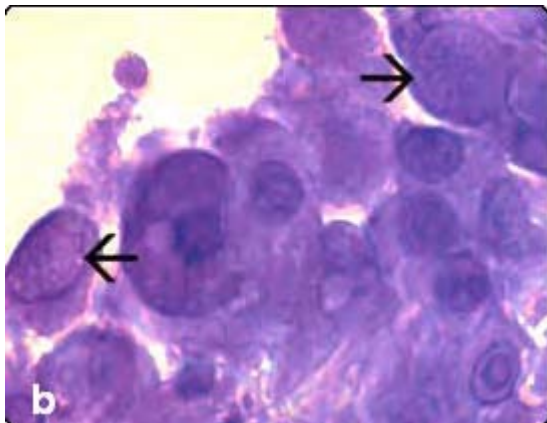


Abbildung 57b,c:

Schnitt durch das Hepatopankreas von Penaeus japonicus. Die hepatopankrealen Drüsen sind zerstört und das restliche Gewebe weist hypertrophierte Nuclei mit eosinophilen, irregulär geformten Einschlusskörpern auf. 1700-fache Vergrößerung (b), 1300-fache Vergrößerung (c), HE-Färbung. Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001. Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

9.1.2. ssDNS-Viren

9.1.2.1. *Infectious Hypodermal and Haematopoietic Necrosis (IHHN)*:

Die infektiösbedingte Nekrose der Hypodermis und des Haematopoetischen Gewebes wird durch ein unbehülltes, einsträngiges, ikosahedrales DNS-Virus verursacht. Es gehört zur Familie der Parvoviren, ist 22 nm groß im Durchmesser und besitzt ein Kapsid mit vier Polypeptidketten, die Gewichte von 37, 5, 39, 47 und 74 kDa aufweisen (Bonami et al., 1990; Mari et al., 1993; Office International des Epizooties, 2003).

IHHN besitzt neben dem Taura Syndrom einen starken Einfluss auf die Shrimpaquakultur in shrimpproduzierenden Ländern. Riesige Verluste werden in mit *IHHN-Virus* infizierten *Stylo-rostris*-Beständen verzeichnet, wobei *Penaeus vannamei* nur geringe Mortalitäten aufweist. IHHN stellt eine sogenannte „Spiegelbilderkrankung“ zum Taura Syndrom dar, da letzteres für Verluste in *Penaeus vannamei*-Beständen verantwortlich ist, nicht jedoch bei *Penaeus stylirostris* (Lightner, 1996).

Das Vorkommen von *IHHN-Virus* beschränkt sich allein auf Shrimps der Familie Penaeidae. Es kommt nicht bei anderen Crustaceenarten vor. Loh und Mitarbeiter (1990) berichteten jedoch über eine experimentelle Infektion von Karpfenzelllinien mit *IHHNV*. Dies könne hilfreich sein für die Charakterisierung des Virus, aber auch bei anderen viralen Erkrankungen bei Crustaceen, so Loh und Mitarbeiter. *IHHN-Virus* tritt bei wilden Shrimps und in Shrimp-Kulturen in Zentralamerika, Ecuador (Jimenez Chillaron et al., 1999), Hawaii (Lightner et al., 1983), Mexiko (Pantoja et al., 1999), Indien, Indonesien, Malaysia, auf den Philippinen, Peru, Taiwan, Thailand, Israel (Bondad-Reantaso et al., 2001) und Australien (Krabsetsve et al., 2004) auf. An der amerikanischen Atlantikküste wurde das Virus jedoch noch nicht gefunden (Bondad-Reantaso et al., 2001).

Tang und Mitarbeiter konnten 2003 zeigen, dass bei *IHHNV* geographische Variationen bestehen: Nukleotidfrequenzen eines 2,9 kb großen Fragmentes, das Sequenzen für das Kapsid und Nichtstrukturproteine enthält, wurden aus Asienisolaten, bestehend aus einem Philippinenisolat, einem Thailandisolat und einem Taiwanisolat bestimmt. Die einzelnen Sequenzen verglich man dann mit Sequenzen aus Afrikaisolaten, bestehend aus einem Isolat aus Tansania, einem Isolat aus Madagaskar und einem Isolat aus Mauritius. Alle Isolate wurden schließlich mit einem Hawaiiisolat verglichen. Die Isolate aus Asien zeigten zwischen 91,8% und 99,8% Identität mit dem Hawaiiisolat. Die Afrikaisolate dagegen stimmten nur bis zu 85,9% mit dem Hawaii-Isolat überein. Hierin sehen Tang und Mitarbeiter (2003) und Tang und Lightner (2002) ihre Theorie bestätigt, dass das Philippinenisolat, das zuerst im Jahr 1983 bei juvenilen *Penaeus stylirostris* auf Hawaii entdeckt worden ist, das ursprüngliche Virusisolat darstellt. Isolate aus Zentralamerika wiesen bis zu 99,9% Identität in der Sequenzanalyse auf (Tang and Lightner, 2002; Tang et al., 2003).

Die klinische Symptomatik ist bei juvenilen *Penaeus stylirostris* und *Penaeus vannamei* unterschiedlich. Horizontale Infektionen bei *Penaeus stylirostris* verursachen Massenmortalitäten von über 90%, wobei Tiere mit einem Alter bis 35 Tage gefährdet sind. Vertikale Infektionen von Eiern und Larven zeigen keinerlei Klinik. Horizontale Infektionen bei Juvenilen zeigen eine Alters- und Größenabhängigkeit, wobei hier bei sehr jungen Tieren, die jünger als 35 Tage sind, tödliche Krankheitsverläufe auftreten. Bei infizierten Adulten kommt es nur sehr selten zu Morbidität und Mortalität. Sie fungieren daher als symptomlose Carriertiere.

Bei *Penaeus stylirostris* sind die Anzeichen einer IHHN-Virusinfektion nicht spezifisch. Akute Infektionen äußern sich in verminderter Futteraufnahme, schlechter Futterverwertung und verändertem Verhalten. Die Tiere bewegen sich langsam durch das Wasser, begeben sich an die Wasseroberfläche, um dann auf den Beckenboden zu sinken. Dieses Verhalten kann einige Stunden andauern, bis alle Energiereserven aufgebraucht sind. Entweder sterben die Tiere dann oder sie werden von anderen kannibalisiert. Oft treten gelbweiße Punkte (Abb. 58) in diesem Stadium der Erkrankung in der Cuticula auf, die dem Tier eine gesprenkelte Erscheinung verleihen. Spätere Blauverfärbung und eine milchig-trübe Abdominalmuskulatur stellen das prämortale Stadium dar (Bondad-Reantaso et al., 2001).

Die Erkrankung bei *Penaeus vannamei* ist chronischer Art und wird als „Runt Deformity Syndrome“ (RDS) bezeichnet. Die Bezeichnung „Runt“ bezieht sich auf ein Auseinanderdriften der Körpergröße bei Tieren einer Altersgruppe, wobei bis zu 90% der Tiere kleiner als der Durchschnitt sein können. In gesunden Beständen treten Größendifferenzen bis maximal 30% auf. Die „Zwergerscheinung“ beim RDS kommt dadurch zustande, dass das Abdomen im Verhältnis zum Carapax relativ zu kurz erscheint. Es treten Cuticulaabnormalitäten, wie eine veränderte Cuticulafarbe und -härte auf. Das Rostrum ist zumeist deformiert, die Antennen sind geknickt. Weitere Deformationen finden sich an den Uropoden, die oft nicht vollständig ausgebildet sind (Abb. 59). Bei männlichen Tieren sinkt die Spermienanzahl infolge RDS. Die Tiere, die als Zwergwüchsige überleben, tragen das Virus in sich und verbreiten dies (Primavera und Quintio, 2000).

Histologisch fallen bei einer IHHN-Virusinfektion intranukleäre, eosinophile Cowdry-A-Einschlusskörperchen (Abb. 60 und 61), (Mari et al., 1993), in den Kiemenepithelien und im Herzmuskel auf, die jedoch nicht pathognomisch für eine IHHNV-Infektion sind. Sie finden sich jedoch auch in der Epidermis, in der Hypodermis, im Vorder- und Hinterdarm, in den Ganglien, in haematopoetischen Organen, in Antennendrüsen, Gonaden und Bindegewebe. Infizierte Kerne sind vergrößert und zeigen Chromatinmargination.

Nekrosen der jeweiligen Gewebe sind typisch für die Infektion (Bondad-Reantaso et al., 2001; Chayaburakul et al., 2004; Office International des Epizooties, 2003). Da diese intranukleären Einschlüsse mit Einschlüssen des *White Spot Syndrome Virus*, die ebenfalls in den Kiemenge-

weben vorkommen, verwechselt werden können, sollten weitere, *IHHNV*-bestätigende Untersuchungen durchgeführt werden. Bell und Lightner beschrieben 1990 eine nicht-destruktive Technik zum Virusnachweis. Eine Exzision der ersten Pereiopode mit anhängendem Nervenknoten wird histologisch auf Cowdry-A-Einschlusskörper untersucht. Virus kann mittels Transmissionselektronenmikroskopie im Zytoplasma nachgewiesen werden. Diese Methode nach Bell und Lightner (1990) ist geeignet für Screeninguntersuchungen, bei der das Tier nicht getötet werden muss.

Eine weitere nicht-invasive Methode stellt die PCR-Untersuchung von Fäzes dar. Hier können Tiere mit unbekanntem Status auf *IHHN-Virus* untersucht werden (Pantoja und Lightner, 2000). PCR der Haemolymphe, von Homogenat aus Pereiopodenmaterial, von Kopf- oder Kiemenmaterial ist ebenfalls möglich (Nunan et al., 2000; Tang und Lightner, 2001). Im Bioassay kann die Erkrankung am lebenden Tier nachgewiesen werden. Die verdächtigen Shrimps sollten unter Stressbedingungen, wie vermindertem Sauerstoffgehalt, erhöhter Wassertemperatur oder erhöhtem Ammoniakgehalt gehalten werden. Stressbedingungen verstärken die Klinik einer *IHHN*-Virusinfektion und die Übertragung des Virus von subklinischen Tieren auf gesunde Shrimps.

Die Kontrolle der *IHHN*-Erkrankung kann nur über Screeningmethoden zur Statusfeststellung geschehen. Ist das Virus erst einmal im Bestand, muss dieser komplett vernichtet werden. Eine Therapie ist nicht bekannt (Bondad-Reantaso et al., 2001).



Abbildung 58:

Juveniler Penaeus stylirostris mit makroskopischen Veränderungen einer akuten IHHN-Infektion. Multifokale weißliche Läsionen im Cuticulaepithel und in der Subcutis fallen auf, sind jedoch nicht pathognomonisch für IHHNV.



Abbildung 59:

Seitenansicht zweier P. vannamei. Das obere Tier zeigt das „Runt Deformity Syndrome“ mit Cuticuladeformität im Bereich des sechsten Abdominalsegmentes.

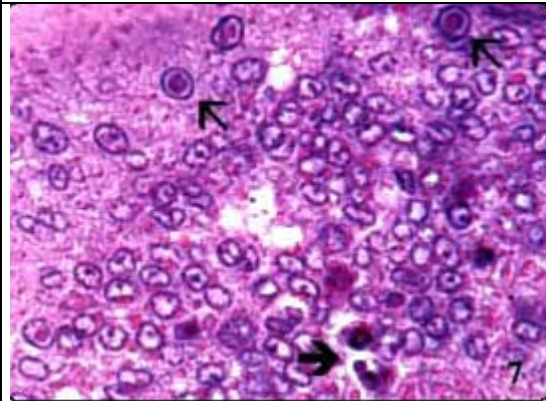


Abbildung 60:

Schnitt durch das Cuticulaepithel und subcuticulären Bindegewebes direkt dorsocaudal des Herzens. Zahlreiche nekrotische Zellen mit Kernpyknosen und eosinophilen Einschlusskörperchen (Cowdry A) sind zu erkennen. HE-Färbung; 830-fache Vergrößerung.

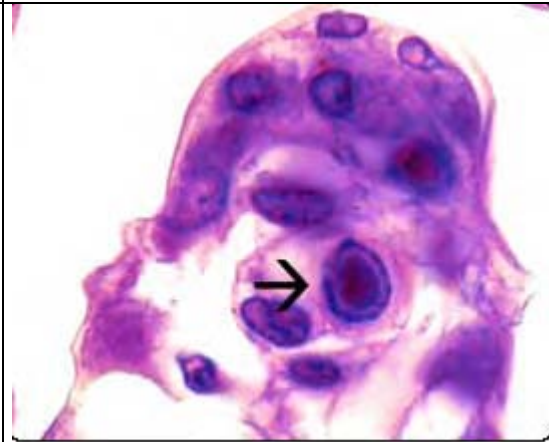


Abbildung 61:

Schnitt durch das Kiemenepithel. Der Pfeil deutet auf intranukleäre eosinophile Einschlusskörper. HE-Färbung; 1800-fache Vergrößerung.

[Abbildungen 58, 59, 60, 61: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001. Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.]

9.1.2.2. Bay of Piran Shrimp Virus

1996 beschrieb Vogt ein Virus bei der Großen Felsengarnele, *Palaemon elegans*, in der Bucht von Piran. Dieses parvoähnliche Virus konnte ausschließlich aus dem Hepatopankreas isoliert werden. Hier infiziert es hauptsächlich die R-Zellen, weniger die F-Zellen. In den R-Zellen existiert das Virus im Cytoplasma, in den F-Zellen findet es sich in Zisternen des Golgi-Apparates, im endoplasmatischen Retikulum, in Autophagosomen und Mitochondrien. Das Virus scheint den Wirt über orale Wege zu infizieren. Über die Mitteldarmdrüsen gelangt es dann in die Zielzellen und von dort auch in die Haemolympe. Reifes Virus verlässt die Zellen dann über Apoptose. Durch den Zelluntergang wird die Funktion des Hepatopankreas stark eingeschränkt. Vogt (1996) beschrieb bis jetzt als Einziger dieses Virus, so dass nur sehr wenig Informationsmaterial vorhanden ist.

9.1.2.3. Spawner-isolated Mortality Virus Disease (SMVD)

Dieses 20-25 nm große, icosahedrale DNS-Virus verursacht hohe Mortalitäten bei juvenilen und subadulten *Penaeus monodon*. Das Virus wird dem Parvovirus zugeordnet und infiziert ausschließlich *Penaeus monodon* (Owens et al., 1998), wobei experimentelle Infektionen bei *P. esculentus*, *P. japonicus*, *P. merguensis* (Owens et al., 2003) und *Metapenaeus ensis* gelangen. Eine SMV-Infektion, die mit Massenmortalitäten einherging, wurde beim Süßwasserkrebs *Cherax quadricarinatus* (Bowater et al., 2002; Owens und McElnea, 2000) und *Cherax destructor* (Edgerton et al., 1997) beschrieben. Bisher gibt es Berichte über das Auftreten von Virus in Queensland (1993), auf den Philippinen (1998) und Sri Lanka (1999) (Bondad-Reantaso et al., 2001; Vey, 1986).

Eine SMV-Infektion ruft keine spezifischen klinischen Veränderungen hervor. Hohe Mortalitätsraten bei juvenilen und subadulten *Penaeus monodon* folgen schnell auf Lethargie und Anorexie. Manchmal können leichte Diskolorationen des Carapax und der Pleopoden in den rötlichen Bereich oder Cuticulafäule infolge bakterieller Sekundärbesiedlung entdeckt werden (Fraser und Owens, 1996).

Auch in der Histologie finden sich nur unspezifische Veränderungen. Haematocytinfiltrationen im Bereich der enteralen Epithelien sind am deutlichsten zu erkennen. Nekrosen des subcuticulären Bindegewebes, der darunterliegenden Muskulatur, des haematopoetischen Gewebes, des Hepatopankreas und vor allem des Darmes stechen hervor. Zusätzlich treten neben den Nekrosen zahlreiche Kernpyknosen in geschädigten Geweben sowie Melanisati-

onsprozesse auf. Nekrotische Veränderungen im Samenleiterepithel und in den Follikelzellen können zusätzlich vorhanden sein (Owens und McElnea, 2000).

Nach experimenteller Infektion mit dem Virus können ähnliche Veränderungen beobachtet werden. Systemische Haematocytinfiltrationen und Nekrosen des Hepatopankreas und des Darmes zeigten sich am 6. Tag p. inf., wie auch eine dunkle Rötung des gesamten Tieres. Am 10. Tag p. inf. schieden die Tiere roten Fäces aus, um am 13. Tag p. inf. zu sterben (Fraser und Owens, 1996). Owens und Mitarbeiter (1998) fanden heraus, dass, wie bei Fraser und Owens (1996) beschrieben, eine experimentelle Infektion zu systemischen Veränderungen führt; eine natürliche Infektion jedoch hauptsächlich Veränderungen im enteralen Bereich hervorruft. Zur Diagnosesicherung sollten transmissionselektronenmikroskopische Untersuchungen durchgeführt werden. Ikosahedrale Virionen finden sich vor allem im Darmepithel. Im Bioassay-Versuch wird Homogenat aus verdächtigen Tieren oral oder per injectionem an gesunde Tiere weitergegeben. Ein Verenden der Tiere ist bei Injektion dann nach 14 Tagen post injectionem zu erwarten, bei oraler Verabreichung erst nach 30 Tagen (Bondad-Reantaso et al., 2001; Office International des Epizooties, 2003).

Die Übertragung des Virus geschieht horizontal über das Wasser oder durch Kannibalismus. Eine Übertragung von (aquatischen) Insekten ist nicht ausgeschlossen, da phylogenetische Ähnlichkeiten innerhalb der viralen DNS-Genomsequenzen, die für Polypeptide, Kapsidproteine und Nichtstrukturproteine codieren, bestehen (Roekring et al., 2002).

Kontrolliert werden kann das Virus durch PCR von Kot als Screeninguntersuchung bei Neubesatz oder in Verdachtsfällen (Owens et al., 2003). Eine Therapie ist nicht bekannt.

9.1.3. RNS-Viren

9.1.3.1. *Yellow Head Disease*

Der Erreger der Yellow Head Disease wurde ursprünglich als *Baculovirus* klassifiziert. Jetzt wird das Virus jedoch dem Genus *Okavirus* der Familie der Roniviridae der Ordnung Nidovirales zugeordnet (Office International des Epizooties, 2003). Das Virus ist somit verwandt mit den Coronaviren. Es ist ein behülltes RNS-Virus mit ikosaedralem Kapsid. Es ist 44x173 nm groß, von runder Gestalt und besitzt die Fähigkeit Hühnererythrocyten zu agglutinieren. Das *Yellow Head-Virus* ist verwandt mit dem *Gill Associated Virus* bei *Penaeus monodon* (Cowley et al., 1999; Office International des Epizooties, 2003; Tapay et al., 1997; Wongteerasupaya et al., 1995a). Die Erkrankung ist als meldepflichtig durch das „Office International des Epizooties“ in Paris eingestuft worden.

Das Virus befällt Kulturen mit *Penaeus japonicus*, *monodon*, *setiferus*, *stylirostris*, *vannamei* und andere Shrimpspezies. *Penaeus merguensis* scheint resistent gegenüber Krankheit, nicht aber gegenüber einer Infektion zu sein. *Palaemon (Penaeus) styliferus* konnte als stiller Carrier entlarvt werden, wie auch *Euphasiaarten*, die als Krill bekannt sind (Bondad-Reantaso et al., 2001).

Die geographische Verteilung des Virus reicht bis Asien mit China, Indien, Philippinen und Thailand. Berichte über das Vorkommen in Texas konnten bestätigt werden (Bondad-Reantaso et al., 2001).

Die Infektion mit dem *Yellow Head-Virus* verläuft subakut bis akut. 2-4 Tage nach der Infektion zeigen die Tiere eine abnorm gesteigerte Futteraufnahme, die nach wenigen Tagen in völlige Inappetenz übergeht. 3 Tage später stirbt meist der gesamte Bestand (Nash et al., 1993). Wenige Überlebende fungieren als subklinische Carriertiere. Kranke Tiere aggregieren an den Beckenwänden oder an der Wasseroberfläche. In diesem Stadium fällt eine gelbliche Diskoloration des Hepatopankreas auf, die dem Tier einen gelben Cephalothorax, „*Yellow Head*“, verleiht (Abb. 62). Der Rest des Tieres erscheint blass. Empfänglich für die Erkrankung sind Postlarven ab dem 20.-25. Lebenstag und ältere Tiere. Postlarven unter 15 Tagen scheinen resistent zu sein (Spann et al., 1997). Die klinischen Symptome müssen jedoch nicht obligat vorhanden sein. Scheinbar unerklärbare Mortalitäten in den Beständen sollten zur Vorsicht aufrufen. Das Fehlen der Gelbfärbung des Cephalothoraxbereiches bei gleichzeitigem Vorhandensein von Mortalitäten schließt nicht unbedingt die Yellow Head Disease aus. Daher sollten besonders bei solchen Verläufen bestätigende Untersuchungen durchgeführt werden (Bondad-Reantaso et al., 2001).



Abbildung 62:

Links: erkrankte Penaeus monodon

Rechts: gesunde Penaeus monodon

Zu erkennen ist die Gelbfärbung, die durch eine YHV-Infektion verursacht wird.

Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001. Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

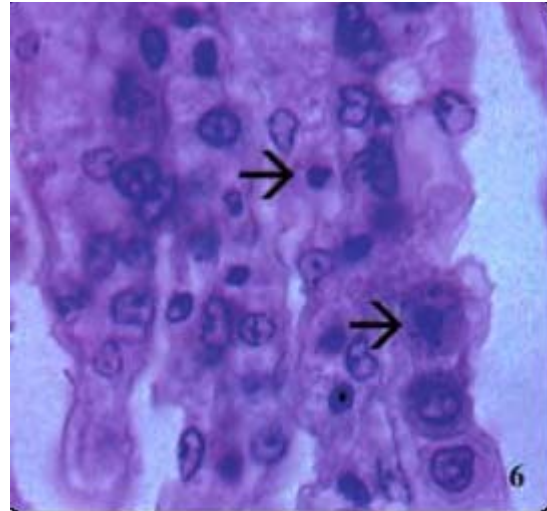


Abbildung 63:

Histologischer Schnitt durch das Kiemenepithel eines jungen mit YHV infizierten Penaeus monodon. Die Pfeile zeigen auf eine generalisierte Nekrose von Kiemenzellen mit pyknotischen Kernen; 1000-fache Vergrößerung, HE-Färbung.

Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001. Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

Die Virionen werden in Geweben ektodermalen und mesodermalen Ursprunges gefunden. Im hepatopankreatischen Interstitium, in Blutzellen, im haematopoetischen Gewebe, im Herzen, im Lymphoidorgan, in Kiemenepithelien, im Bindegewebe, in der subcuticulären Epidermis und in der Muskulatur, in den Keimdrüsen und Nervengewebe, im Magen und Vorder- und Enddarm repliziert das Virus. Charakteristisch für das *Yellow Head-Virus* ist, dass es trotz der vielfältigen Zielgewebe nicht die Drüsen und Epithelzellen des Hepatopankreas und des Mitteldarmes infiziert, da diese endodermalen Ursprunges sind (Bondad-Reantaso et al., 2001). Die primären Zielgewebe scheinen jedoch Kiemen, Lymphoidorgan und Gewebe des Kopfes zu sein. Nach experimenteller Infektion enthielten diese Gewebe 10-800fach höhere YHV-Titer als andere Gewebe (Lu et al., 1995). Infizierte Zellen weisen Kernpyknosen und Karyorrhaxis als Zeichen von Apoptose und Nekrose auf (Abb. 63). Basophile cytoplasmatische Einschlusskörperchen sind charakteristisch (Bondad-Reantaso et al., 2001). Im Bestand kann die Erkrankung bei Vorhandensein von klinischen Symptomen recht leicht erkannt werden. Ein gelber

Cephalothorax und ein unnormales Futteraufnahmeverhalten leiten schnell zur Diagnose Yellow Head Disease. Doch Vorsicht ist bei einem Massensterben ohne diese Symptome geboten. Hier sollten auf jeden Fall histopathologische Untersuchungen durchgeführt werden. Basophile Einschlusskörperchen von 2 µm Größe im Zytoplasma von Kiemenepithelien und anderen Geweben, sowie Nekrosen der infizierten Gewebe mit Karyorrhexis bestätigen den Verdacht. Im Transmissionselektronenmikroskop können die Virionen im Bereich der Zellkerne und im Zytoplasma gefunden werden (Bondad-Reantaso et al., 2001).

Untersuchung der Haematocyten auf Kernpyknosen, Karyorrhexis und basophile Einschlüsse sollte bei noch klinisch unauffälligen Tieren stattfinden. Wichtig ist, dass die Tiere noch nicht moribund sind, da hier noch keine Blutzellverluste und Zellschädigungen vorhanden sind. 45-54 Stunden nach der Infektion treten die ersten Kernpyknosen in den Haematocyten auf. Einzelne basophile Einschlüsse können bereits gefunden werden. Die Tiere sind zu diesem Zeitpunkt noch klinisch unauffällig. 65-72 Stunden p. inf. treten die ersten klinischen Veränderungen auf (Nash et al., 1993). 1 ml Haemolymph wird aus dem Ventralsinus gewonnen, um dann mikroskopisch bei 40-100facher Vergrößerung auf die beschriebenen Veränderungen untersucht zu werden. Weiterhin kann Haemolymph auf einem Objektträger ausgestrichen, mit Giemsa-Lösung angefärbt und dann untersucht werden (Nash et al., 1993; Office International des Epizooties, 2003). Es sind bereits Reverse-Transcriptase-Polymerase-Chain-Reaction (RT-PCR)-Testkits für Haemolymph zur Anwendung in Aquakulturen kommerziell erhältlich. Diese werden meist zur Screeninguntersuchung eingesetzt (Bondad-Reantaso et al., 2001).

Die Übertragung des Virus geschieht horizontal entweder durch das Wasser oder über Kannibalismus. Sollten einige Tiere überleben, werden sie zu chronischen, subklinischen Carriertieren, die dann das Virus auch vertikal übertragen können.

Eine Therapie bei YHV-Infektion ist nicht bekannt, daher sind Präventivmaßnahmen um so wichtiger. Ein niedriger Sauerstoffgehalt des Wassers (unter 2 ppm gelöstes O₂) ist prädisponierend für den Ausbruch der Erkrankung. pH-Werte des Wassers über 9 sollten vermieden werden. Tritt dennoch ein Ausbruch auf, sollten die betroffenen Becken mit 30%igem Chlor behandelt und die Tiere getötet werden (Bondad-Reantaso et al., 2001).

9.1.3.2. Gill Associated Virus, GAV

Ein mit dem *Yellow Head-Virus* verwandter Erreger ist das sogenannte *Gill Associated Virus*, *GAV*. Es ist ebenfalls ein Coronavirus und besitzt ein helikales Nukleokapsid. Es gehört mit dem *Yellow Head-Virus* zum „Yellow Head-Komplex“, zu dem auch ehemals das *Lymphoid Organ-Virus*, *LOV*, gerechnet wurde. Laut Cowley und Mitarbeitern (2000a,b) und Spann und Mitarbeitern (1995, 2000) stellt das *LOV* jedoch eine nicht-pathogene Variante des *GAV* in gesunden *Penaeus monodon* dar. Natürliche Infektionen wurden bei *Penaeus monodon* beschrieben und verursachen in Kombination mit Umweltstress hohe Mortalitäten. Smith beschrieb im Jahr 2000 durch *GAV* und Vibrionen verursachte Erkrankungen des Auges bei *Penaeus monodon*. Es fielen Granulombildungen am Augenstiel, suppurative Entzündungen, Ödeme und haematocytäre Infiltrationen des dioptrischen Apparates auf (Smith, 2000).

Experimentelle Infektionen verursachen Mortalitäten in *Penaeus esculentus*, *japonicus* und *merguiensis*, wobei *Penaeus merguiensis* eine größenabhängige Resistenz aufweist. Tiere unter 12 g Körpergewicht entwickeln häufiger eine Klinik als größere Tiere (Spann et al., 2000).

Das *GAV* verursacht ausschließlich Endemien in Queensland, Australien, und ist bisher noch in keiner anderen Region beschrieben worden. *GAV* kommt endemisch in *Penaeus monodon* vor, wobei Umweltstress das Virus aktivieren und so einen Krankheitsausbruch auslösen kann (Bondad-Reantaso et al., 2001). *GAV* wird hauptsächlich in den Kiemen, in lymphoiden Geweben und Haematocyten gefunden. In der Akutphase kommt es zu einem schnellen Verlust der Haematocyten und zur Zerstörung von lymphoidem Gewebe. Die Tiere erscheinen lethargisch und verweigern die Futteraufnahme. Sie schwimmen an der Wasseroberfläche im Bereich der Beckenwände und entwickeln eine tiefrote Verfärbung der Pereiopoden, Uropoden und Mundwerkzeuge. Die Kiemen fallen durch Rosafärbung und Kiemenfäule infolge Sekundärinfektionen auf (Spann et al., 2000). Infiziertes lymphoides Gewebe weist einen Verlust der normalen tubulären Struktur auf. Es zeigt in diesen Bereichen jedoch keine Kernpyknosen oder zellulären Hypertrophien, dafür aber zahlreiche abnorme, dunkel-eosinophile Zellmorphologien. Zusätzlich erscheinen die tubulären Strukturen zerrissen. Fusionen der Kiemenfilamente, Kiemennekrosen und Verluste der Cuticula im Bereich der Primär- und Sekundärfilamente sind Folge der *GAV*-Infektion (Spann et al., 2000).

Wird die *GAV*-Infektion überlebt, so findet sich Virusmaterial nur in lymphoiden Geweben. Die Tiere werden zu asymptomatischen Carriern. Spann und Mitarbeiter (2003) hypothesierten, dass Shrimps, sofern sie die Infektion überstehen, das Virus gewissermaßen kontrollieren könnten. Dies geschehe durch Beschränkung der Infektion auf bestimmte Zellen des lymphoiden Gewebes.

Diagnostisch werden zuerst die Makroskopie und Histologie hinzugezogen. Zur Bestätigung der Infektion kann die Transmissionselektronenmikroskopie von Kiemengeweben verwendet werden. Virus-Nukleokapside besitzen eine Größe von 166-435 nm Länge und 16-18 nm Brei-

te. Sie sind regelmäßig gestreift in einem Abstand von 7 nm und finden sich häufig ans endoplasmatische Retikulum assoziiert wieder. Eine transmissionselektronenmikroskopische Aufnahme eines Virions zeigt Abbildung 64. Virionen zeigen sich allerdings nur zu 10% in infizierten Geweben. Zum RNS-Nachweis ist die Reverse-Transcriptase-Polymerase-Kettenreaktion von Gewebehomogenat geeignet (Bondad-Reantaso et al., 2001).

Übertragen wird das Virus hauptsächlich durch Kannibalismus (Bondad-Reantaso et al., 2001). Wasser spielt eine untergeordnete Rolle im Übertragungsmechanismus. Eine vertikale Virusübertragung wird vermutet (Cowley et al., 2002). Eine Therapie der Infektion ist nicht bekannt. Das Austrocknen infizierter Becken und Töten der befallenen Tiere sind die effektivsten Methoden erneute Ausbrüche zu verhindern (Bondad-Reantaso et al., 2001).



Abbildung 64:

Transmissionselektronenmikroskopische Aufnahme von GAV.

Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001.

Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

9.1.3.3. Taura Syndrom

Das Taura Syndrom (TS) wird durch ein Picornavirus verursacht. Es ist ein 31-32 nm großes, ikosahedrales Virus, das im Cytoplasma repliziert. Sein Nukleokapsid besteht aus 3 größeren Polypeptideinheiten mit 55, 40 und 24 kDa Gewicht und einem kleineren Polypeptid mit 58 kDa Gewicht. Es wurde zuerst 1992 im Taura River, Ecuador, entdeckt (Lightner et al., 1995). Man ordnete es damals in die Virusfamilien Picornaviridae oder Nodaviridae ein. 1997 klassifizierten es Bonami und Mitarbeiter (1997) dann als ein Picornavirus und beschrieben den Erregeraufbau genauer. Das lineare Virusgenom besteht aus 10205 Nucleotiden und enthält zwei große „Open Reading Frames“, ORFs, die durch eine „untranslated region“ aus 207 Nucleotiden voneinander getrennt werden. ORF-1 enthält Sequenzen für Nichtstrukturproteine, wie Helikase, Protease und RNS-abhängige Polymerase. ORF-2 codiert für die drei Polypeptide des Nukleokapsids (Bonami et al., 1997b). Das Virus besitzt Ähnlichkeit mit einem RNS-Virus, das Insekten infiziert und in die Gruppe „*Cricket paralysis-like Virus*“ (Mari et al., 2002) eingeordnet wird. In der Literatur findet man auch die Bezeichnungen „TS Disease“ oder „Red Tail Disease“ (Bondad-Reantaso et al., 2001). Das Taura Syndrom stellt die wichtigste Erkrankung bei *Penaeus vannamei* in der westlichen Hemisphäre dar (Lotz, 1997). Die Erkrankung ist durch das „Office International des Epizooties“ als meldepflichtig eingestuft worden, besitzt aber kein zoonotisches Potential (Office International des Epizooties, 2003; Pantoja et al., 2004).

Der hauptsächliche Wirt ist *Penaeus vannamei*. *Penaeus stylirostris* und *setiferus* können auch natürlich infiziert werden. Experimentelle Infektionen gelangen bei *Penaeus aztecus*, *chinensis*, *duodarum* und *Penaeus monodon*. Nach dem Auftreten in Ecuador im Jahre 1992 verbreitete sich das Virus in Kolumbien, Costa Rica, Guatemala, Mexiko, Nicaragua, Panama, Peru, aber auch in Florida, South Carolina und Texas (Office International des Epizooties, 2003). Berichte im Jahr 2005 über das Erscheinen des Virus an der Atlantikküste von Belize in Mittelamerika wiesen darauf hin, dass das Belize-Isolat eine neue Variante des *Taura Syndrom-Virus* darstellt (Erickson et al., 2005; Tang und Lightner, 2005).

Tang und Lightner (2005) untersuchten die phylogenetische Verwandtschaft zwischen Virusisolaten aus Ecuador, Kolumbien, Honduras, Mexiko, Belize, und China. Es zeigte sich eine niedrige genetische Variation von 0-5,6% innerhalb der Nukleotidsequenzen und von 0-7% innerhalb der Aminosäuresequenzen. Das Belizeisolat dagegen zeigte eine genetische Differenz von 4,7% in der Aminosäuresequenz und zusätzlich eine höhere Mortalität im Bioassayversuch. Das Belizeisolat verursachte im Experiment 50% Mortalität innerhalb von 3 Tagen p. inf., wobei die anderen Isolate diese Mortalitätsrate erst nach 4-6 Tagen erreichten. Berichte aus der östlichen Hemisphäre kommen aus China und Taiwan (1999). In China ist das Virus jedoch über aus Zentralamerika importierte *Penaeus vannamei* eingeschleppt worden (Bondad-Reantaso et al., 2001; Tu et al., 1999).

Die Erkrankung betrifft vor allem Shrimps im Postlarvenstadium um den 14. bis 40. Tag.

Der Verlauf der Infektion ist durch 3 Phasen charakterisiert:

1. ein Akutstadium, in dem 40-90% der Tiere sterben
2. eine kurze Übergangsphase
3. ein chronisches Stadium.

Wird das akute Stadium, das bis zu 7 Tagen andauern kann, überlebt, werden die Tiere nach einer kurzen Übergangsphase, die eine Heilung vortäuscht und bis zu 5 Tagen dauern kann, zu chronischen Ausscheidern. Diese sind an der Verbreitung des Virus beteiligt. Im chronischen Stadium sinkt die Mortalitätsrate und klinische Anzeichen der Erkrankung fehlen (Hasson et al., 1999a). Lotz und Mitarbeiter (2005) konnten aber beobachten, dass chronisch infizierte Tiere Salzgehaltsreduktionen oder -schwankungen des Wassers schlechter tolerieren als gesunde Tiere. 50% der gesunden Shrimps starben nach Senkung der Salinität auf 3,06 ppt; infizierte Tiere verendeten dagegen bei geringerer Salzgehaltsreduktion von 6,65 ppt. Infizierte Tiere besitzen eine blass-rote Färbung, besonders im Bereich der Pleopoden und des Schwanzfächers, daher die Bezeichnung „Red Tail Disease“ (Abb. 65 und 66). Nekrosen der Uropoden und Pleopoden sind nicht selten. Die Cuticula der Tiere erscheint von weicher Konsistenz und weist unregelmäßig große, melanisierte Schäden auf (Abb. 67, 68 und 69). In der Akutphase nehmen die Tiere zuerst noch Futter auf, was jedoch bald eingestellt wird, so dass bei einer Sektion meist leere Därme auffallen (Bondad-Reantaso et al., 2001).

Diagnostisch kann zuerst die makroskopische Untersuchung verwendet werden. Was hier auffällt, sind die rötlichen Diskolorationen, die gleichzeitig neben Nekrosen bestehen. Befinden sich die Tiere jedoch im chronischen, subklinischen Stadium, fehlen diese Veränderungen. Daher muss hier auf histologische Untersuchungen zurückgegriffen werden (Lightner et al., 1995). Infizierte Shrimps fallen histologisch durch Haematocyten, die Virus phagozytiert haben und sich in intertubulären Bereichen des Lymphoidorgans gesammelt haben, auf. Diese Bereiche werden als LOS, „Lymphoid Organ Spheroids“ bezeichnet. Die „LOS“ wurden durch Hasson und Mitarbeiter (1999) folgendermaßen eingeteilt:

Typ A enthält phagozytiertes Virus und kommt im Akutstadium vor.

Typ B enthält nekrotische Zellen und replizierendes Virus. Diese Form der „LOS“ folgt dem Typ A und wird bei chronischen Infektionen und im Übergangsstadium gefunden.

Typ C entdeckt man sowohl im Akutstadium als auch im chronischen Stadium. Hier sind keine Viren mehr vorhanden, sondern nur noch kondensierte, basophile Kerne von ehemals infizierten Zellen. Das Virus wurde bereits durch Phagozytose eliminiert. Es lassen sich nur noch Größenreduzierte Zellen, im Sinne einer Apoptose, finden. Hier nimmt man an, dass der Organismus erneuten Infektionen durch Selbstzerstörung der Zellen entgehen will (Hasson et al., 1999a; Hasson et al., 1999b).

Entweder repliziert das Virus in den „LOS“ weiter und wird gleichzeitig eliminiert, so dass subklinische, persistierende Infektionen auftreten oder es wird, in seltenen Fällen, vollständig eliminiert. Im akuten Stadium wird der Organismus von unkontrolliert replizierendem Virusmaterial derart überschwemmt, dass eine vollständige Elimination nicht möglich ist (Hasson et al., 1999a). Neben diesen Antigen-Antikörper-Aggregationen ruft der Erreger Nekrosen in der Cuticula, in Kiemen, im Enddarm, im Schlund, im Magen (Abb. 70) und im subcuticulären Bindegewebe mit darunter liegender Muskulatur hervor. Beschädigungen des Antennendrüsenepithels mit folgender gestörter Osmoregulation und Ausscheidung vervollständigen den histologischen Befund (Bondad-Reantaso et al., 2001).

In der Akutphase fehlen, neben vorhandenen Phagozyten, sonstige Zeichen der Immunabwehr, die jedoch in der Übergangsphase als haematocytäre Infiltrationen und Melanisationsprozesse erscheinen (Hasson et al., 1999b).

Bestätigt wird der Virusverdacht im Bioassayversuch. Spezifisch pathogenfreie juvenile *Penaeus vannamei* werden mit einem Homogenat aus verdächtigen Tieren gefüttert. Treten innerhalb von 3-4 Tagen klinische Anzeichen der Infektion und entsprechende histologische Veränderungen auf, wird der Verdacht bestätigt. Epithelschäden können unter dem Transmissionselektronenmikroskop untersucht werden. Die Präsenz von nicht-behüllten, 31-32 nm großen Virionen im Zytoplasma infizierter Zellen sprechen für eine Infektion. Die Reverse-Transkriptase-Polymerase-Kettenreaktion (RT-PCR) findet auch hier Verwendung (Nunan et al., 1998).

Die Übertragung erfolgt hauptsächlich horizontal über subklinische Carriertiere. Eine vertikale Infektion wird vermutet, konnte aber noch nicht bewiesen werden. Aquatische Insekten, Seevögel und Möwen können als Vektoren dienen (Garzka et al., 1997).

In Zentralamerika tendieren Shrimpzuchten mittlerweile wieder zur Verwendung von Wildfängen, da diese eine höhere Resistenz gegen diese Erkrankung aufweisen, nicht zuletzt aufgrund natürlicher Exposition und Auslese. Verdopplung der Besatzdichte mit folgender Reduktion der Körpergröße scheint die Tiere resistenter zu machen. 20-40% Überlebensrate können so erzielt werden (Lotz, 1997). Ist das Virus im Bestand hilft nur noch ein Vernichten der Infizierten und Desinfektion der Becken (Bondad-Reantaso et al., 2001).



Abbildung 65:

Moribunde juvenile Zuchtshrimps, Penaeus vannamei, in der akuten Erkrankungsphase. Die Tiere erscheinen lethargisch mit weicher Cuticula und roten Schwanzfächern.

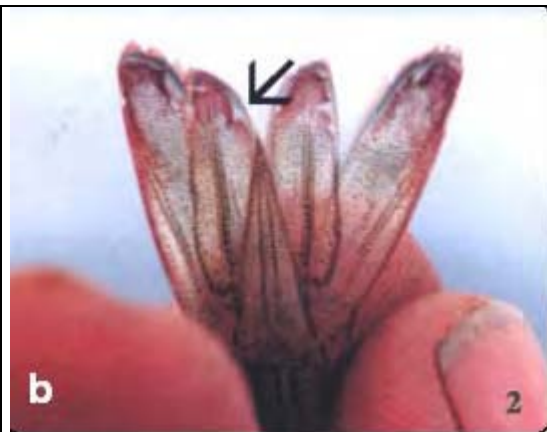


Abbildung 66:

Eine Nahaufnahme des Schwanzfächers lässt die rötliche Diskoloration, besonders an den Rändern, erkennen. Die Pfeile deuten auf fokale Nekrosen hin.



Abbildung 67:

Juveniles Zuchtstier mit fokalen Melanisationen infolge Taura-Syndrom induzierter Cuticulaepithelnekrosen.



Abbildung 68:

Juvenile Zuchtstiere mit fokalen Melanisationen infolge Taura-Syndrom induzierter Cuticulaepithelnekrosen.

[Abbildungen 65, 66, 67, 68: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001. Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.]



Abbildung 69: Juveniles Zucht tier mit fokalen Melanisationen infolge Taura-Syndrom induzierter Cuticulaepithelnekrosen.

Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001. Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

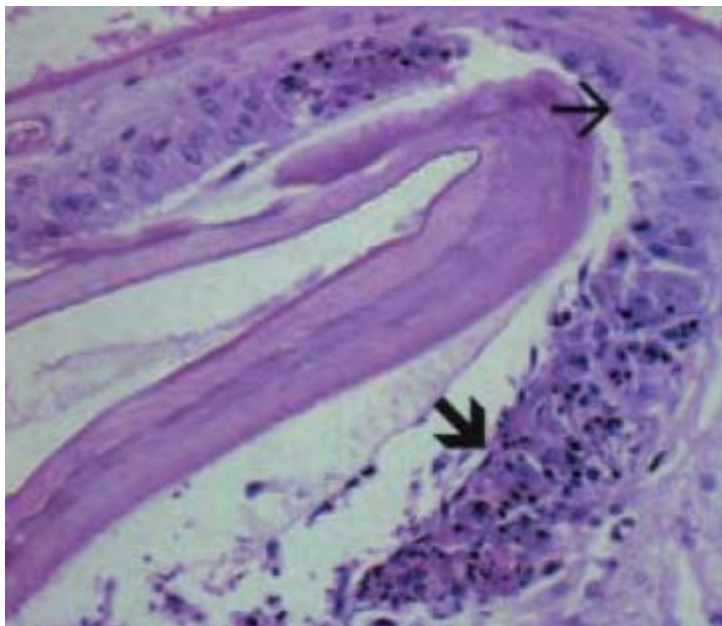


Abbildung 70: Histologischer Schnitt durch den Magen eines juvenilen *P. vannamei*. Der dicke Pfeil zeigt auf Nekrosen im Cuticulaepithel des Magens, die sich in direkter Nachbarschaft intakten Epithels befinden (dünner Pfeil). HE-Färbung; 300-fache Vergrößerung.

Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001. Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

9.1.3.4. *White Tail Disease*

Die White Tail Disease ist bei der Rosenberggarnele, *Macrobrachium rosenbergii*, beschrieben worden. Für die Erkrankung sind zwei Viren verantwortlich, die erst kürzlich (2005) entdeckt worden sind. Das *Macrobrachium rosenbergii Nodavirus* (*MrNV*), ein ssRNS-Virus mit 27 nm Durchmesser und das *Extra Small Virus* (*XSV*), ssRNS, mit 15 nm Durchmesser verursachen Mortalitäten bei Postlarven und Adulten bis zu 100% innerhalb von 2-3 Tagen. Auffällig sind eine weiß-schimmernde Abdominalmuskulatur, die Degeneration des Telsons und der Uropoden sowie Anorexie und Apathie. Die Beziehung von *MrNV* und *XSV* zueinander sind bisher unbekannt (Bonami et al., 2005; Tonguthai, 1997).

9.2. Bakterielle Erkrankungen

9.2.1. Shell Disease

Die Shell Disease ist eine Erkrankung des schützenden Panzers bei Krebstieren. Bei Crustaceen dient die Cuticula als natürliche Barriere zur Außenwelt und besteht aus einer Epi-, Exo- und Endocuticula und einer basalen Epidermisschicht (Smolowitz et al., 1992). Nach mechanischer Schädigung des Panzers mit darauf folgendem Besatz mit chitinolytischen Bakterien kann es zum Freiliegen der Endocuticula kommen. Chitinolytische Bakterien nutzen die Chitinmatrix, um ihren Energie-, Kohlenstoff und Stickstoffbedarf zu decken (Vogan et al., 2002).

Diese Bakterien, wie *Aeromonas* und *Citrobacter*, kommen ubiquitär vor und besitzen aufgrund ihrer carapaxschädigenden Eigenschaft zunächst eine „externe Pathogenität“. Diese externe Pathogenität ist im Anfangsstadium der Shell Disease durch eine dunkle Verfärbung des Chitins an isolierten Stellen gekennzeichnet. Diese dunklen Stellen zeigen bei näherer Betrachtung Kanäle von 1 µm Durchmesser, die durch die Exocuticula hindurchziehen. Im darauf folgenden Stadium kommt es in den betroffenen Gebieten zu Nekrosen, die sich weiter am Carapax ausbreiten, so dass auch die Schwanzfächer betroffen sein können. Nach weiterem Vordringen der Bakterien bis ins Weichteilgewebe, so genannte „innere Pathogenität“, treten Schäden des Muskelgewebes auf. Nach Schädigung des Muskel- und restlichen Weichteilgewebes dringen die Bakterien ins Gefäßsystem ein, streuen haematogen und verursachen Sepsis und ein Verenden der Tiere (Vogan et al., 2002). Vogan und Mitarbeiter (2002), konnten neben *Aeromonas* und *Citrobacter* auch Bakterien der Familie Vibrionaceae bei *Cancer pagurus* isolieren. Besonders stark waren *Vibrio parahaemolyticus*, *Vibrio alginolyticus* und *Vibrio splendidus* vertreten.

Smolowitz und Mitarbeiter (1992) teilten die Shell Disease, im Gegensatz zu Vogan und Mitarbeiter (2002), in 5 verschiedene Stadien anhand histologischer Veränderungen ein: Im Stadium 1 treten Erosionen der Epicuticula auf. Diese befinden sich zunächst meist im Bereich des Schulterpanzers und beginnen mit einer Melanisation und einer Nekrose. An den Rändern der Nekrose kann es zu reaktiven Epicuticulaveränderungen kommen. Das Stadium 2 ist durch einen fortschreitenden Cuticulaverlust mit Erosionen bis in die Exocuticula hinein gekennzeichnet, die mit einer Kraterbildung, Melanisation der Exocuticula und einer Decalcifizierung mit begleitender Inflammation einhergehen. Die Inflammation ist durch das Auftreten von Granulocysten, Agranulocysten und Semigranulocysten charakterisiert. Die basale Epidermisschicht reagiert mit einer Hypertrophie. Im dritten Stadium schreitet die Melanisation bis in die Endocuticula fort. Die inflammatorischen Prozesse verstärken sich und es kommt im Bereich der Endocuticula zur Ausbildung von Taschen, welche mit Erosionskanälen der darüber liegenden Schichten in Verbindung stehen. Als Reaktion auf die Schäden bildet sich eine 5-25

Zellschicht starke Pseudomembran zum Schutz der darunter liegenden Gewebe aus. Das darauf folgende vierte Erkrankungsstadium zeichnet sich durch fortschreitende Schäden aus, die auch die pseudomembranöse Schutzschicht betreffen. Auch werden diese Vorgänge wieder durch Melanisation begleitet. Zuletzt werden die tiefgreifenden Ulzerationen durch eine pseudomembranöse Kruste überdeckt, die sich aus inflammatorischen Zellen zusammensetzt. In der Tiefe sind Weichteilgewebe von fortschreitender Einschmelzung betroffen; myoblastische Proliferationen und melanierte Abkapselungen herrschen vor. Ödeme, Myositis und vaskuläre Dilatationen charakterisieren das Endstadium der Erkrankung.

Nicht nur mechanische Schädigung mit sekundärem Besatz von chitinolytischen Bakterien kann ein auslösendes Agens sein. Andersen und Mitarbeiter (2000) beschrieben bei *Scylla serrata* eine neue Form der Shell Disease durch eine nicht-infektiöse Ursache. Diese Erkrankung führt in Queensland, wo die Krabbe kommerziell vermarktet wird, zu wirtschaftlichen Einbußen von 7 Millionen Australischen Dollars pro Jahr. Es treten hierbei orange gefärbte Bereiche auf, die die Autoren in 5 Läsionsgrade einteilen:

Grad 1 beschreibt hier nicht perforierende Cuticulaläsionen, also Läsionen, die sich nur auf oberflächliche Epicuticula- und Exocuticulaschichten beschränken. Grad 5 charakterisiert perforierende Schäden mit über 20 mm Größe im Durchmesser in der Endocuticula und im angrenzenden Muskelgewebe. Es konnten weder Bakterien noch Pilze nachgewiesen werden. 54,8% der Läsionen stellten bilateral symmetrische Muskelveränderungen dar, was bei einem infektiösen Geschehen eher nicht der Fall sei, so die Autoren. Mögliche Ursachen sehen Andersen und Mitarbeiter in Störungen der Ecdysis, die mit veränderter Calcifizierung der Endocuticula einhergehen. Frühe Muskelkontraktionen im Bereich der Insertionsstellen der Cuticula und der Muskulatur führen zur Zerreißen der Endocuticula und somit zu verminderter Haftung von Cuticula an der Muskulatur. Den weiteren Verlauf der Shell Disease bestimmt die Tiefe der Ulzerationen. Sind diese nicht durch die Pseudomembranen durchgebrochen, kann durch folgende Häutungen die Erkrankung überwunden werden.

Da die Krankheit eine Multifaktorenerkrankung aus dem Zusammenspiel epizellulärer Enzyme und einer Reihe von Mikroorganismen auf dem Carapax darstellt, hängt das Überleben, neben der eliminierenden Häutungen, zusätzlich vom Immunstatus des Individuums, der Körperkonstitution und der Menge des infektiösen Agens ab (Noga et al., 1994; Smolowitz et al., 1992).

9.2.2. Gaffkämie, Red Tail Disease

Gaffkämie ist eine Erkrankung, die hauptsächlich beim Hummer vorkommt. Sie wird durch *Aerococcus viridans var homari*, einem gram-positiven und Catalase negativen Erreger, verursacht. Die Erkrankung tritt hauptsächlich während heißer Sommertage in Hummerzuchten mit *Homarus americanus* auf. Doch auch in Wildbeständen von *Homarus americanus* und bei *Homarus gammarus*, *Carcinus maenas*, *Cancer borealis* und *Penaeus aztecus* konnte der Erreger gefunden werden. Experimentell konnte *Aerococcus viridans* auf *Callinectes sapidus* übertragen werden. Allerdings treten nur bei *Homarus*-Arten regelrechte Epidemien auf. Infiziert werden hier Tiere im Larval-, Postlarval-, Juvenil-, und Adultstadium (Bower und McGladdery, 2003; Jorstad et al., 1999).

Stewart und Mitarbeiter (2004b) fanden virulente und avirulente Stämme von *A. viridans*. Virulente Stämme weisen eine Polysaccharidkapsel auf und werden nicht durch Haematocyten agglutiniert. Avirulente Stämme dagegen besitzen keine Kapsel und werden vom Immunsystem zerstört. Der Erreger zeigt ein temperaturabhängiges Wachstum: bei Temperaturen von 1-5°C kann sich der Erreger nicht entwickeln, bei höheren Temperaturen tritt dagegen ein Bakterienwachstum ein. So überlebten Tiere bei 3°C Wassertemperatur für 175 Tage, bei 14°C nur für 10 Tage. Praktisch bedeutet dies, dass das Halten der Tiere bei 5-10°C warmem Wasser die Gefahr eines Ausbruchs der Erkrankung mindert (Beard und McGregor, 2004; Lavalley, 2002).

Nach Eindringen des Erregers über Wunden kommt es zu vermehrter Mortalität, besonders nach Stresssituationen. Rötliche Verfärbungen an der Unterseite, „Red tail“, sind charakteristisch. Zu unterscheiden ist hierbei jedoch die physiologisch rötliche Farbe beim europäischen Hummer am ventralen Abdomen. Es kommt zu verzögerter Gerinnung, Lethargie, Inappetenz und rosafarbener Haemolymphe. Die Haematocytenzahl ist deutlich vermindert. Der Tod tritt infolge Septikämie ein (Battison et al., 2004; Bower und McGladdery, 2003).

Die Diagnose kann zuerst makroskopisch gestellt werden. Vermehrte Mortalität in Sommermonaten ist verdächtig, besonders, wenn diese nach Stresssituationen auftritt. Die rötliche Verfärbung an der Bauchunterseite ist bei den betroffenen Tieren, außer *Homarus americanus* charakteristisch. Haematocytenzählungen ergeben eine stark verminderte Anzahl, wobei die Haemolymphe dünn und rosafarben erscheint. Die Gerinnungszeit ist aufgrund der fehlenden Haematocyten erhöht. Mikroskopisch kann nach Gram-Färbung ein gram-positives, kokkoides Bakterium mit einer Größe von 0,8-1,1 µm nachgewiesen werden. Immunologisch ist ein Nachweis mittels Fluoreszenz-Antikörper-Test mit anti-*A. viridans*-Antiserum möglich. In der Agar-Kultur zeigen sich nicht bewegliche, Katalase negative, betahaemolysierende, fakultativ-anaerobe, kokkoide Bakterien. In vitro stellt Hummerhaemolymphe ein geeignetes Medium zur Anzucht des Erregers dar (Battison et al., 2004; Bower und McGladdery, 2003).

Temporäre Reduktion der Mortalität kann durch Temperaturerniedrigung erzielt werden. Dies verursacht eine reduzierte Proliferation des Erregers. Vermeiden von Überbesatz und gegenseitigen Verletzungen bei Transporten verhindert das Eindringen des Erregers.

Wird Gaffkämie im Bestand festgestellt, sollten tote oder schwache Tiere ausgesondert werden. Vakzinierung mit autoklavierten *A. viridans homari* mit einer Konzentration von $1-5 \times 10^4$ Bakterien/ kg Hummer schafft eine protektive Immunität nach 7- 11 Tagen. Über die Art der Vakzinierung und über das Anhalten des Schutzes werden leider keine Informationen gegeben (Beard und McGregor, 2004; Bondad-Reantaso et al., 2001; Stewart et al., 2004a; Stewart et al., 2004b).

Die Erkrankung ist nicht auf den Menschen übertragbar. Beard und Mitarbeiter (2004) empfehlen sogar erkrankte Tiere auszusondern und, sofern sie makroskopisch nicht weiter verändert sind, zum Verzehr anzubieten, da der Erreger durch Kochen abgetötet wird.

9.2.3. Nekrotisierende Hepatopankreatitis (NHP)

Die Nekrotisierende Hepatopankreatitis ist eine bakterielle Erkrankung des Hepatopankreas hauptsächlich bei Shrimps, aber auch bei anderen Crustaceenarten. Andere Bezeichnungen, die sich in der Literatur finden, sind: „*Texas Necrotizing Hepatopancreatitis*“, „*Texas Pond Mortality Syndrome*“ und „*Peru Necrotizing Hepatopancreatitis*“. Die Erkrankung kommt v.a. bei *Penaeus vannamei* und *stylirostris* vor, ist aber auch bei *Penaeus aztecus*, *californiensis*, *marginatus* und *setiferus* (Brock et al., 1986; Jory, 1997; Nunan et al., 2003a; Nunan et al., 2003b), sowie bei *Cherax quadricarinatus* (Red Claw Crayfish) (Edgerton und Prior, 1999), *Paralithodes platypus* (Blaue Königskrabbe) (Johnson, 1984) und bei der Garnele *Pandalus platyceros* (Bower et al., 1996) beschrieben worden.

NHP wird durch ein pleomorphes, gram-negatives, obligat intrazelluläres Bakterium, das einen Tropismus zu den Epithelzellen des Hepatopankreas besitzt, verursacht. Der Erreger ist mit der Typhusgruppe (*Rickettsia typhi* und *prowazeki*) und der Spotted Fever Gruppe (*R. rickettsii*) der Rickettsien verwandt und wird als „Rickettsia-like-organism“, RLO, bezeichnet (Loy et al., 1996b). Taxonomisch gehört das Bakterium zu den Proteobacteria (Loy et al., 1996b).

Den ersten Bericht über RLO in aquatischen Organismen lieferten Federici und Mitarbeiter (1974). Ihnen fiel auf, dass einige Süßwasserkrebse, *Crangonyx floridanus*, eine grünliche Verfärbung der Beine besaßen. Andere wiederum wiesen die physiologische, graue Farbe auf. Nach näherer Untersuchung konnten sie RLOs nachweisen. Von den 116 untersuchten Tieren starben 90% nach 6 Wochen. Der Krankheitserreger zeigt drei morphologisch unterschiedliche Erscheinungsformen. Erstens, eine runde, pleomorphe Form, die den pleomorphen Rickettsien ähnelt. Es erreicht einen Durchmesser von 0,32 µm und besitzt eine undulierende Membran. Diese morphologische Form des Erregers stellt die Vermehrungsform dar, da es eine zentrale Einziehung zur Befähigung der Querteilung besitzt. Die zweite Erscheinungsform ist ein längliches, helikales Bakterium mit acht Flagellen am basalen Pol und 1-2 Flagellen am entgegengesetzten Ende. Es kann eine Länge von bis zu 3,25 µm erreichen. Eine Intermediärform wurde ebenfalls in infizierten Zellen gefunden. Es wird durch ein länglich-rundes Bakterium beschrieben, das eine Reihe von protoplasmatischen Vakuolen, die sich an einem Ende angehäuft befinden, besitzt. Es wird vermutet, dass diese Form ein Reifestadium des runden, pleomorphen Bakteriums ist und sich zum helikalen Typ entwickelt. Der Erreger ist nicht kulturierbar; Injektion des Erregers in Hepatopankreasgewebe gesunder Tiere führt, wie auch per os, zu Erkrankung (Bondad-Reantaso et al., 2001; Frelier et al., 1992; Lightner et al., 1992; Loy et al., 1996a; Romero et al., 2000; Vincent et al., 2004).

Der Erreger wurde zuerst 1985 in Texas beschrieben, worauf weitere Ausbrüche in Lateinamerika folgten. Aufgrund eines verheerenden Ausbruches in Peru mussten fast die Hälfte der

peruanischen Shrimpfarmen schließen (Frelief et al., 1992; Jory, 1997; Lightner und Redman, 1994).

NHP wird per os übertragen (Vincent et al., 2004). Kannibalismus, häufig bei Überbesatz zu finden, trägt stark zur Verbreitung bei (Bower et al., 1996; Nunan et al., 2003b). Das Bakterium wird per os aufgenommen und dringt dann ausschließlich in Epithelzellen der Drüsen des Hepatopankreas ein. Hier kommt es zu Entzündungsreaktionen, Atrophie und Nekrosen des Gewebes. Wo keine komplette Zerstörung stattfindet, ist eine eingeschränkte Funktion der Drüsen die Folge. Lipidspeichertröpfchen fehlen und Verdauungsenzyme werden nicht mehr gebildet. Die Folgen sind Maldigestion und Malabsorption. Das Hepatopankreas zeigt makroskopisch eine schwarze Streifung, die auf melanisierte Tubuli zurückzuführen ist. Die Tiere reagieren zunächst mit einer verminderten Futteraufnahme, werden dann lethargisch und zeigen keinerlei Gewichts- und Größenzunahme mehr. Die Cuticula ist von weicher Konsistenz. Aufgrund des geschwächten Immunsystems tritt meist ein Befall mit Sekundärerregern wie *Vibrio*-Arten auf. Cuticuläre Fäule mit tiefen Ulzerationen sind dann die Folge. Sind die Tiere dann vollständig ausgezehrt und kraftlos, stirbt bis zu 90% des Bestandes innerhalb 30 Tage post infectionem.

Ein weiterer asymptomatischer Verlauf ist bekannt. Die Tiere zeigen hierbei keine deutlichen Anzeichen der Infektion, sondern nur ein schlechtes Wachstum und einen hohen Energieerhaltungsbedarf, fungieren aber als stille Träger. Wang und Gu (2002) und Wang und Mitarbeiter (2004) untersuchten *Eriocheir sinensis*, die aufgrund Zitterbewegungen auffielen. Es konnten RLOs nachgewiesen werden. In diesem Fall wies der Erreger neben seines Tropismus zum epithelialen Tubulusepithel auch eine Affinität zur Muskulatur und zum Bindegewebe auf.

Umweltfaktoren, wie ein Salzgehalt des Wassers über 16 ppt und Wassertemperaturen über 26°C scheinen den Krankheitsausbruch zu beschleunigen. Diagnostisch können zunächst das veränderte Verhalten, wie Lethargie, verminderte Futteraufnahme und ein reduziertes Größenzunahme bei gleichzeitig erhöhtem Energieumsatz als Verdachtsdiagnose hinzugezogen werden. Wird das Einzeltier untersucht, fallen ein leerer Darm, ein atrophiertes, helles, wässriges Hepatopankreas mit schwarzer Streifung und eine weiche Cuticula mit Ulzerationen und Melanisation auf. Die Kiemen sind aufgrund Melanisation infolge Infektion mit Sekundärerregern dunkel bis schwarz verfärbt. Die Histopathologie vom Hepatopankreas zeigt atrophiertes Drüsengewebe (Abb. 71), fehlende Lipidspeicherung und Nekrosen. Haematocytinfiltrationen der intertubulären Bereiche als Antwort auf Zytolyse und Nekrosen sind zahlreich (Abb. 72 a,b). Zur Bestätigung können transmissionselektronenmikroskopische (TEM) Untersuchungen verwendet werden. Hierbei werden die oben erwähnten Bakterienformen in infizierten Zellen entdeckt. Polymerase-Kettenreaktion (PCR) ist ebenfalls hilfreich, asymptomatische Carrier-Tiere zu finden. Hier kann Kot der Tiere als Erreger-DNS-Quelle dienen. Somit stellt diese

Methode ein nicht-invasives Vorgehen dar und kann auch als Screeningverfahren bei Neubesatz genutzt werden (Brinez et al., 2003; Frelier et al., 1992; Loy et al., 1996b).

Die Kontrolle der Krankheit geschieht in kommerziellen Zuchtanlagen mit *NHP*-Vorgeschichte über periodische Stichprobenuntersuchungen mittels Histopathologie, TEM und PCR. Die Behandlung im frühen Stadium mit Oxytetracyclin ist, laut Bondad-Reantaso und Mitarbeiter (2001) und Frelier und Mitarbeiter (1992) Erfolg versprechend. Die Behandlung der Becken vor einem Besatz mit $(\text{Ca}(\text{OH})_2)$ reduziert die *NHP*- Inzidenz. Prophylaktisch sollten starke Aufwärmung der Becken und Salzgehalte über 16 ppt vermieden werden.



Abbildung 71:

Penaeus vannamei mit atrophiertem Hepatopankreas.

Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001.

Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

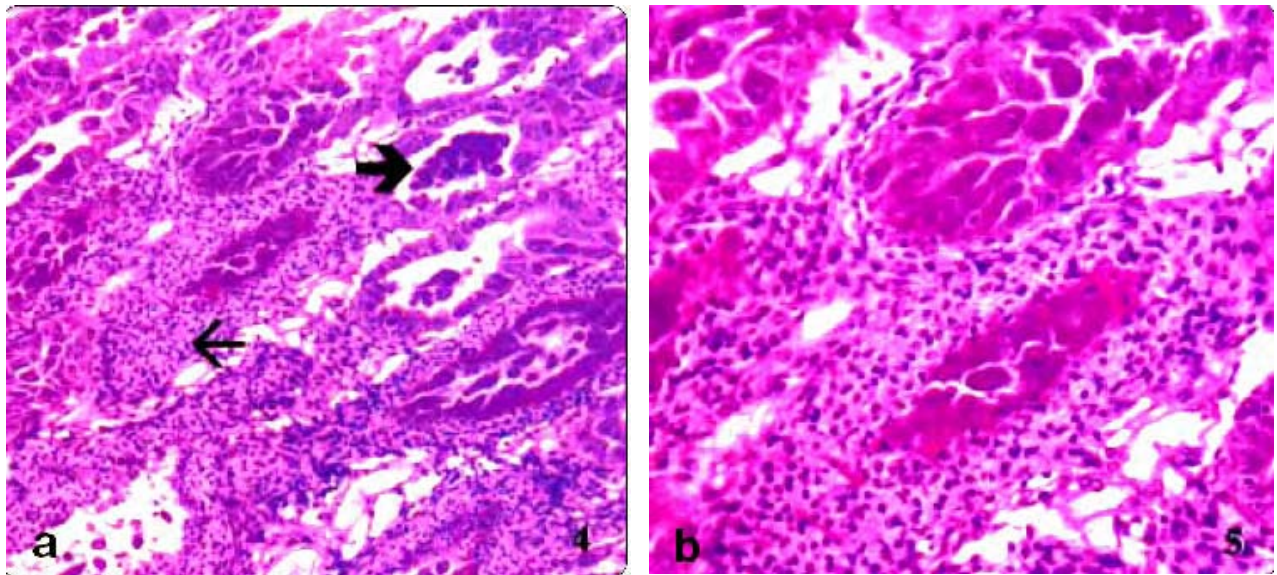


Abbildung 72a,b:

Haematocytäre Infiltrationen der intranukleären Bereiche (kleiner Pfeil) als Antwort auf Zytolyse und Nekrose. Der dicke Pfeil deutet auf ein Ablösen von hepatopankrealen Tubulusepithelzellen hin.

Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001.

Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

9.2.4. Asymptomatische Bakteriämie und Septikämie

Asymptomatische Bakteriämie, das reaktionslose Vorkommen von Bakterien in der Haemolymphe von gesunden Crustaceen, wurde bereits von Scott und Thune (1986) beschrieben. Sie ist durch Präsenz einer Mischpopulation von Bakterien in der Haemolymphe gekennzeichnet. Nachgewiesen wurden Bakterien in *Astacus astacus*, *Cherax albidus destructor*, *Cherax quadricarinatus* und *Procambarus clarkii*. Sowohl gram-positive als auch gram-negative Bakterien wurden gefunden. Unter den gram-negativen Bakterien waren am zahlreichsten die Genera *Aeromonas*, *Acinetobacter*, *Pseudomonas*, *Flavobacterium* und *Vibrio* vorhanden. *Micrococcus* und *Staphylococcus* waren die gram-positiven Vertreter. Laut Scott und Thune (1986) besaßen über 9,3% der untersuchten Tiere einen Bakteriengehalt von über 50 Bakterien/ml Haemolymphe, wobei gram-negative Bakterien am zahlreichsten vorkamen.

Die Ätiologie der asymptomatischen Bakteriämie ist unklar. Vermutet wird jedoch, dass sie eine Antwort auf Umweltstress ist. Scott und Thune (1986) konnten zeigen, dass sich durch einen Anstieg der Wassertemperatur auf über 24°C und durch einen reduzierten Sauerstoffgehalt die Bakterienanzahl in der Haemolymphe stark erhöht.

Ist das Immunsystem der Tiere geschwächt kann sich aus einer asymptomatischen Bakteriämie eine bakterielle Septikämie entwickeln. Diese ist dann durch klinische Symptomatiken, wie Lethargie, verminderten Muskeltonus und reduzierte Ansprechbarkeit auf Reize gekennzeichnet. Histopathologische Läsionen der verschiedensten Gewebe, Abkapselungsprozesse, Granulombildung, Melanisation und Infiltrationen mit Haematocyten sind typisch. Meist sind opportunistische, ubiquitär vorkommende Erreger die Ursache. Sie treten über Wunden ein oder gelangen oral in den Verdauungstrakt, siedeln in die Haemolymphe über und vermehren sich dann in den Körpergeweben. Diagnostiziert werden kann die asymptomatische Bakteriämie nur, aufgrund fehlender klinischer Erscheinungen, mittels Haemolymphentnahme. Haemolymphe wird aseptisch mit einer Nadel ventral, zwischen erstem Abdominalsegment und Thorax aus dem Ventralsinus gewonnen. Nach einer Inkubation über Nacht bei 37°C können die Bakterien näher bestimmt werden. Septikämische Tiere fallen dagegen aufgrund ihrer Lethargie auf. Histopathologische Untersuchungen bestätigen den Verdacht.

9.2.5. Enteric Disease, *Citrobacter*-Infektion

Toumanoff (1966) beschrieb zum ersten Mal die Isolierung von intestinalen Bakterien bei Flusskrebsen. Er isolierte *Citrobacter*, *Proteus* und *Enterobacter*. Infektionsversuche mit *Citrobacter freundii* bei gesunden Krebsen führten zu histopathologischen Läsionen im Hepatopankreas und Mitteldarm mit folgender Melanisation. Die Infektion gelang jedoch nur bei hohen Oraldosen, die über längere Zeit verabreicht wurden. *Citrobacter* besitzt, laut Evans, daher eine potentielle Pathogenität, die nur bei geschwächten Tieren zu Komplikationen führen kann.

Citrobacter kommt als natürlicher Darmbewohner bei Crustaceen vor, ist aber auch ubiquitär in der Umwelt vorhanden und ist bei klinischer Symptomatik im Sinne einer Dysbakterie zu verstehen. Die histopathologischen Untersuchungen des Mitteldarmes und des Hepatopankreas zeigen bei Infektion Bakterien neben nekrotischen Bereichen, die von Haematocyteninfiltrationen umgeben sind. *Citrobacter*-Infektionen mit klinischer Symptomatik wurden bei *Austropotamobius pallipes* nachgewiesen. Die Tiere zeigten im Spätstadium Paralysen und Kollaps. Massensterblichkeiten wurden bisher nicht beschrieben (Evans et al., 2002b; Toumanoff, 1966).

Cheng und Chen (1998) und Tonguthai (1997) beschrieben Infektionen mit *Enterobacter aerogenes* bei *Macrobrachium rosenbergii*. Diese sogenannte Larval Mid Cycle Disease, MCD, verursacht ein Massensterben von Larven im 9. und 10. Larvenstadium. Vermutet wird als Ursache der Infektion ein Einschleppen des Erregers über Artemialarven, die als Futter dienen.

9.2.6. Bacterial White Spot Syndrome, bakterielle Weißfleckenerkrankung

Neben der durch ein Nimavirus verursachten Weißfleckenerkrankung tritt bei Shrimps ein bakterielles Weißfleckensyndrom auf. *Bacillus subtilis* ruft weiße Punkte auf der Cuticula (Abb. 73 und 74), der Epidermis und im Bindegewebe hervor. Im Gegensatz zur viralen Weißfleckenerkrankung besitzt das „Bacterial White Spot Syndrome“, BWSS, keine schädigende Wirkung auf die Cuticula und andere Gewebe. Mortalitäten sind nicht bekannt. Das Auftreten von *Bacillus subtilis* ist, laut Wang und Mitarbeitern (2000b), mit der Verwendung probiotischer Kulturen assoziiert. Die Veränderungen durch *Bacillus subtilis* verschwinden mit der nächsten Häutung.



Abbildung 73:

Penaeus monodon mit BWSS induzierten weißen Punkten.

Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001. Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

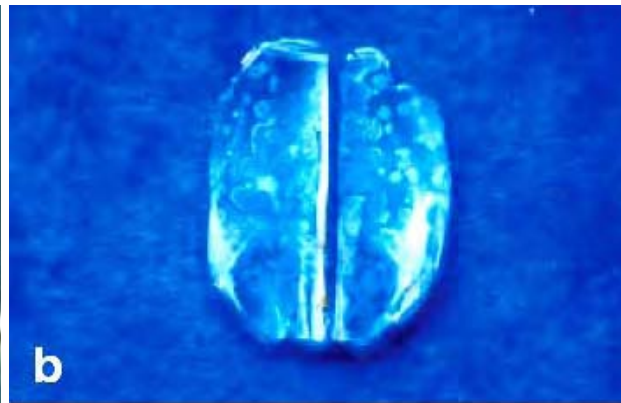


Abbildung 74:

BWSS induzierte Flecken erscheinen weniger dicht als WSSV induzierte Punkte. Einige BWSS-Flecken besitzen einen weißen Marginalring.

Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001. Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

9.2.7. Cuticulafäule

Filamentöse Bakterien wurden 1992 bei *Cherax tenuimanus* beschrieben. Sie kamen auf dem Exoskelett und in den Kiemen vor. Die Organismen bilden eine dicke Matte im Kiemenbereich und auch auf Eiern. Starke Filamentbildung führt dann zur Beeinträchtigung der Atmung und, im Falle der Bildung auf Eiern, zum erschwerten Schlupfprozess bei Larven, die sich dann in den Filamenten verfangen. Hierbei kommt es dann zum Sterben der vollständigen Brut und, bei einem Besatz der Kiemen, zum Ersticken der Tiere. Der Erreger ist *Leucothrix mucor*, ein marines Bakterium, das filamentbildend ist und zur Gruppe der Cyanophyceen, Blaualgen, gehört. In der Aquakultur erscheint der Organismus bei minderer Wasserqualität, könne aber antibiotisch kontrolliert werden, so die Autoren. Übertragen wird der Erreger einerseits über das Wasser, andererseits auch über befallenen Neubesatz, wenn dieser in Haltungsbedingungen mit schlechter Wasserqualität, wo sich das Bakterium dann vermehren kann, gerät (Evans et al., 2002a).

9.2.8. Vibriose

Vibrionen gehören zur Familie der Vibrionaceae. Sie besitzen einen starren, geraden oder gekrümmten Zelleib und eine polare Geißel. Sie sind fakultative Anaerobier, Oxidase positiv, gram-negativ und weisen proteolytische Eigenschaften auf. Sie kommen vor allem im Wasser vor und treten als Krankheitserreger bei Crustaceen unter anderem auch beim Menschen, Geflügel und bei Fischen auf (Rolle und Mayr, 2007).

Crustaceen, sowohl marine als auch Süßwasserarten, können zum Einen Vibrioneninfektionen auf den Menschen übertragen (siehe Kapitel „Lebensmittelkundliche und -hygienische Aspekte bei der Verwendung von Krebstieren als Lebensmittel“), zum Anderen können sie auch selbst erkranken. Beispielsweise verursachte *Vibrio alginolyticus* mit *Vibrio cholerae* bei *Macrobrachium rosenbergii* (Al-Harbi, 2003) in Zuchtanlagen in Saudi Arabien Mortalitäten von 5-25%. Vibrioneninfektionen bei Shrimps in östlichen Ländern, in denen Krustentiere eine wichtige Eiweißquelle darstellen, sind keine Seltenheit und bedeuten eine große Gefahr für Zuchtanlagen (Gopal et al., 2005; Wong et al., 1999).

Die hauptsächlichen Vibrionenspezies, die bei Crustaceen vorkommen, sind *Vibrio alginolyticus*, *Vibrio anguillarum*, *Vibrio cholerae*, *Vibrio damsela*, *Vibrio harveyi*, *Vibrio mimicus* und *Vibrio parahaemolyticus*. Nachgewiesen wurden Vibrionen in *Penaeus vannamei* (Mohney et al., 1994), *Penaeus monodon* (Ruangpan und Kitao, 1991; Ruangpan et al., 1997; Sizemore et al., 1975), *Penaeus stylirostris* (Goarant et al., 1998), *Callinectes sapidus* (Davis und Sizemore, 1982), *Macrobrachium rosenbergii* (Al-Harbi, 2003; Oanh et al., 2000; Reilly und Twiddy, 1992), aber auch in anderen Crustaceenarten, wie Hummer und Languste oder auch *Procambarus clarkii* (Thune et al., 1991) und *Cherax quadricarinatus* (Eaves und Ketterer, 1994).

Das Auftreten von Vibrionen verstärkt sich in den Sommermonaten. Vibrionen werden zwar als normale Flora im Hepatopankreas bei gesunden Crustaceen gefunden (Huq et al., 1986), können aber zu opportunistischen Pathogenen werden, sofern es die Umweltbedingungen zulassen. Bei erhöhter Wassertemperatur über 24°C, mit einem Optimum zwischen 30 und 35°C, und vermindertem Sauerstoffgehalt, bei hohen Besatzdichten und fäkalen Verunreinigungen, kurz gesagt bei Stressbedingungen, kann die Prävalenz der Vibrioneninfektion auf über 20% steigen (Borroto, 1997; Davis und Sizemore, 1982; Kiriratnikom et al., 2000; Thompson et al., 2004). Vibrionen kommen physiologischerweise im Bodensediment von Gewässern oder, im Falle von Zuchtanlagen, im Sediment der Becken vor. Bestehen inadäquate Haltungsbedingungen bei gleichzeitig starker Hitze, kann es zur Invasion von Vibrionen über das Darmsystem mit folgender Besiedlung des Hepatopankreas kommen (Davis und Sizemore, 1982; Karekar et al., 2004; Miller et al., 1986).

Ein Versuch von Ruangpan und Mitarbeitern (1995) zeigt die Auswirkung von unterschiedlichen Besatzdichten bei *Penaeus monodon* auf die Zusammensetzung der bakteriellen Flora im Darm und Hepatopankreas. Es wurden zwei Becken mit 30 Tieren/m² und zwei Becken mit 45 Tieren/m² errichtet. Nach 30, 50, 70, 90 und 120 Tagen wurden Bakterien aus dem Hepatopankreas und dem Darm von insgesamt 150 Tieren differenziert und ausgezählt. Die Tiere aus den Becken mit erhöhter Besatzdichte zeigten einen leicht erhöhten Bakteriengehalt im Vergleich zu den niedrigeren Besatzstärken. Die Anzahl der ausgezählten Kolonien stieg innerhalb des experimentellen Zeitraumes. Es wurden vor allem *Vibrio damsela*, *Vibrio alginolyticus*, *Vibrio parahaemolyticus*, *Vibrio harveyi*, *Vibrio fluvialis* und *Vibrio cholerae* isoliert. Neben den Vibrionen existierten auch *Pseudomonas*, *Aeromonas* und *Moraxella*-Arten.

In den Tieren aus den Becken mit den niedrigen Besatzdichten wurden 102-103 Kolonie bildende Einheiten (KBE)/ml gezählt. In den Tieren aus den Becken mit 45 Tieren/m² war die Anzahl der KBE mit 104-105/ml leicht erhöht. Doch hier traten, obwohl die Anzahl der KBE nur leicht erhöht war, Mortalitäten nach 1-2 Wochen ein (Ruangpan, 1995; Ruangpan et al., 1995). Auch Sung und Mitarbeiter (2001) bestätigten, dass bei Stress die Prävalenz von Vibrioneninfektionen steigt und sich die Mortalitätsraten verstärken, wird dieser Stressfaktor nicht bald abgebaut.

Nach oraler Aufnahme von Vibrionen durch Krebstiere siedeln sich die Vibrionen zuerst im cuticulären Enddarm an. Von hier aus wandern sie bald ins Mitteldarmepithelgewebe, ins Hepatopankreas, ins Kiemengewebe und in den Bereich des Augenstiels (Maniscalco und Shields, 2006; Smith, 2000). Danach kommt es zu haematogener Streuung mit Besiedlung der Haematocyten. Zusätzlich finden sich Vibrionen auch frei im Plasma zirkulierend wieder. Zuletzt werden haematopoetische Gewebe infiziert. Im Herzen finden sich dagegen keinerlei Erreger (Martin et al., 2004; Sung und Song, 1996).

Vibriose tritt in allen Entwicklungsstadien auf. Gekennzeichnet ist die Erkrankung durch anfängliche Lethargie und durch ein verändertes, schwankendes Schwimmverhalten. Nekrosen des Hepatopankreas und Granulome im Digestionstrakt mit konsekutiver haematocytärer Infiltration sind typisch. Zerstörung des haematopoetischen Gewebes führt zu geschwächter Immunabwehr. Infolge dessen kommt es zu Schwäche und Verenden. Neben dem oralen Infektionsweg existiert ein weiterer, pericuticulärer Weg. Über Cuticulaschäden kann der Erreger aus dem Wasser in den Organismus eintreten und sich verbreiten. Hierbei kommt es zusätzlich zu den oben erwähnten Schädigungen auch zur Zerstörung des subcuticulären Gewebes, wie Muskulatur und Bindegewebe. Experimentelle Infektionen von 10⁵-10⁶ KBE führten zu rascher systemischer Infektion und Mortalitäten zwischen 53-100%.

Die Immunantwort bei Vibriose ist durch einen schnellen Anstieg von Bakteridinen, die am 2. Tag p. inf. einen Peak erreichen, gekennzeichnet. Sie verbleiben bis zu 5 Tagen in der Haemo-

lymphe und verursachen eine Bakterienagglutination. Diese Agglutinate akkumulieren im Lymphoidorgan, migrieren vom Tubuluslumen in die Tubuluswand und werden durch peroxinektinhaltige Granulazellen phagozytiert (Adams, 1991; Alday-Sanz et al., 2002; Liu et al., 2005; van de Braak et al., 2002; Wang und Chen, 2005).

9.2.8.1. *Vibrio penaeicida*/Syndrome 93

Eine besondere Form der Vibriose tritt nur bei juvenilen *Penaeus stylirostris* auf. Dieses sogenannte „Syndrome 93“ ist eine saisonale Jungtiererkrankung durch *Vibrio penaeicida* in den Monaten Mai und Juni, sowie September bis Oktober in tropischen Gebieten. Es wurde zuerst 1993 in Neukaledonien beschrieben nach einem Massensterben von jungen *Penaeus stylirostris*.

Die Erkrankung erscheint nur in den Postlarvalstadien, die durch die Ausbildung des Rostrums gekennzeichnet sind. Experimentelle Infektionsversuche nach dem neunten Postlarvalstadium zeigten keine Auswirkung. Das letzte Postlarvalstadium korrespondiere wahrscheinlich, neben der morphologischen Metamorphose, auch mit einer immunologischen Modifizierung, so Goarant und Mitarbeiter (1998, 2000). Nachgewiesen werden kann die Erkrankung mittels PCR von Wasser oder Haemolymphe (Saulnier et al., 2000).

9.2.8.2. *Vibrio harveyi*/Luminous vibriosis

Die „Luminous vibriosis“ ist eine durch *Vibrio harveyi* hervorgerufene Erkrankung. *Vibrio harveyi* infiziert Eier, Larven und Postlarven von Shrimps, Hummern und auch anderen Crustaceen, wie Hummer und Langusten (Diggles, 1999; Diggles et al., 2000; Jiravanichpaisal et al., 1994; Liu et al., 1996), wobei Nauplienstadien am empfänglichsten sind (Aguirre-Guzman et al., 2001). Die infizierten Larven zeigen allgemeine Schwäche, verzögertes Wachstum, reduzierte Futteraufnahme und histologisch ein degeneriertes Hepatopankreas. Sie fallen bei Tageslicht durch ihre milchig-weiße Verfärbung auf. Im Dunkeln sind die Tiere aufgrund ihrer grün-schillernden Biolumineszenz zu erkennen.

Die „Luminous vibriosis“ tritt als systemische Infektion mit Mortalitäten bis zu 100% aufgrund ihrer Toxinbildung auf (Robertson et al., 1998; Sae-oui et al., 1987). Das Exotoxin (Harris und Owens, 1999) besteht aus zwei Subunits mit 45 und 55 kDa Gewicht. Toxin T1 besitzt im Penaeustest mit *Penaeus monodon* nach intraperitonealer Injektion eine letale Dosis,

bei der 50% der Tiere sterben (LD₅₀), von 2,1 µg/g, bei intramuskulärer Injektion eine Dosis von 1,8 µg/g. T2 tötet 50% bei einer Dosis von 2,2 µg/g.

Die Anzucht von *Vibrio harveyi* im Vibrio-Selektivagar auf TCBS-Platten (Thiosulfate Citrat Bile Sucrose Agar) zeigt nach 24 Stunden grünliche Kolonien. Im Resistenztest zeigt *Vibrio harveyi* Sensitivität gegenüber Chloramphenicol mit einer minimalen Hemmkonzentration (MHK) von 75 µg/ml. Trimethoprim-Sulfat besitzt eine MHK von >100 µg/ml und Oxytetracyclin eine MHK von 6,25 µg/ml. Der Erreger ist resistent gegenüber Streptomycin. Proteinase, wie Trypsin, haben keinen Effekt (Abraham, 2004; Ruangsri und Supamattaya, 1987; Sae-oui et al., 1987).

9.2.8.3. *Vibrio vulnificus*

Neben *Vibrio parahaemolyticus* und *Vibrio alginolyticus* zählt er zu den Erregern des „Sindroma Gaviota“ (siehe auch 9.2.8.4.). Der Erreger vermehrt sich laut Wright und Mitarbeitern (1996) bei Wassertemperaturen von über 8 °C. *Vibrio vulnificus* wird laut Jackson und Mitarbeitern (1997) vektorieell über Mollusken im Wasser verbreitet.

9.2.8.4. *Vibrio parahaemolyticus*

Vibrio parahaemolyticus ist, neben *Vibrio vulnificus* und *Vibrio alginolyticus*, der Erreger des sogenannten „Sindroma Gaviota“ in Ecuador (Mohney et al., 1994). Im Jahre 1989/1990 kam es aufgrund von Infektionen mit diesen Erregern zum Massensterben in Shrimpzuchtanlagen mit *Penaeus monodon*. Die Mortalitäten erreichten über 90% des Bestandes. Ursache war ein heißer Sommer, der zu einer Explosion der Vibrionenpopulation führte (Kaneko und Colwell, 1973; Kaneko und Colwell, 1975; Mohney et al., 1994).

Auf den Philippinen wurde 1997 ein „Red Disease Syndrome“ beschrieben. Junge *Penaeus monodon* fielen durch eine rötliche Verfärbung des gesamten Körpers auf. Isoliert wurden *Vibrio parahaemolyticus*, aber auch *Vibrio harveyi* und *Vibrio fluvialis*. Mortalitäten traten nicht auf (Alapide-Tendencia und Dureza, 1997).

9.2.8.5. *Vibrio damsela*

1993 wurde von Song et al. eine *Vibrio damsela*-Infektion bei *Penaeus monodon* in Taiwan beschrieben (Song et al., 1993). Die betroffenen Tiere zeigten im Anfangsstadium unspezifische Anzeichen, wie ein vermindertes Wachstum, Anorexie und eine rauhe Cuticula mit darunter liegender milchiger Muskulatur. Im weiteren Verlauf kam es zu Melanisation der Cuticula und der anderen betroffenen Gewebe. Histologisch fiel ein atrophisiertes Hepatopankreas auf. *Vibrio damsela* infiziert neben Crustaceen auch Fische, wie *Chromis punctipinnis*, ein Riffbarsch (Love et al., 1981). Der Fisch wies zahlreiche Oberflächenulzerationen auf.

9.2.8.6. *Vibrio alginolyticus*

Vibrio alginolyticus wurde bei einem Ausbruch des *White Spot Syndrome Virus* in Taiwan bei *Penaeus monodon* isoliert. Der Erreger und sein Toxin wirkten tödlich mit einer LD₅₀ von $1,13 \times 10^5$ KBE auf *Penaeus monodon* und *Penaeus japonicus* (Lee et al., 1996).

9.2.8.7. Therapie der Vibriose

Nach Oanh und Mitarbeitern (2000) sind alle Vibrioisolate sensitiv gegenüber Gentamycin, Tetracillin, Chloramphenicol, Nalixidinsäure, Chlortetracyclin, Oxytetracyclin und Neomycin.

Minimale Hemmkonzentrationen für Antibiotika zur Anwendung gegen *Vibrio harveyi*-Infektionen liefert Abraham (2004) in Tabelle 6:

Tabelle 6: *Minimale Hemmkonzentrationen verschiedener antibiotisch wirksamer Substanzen, die bei Vibrioinfektionen verwendet werden. Aus: Abraham: „Antibacterial marine bacterium deter luminous vibriosis in shrimp larvae.“ Naga. The ICLARM Quaterly 27, 2004: 28-31.*

Antibiotikum	MHK $\mu\text{g/ml}$
Chloramphenicol	75,00
Ciprofloxacin	0,39
Erythromycin	75,00
Furazolidon	100,00
Gentamycin	12,50
Nalixidinsäure	6,25
Neomycin	50,00
Oxytetracyclin	6,25
Prefuran	50,00
Polymyxin B	25,00
Streptomycin	100,00
Sulfadiazin	>100,00
Trimethoprim	>100,00 (Abraham, 2004)

Eine Alternative zur antibiotischen Therapie bei *Vibrio harveyi*-Infektionen in Aquakulturen sieht der Autor in der Anwendung von probiotischen Kulturen, die dem Futter zugesetzt werden. *Alteromonas*-Arten, die sich physiologischerweise koloniebildend auf *Penaeus monodon*-Larven wiederfinden produzieren eine antibakteriell wirksame Substanz, die ins umgebende Medium abgegeben wird. Laut Abraham (2004) könnte diese Substanz ein Polysaccharid sein. Im Experiment konnte gezeigt werden, dass *Alteromonas* *Vibrio harveyi*-Infektionen inhibiert und so die Mortalitätsrate von 72% auf 59% reduziert. Über den genauen Wirkmechanismus schreibt Abraham (2004) leider nichts. *Alteromonas*-Arten sind gram-negative, bewegliche

Bakterien, die ein oranges Pigment im Salzwassermedium produzieren. Sie sind Cytochromoxidase positiv, besitzen Amylase, Gelatinase und Katalase (Abraham, 2004).

Bacillus subtilis dagegen zeigt eine deutlichere Mortalitätsreduktion, wenn dieser bei *Vibrio harveyi* eingesetzt wird. Die Mortalität konnte im Versuch bei *Penaeus monodon* bis auf 10% gesenkt werden; die Tiere zeigten eine höhere Resistenz gegenüber dem Erreger und wiesen zudem ein besseres Wachstum auf als Tiere, die nicht mit Probiotika versorgt worden waren (Rengpipat et al., 2003; Vaseeharan und Ramasamy, 2003).

Probiotika stellen Kombinationen aus Bakterien und Hefen dar, z.B. *Lactobacillus*- und *Streptokokken*arten, *Bacillus*-Arten, *Aspergillus oryzae*, *Torulopsis*, *Bifucus bifidum*, die nach oraler Verabreichung die intestinale Flora stabilisieren und mögliche unerwünschte Bakterien unterdrücken (Abraham, 2004; Moriarty, 1999; Rengpipat et al., 1998; Rengpipat et al., 2003; Vaseeharan und Ramasamy, 2003).

Eine andere Möglichkeit, um die Resistenz gegenüber Vibrionen, aber auch gegenüber anderen Krankheitserregern zu erhöhen, kann durch die Zugabe von β -1,3-Glucan ermöglicht werden. β -1,3-Glucan wirkt als Kurzzeitimmunstimulator und induziert eine nicht-spezifische Krankheitsresistenz (Song et al., 1997; Sung et al., 1996).

β -1,3-Glucane sind biologisch aktive Polysaccharide aus den Zellwänden von Hefen, wie *Schizophyllum commune*. Sie binden in Crustaceen an glucanbindende Oberflächenproteine der Haematocyten, die durch ein Gen auf der Haematocyten-DNS codiert werden. Durch die Interaktion der β -1,3-Glucane mit den Haematocyten wird das Prophenoloxidasystem aktiviert. Superoxiddismutase und Phagozytose werden verstärkt.

In verschiedenen Experimenten wurde durch Burgents und Mitarbeiter (2004), Chang und Mitarbeiter (2000 und 2003), Song und Mitarbeiter (1997), Sritunyalucksana und Mitarbeiter (2002), Sung und Mitarbeiter (1994) und Vetvicka und Sima (2004) die Wirkung von oral angebotenen β -1,3-Glucan auf Shrimps, die mit *White Spot Syndrome-Virus* infiziert worden waren, untersucht. Nach der Infektion mit WSSV sanken die Phenoloxidase- und Superoxiddismutaseaktivität, sowie die O_2 -Radikalbildung drastisch, erholten sich jedoch schnell wieder, im Gegensatz zu Tieren, die nicht mit β -1,3-Glucan versorgt worden waren. Orale Gaben von 10 Gramm β -1,3-Glucan/kg Futter über 20 Tage wirken immunstärkend, so Burgents und Mitarbeiter (2004).

9.3. Pilzinfektionen

Pilzinfektionen sind bei aquatischen Wirbellosen bedeutender als bakterielle Infektionen. Unestam stellte 1972 fest, dass es sehr viel mehr Veröffentlichungen über Pilzinfektionen bei Krustentieren, insbesondere über den Erreger der Krebspest, *Aphanomyces astaci*, gab als über bakterielle Erkrankungen. Aufgrund der intensiven Haltung von Krustentieren in Aquakulturen hat sich dies jedoch zugunsten der bakteriellen Erkrankungen geändert. Pilzinfektionen verursachen meist katastrophale Epidemien in Populationen wildlebender Krustentiere, aber auch in Zuchtbeständen. Neben der Krebspest sind die Brandfleckenkrankheit (Burn Spot Disease), Schimmelpilzkrankungen durch Fusarien und Pilzkrankungen durch *Saprolegnia*-Arten, *Trichosporon beigelii*, *Achylya*-Arten und *Aphanomyces laevis* von Bedeutung, so Alderman und Mitarbeiter (1986), sowie Unestam (1972).

9.3.1. Krebspest/Crayfish Plague

Die Krebspest ist eine hochansteckende Erkrankung beim Edelkrebs, die durch den im Wasser vorkommenden Oomyceten *Aphanomyces astaci* verursacht wird. Die Erkrankung verläuft zu 100% tödlich (Unestam, 1972). *Aphanomyces astaci* ist ein Fadenpilz aus der Familie der Saprolegniaceae. Er ist verwandt mit dem bei Fischen vorkommenden *Aphanomyces invadans*, Verursacher des „Epizootic Ulcerative Syndrom“ in Südasiens. Dieser ruft jedoch keine Erkrankung bei Krebsen hervor (Lilley und Roberts, 1997; Office International des Epizooties, 2003). Die Krebspest befällt ausschließlich Süßwasserkrebse. Der Hauptwirt ist der europäische Edelkrebs, *Astacus astacus*. Der Dohlenkrebs, *Austropotamobius pallipes*, und Steinkrebs *Austropotamobius torrentium* sowie der Sumpfkrebs, *Astacus leptodactylus*, werden ebenfalls befallen. Experimentell konnte *Eriocheir sinensis* mit dem Erreger infiziert werden (Jones und Buller, 2000; Office International des Epizooties, 2003). Zum ersten Mal wurde die Erkrankung 1860 in Europa (Lombardei) beschrieben, worauf sie sich kontinuierlich in ganz Europa ausbreitete. Die starken Krebsbestände der europäischen Gewässer wurden nahezu ausgerottet. Der Erreger befiel Deutschland im Jahr 1880, erstreckte sich dann über die Balkanstaaten und breitete sich in Richtung Russland aus. 1907 wurde Schweden zum ersten Mal von einem Seuchenzug überrascht, 1926 das zweite Mal. 1960 gelangte der Erreger nach Spanien, in den 80ern erreichte er die britischen Inseln, die Türkei, Griechenland und Norwegen. 1987 wurde er in Irland entdeckt (Office International des Epizooties, 2003; Reynolds, 1988; Vennerström et al., 1998).

Das Reservoir von *Aphanomyces astaci* wird bei *Pacifastacus leniusculus*, Signalkrebs, und *Procambarus clarkii*, roter Sumpfkrebs, vermutet. Beide sind aus Nordamerika in europäische Flusskrebszuchten importiert worden und sind wenig empfänglich für die Krebspest (Huang et

al., 1994). Sie stellen eine Art asymptotische Carrier dar, die jedoch bei ungewohnten Stressituationen auch erkranken können. Der erhöhte Resistenzmechanismus wird durch eine kontinuierlich hohe Prophenoloxidasetranskriptionsrate hervorgerufen, die man bei *Astacus astacus* dagegen nicht findet (Alderman et al., 2003; Cerenius et al., 2003; Vennerström et al., 1998).

Der Ausbruch der Krebspest äußert sich zunächst in einer allgemeinen Lethargie der Tiere. Die Tiere scheinen unter einem Verlust ihrer Koordinationsfähigkeit zu leiden. Hebt man sie aus dem Wasser, hängen ihre Scheren paralytisch herunter. Die Cuticula erscheint weich und dünn, besonders am ventralen Abdomen und an den Pereiopodengelenken. Verluste einzelner Gliedmaßen sind nicht selten. Der Panzer weist unregelmäßig große, braune Melanisationsareale (Abb. 77) und Nekrosen (Abb. 76) auf. Ein wichtiges Merkmal bei einer Krebspestinfektion ist, dass die infizierten Krebse ihre Nachtaktivität verlieren und einen verminderten Fluchtreflex zeigen.

Der Pilzerreger setzt sich vor allem in den Bereich von Körperöffnungen und an dünnen Gelenkhäutchen fest. Hier ist ein Eindringen in den Organismus leicht vollbracht. Hyphen wachsen innerhalb der Cuticula (Abb. 75), breiten sich entlang der Nervenknotten aus und durchbrechen schließlich wieder den Panzer nach außen (Alderman et al., 1987; Jones und Buller, 2000).

Aphanomyces astaci ist aufgrund seiner neurotrophen Ausbreitung als ein dermoneurotroper Erreger bekannt. Nach einer kurzen Inkubationszeit mit unverändertem Verhalten kommt es nach Ausbreitung innerhalb der Cuticula schnell zu den erwähnten klinischen Anzeichen (Alderman et al., 1987). Der Tod tritt meist 1-2 Wochen p. inf. ein und wird 1-2 Tage vorher durch eine Paralyse des gesamten Körpers angekündigt (Unestam und Weiss, 1970).

Bei toleranten Spezies wie *Pacifastacus leniusculus* und *Procambarus clarkii* erscheinen deutlich abwehrende Melanisationsprozesse, die jedoch bei empfänglichen Tieren fast ganz fehlen (Unestam und Weiss, 1970). Nach der Infektion wachsen Hyphen innerhalb der Cuticula und breiten sich im Organismus aus. Nachdem sie die Cuticula durchbrochen haben, bilden sich Sporangien aus, in denen sich Primärsporen bilden. Nach Ausbildung von Primärzysten am Ende der Sporangien haben sich aus den Primärsporen motile Sekundärsporen formiert. Durch Kontakt mit Wasser platzen die Zysten und die Sekundärsporen werden frei. Wird kein Wirt gefunden, enzystieren sich die freien Sporen durch Bildung einer Zellwand. Aus diesen können weitere Zoosporen freigesetzt werden. Die Sekundärsporen gelangen mittels positiver Chemotaxis zu Nahrungsquellen und zu ihren Wirten.

Die Anheftung an den Wirt geschieht in 3 Stufen:

Zuerst werden beide Geißeln abgeworfen. Danach kommt es zur Enzystierungsreaktion. Dies ist abhängig von der Umgebungstemperatur und wird durch Salze, wie NaCl und KCl, die sich auf der Wirtsoberfläche befinden, induziert. Die Spore entlässt zur Befestigung an der Oberfläche des Wirtes ein Haftmaterial aus Glykoproteinen, die zur endgültigen Haftung des Erregers führen.

Durch Calciumionen und Wirtsexudat wird die Germination eingeleitet. Mittels Chitinase, die kontinuierlich und unabhängig vom Vorhandensein von Chitin gebildet wird, penetriert die Spore die Cuticula. Ein Keimschlauch dringt in die Epicuticula ein und von dort aus werden neue Hyphen gebildet. Sie gelangen ins Haemocoel, breiten sich dort weiter aus und durchbrechen wiederum die Cuticula, um nach außen zu gelangen. Hier werden dann Sporangien gebildet und der Zyklus beginnt von neuem (Andersson und Cerenius, 2002; Bangyeekhun, 2002).

Der *Aphanomyces astaci*-Stamm wird in vier verschiedene Genotypen klassifiziert:

***Astacus*-Stamm:** Dieser Stamm repräsentiert den Erreger, der im 19. Jahrhundert nach Europa kam.

***Pacifastacus*-Stamm- 1:** Dieser wurde 1970 mit Signalkrebsen aus den USA nach Schweden importiert. Ursprünglich wurde der Erreger im Lake Tahoe und im Sacramento River, USA, bei Signalkrebsen entdeckt.

***Pacifastacus*-Stamm- 2:** Dieser Erreger stammt von kanadischen Signalkrebsen.

***Procambarus*-Stamm:** Der *Procambarus*-Stamm stammt ursprünglich von *Procambarus clarkii* aus Spanien.

Die Stämme 1-3 sind an kältere Regionen adaptiert, wohin gegen Stamm 4 sich in wärmeren Klimaten wiederfindet (Dieguez-Uribeondo und Cerenius, 1998; Vennerström et al., 1998).

Aphanomyces astaci-Stämme bei *Astacus astacus* in Deutschland sind verwandt mit dem Stamm aus dem Lake Tahoe, USA (Oidtmann et al., 1999).

Unestam (1976) fand heraus, dass bei *Pacifastacus leniusculus* innerhalb der Cuticula enzymatische Inhibitoren, die das Pilzwachstum verhindern, zu finden sind. Melanisierende Vorgänge, die einen fungiziden Effekt besitzen, werden bei einer Infektion verstärkt aktiviert und verhindern so ein weiteres Verbreiten des Pilzes. Dies findet man vor allem bei resistenteren Krebsen, wie *Procambarus* oder *Pacifastacus*. In der Haemolymphe befindliche Hyphen werden von den Haematocyten eingekapselt und, nach Freisetzung von Phenoloxidase, melaniert (Unestam und Weiss, 1970). Eine verminderte Haematocytenanzahl, beispielsweise bei Erkrankung, führt zu einer stärkeren Verbreitung des Pilzes im Organismus und zum schnellen Tode des Wirtes (Persson et al., 1987).

Die Übertragung der Krebspest geschieht horizontal per motiler Sekundär- oder Zoospore. Sie besitzt 2 Geißeln und bewegt sich positiv chemotaktisch auf den Wirt zu. Flussabwärts verbreitet sich die Erkrankung mit einer Geschwindigkeit von 2-4 km/Jahr. Flussaufwärts tragen Krebse zur weiteren Ausdehnung bei. Auch kann kontaminiertes Material von Anglern, wie Stiefel oder Angelutensilien, als Vehikel dienen (Alderman, 1996). Die Anzucht des Erregers in der Kultur gelingt im Agarmedium bei 16°C mit Hefeextrakt, Glucose, Penicillin G und Wasser. Es bilden sich innerhalb von 4-7 Tagen farblose Kolonien mit verzweigten, unseptierten, vegetativen Hyphen. Diese sind 7-9 µm groß, besitzen ein granuläres Cytoplasma im frühen Stadium und ein vakuoläres Plasma im späteren Hyphenstadium (Jones und Buller, 2000). Die Differenzierung innerhalb der Familie der Saprolegniaceae kann mittels PCR und Restriktionsenzymanalyse durchgeführt werden (Oidtmann et al., 2002a).

Fische, Vögel und Säugetiere, die im oder in der Nähe von verseuchten Gewässern leben, dienen als Vektoren (Oidtmann et al., 2002b). *Aphanomyces astaci* ist in der Lage bis zu 21 Tagen bei einer Wassertemperatur von 5°C auf einem toten Wirt zu überleben. Steigt die Temperatur auf 10°C überlebt der Pilz für 6-9 Tage (Matthews und Reynolds, 1990).

Kochen von Kadavern für eine Minute tötet den Erreger erfolgreich ab. Einfrieren für 48 Stunden bei -20°C zeigte dagegen keinen Erfolg.

Intestinale Passage in Säugern und Vögeln überlebt der Erreger nicht. Dagegen wird der Pilz durch Fischkot vollständig und intakt ausgeschieden und kann so verbreitet werden (Oidtmann et al., 2002b).

Eine effektive Therapie der Krebspest ist bis heute nicht bekannt. Daher ist die Prophylaxe um so wichtiger. Rantamäki und Mitarbeiter (1992) konnten jedoch im Experiment die Sporenbildung durch 20 mM MgCl₂ im Wasser komplett verhindern. Infektionen bei *Astacus astacus* traten bei 100 mM MgCl₂ nicht mehr auf. Das Pilzwachstum wurde bei 200 mM MgCl₂ inhibiert. 25 mM MgCl₂ verhinderte eine Transmission des Pilzes von infizierten Tieren auf gesunde Tiere. Dieguez-Urbeondo und Cerenius (1998) testeten drei Proteinaseinhibitoren, die sie aus Krebshaemolymphe isoliert hatten. Subtilisin, Pacifastin und ein α₂-Makroglobulin wurden hinsichtlich ihrer inhibitorischen Aktivität gegenüber der Proteasen aus *Aphanomyces astaci* getestet. Alle drei senkten die proteolytische Eigenschaft des Erregers. Daher sehen die Autoren hierin die Möglichkeit diese Haemolymphenzyme bei Infektionen zu nutzen. Lilley und Inglis (1997) testeten 54 fischpathogene Pilze und *Aphanomyces astaci* in Bezug auf ihre Empfindlichkeit gegenüber Penicillin, Streptomycin, Oxolinsäure, Malachitgrün, Wasserstoffperoxid und Natriumchlorid. *Aphanomyces astaci* zeigte eine höhere Sensitivität gegenüber dieser Mittel als der untersuchte Rest. Die Wirkung im Bestand muss allerdings noch getestet werden. Das Fungizid Amprylfos reduziert das Wachstum der Hyphen von *Aphanomyces astaci*. Die Wirkung auf den Wirt Krebs wird leider nicht beschrieben (Cerenius et al., 1992).

Zur Verhinderung der Sporengermination empfehlen Hall und Unestam (1980) 1mg Malachitgrün pro Liter Wasser. Die Malachitgrünanwendung in Lebensmitteln ist jedoch in EU-Ländern verboten, (VO/2377/90).



Abbildung 75:

Mikroskopie infizierter Cuticula. Zu erkennen sind Sporen auf dem Exoskelett.

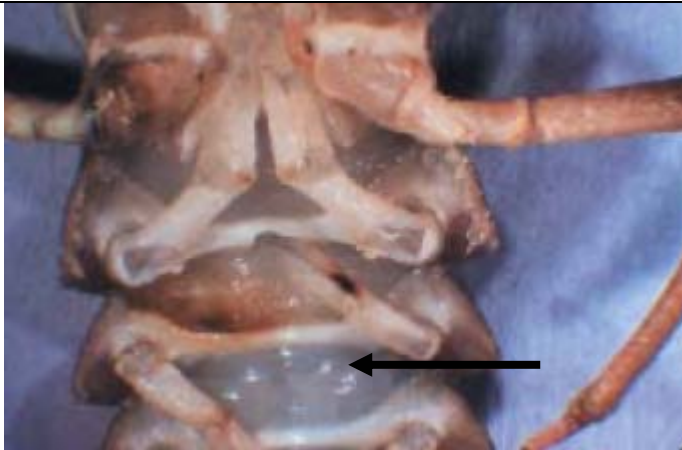


Abbildung 76:

Infiziertes Tier mit weißlicher Muskulatur infolge Nekrose (Pfeil).

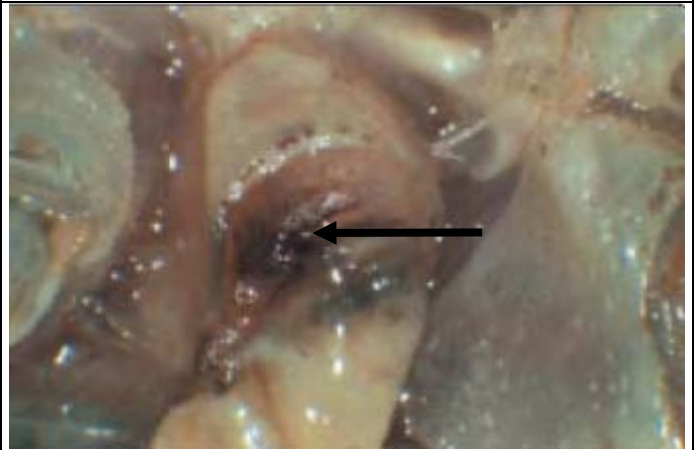


Abbildung 77:

Infiziertes Tier mit Melanisation des Exoskeletts (Pfeil).

[Abbildungen 75, 76, 77: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001. Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.]

9.3.2. Schimmelpilzerkrankungen durch Fusarien:

Fusarium-Arten lösen Pilzinfektionen bei Crustaceen aus. Evans und Mitarbeiter (2002b) fanden heraus, dass *Astacus leptodactylus* und *Pacifastacus leniusculus* besonders empfänglich gegenüber Fusarieninfektionen sind. Alderman und Polglase (1985) beschrieben eine Infektion mit *Fusarium tabacinum* bei *Austropotamobius pallipes*. *Fusarium oxysporum* wurde bei *Astacus leptodactylus* gefunden (Maestracci und Vey, 1987). Bei der Süßwassergarnele *Macrobrachium rosenbergii* konnten verschiedene Fusarienspezies in Aquakulturen nachgewiesen werden. Neben *Fusarium chlamydosporum* kamen auch *Fusarium equiseti*, *moniliforme*, *semitectum*, *solani* und *subglutinans* vor (Cantrell und Betancourt, 1995). Doch nicht nur Süßwasserkrebse werden von Schimmelpilzen befallen, sondern auch marine Spezies. Colorni (1989) berichtete 1989 über massive Keratomykosen durch Fusarien bei *Penaeus semisulcatus*. Bei *Penaeus monodon* konnte *Fusarium incarnatum* festgestellt werden. Dieser Erreger beschränkt sich bei Shrimps auf die Kiemen, verursacht hier Nekrosen und Melanisationsreaktionen. Durch Zerstörung der Kiemenfunktion verenden die Tiere. Auffallend ist dann der durch Melanisation dunkel verfärbte Kiemenbereich, der der Krankheit den Namen „Black Gill Disease“ gegeben hat (Khoa et al., 2004).

Die Fusarieninfektion ist durch eine langsame Krankheitsentwicklung gekennzeichnet. Die Tiere verenden erst Monate nach der Infektion. Der Pilz setzt Exotoxine frei, interferiert mit dem Häutungsprozess und stört das osmotische Gleichgewicht des Tieres durch Veränderung der Natrium- und Chloridionenkonzentration in der Haemolymphe. Nach dem Tod kommt es schnell zur Besiedlung der gesamten Körperoberfläche des Tieres, welches dann an der Wasseroberfläche treibt. Hier bildet der Pilz Chlamydosporen, die zur Weiterverbreitung dienen (Evans et al., 2002b). Melanisation der Hyphen erklärt große braune Flecken in der Cuticula, besonders im abdominalen Abschnitt des Carapax, was der Erkrankung den Namen „Brown Abdomen Disease“ verlieh. In tieferliegenden Geweben kommt es zu zellulären Infiltrationsreaktionen. Haematocytenaggregationen bilden Granulome. Melanisation der Hyphen im Kiemenbereich färbt diese dunkelbraun. Zusätzlich zur Interaktion mit der Osmoregulatorik schädigt der Erreger die Cuticula und das Kiemenepithel. Cuticuläre Läsionen, Kiemennekrosen und Nekrosen von Bindegewebe treten bei befallenen Tieren auf (Evans et al., 2002b).

Die Infektion geschieht über Cuticulawunden. Der Erreger wird mit dem Wasser transportiert. Diagnostiziert werden kann die Erkrankung zunächst makroskopisch. Melanisationsreaktionen in der Cuticula und in den Kiemen, Hyphen und Granulome im Haemocoel sprechen für eine Pilzinfektion. Desinfektion der Cuticula mit Natriumhypochlorid, Antibiose und Inkubation im Malzagar bei 25°C kann zur Isolierung von *Fusarium solani* verwendet werden (Chinain und Vey, 1987a; Chinain und Vey, 1987b). Die Kolonien sind zuerst weiß, werden dann aber rosafarben (Maestracci und Vey, 1987). RGY-Agar, Riverwater-Glucose-Yeast-Agar, mit Strepto-

mycin und Penicillin G wird zur Anzucht von *Fusarium tabacinum* verwendet (Alderman und Polglase, 1985). Eine Therapie ist nicht bekannt.

9.3.3. Brandfleckenkrankheit/ Burn Spot Disease

Die Brandfleckenerkrankung wird durch zweierlei Fadenpilzerreger verursacht.

Didymaria cambari kommt hauptsächlich bei *Oronectes limosus* vor. *Ramularia astaci* ist bei *Astacus astacus* vertreten. Die Erkrankung ist durch das Auftreten von schwarzen, nekrotisierenden Löchern am Carapax, Abdomen oder an den Extremitäten gekennzeichnet, was ihr den Namen „Burn Spot Disease“ verlieh. Im Randbereich der nekrotischen Herde befindet sich zumeist ein roter Saum. In diesem Bereich ist die Cuticula weich und durchscheinend aufgrund der chitinoklastischen Aktivität der Fadenpilze. Darunter liegende Muskulatur wird nach und nach freigelegt und kann dann ebenfalls geschädigt werden. Verluste der Scheren durch Befall der Gelenkhäutchen sind nicht selten. Ob die Cuticulaschäden Ursache der chitinoklastischen Fadenpilze sind oder ob sie nur eine Infektionshilfe für den Erreger darstellen ist nicht klar (Evans et al., 2002b).

Je nach Größe der cuticulären Läsionen können diese bei der nächsten Häutung überwunden werden. Zurück bleiben dann Narben oder Deformationen.

Bei befallenen Tieren finden sich jedoch nicht nur Pilzerreger. Chitinolytische Bakterien, wie sie bei der bakteriell bedingten Shell Disease vorkommen, sind meist ebenfalls vertreten. Hier kann dann nicht eindeutig bestimmt werden, ob die Erkrankung ursächlich durch Pilze oder Bakterien verursacht wird (Bower et al., 1994; Evans et al., 2002b).

Diagnostisch wird zuerst die makroskopische Untersuchung verwendet. Braune Läsionen mit nekrotischen Zentren in der Cuticula sind charakteristisch. Bei Süßwassercrustaceen werden zuerst die Uropoden angegriffen. Der Cephalothorax ist die nächste Stelle, die der Erreger befallt. Danach folgen Abdomen und Kiemen. Lichtmikroskopie und Histopathologie weisen Pilzhyphen nach. Im Glukose-Agar können die Erreger gezüchtet werden. *Ramularia astaci* wächst zunächst als dünnes, weißes Geflecht. Danach kommt es zur Ausbildung eines Luftmycels. Im Mittelpunkt der Kolonie liegt ein dünner weißer Konidienrasen. Die Hyphen von *Ramularia astaci* sind septiert, aus den Seitenästen bilden sich Konidien, die im reifen Zustand vierfach gekammert sind. *Didymaria cambari* zeigt ein ähnliches Verhalten wie *Ramularia astaci*. Allerdings weisen die Seitenäste der Hyphen ellipsoide Kolonien auf. Ein Schleimüberzug hält die Konidien in einem kugeligen Köpfchen zusammen (Mann und Pieplow, 1938).

Die Übertragung geschieht durch direkten Kontakt mit infizierten Spezies. Allerdings sind für eine erfolgreiche Infektion Cuticulaschädigungen als Eintrittspforte für den Erreger hilfreich (Evans et al., 2002b).

Studien bei *Macrobrachium rosenbergii* konnten zeigen, dass eine Behandlung mit Oxolinsäure effektiv gegen die Erreger der Brandfleckenerkrankung wirkt (El-Gamal et al., 1986).

9.3.4. Infektionen mit *Saprolegnia parasitica*, *Trichosporon beigelii*, *Achyla*-Arten und *Aphanomyces laevis*

Verschiedene opportunistische Pilzerreger können bei gestressten und verletzten Krebsen klinische Auswirkungen hervorrufen.

Saprolegnia parasitica ist verwandt mit dem Oomyceten *Aphanomyces astaci*. Der Erreger produziert bewegliche Zoosporen und verursacht melanisierte Läsionen in der Cuticula (Dieguez-Uribeondo et al., 1994). Im Infektionsversuch zeigten sich *Astacus astacus*, *Astacus leptodactylus* und *Procambarus clarkii* gleich empfänglich für den Pilz. Unverletzte, gesunde Tiere wiesen eine Mortalität von bis zu 20% nach mehreren Wochen auf. Tiere, denen experimentell Cuticulaläsionen hinzugefügt worden waren, starben zu 60% innerhalb kurzer Zeit (Söderhäll et al., 1991). *Saprolegnia parasitica* kann als eine chronisch-benigne Cuticulainfektion betrachtet werden, die unter bestimmten Voraussetzungen, wie schlechte Wasserqualität oder Verletzungen, zu klinischen Erscheinungen führen kann (Evans et al., 2002b).

Trichosporon beigelii wurde von Söderhäll und Mitarbeitern (1993) in der Cuticula eines Edelkrebsses gefunden, der längere Zeit für einen Effektivitätsnachweis von $MgCl_2$ bei *Aphanomyces astaci*-Infektionen gehalten wurde. Eine starke Melanisation der Cuticula im Bereich der Hyphen war aufgefallen. Nach einigen Wochen trat der Tod ein. Vermutet wurde, dass $MgCl_2$ derart das Immunsystem des Tieres geschwächt hatte, dass der opportunistische Pilzerreger eine schädigende Wirkung erzielen konnte.

Zwei Stämme von *Aphanomyces laevis* konnten in Wunden von *Procambarus clarkii* entdeckt werden. Sie führten jedoch nicht zum Verenden des Tieres (Evans et al., 2002b). *Achyla flagellata*, eine saprophytisch lebende Phycomyzete, infiziert die Kiemenfilamente von moribunden, adulten *Cherax destructor*. Eingeschränkte Ventilation und Nekrosen der Kiemenblättchen sind die Folge (Herbert, 1987). Die Übertragung von *Aphanomyces laevis* geschieht über motile Zoosporen (Dieguez-Uribeondo et al., 1994). Informationen über die Übertragung bei den anderen erwähnten Arten fehlen leider noch.

9.4. Erkrankungen durch Protozoen

9.4.1. Flagellaten, Flagellata (Mastigophora, Geißeltierchen)

Stamm	: Sarcomastigophora
Unterstamm	: Mastigophora (Flagellata)
1. Klasse	: Phytomastigophorea
1. Ordnung	: <u>Dinoflagellida</u>
2. Klasse	: Zoomastigophorea
1. Ordnung	: <u>Choanoflagellata</u>
2. Ordnung	: Trichomonadida
3. Ordnung	: Diplomonadida
4. Ordnung	: Hypermastigida
5. Ordnung	: Kinetoplastida
6. Ordnung	: Opalinida

(Storch und Welsch, 2003)

Die für Crustaceen bedeutenden Flagellaten gehören der Ordnungen Dinoflagellida und Choanoflagellata an.

Flagellaten kennzeichnen sich durch Geißeln als Bewegungsorganellen aus. Diese können einfach oder in Mehrzahl am Vorderende als Zuggeißel oder am Hinterende als Schleppegeißel auftreten. Bei den Dinoflagellaten führt eine Quergeißel schraubenförmige Bewegungen in einer quer verlaufenden Ringfurche aus, während eine weitere Längsgeißel nach hinten schwingt. Die Vermehrung erfolgt durch Längsteilung, wobei sich der Basalkörper, der zur Verankerung der Geißeln dient, und die Flagellen vor der Teilung verdoppeln (Gehring und Wehner, 1995).

9.4.1.1. *Phytomastigophorea*, Ordnung *Dinoflagellida*: *Haematodinium*, *Syndinida*

Bei den Crustaceen parasitierende Flagellaten gehören zur Klasse der Phytomastigophorea mit der Ordnung der Dinoflagellida. *Haematodinium*-Arten und *Syndinida*-Arten (Shields, 1994) kommen bei marinen Crustaceen in der USA, Schottland, aber auch in europäischen Regionen, wie Frankreich, vor.

Die *Haematodinium*-Infektion ist eine bedeutende Erkrankung bei kommerziell genutzten Crustaceen. Der Erreger ist der Verursacher der sogenannten „Bitter Crab Disease“ (Shields, 1994). Befallene Tiere besitzen aufgrund der Infektion einen eigentümlichen, bitteren Geschmack, welcher den Marktwert solcher Tiere drastisch senkt. *Haematodinium* besaß 1975 in Florida bei *Callinectes sapidus* eine Prävalenz von 30%. 1992 ist diese auf nahezu 100% gestiegen. In der norwegischen Hummerzucht entstehen durch den Erreger bis zu 30% Verluste pro Jahr.

Der Parasit infiziert primär decapode Crustaceen, wobei dies bei wirtschaftlich bedeutenden Arten, wie beim Norwegischen Hummer (Taylor et al., 1996), *Cancer pagurus* (Latrouite et al., 1988), *Callinectes sapidus* (Shields und Squyars, 1999) oder bei der „Snow Crab“, *Chionoectes bairdi* (Shields et al., 2005), besonders auffällt. Über Infektionen bei *Carcinus maenas* berichteten Chatton und Poisson (1931).

Die Infektion geschieht über eine Aufnahme von Sporen. Diese entlassen vegetative Zellen, Trophozoiten, die sich in die Haemolymphe begeben. Nach einer Schizogoniephase bilden die nun vorhandenen Plasmodien Präsporen oder möglicherweise frei lebende Dinosporen. Der Rest des Entwicklungszyklus ist noch unbekannt.

Infizierte Tiere erscheinen in der frühen Phase der Infektion lethargisch. Im späteren Stadium zerstört der Erreger die perienterale Muskulatur. Degeneration des Hepatopankreas, der Kiemen und der Haematocyten folgen. Durch die Interaktion mit dem Kiemengewebe leiden die Tiere an einer anfänglichen respiratorischen Dysfunktion, die dann im Erstickungstod gipfelt. Der Parasit gelangt über die Blut-Gewebeschanke ins Haemocoel und von dort in die verschiedenen Gewebe (Shields, 1994; Taylor et al., 1996). Field und Appleton (1995) konnten Haematocytenreaktionen in Form von Abkapselungsreaktionen und Phagozytose in den Kiemen und im Herzen finden. Shields (1994), Shields und Squyars (1999) und Shields und Mitarbeiter (2005) stellten fest, dass Tiere nach der Häutung empfänglicher waren als spät postecdysiale Vertreter. Dinosporen waren erst im Spätsommer nach der Häutung zu finden, nicht jedoch in der Zwischenhäutungsphase. Sie vermuteten, dass der Stress der Häutung zu einer Parasitenproliferation führe. Besonders gefährdet sind Jungtiere (Stentiford und Shields, 2005). Erhöhte Wassertemperaturen und Salzgehalte fördern die Flagellateninfektion bei Crustaceen. Im Wasser mit über 11% Salzgehalt konnten Messick und Shields (2000) im Infektionsexperiment Mortalitäten nach 13-42 Tagen p. inf. nachweisen. Unter 11% Salinität konnten dagegen keine infizierten Tiere gefunden werden. Diagnostiziert werden kann die Erkrankung mittels Mikroskopie der Haemolymphe (Pestal et al., 2003). Eine Therapie ist nicht bekannt.

9.4.1.2. Zoomastigophorea, Ordnung: Choanoflagellata: *Psorospermium haeckeli*

Psorospermium haeckeli wurde das erste Mal von Haeckel (1875) beschrieben. Der Erreger ist phylogenetisch sowohl mit den Pilzen als auch mit den Tieren, den Choanoflagellaten, verwandt. Er besitzt daher eine Tier-Pilz-Dichotomie (Bangyeekhun, 2002; Vogt und Rug, 1999). Eine genaue Zugehörigkeit ist noch unklar (Ragan et al., 1996).

Psorospermium haeckeli ist 100x60x60 µm groß, von ovaler Form und von einer dreischaligen Hülle umgeben. Die äußerste Schicht besteht aus proteinhaltigen, kollagen- und elastinnegativen Platten, die durch Nähte miteinander verbunden sind. Die mittlere Schale enthält Glykoproteine und Mucopolysaccharide. Die innerste Schicht besteht aus zwei Membranen aus Glykoproteinen, Glykolipiden und elastin- und kollagenähnlichen Proteinen. Die Spore selbst besitzt Lipidtropfen, kristalline und vakuoläre Einschlüsse (Vogt und Rug, 1995). Es werden vier verschiedene Morphotypen unterschieden. In Europa kommen Typ 1, der eine ovale Form besitzt, und Typ 2 mit eher runder Gestalt, vor. In Nordamerika findet sich der dritte Typ, der durch eine längliche Sporenform charakterisiert ist. Der ovale Typ 4 wird in Australien gefunden und ist kleiner als die europäischen Morphotypen (Bangyeekhun et al., 2001). *Psorospermium haeckeli* ist weltweit verbreitet und kommt bei einer Reihe von Süßwassercrustaceen vor. In Louisiana wurde er bei *Procambarus clarkii* und *zoangulus* beschrieben (Klarberg et al., 2000). Aus Minnesota gibt es Berichte über Infektionen bei *Oronectes immunis* und *rusticus*, in Florida bei *Procambarus alleni* und *fallax* und im Westen der USA bei *Pacifastacus leniusculus* (Henttonen et al., 1993).

In Deutschland berichtete Haeckel schon im Jahr 1857 über den Erreger bei *Astacus astacus*. Aus Schweden gibt es verschiedene Berichte (Thörnquist und Söderhäll, 1993), wie auch aus Frankreich bei *Astacus leptodactylus* (Vranckx und Durliat, 1981) und aus der Ukraine (Novoseltcev et al., 1995).

Psorospermium haeckeli infiziert vor allem das Bindegewebe unter dem Carapax. Vogt und Rug (1995) wiesen den Erreger zudem in Kollagengewebschichten der thorakalen Arterien nach. In Kiemen, Nervengewebe, Gonaden, Magen, Muskulatur und frei in der Haemolymphe konnte der Parasit ebenfalls entdeckt werden. Der Entwicklungszyklus des Parasiten ist noch nicht vollständig bekannt. Vogt und Rug (1999) beschrieben als einzige Stadien sowohl immobile Sporozysten im Bindegewebe verschiedener Organe als auch amoeboide Strukturen, die aus den Sporen entweichen. Daher vermuten die Autoren einen biphasischen Lebenszyklus mit einer Gewebephase und einer freien Phase, in der der Erreger sich fortbewegt.

Es gibt nur wenige Berichte über die Pathogenität des Erregers. Thörnquist und Söderhäll (1993) berichteten über Degranulationsreaktionen bei Haematocyten und folglich Haematocytendepletion infolge *Psorospermium*-Infektionen. Einkapselungen von enzystierten Parasiten durch Haematocyten wurden von Vranckx und Durliat (1981) beschrieben. Aktivierung des Phenoloxidasystems mit Melanisation der Zysten wurden von Cerenius und Mitarbeitern

(1991) entdeckt. Die *Psorospermium*-Infektion ist nicht zwingend ein Auslöser von Morbidität und Mortalität. Vielmehr ist *Psorospermium haeckeli* als ein Wegbereiter für Sekundärinfektionen zu verstehen (Thörnquist und Söderhäll, 1993).

Zur Diagnosestellung werden die mehrschaligen Sporen in Bindegewebspräparationen aus dem Bereich unter dem Carapax mit Haematoxilin-Eosin-Färbung dargestellt. Die amoeboiden Formen können dagegen kaum dargestellt werden (Evans et al., 2002b). Der Übertragungsweg und Therapieansätze sind nicht bekannt.

9.4.2. Microspora (Microsporidia)

Die Mikrosporidien stellen die größte Gruppe der Infektionserreger unter den Protozoen dar, die bei Crustaceen vorkommen.

Stamm	: Microspora
Ordnung	: Microsporida
Unterordnung	: Pansporoblastina
Gattung	: <i>Thelohania</i>
Gattung	: <i>Pleistophora</i>
Gattung	: <i>Vavraia</i>

(Mehlhorn und Piekarski, 1998)

Mikrosporidien besitzen Sporen als übertragungsfähige Stadien. Sie sind obligat intrazelluläre Parasiten und kontaktieren die Wirtszelle über einen Polfaden, mit dem Sporoplasma in die intakte Zielzelle übertragen wird. Hier wachsen Meronten heran, die bei *Thelohania*-Arten doppelkernig sind. Es folgen Merogonie und Sporogonie, in der sich eine elektronendichte Hülle auf die Sporonten ablagert. Diese bildet die spätere Schalenschicht. Aus einem Sporonten gehen unter Meiose in der Sporogonie 8 Sporen hervor, die in einer sporophoren Vakuole liegen (Pansporoblastina) (Mehlhorn und Piekarski, 1998).

9.4.2.1. *Thelohaniasis*/Porzellankrankheit

Die Porzellankrankheit wird durch *Thelohania*-Arten, besonders *Thelohania contejani*, aber auch *Thelohania montirivolorum* und *Thelohania parastaci*, verursacht. Die Erreger sind myotropisch und infizieren spezifisch die quergestreifte Muskulatur. Im fortgeschrittenen Stadium löst der Parasit eine milchig-weiße Trübung des ventralen Abdomens aus, die aufgrund freigesetzter Sporenmassen entsteht. Die Schwanzflossen erscheinen milchig bis porzellanweiß. Der Erreger infiziert neben der Muskulatur auch das Herz, die Gonaden und Ovarien, das Bindegewebe und das Nervengewebe. Er kommt zudem frei in der Haemolymphe vor. In der Muskulatur zerstört *Thelohania contejani* die Myofilamente (Cossins und Bowler, 1974; Kelly, 1979; Mori und Salvido, 2000).

Neben *Astacus astacus* (Skurdal et al., 1990; Skurdal et al., 1988), *Austropotamobius pallipes* (Cossins, 1973; Cossins und Bowler, 1974; Mori und Salvido, 2000), *Cherax quadricarinatus*, *Cherax destructor* (Moodie et al., 2003a; Moodie et al., 2003b), *Cherax albidus* (Jones und Lawrence, 2001) und *Pacifastacus leniusculus* kommt die Thelohaniasis auch bei marinen Crustaceen vor. Verschiedene Autoren berichteten über Infektionen bei *Carcinus maenas* (Vavra et al., 1981), *Penaeus indicus*, *Penaeus monodon*, *Pandalus jordani* (Johnston et al., 1978; Olson und Lannan, 1984) und *Penaeus semisulcatus* (Toubiana et al., 2004). Der Erreger ist in ganz Europa verbreitet, kommt aber auch in den USA und Neuseeland (Bower et al., 1994; Mori und Salvido, 2000) vor. Toubiana und Mitarbeiter (2004) berichteten über das Vorkommen des Erregers an der Westküste von Madagaskar.

Die Inkubationszeit kann bis zu 6 Wochen dauern. Infektiöse Sporen befinden sich im Darm des Wirtes. Als Reaktion auf die Verdauungsenzyme des befallenen Tieres schleudert die Spore ein Polfilament aus und verankert sich im Darmepithel. Bewegliches Sporoplasma wird dann über das Polfilament freigesetzt, durchdringt das Darmepithel und wandert durch das Haemocoel zu den quergestreiften Muskelfasern des Abdomens. Sporen können zusätzlich über die Haemolymph im gesamten Organismus verteilt werden. In der Muskulatur angekommen folgt die Merogonie. Schizonten/Meronten sind bei *Thelohania*-Arten doppelkernig. Ausgehend von diesen doppelkernigen Meronten wird die Sporogonie eingeleitet. Hier gehen aus einem Meronten, jetzt Sporonten, unter Meiose 8 Sporoblasten hervor, die in einer sporophoren Vakuole liegen. Die Sporen, die eine Größe von $5 \times 3 \mu\text{m}$ besitzen, liegen zu acht in einem Sporenlager zwischen den Schwanzmuskelfasern. Das Sporenlager wird auch als Pansporoblast bezeichnet. Die Sporen sind mit einer behaarten Membran überzogen, die ein sekretorisches Produkt des Pansporoblasten darstellt (Cossins und Bowler, 1974; Evans et al., 2002b; Johnston et al., 1978; Mehlhorn und Piekarski, 1998; Vavra et al., 1981). Infizierte Tiere zeigen im Anfangsstadium ein lethargisches Verhalten und einen stark verminderten Fluchtreflex. Später fallen das weiße Abdomen und der milchige Schwanzfächer auf. Die Paarungsbereitschaft sinkt aufgrund der Infektion der Geschlechtsorgane. Nach einer Zeit von 1-2 Jahren verenden die Tiere infolge Schädigungen des Herzens, der Muskulatur und des Nervengewebes.

Über den Infektionsweg ist man bislang geteilter Meinung. Herbert (1987) gelang es nicht den Parasiten über Verfüttern von kontaminiertem Gewebe auf gesunde Krebse zu übertragen. In einem unveröffentlichten Schrifttum von Overstreet, das Evans und Mitarbeiter (2002) zitierten, gelingt es dagegen den Erreger auf diesem Wege zu übertragen (Evans et al., 2002b; Graham und France, 1986; Mori und Salvido, 2000). Die Infektionsrate scheint vom pH-Wert des Wassers abhängig zu sein. Je niedriger dieser ist, desto höher ist die Befallshäufigkeit mit *Thelohania contejani*. France und Graham (1985) erklärten diesen Effekt mit einem Kannibalismus, der bei niedrigen pH-Werten des Wassers steige. Zusätzlich leiden Krebse, die mit einem

niedrigen pH-Wert leben müssen, an einer verminderten Abwehrlage, die eine Infektion begünstigt. Zudem favorisiert Wasser mit suboptimalen pH-Werten die Parasitenentwicklung. Die Diagnose stützt sich auf die makroskopischen Veränderungen der betroffenen Tiere. Die milchig-weiße Trübung des Abdomens und des Schwanzes sind charakteristisch. Mikroskopisch lassen sich die Sporenanhäufungen in Form eines Pansporoblasten in der Muskulatur nachweisen. Die Anzahl der Sporen, die sich zusammengepackt in dem Pansporoblasten finden, ist diagnostisch wichtig. Bei *Thelohania*-Arten sind dies acht Sporen, die eine Vakuole an einem Polende besitzen.

Der Parasit besitzt einen Einfluss auf den Metabolismus seines Wirtes. Bei einer *Thelohania*-Infektion sind die Haemolymphglukose- und Haemolymphproteinspiegel signifikant erniedrigt. Diese Erkenntnis kann als weiteres Diagnostikum Verwendung finden (Bower et al., 1994; Vivares und Cuq, 1981).

Die Kontrolle der Erkrankung kann ausschließlich über Ausmerzen erkrankter und verdächtiger Tiere geschehen (Bower et al., 1994).

9.4.2.2. *Pleistophora*- und *Vavraia*-Infektionen

Langdon beschrieb 1991 bei *Cherax tenuimanus* eine Infektion mit *Pleistophora*-Arten. *Pleistophora*-Arten, zur Familie der Pleistophoridae gehörend, werden durch eine Sporulationssequenz charakterisiert, aus der 8, 16, 32 oder 64 monomorphe Sporen hervorgehen. Sie finden sich in quergestreifter Muskulatur, im Herzen, im Magen, im Darm und in den Kiemen. Es kommen entweder Abkapselungen und Infiltrationen mit Haematocyten oder systemische Infektionen ohne eine Immunantwort vor. Eine Blauverfärbung der sonst schwarzen Tiere traten bei *Cherax tenuimanus* auf. Die Tiere wiesen einen Aktivitätsverlust und eine verminderte Beutejagd auf. Die Befallshäufigkeit und Mortalitätsrate sind gering (0,1-2%) (Fielding et al., 2005; Langdon, 1991; MacNeil et al., 2003a; MacNeil et al., 2003b).

Eine weitere Spezies, die zur Familie der Pleistophoridae gehört und Crustaceen infiziert, ist *Vavraia parastacidea*. Dieser Parasit wurde ebenfalls 1991 von Langdon bei *Cherax tenuimanus* beschrieben. Die quergestreifte Muskulatur des Bewegungsapparates, der Herzmuskel, der Magen-Darmtrakt, die Kiemen, das Hepatopankreas, die Antennendrüsen und die Stielaugen sind bevorzugte Manifestationsstellen des Parasiten. Es werden 8, 16, 32 oder 64 Sporen gebildet, die in einem 2-lagigen merontogenetischen Sporophorensvesikel gelagert werden. Dieses Vesikel bildet eine sporophore Hülle, die die Meronten umgibt und später zu einer 2-lagigen Hülle in der Sporogonie verdichtet wird (Azevedo, 2001; Langdon, 1991; Martinez et al., 1992).

Die Übertragung erfolgt über Kannibalismus und Necrophagie (MacNeil et al., 2003a; MacNeil et al., 2003b). Das Verfüttern infizierten Muskelfleisches konnte bei gesunden *Cherax destructor* und *Cherax tenuimanus* (Langdon, 1991) eine Erkrankung zu einem geringen Prozentsatz auslösen. Bei den Tieren, die erkrankten, konnte die Haematocytenabwehr die Infektion nicht verhindern. *Cherax destructor*, bei dem noch keine Feldinfektionen beobachtet werden konnten, erkrankte schwerer als *Cherax tenuimanus* (Langdon, 1991; Langdon und Thorne, 1992). Doch nicht nur bei Süßwasserspezies kommen Vavraiaarten vor, sondern auch bei marinen Crustaceen. Street und Sprague (1974) beschrieben den Erreger bei dem Shrimp *Palaemonetes pugio*. Martinez und Mitarbeiter (1992) entdeckten *Vavraia anostraca* bei *Artemia*-Arten.

Pleistophora crangoni zeigt eine erhöhte Prävalenz von 30,3-41,0% im Herbst und Winter bei *Crangon francisorum*, *nigricauda* und *stylirotris*. Der Erreger infiziert nur das Muskelgewebe, ganz im Gegensatz zu anderen Pleistophoraarten. Besonders Jungtiere sind hier gefährdet, was Infektionsversuche zeigten. Die Tiere wiesen bei einer Infektion wenig zelluläre Antwort auf. Geringfügige Abkapselungsprozesse und Nekrosen traten gelegentlich auf. Die ovarielle Entwicklung weiblicher Wirte wurde gehemmt, so dass man von einer Art „parasiten-induzierter Kastration“ sprechen kann (Breed und Olson, 1977). MacNeil und Mitarbeiter (2003b) berichteten über eine Infektion mit *Pleistophora mulleri* bei *Gammarus duebeni celticus*.

9.4.3. Ciliaten

Ciliaten, die bei Crustaceen vorkommen, sind opportunistische Infektionserreger, die die Cuticula besiedeln. Ciliaten gehören mit dem Stamm Ciliophora zu den protozoalen Erregern.

Stamm	: Ciliophora
Klasse	: Kinetophragminophorea
Ordnung	: Trichostomatida
Gattung	: <u>Balantidium</u> , <u>Apiosoma</u>
Ordnung	: Cyrtophoridae
Gattung	: <i>Chilodonella</i>
Klasse	: Oligohymenophorea
Ordnung	: Hymenostomatida
Gattung	: <u>Ichthyophthirius</u> , <u>Cryptocaryon</u>
Ordnung	: Peritrichida
Familie: Vorticellidae	
Gattung	: <u>Epistylis</u> , <u>Vorticella</u> , <u>Pseudovorticella</u> , <u>Lagenophrys</u> , <u>Cothurnia</u> , <u>Zoothamnium</u>
Ordnung: Hypotrichida	
Familie: Discocephalidae	
Gattung	: <u>Erniella</u> , <u>Prodiscocephalus</u> , <u>Discocephalus</u> , <u>Margino-</u> <u>tricha</u>

(Lin und Song, 2004; Lin et al., 2004; Mehlhorn und Piekarski, 1998)

Ciliaten besitzen Wimpern/Cilien als Bewegungsorganellen, sowie einen Kerndimorphismus (Morado und Small, 1995) mit einem Makronucleus, der die Zellvorgänge steuert, und einem Mikronucleus für generative Vorgänge. Ihr Geschlechtsprozess ist durch Querteilung und Konjugation mit Austausch eines Wanderkernes, der aus dem Mikronucleus hervorgeht, gekennzeichnet. Der Makronucleus löst sich auf. Der Wanderkern verschmilzt mit dem stationären Kern des Partners (Mehlhorn und Piekarski, 1998).

Holotriche Ciliaten besitzen einen allseitig bewimperten Körper. Zu ihnen gehören *Balantidium* und *Ichthyophthirius*, der bei Fischen parasitiert. Peritriche Ciliaten kennzeichnen sich durch ein scheibenförmiges Peristom am Vorderende, das als Saugplatte fungiert. Sie leben meist festsitzend im Süß- und Meerwasser. Zu ihnen gehören *Vorticella* und *Zoothamnium*. Chonotriche Ciliaten (Fernandez-Leborans, 2001) besitzen einen zum Vorderende umgebauten Strudelapparat und sind sessil auf Crustaceen (Storch und Welsch, 2005).

Als Ektokommensalen treten bei decapoden Crustaceen Ciliaten der Familie Vorticellidae mit den Gattungen *Apiosoma* (Vidal-Martinez et al., 2002), *Epistylis* (Utz und Coats, 2005), *Zoothamnium* (Utz und Coats, 2005), *Vorticella*, *Pseudovorticella* (Ji et al., 2003), *Lagenophryis* (Clamp, 2005; Clamp und Kane, 2003), *Cothurnia* (Mayen-Estrada und Aladro-Lubel, 2001) sowie Ciliaten der Familie Discocephalidae, mit den kürzlich bei Shrimps entdeckten Ciliaten *Erniella* (Lin und Song, 2004), *Prodiscocephalus* (Lin et al., 2004), *Discocephalus* (Lin et al., 2004) und *Marginotricha* (Lin et al., 2004) auf. Meist entstehen keine Schädigungen der Cuticula oder der tieferen Gewebe, sondern nur gelegentliche Funktionseinbußen im Falle eines Besatzes der Kiemen (Fernandez-Leborans, 2001; Harlioglu, 1999; Jayakumar und Ramasamy, 1999; Jayasree et al., 2001; Vidal-Martinez et al., 2002).

Berichte über Ciliaten gibt es bei *Macrobrachium rosenbergii* (Jayasree et al., 2001), bei *Mysis relicta* (Fernandez-Leborans, 2004), bei *Astacus leptodactylus* (Harlioglu, 1999), bei diversen Anomuren (Fernandez-Leborans, 2003), bei *Penaeus indicus* (Jayakumar und Ramasamy, 1999) und bei *Cambarellus patzcuarensis* (Mayen-Estrada und Aladro-Lubel, 2000; Mayen-Estrada und Aladro-Lubel, 2001). *Lagenophrys maxillaris* der Familie Vorticellidae kommt als Symbiont bei Flohkrebse und generell als Ektokommensale bei Crustaceen vor (Clamp, 2005; Clamp und Kane, 2003; Mayen-Estrada und Aladro-Lubel, 2000). *Zoothamnium*-Infektionen treten neben Crustaceen auch bei Muscheln und Copepoden auf (Hu und Song, 2001; Utz und Coats, 2005). *Pseudovorticella* und Ciliaten der Familie Discocephalidae mit *Erniella wilberti*, wurden bei Shrimps in China beschrieben (Ji et al., 2003; Ji et al., 2005; Lin und Song, 2004; Lin et al., 2004).

Alle oben aufgeführten Autoren berichteten jedoch nicht über durch Ciliaten verursachte Mortalitäten.

Herbert (1987) wies einen Befall mit peritrichen Ciliaten bei *Cherax tenuimanus* und *Cherax quadricarinatus* in Australien nach. Die *Zoothamnium*- und *Epistylis*-Infektionen traten vor allem im Hochsommer bei Wassertemperaturen von 24-30°C gehäuft auf. Die Ciliaten befanden sich hauptsächlich am lateralen Cephalothorax, vereinzelt aber auch am ganzen Körper. Die befallenen Tiere waren klinisch unauffällig. Mischinfektionen beider Ciliatenarten konnten nicht entdeckt werden.

Den ersten und einzigen Bericht über eine systemische Ciliateninfektion mit *Tetrahymena pyriformis* bei *Cherax quadricarinatus*, die letal endete, lieferten Edgerton und Mitarbeiter (1996). Chonotriche Ciliaten kamen im Haemalsinus der Kiemen und in anderen Organen vor. Sie verursachten massive, partielle Nekrosen im Hepatopankreas und in den Antennendrüsen. Da die Lipidspeicher im Hepatopankreas nicht vermindert waren, ging der Autor davon aus, dass es sich um eine schnelle Besiedlung der Tiere handeln musste. Die meisten der befallenen Tiere zeigten keine haematocytenabhängige Immunabwehr. In einem Experiment von Cain (2001) wurden *Cancer magister* mit dem fakultativ parasitisch lebenden Ciliaten *Mesanoophrys pugettensis* infiziert. Eine ciliateninduzierte Haematocytendepletion folgte. Am Ende des Experimentes erreichten die Ciliaten eine Konzentration von $2,5 \times 10^6$ Ciliaten/ml Haemolymph. Kurz darauf verendeten die Tiere. Bradbury und Goyal (1976) berichteten über invasive Ciliaten der Gattung *Terebrospira*, die bei Shrimps vorkamen. Sie penetrierten das Exoskelett durch Pinoctose von Carapaxpartikeln. Ciliaten, die sich auf Crustaceen wiederfinden, sind fakultative Parasiten. Unter den meisten Bedingungen kommen sie physiologisch bei Crustaceen vor, ohne eine schädigende Wirkung zu besitzen. Ist der Wirt jedoch verwundet oder seine Abwehr stark vermindert, kann es zur (systemischen) Infektion kommen. Meist sind Jungtiere betroffen. Eine schlechte Wasserqualität wirkt zusätzlich begünstigend (Morado und Small, 1995). Über die genaue Pathogenität der einzelnen Ciliatenspezies, die bei Crustaceen vorkommen, ist leider nur sehr wenig bekannt.

9.5. Erkrankungen durch metazoische Parasiten bei Crustaceen

Es gibt relativ wenig Berichte über metazoische Parasiten, die bei Crustaceen vorkommen. Im folgenden sollen diese vorgestellt werden.

9.5.1. Helminthen, Eingeweidewürmer

9.5.1.1. Plathelminthes, Plattwürmer

Turbellarien, Strudelwürmer

Strudelwürmer kommen sowohl als Kommensalen als auch als Parasiten bei Süßwasserkrebsen und marinen Spezies vor. Sie besitzen am Vorderende Tentakeln und am Hinterende einen Saugnapf zur Befestigung an ihrem Wirt. Strudelwürmer sind Hermaphroditen und somit zur Selbstbefruchtung fähig. Sie nutzen ihren Wirt als Vehikel und Nahrungsstätte, leben epizoisch und besitzen in den meisten Fällen keine schädigende Wirkung. Durch Besiedlung der Kiemenhöhle wird den Würmern genug Nahrung in Form von kleinen Anneliden und Arthropoden durch den Wasserstrudel heran gebracht (Cannon und Jennings, 1987). Meist ist ein Befall mit Strudelwürmern unbedeutend für den Wirt, kann aber bei sehr hochgradigem Besatz in der Kiemenhöhle zu respiratorischer Dysfunktion und zum Ersticken führen (Avenant-Oldewage, 1993; Cannon und Jennings, 1987).

Bei Crustaceen kommen Strudelwürmer der Familie Temnocephalidae mit den Genera *Temnocephala*, *Diceratocephala*, *Craspadella*, *Notodactylus*, *Actinodactyella* und *Decadidymus* vor. *Temnocephala rouxii*, *Notodactylus handschini*, *Diceratocephala boschmai* und *Decadidymus gulosus* wurden bei *Cherax quadricarinatus* in Australien beschrieben (Cannon, 1991; Jennings et al., 1992).

Weitere Berichte über Temnocephaliden bei Crustaceen lieferten Amato und Mitarbeiter (2003) und Avenant-Oldewage (1993). Amato und Mitarbeiter (2003) beschrieben bei der Anomure *Aegla serrana* einen Befall mit *Temnocephala blanchard*. Avenant-Oldewage (1993) entdeckte *Temnocephala minor* und *Craspedella spenceri* bei *Cherax dispar* und *Cherax punctatus*. *Temnocephala chaeropsis* wurde ursprünglich mit *Cherax tenuimanus* aus Australien nach Südafrika verschleppt. Der Wurm findet sich auf der gesamten Körperoberfläche und in der Kiemenhöhle des Krebses wieder. Seine Eier, die am Carapax und an den Extremitäten angeheftet werden, geben dem Tier ein unschönes Erscheinungsbild. Sogar durch Kochen können sie nicht entfernt werden, wodurch der Marktwert befallener Tiere enorm sinkt. In der Na-

tur entledigen sich die Krebse der Würmer mit Hilfe der nächsten Häutung. Die Autoren empfehlen eine Behandlung mit einer 35 g/l NaCl-Lösung, in die befallene Tiere für 12 Minuten eingetaucht werden sollen. Allerdings erweisen sich die Eier resistent gegenüber einer solchen Behandlung, was eine zweite Behandlung nach dem Schlupf erforderlich macht (Avenant-Oldewage, 1993).

Trematoden, Saugwürmer

Krebse als Zwischenwirte

Hierbei handelt es sich um digene Trematoden, deren typischer Entwicklungszyklus einen Generationswechsel und einen einfachen oder zweifachen Wirtswechsel einschließt. Ein Wirbeltier stellt den Endwirt dar, der die reifen Eier ausscheidet. Im ersten Zwischenwirt, eine Schnecke, entwickelt sich ein Miracidium, eine Wimpernlarve mit Zilien und Augenflecken. Über eine Sporocystenbildung entwickeln sich dann Tochtorsporocysten, aus denen Redien, ein bewegliches Entwicklungsstadium mit Mundsaugnapf, Pharynx und blind endendem Darm, frei werden. Aus Redien werden Zerkarien. Diese besitzen zwei Saugnäpfe, einen gegabelten Darm, eine Genitalanlage, ein Nervensystem, eine Exkretionsblase und den charakteristischen Ruderschwanz. In einem Krebs, der als zweiter Zwischenwirt fungiert, bildet sich die Metazerkarie aus. Durch Aufnahme des Krebses durch einen Vertebraten schließt sich der Entwicklungszyklus wieder.

Die meisten der Trematoden, die in Krebsen vorkommen können, führen nicht zu einer Erkrankung, sondern stören nur die Funktion der Vitalorgane (Evans et al., 2002b; Turner, 1985). Turner (1985) beschrieb eine *Alloglossidium*-Besiedlung bei *Procambarus acutus*. *Alloglossoides caridicola* fand sich in den Antennendrüsen wieder. Bis auf Abschürfungen, die durch Haken im Integument des Wurmes entstanden waren, konnten keine weiteren Veränderungen gefunden werden.

Krebse als Endwirte

Alloglossidium-Arten gehören zur Trematodenfamilie der Macroderoidae der Plagiorchiiformes. Sie nutzen einen Egel oder einen Krebs als Endwirt. Carney und Brooks (1991) vermuteten, dass Crustaceen als Endwirte benötigt werden, da der Vertebrat als ehemaliger Endwirt verloren ging. Der Parasit passte sich durch eine vorzeitige Entwicklung der Metazerkarie zum

Adultstadium im ehemals 2. Zwischenwirt an, so dass der Krebs zum Endwirt wurde. Ehemals nutzte *Alloglossidium* 3 Wirte, wobei eine Schnecke den ersten Zwischenwirt, ein Krebs den zweiten Zwischenwirt und der Vertebrat den Endwirt darstellten. Daraus wurde ein Lebenszyklus mit zwei Wirten: mit einer Schnecke als erstem Zwischenwirt und einem Krebs als zweitem Zwischenwirt (Carney und Brooks, 1991; Smythe und Font, 2001).

Carney und Brooks (1991) nannten *Alloglossidium renale* und *Alloglossidium progeneticum* als Trematodenarten, die bei nordamerikanischen Flusskrebsen parasitieren. Turner (1985) beschrieb *Alloglossoides caridicola* im Endwirt *Procambarus acutus*. Die Würmer kamen in den Antennendrüsen vor, wo sie sich auch vermehrten. Berichte über schädigende Wirkungen bei den betroffenen Krebsen und Erkrankungen beim Menschen sind nicht bekannt. Eine Übersicht über digene Trematoden, die bei Crustaceen vorkommen können, deren geographische Verbreitung, Wirtsspezifität und Organtropismus liefern Evans und Mitarbeiter (2002) in einer tabellarischen Übersicht (Tabelle 7).

Tabelle 7: Übersicht über digene Trematoden, die bei Crustaceen vorkommen können, deren geographische Verbreitung, Wirtsspezifität und Organtropismus. Verändert und übersetzt aus: Evans et al.: *Aquaculture. Annual review of fish diseases. Volume 206, 2002: 57-135.*

<u>Spezies</u>	<u>Hauptwirt</u>	<u>Nebenwirt</u>	<u>Vorkommen</u>	<u>Tropismus</u>
<i>Allocorrigia filiformis</i>	<i>Procambarus clarkii</i>	?	Lousiana, USA	Antennendrüsen
<i>Alloglossoides caridicola</i>	<i>Procambarus zonangulus</i>	?	Lousiana, USA	Antennendrüsen
<i>Alloglossoides dolandi</i>	<i>Procambarus epicyrtus</i>	?	Georgia, USA	Antennendrüsen
<i>Alloglossidium progeneticum</i>	<i>Procambarus spiculifer</i>	<i>Ictalurus nebulosus</i> (Katzenwels)	Georgia, USA	Antennendrüsen
<i>Alloglossidium greeri</i>	<i>Cambarellus shufeldti</i>	?	Lousiana, USA	Antennendrüsen
<i>Alloglossidium corti</i>	?	<i>Ictalurus nebulosus</i> (Katzenwels)	Lousiana, USA	?
<i>Alloglossidium renale</i>	?	<i>Palaemonetes kadiakensis</i>	Lousiana, USA	?
Cathaemasiidae-Arten	<i>Cherax tenuimanus</i>	?	West-Australien	Hepatopankreas

<i>Choanocotyle elegans</i>	<i>Cherax</i> - Arten	Süßwasserschildkröten, Schnecken, Kaulquap- pen	Queensland	Hepatopankreas
<i>Crepidostomum cornutum</i>	<i>Cambarida</i> - Arten	<i>Ictalurus nebulosus</i> (Katzenwels)	Lousiana, USA	Hepatopankreas, Herz, Muskula- tur, Gonaden
<i>Gorgodera amplicava</i>	<i>Oronectes palmeri creolanus</i> , <i>Procambarus clarkii</i>	Amphibien	Lousiana, USA	Magen
<i>Macroderoides typicus</i>	<i>Procambarus blandingi acutus</i> , <i>Procambarus clarkii</i> , <i>Oronectes lancifer</i>	Kaulquappen	Lousiana, USA	Cephalothorax
<i>Macroderoides progeneticus</i>	<i>Procambarus spiculifer</i>	?	Georgia, USA	Antennendrüsen
<i>Macroorchis spinulosus</i>	<i>Cambaroides similis</i>	Mäuse, Ratten, Katzen	Korea	Muskulatur
<i>Maritrema obstipum</i>	<i>Cambarus shufeldti</i> , <i>Procambarus clarkii</i>	?	Lousiana, USA	Kiemen, Hepa- topankreas
<i>Maritreminoides medium</i>	<i>Oronectes virilis</i> , <i>Cambarus propinquus</i>	?	USA	Kiemen
Microphallidae- Arten	<i>Cherax tenuimanus</i>	?	West- Australien	Muskulatur
<i>Microphallus opacus</i>	<i>Cambarellus puer</i> , <i>Cambarus propinquus</i> , <i>Procambarus clarkii</i>	?	Lousiana, USA	Hepatopankreas

<i>Microphallus minutus</i>	<i>Cherax dispar</i> , <i>Cherax destructor</i>	Wasserratten, Mäuse	Australien	Muskulatur
<i>Microphallus fontii</i>	<i>Procambarus clarkii</i>	?	Lousiana, USA	Hepatopankreas
<i>Ochetosoma</i> -Arten	<i>Procambarus clarkii</i>	?	Lousiana, USA	Muskulatur
<i>Opecoelus variabilis</i>	<i>Cherax depressus</i> , <i>Cherax dispar</i>	Andere Süßwasserdecapoden, Süßwasserfische	Queensland	?
<i>Orchipedium isostomata</i>	Bei allen europäischen Süßwasserkrebsen	?	Europa	Hepatopankreas
<i>Paragonimus kelliotti</i>	<i>Oronectes</i> -Arten, <i>Cambarus</i> -Arten, <i>Procambarus clarkii</i>	<i>Pomatiopsis lapidaria</i> , Säugetiere, Mensch	USA	Herz
<i>Paragonimus westermani</i>	<i>Cambaroides</i> -Arten, <i>Procambarus</i> -Arten	Diverse Crustaceen, Säugetiere, Mensch	Asien	Kiemen, Hepatopankreas, Herz, Gonaden, Muskulatur
<i>Plagiorchidae</i> -Arten	<i>Cherax tenuimanus</i>	Schildkröten	West-Australien	Muskulatur
<i>Sogandaritrema progeneticus</i>	<i>Cambarellus puer</i> , <i>Cambarellus shufeldti</i> , <i>Procambarus clarkii</i>	<i>Amnicola peracuta</i> (Schnecke)	Lousiana, USA	Cephalothorax

Cestoden, Bandwürmer

Es gibt nur wenige Berichte über Cestodeninfektionen bei Crustaceen. Cestoden der Familie Hymenolepididae mit der Spezies *Flamingolepis liguloides* und *flamingo* besitzen als Endwirt den Flamingo. *Confluaria podicipina* findet sich im Lappentaucher. *Wardium steloare* infiziert Möwen.

Weitere in Crustaceen vorkommende Cestoden sind *Eurycestus avoceti* der Familie der Dilepididae mit den Endwirten Wattvogel und Möwe, *Anomotaenia microphallos*, *Anomotaenia tri-angae* und *Gynandrotaenia stammeri* bei Wattvögeln und Flamingos. Die Infektion der Vögel geschieht über die Aufnahme von *Artemia parthenogenetica* (Brown Shrimp), die die Cysticercoide der genannten Cestodenarten enthalten können. Sie gehören der Ordnung der Cyclophillida an. Diese charakterisiert sich unter anderem durch den Besitz von vier diagonal angeordneten Saugnäpfen, Acetabula, oder durch Hakenkränze auf Zapfen, Rostellum. Die Entwicklung geschieht über einen Zwischenwirt. Der Uterus der Cyclophillida ist blind geschlossen, so dass die reifen Eier in diesem verbleiben und mit der Proglottide abgegeben werden. In den Eiern befinden sich Oncosphären mit 6 Haken, die sich im vertebraten Zwischenwirt zur Finne, Metacestode oder im Avertebraten zum Cysticercoide mit einem Protoscolex, einem Schwanzanhang und 6 Oncosphärenhaken entwickeln (Gabrion und MacDonald, 1980; Georgiev et al., 2005).

Austramphilina elongata (Cestodaria, Amphilinidae) gehört zur Ordnung der Pseudophillidae. Zwei seitliche Sauggruben, Bothrien, charakterisieren diese Ordnung. Die Entwicklung läuft über *Cherax destructor* als Zwischenwirt und einer Wasserschildkröte, *Chelodina longicollis*, die sich von diesem Krebs ernährt, als Endwirt. Der Entwicklungszyklus ist ähnlich dem der Pseudophilliden. Die Larven schlüpfen im Wasser und penetrieren die Gelenkhäutchen, die Kiemen und finden sich dann in der Muskulatur wieder (Rohde und Georgi, 1983). Cestoden wurden ebenfalls in Flohkrebse (Amphipoda) beschrieben mit einer Inzidenz von einer Larve pro Wirt. Die Lokalisation der Cestoden *Coronacantus vassilevi* (Hymenolepididae) und *Cyatocephalus truncatus* (Ordnung der Spathebothridea) war bevorzugt im vorderen Bereich des Haemocoels und stand in engem Kontakt mit dem Darmkanal. Zum Teil wurde dieser sogar durch den Parasiten verlagert. Veränderungen des Integumentes, wie Melanisationen, fielen nicht auf (Dezfuli und Scholz, 1995; Tkach, 1994).

9.5.1.2. Nematelminthes, Schlauchwürmer

Nematoden, Rundwürmer

Nematoden, die bei Crustaceen vorkommen, sind bis heute nur wenig erforscht.

Parasitische Nematoden, die bei *Cherax destructor* und *Cherax quadricarinatus* gefunden wurden, riefen keinerlei Abwehrreaktionen hervor (Herbert, 1987). Diese kommensalen Kiemen-nematoden, wie auch die internen Spezies, die frei im Gewebe der Krebse und im Bereich des Herzens gefunden worden waren, erzeugten keine Schäden (Herbert, 1987). Diese kiemenasso-zierten Nematoden gehören nach Evans und Mitarbeitern (2002b) acht Genera an. *Actinolai-mus*, *Prochromadorella*, *Chromadorida*, *Dorylaimus*, *Monhystera*, *Rhabditis* und *Trilobus* werden vornehmlich bei *Cherax destructor*, *Potamobius*-Arten und *Cambarus*-Arten gefunden.

Acanthocephala, Kratzer

Adulte Kratzer parasitieren normalerweise im Darm von Vertebraten. Crustaceen nehmen die Larven auf und dienen als paratenische Wirte. Lantz (1974) untersuchte 385 Edelkrebse aus zwei Zuchtteichen in Louisiana, USA. 177 dieser Tiere wiesen einen Befall mit Acanthocephaliden der Gattung *Southwellina dimorpha* auf. Diese kamen im Darm in Höhe des Cephalothorax vor. Lantz riet, alle betroffenen Zuchtteiche für zwei Monate im Sommer trockenzulegen, um die Infektionsrate zu minimieren. Evans und Mitarbeiter (2002) lieferten eine tabellarische Übersicht über Acanthocephaliden bei Crustaceen (Tab. 8).

Tabelle 8: Übersicht über Acanthocephaliden bei Crustaceen. Verändert und übersetzt aus: Evans et al.: *Aquaculture. Annual review of fish diseases. Volume 206, 2002: 57-135.*

<u>Spezies</u>	<u>Hauptwirt</u>	<u>Nebenwirt</u>	<u>Vorkommen</u>
<i>Polymorphus biziurae</i>	<i>Cherax destructor</i>	<i>Biziura lobata</i>	Süd-Australien
<i>Polymorphus boschadiah</i>	?	Enten, Amphipoda	Europa

<i>Southwellina dimorpha</i>	<i>Procambarus clarkii</i>	<i>Eudocimus albus</i> , Weisser Ibis	Lousiana, USA
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	<i>Pacifastacus trowbridgi</i>	14 verschiedene Fischarten, Ostracoden	Europa, USA

Über die Bedeutung einer Infektion für die betroffenen Tiere ist leider nichts bekannt.

9.5.2. Annelida, Ringelwürmer

Anneliden, die bei Crustaceen vorkommen, gehören der Gattung *Branchiobdella* (Krebsegel) an. Sie zählen zu den Gürtelwürmern, Clitellata, da sie in der Mitte ihres Körpers einen Drüsenring besitzen (Clitellum), der eine Schleimhülle produziert. Ihr Körper besteht aus 15 Segmenten, sie sind 5-12 mm lang und sie besitzen eine deutliche Kopfregion. Das letzte Segment bildet einen Saugnapf. Ihre Mundhöhle weist zwei chitinöse Kiefer mit Zähnen auf, an denen man die einzelnen Arten unterscheiden kann. Die Gattung *Branchiobdella* unterscheidet sich von den Oligochaeten durch den Saugnapf, das Fehlen von Borsten und das Vorhandensein von 15 Segmenten, im Gegensatz zu Oligochaeten, die bis zu 30 Segmente besitzen können (Evans et al., 2002b). *Branchiobdella*-Arten treten als Ektokommensalen, aber auch als Kiemenparasiten auf. Ektokommensalen nutzen den Krebs als Vehikel oder Fressstelle. Parasitierende Spezies in der Kiemenkammer verursachen die so genannte Branchiobdellose. Durch Ausbreitung in den Kiemenkammern kommt es zur Blockade der Atmung und Zerstörung der Kiemenstrukturen. Bei starkem Befall können die betroffenen Tiere ersticken (Gelder, 1999). Kiemenparasitierende Arten sind *Branchiobdella exodonta*, *Branchiobdella hexodonta* und *Branchiobdella astaci* (Gelder, 1999; Mori et al., 2001).

Branchiobdella italica wurde als Ektokommensale auf dem Panzer von *Austropotamobius palipes* entdeckt (Mori et al., 2001). *Branchiobdella parasita* wurde schon 1927 von Schäperclaus bei Edelkrebsen in norddeutschen Gewässern beschrieben. *Branchiobdella parasita* schmarotzt auf der Cuticula von Krebsen (Schäperclaus, 1927).

Auch bei marinen Spezies kommen Ringelwürmer vor. *Callinectes sapidus* und *Cancer borealis* waren mit *Cambarincola mesochorreu*s behaftet, was jedoch nur ein unschönes Bild hinterließ und keinerlei Schäden verursachte (Gelder, 1999). Branchiobdelliden kommen in Deutschland, Österreich, Ungarn, Italien, Polen, Bulgarien, Russland und Nordamerika vor (Gelder et al., 2001; Gelder et al., 1999). *Sathodrilus attenuatus* und *Xironogiton victoriensis* wurden in Japan bei *Pacifastacus leniusculus* entdeckt. Bei einer Untersuchung von einheimischen *Pacifastacus*-Arten konnten jedoch keine nativen *Sathodrilus*-Arten entdeckt werden, was den Schluss zulässt, dass *Sathodrilus attenuatus* mit der Einfuhr nordamerikanischer Signalkrebse nach Japan eingeschleppt worden ist. *Xironogiton victoriensis* ist dagegen eine einheimische japanische Spezies (Ohtaka et al., 2005).

1979 schlug Lohnisky ein Bad mit verdünntem Ammoniakwasser und Proflavin für 4-6 Minuten bei einer Temperatur von 18°C als Branchiobdellosebehandlung vor. Die Adulten könnten so entfernt werden und die Schlupffähigkeit der Larven komme zum Erliegen. Die Behandlung wird bei *Astacus fluviatilis* beschrieben und sei gut verträglich für Tiere mit einer Größe von 6-14 cm. Jüngere Tiere dagegen verkraften die Behandlung nicht (Lohnisky, 1979).

9.5.3. Arthropoden, Gliederfüßer

Die einzigen parasitischen Arthropoden, die bei Crustaceen vorkommen, sind die Ostracoda, Muschelkrebse. Muschelkrebse sind im Meer- und Süßwasser mit ca. 12000 Arten verbreitet. Ihre Segmentzahl ist reduziert, so dass sie nur noch 5-7 Extremitätenpaare einschließlich der Antennen besitzen. Zusammen mit den Copepoda sind sie ein Bestandteil des limnischen und marinen Planktons (Clauss und Clauss, 2005; Storch und Welsch, 2005). Zwei Gattungen kommen als Epikommensalen auf der Oberfläche und in den Kiemenkammern bei verschiedenen Crustaceen vor. *Enthocytherinae*, in Nord- und Zentralamerika, und *Notocytherinae*, in Australien, treten bei *Cherax tenuimanus*, *Cherax destructor*, *Notocyther syssitos* und *Notocyther mirrantia* auf. Die Muschelkrebse kleben entweder an Kiemenblättchen fest oder sitzen in kleinen Gruben im Exoskelett ihres Wirtes. Sie ernähren sich hauptsächlich von vorbeischwimmenden Futterresten und Algenbewuchs auf dem Crustaceenpanzer. Muschelkrebse können Cercarien digener Trematoden enthalten und so ihren Wirt mit den Parasiten infizieren. Aufgrund ihres Sitzes an den Kiemenfilamenten können sie bei massivem Auftreten die Kiemenfunktion stören (Evans et al., 2002b).

10. Decapoda

Im Folgenden werden ausgesuchte Decapodenspezies hinsichtlich ihrer Biologie, ihrer Haltung und ihrer Verwendung beschrieben.

10.1. Natantia

10.1.1. Shrimps

10.1.1.1. Zugehörigkeit

Shrimps gehören zur Gruppe der Decapoda. Innerhalb der Zehnfüßer weisen sie eine Zugehörigkeit zu den Natantia mit der Unterordnung der Caridea auf. Hierzu gehören *Crangon crangon* oder *Palaemon squilla* und *serratus* (Familie der Crangonoidae und Palaemonoidae). Zu den Dendrobranchiata zählt die Familie der Penaeidae mit *Penaeus monodon*, *vannamei*, *stylirostris* und andere Spezies. Zur Familie Atyidae zählen Süßwassergarnelen (Cascorbi, 2004). Fast alle gezüchteten Shrimps gehören der Familie der Penaeidae an, deren wichtigste Vertreter (*Lito*-)*Penaeus vannamei*, Pacific White Shrimp, und *Penaeus monodon*, Giant Tiger Prawn, sind (Voloch et al., 2005). Die Gattung *Penaeus* entstand im Indo-Pazifik und breitete sich ost- und westwärts in tropische Regionen aus (Baldwin et al., 1998; Lavery et al., 2004).

10.1.1.2. Geschichtliche Entwicklung und Folgen der Shrimpsindustrie

75% der gezüchteten Shrimps werden in Asien produziert, wobei die wichtigsten Länder Thailand und China sind. Die restlichen 25% kommen aus Brasilien. Die künstliche Aufzucht von Crustaceen ist in Asien ein Teil der traditionellen Landwirtschaft. Schon im 15. Jahrhundert wurden Brackwasserteiche zur Garnelenzucht verwendet. Meist wurde dies in Form von Monokulturen durchgeführt. In Trockenperioden, in denen kein Reis angebaut werden konnte, wurden kleinere Bereiche von Reisfeldern als Zuchtteiche verwendet. Dies geschah meist in Küstennähe oder im Bereich von Flussmündungen. Mangrovegebiete wurden ebenso gerne genutzt, da hier die Tiere natürlich vorkommen. In den 1930ern begann die moderne Zucht von Kurumashrimps (*Penaeus japonicus*), die sich in den 1960ern intensivierte, nicht zuletzt aufgrund einer steigenden Nachfrage. Shrimpsfarmen entstanden in allen tropischen und subtropischen Klimaten, aber auch in den USA und in Frankreich. Schon 1985 wurden 75% der gesamten Shrimpsmenge in Asien produziert, mit einer Produktionsmenge von 200000 Tonnen/Jahr, im darauffolgenden Jahr wurden bereits 300000 Tonnen produziert. Ausländische Investoren

siedelten in Küstenbereichen tropischer Länder, besonders in Mangrovegebieten, weitere Zuchtanlagen an. Es entstand eine industrielle Massenproduktion, die jedoch Ende der 1980er einen Zusammenbruch erlitt. Aufgrund der Massenproduktion und der hohen Besatzdichte in den Teichen waren diese derart mit Fäkalien, zugesetzten Chemikalien und Antibiotika versetzt, dass sich eine giftige Schlammschicht am Boden bildete. Die Produktion ging sogleich um 75% zurück. Zunächst wurde die Schlammschicht abgetragen und auf die umgebenden Dämme befördert, wo sich jedoch schnell Krankheitserreger bildeten und so ein weiteres Nutzen der Anlagen unmöglich machte. Neue Teiche wurden daraufhin ein Stück weiter angelegt, in denen sich erneut das Problem der giftigen Schlammmasse ergab. In der Regel sind die Zuchtteiche nach 3-7 Jahren nicht mehr zu gebrauchen und werden so zurück gelassen.

Zur Zeit sind etwa 1,5 Millionen Hektar Küstengebiet in Shrimpszuchtanlagen verwandelt worden; 10% des weltweiten Mangrovegebietes sind zerstört (Cascorbi, 2004; Greenpeace, 2003a). Laut Greenpeace (2001, 2003a,b) und Cascorbi (2004) ist die Shrimpsindustrie in der Zerstörung von Küsten- und Mangrovegebieten, in der Verdrängung einheimischer Fischereien, in der Verschmutzung der umliegenden Bereiche durch mit Chemikalien, Antibiotika und Fäkalien angereicherte Abwässer und in einer unkontrollierten Antibiotikaaanwendung involviert.

Der ursprüngliche Sinn der Shrimpsindustrie war, proteinreiches Material industriell zu produzieren und so einen Beitrag zur Ernährungssituation der Weltbevölkerung zu leisten. Die Industrie wurde von der Weltbank finanziell und von der FAO, Food and Agriculture Organisation der UN, materiell unterstützt. Im Jahre 2002 kam es allerdings zu einem Einfuhrverbot von Shrimps aus China, Indonesien und Vietnam in die Europäische Union aufgrund hoher Antibiotikarückstände (Cascorbi, 2004; Greenpeace, 2001, 2003a,b).

Mittlerweile werden jährlich 1,6 Millionen Tonnen Shrimps weltweit in Zuchtanlagen produziert, deren Marktwert Cascorbi (2004) mit 9 Milliarden US Dollars beziffert. Cascorbi (2004) fand heraus, dass, aufgrund der steigenden Nachfrage, die Shrimpsindustrie jährlich um 12-15% wächst. Im Jahre 2002 wurden rund 700000 Tonnen produziert, im Jahre 2001 1,1 Millionen Tonnen und im Jahre 2002 1,6 Millionen Tonnen, so Cascorbi (2004). Diese Mengen an gezüchteten Shrimps stellen jedoch nur ein Viertel der jährlichen auf dem Markt erhältlichen Gesamtmenge dar. Rund drei Viertel der auf dem Markt angebotenen Tiere sind Wildfänge. Die Wildfänge werden jedoch meist in den Ländern des Fangs vermarktet, während Tiere aus Zuchtanlagen international angeboten werden. Cascorbi (2004) gibt in zwei statistischen Auswertungen (Abb. 78) Auskunft über die Entwicklung der Fangmengen von *Penaeus vannamei* von 1970 bis 1996 einerseits und über die Gesamtproduktion (Wildfänge und Zuchttiere) von 1950 bis 1995 andererseits.

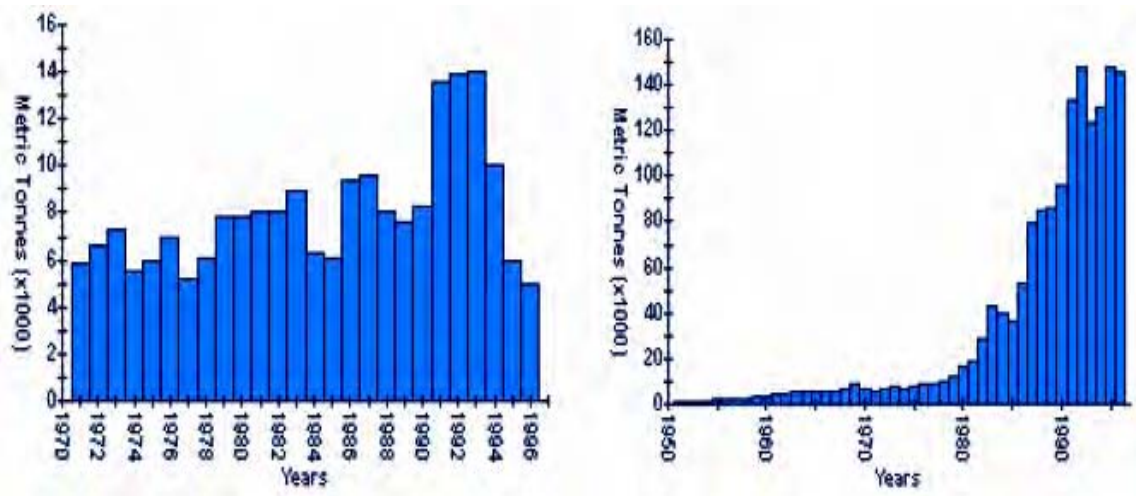


Abbildung 78: Links: Fangmengen von *Penaeus vannamei* von 1970-1996
 Rechts: Entwicklung der Gesamtproduktion von *Penaeus vannamei* (Wildfänge und Zuchttiere). Abbildung: Cascorbi (2004): „Farm-raised shrimp worldwide overview“; Seafood Watch, Seafood Report, Shrimp, Volume 3, 1-26, 5. April 2004.

Weiterhin liefert Cascorbi (2004) Informationen über den Marktanteil, den Crustaceen im Allgemeinen und marine Shrimps und Süßwassercrustaceen im Speziellen am „Seafood“-Markt besitzen (Abb. 79). Er beziffert den Anteil von Crustaceen auf 15,7%, mit einem 12,6%igen Anteil von marinen Shrimps und 3,1%igen Anteil von Süßwassercrustaceen im Jahre 2001.

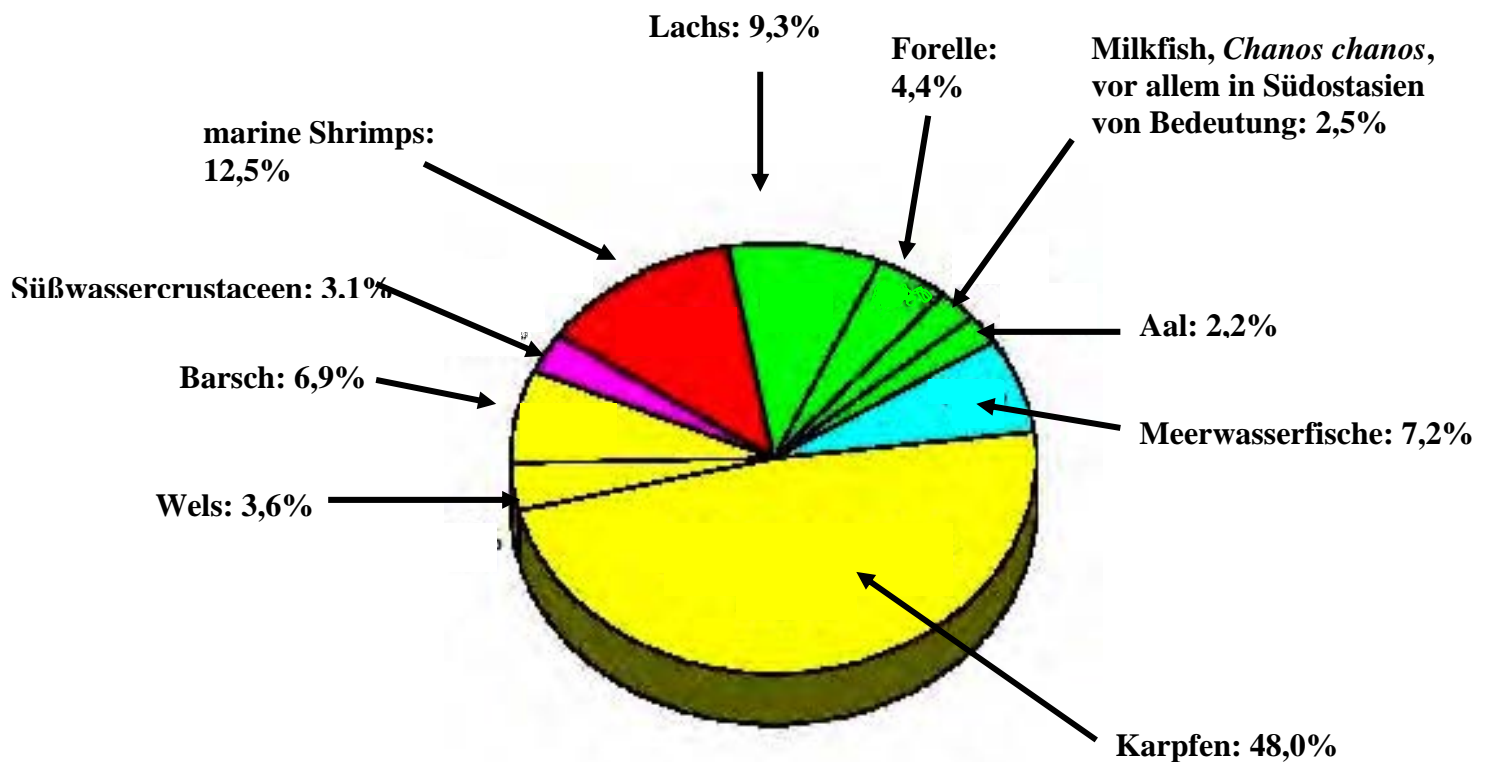


Abbildung 79: Marktanteil von Crustaceen im Allgemeinen und marine Shrimps und Süßwassercrustaceen im Speziellen am „Seafood“-Markt im Jahr 2001. Abbildung: Cascorbi (2004): „Farm-raised shrimp worldwide overview“; Seafood Watch, Seafood Report, Shrimp, Volume 3, 1-26, 5. April 2004.

10.1.1.3. Zucht

Einteilung der Zuchtanlagen (Grow-out Ponds) nach Rosenberry (1991):

1. Intensivhaltung:

Es werden bis zu 300000 Tiere pro Hektar gehalten. Die Intensivhaltung kämpft mit starker Fäkalienverschmutzung und hohen Antibiotikarückständen. Ein Teil des Wassers wird täglich erneuert, so dass ein hoher Frischwasserverbrauch ein weiteres Problem darstellt. Aufgrund hoher Besatzdichten bildet sich ein Gemisch aus Fäkalien, und chemischen (antibiotischen) Rückständen am Boden der Teiche. Nach wenigen Jahren sind die Teiche nicht mehr zu gebrauchen und werden so verlassen. Die Teiche trocknen aus und die Schlammschicht wird durch den Wind abgetragen und im Land verteilt.

Diese Haltungsform findet sich vor allem in Thailand, Indonesien und Taiwan.

2. semiintensive Haltung:

In 3-30 ha großen Becken werden 100000-300000 Tiere gehalten. Die Bewässerung geschieht durch den natürlichen Tidenhub mit einer zusätzlichen, mechanischen Belüftung. Diese Haltungsform findet man in China, Kolumbien, Ecuador, Mexiko und Honduras.

3. extensive Haltung:

Die extensive Haltung kennzeichnet sich durch geringere Besatzdichten mit etwa 250000 Tieren pro 7 ha aus. Die Zuchtanlagen können Größen bis zu mehreren hundert Hektar erreichen und finden sich vor allem entlang von Flüssen mit Brackwasserzustrom und in Buchten. Aufgrund der geringeren Besatzdichte kommen hier weniger Chemikalien zur Desinfektion und Antibiotika zum Einsatz.

Einteilung der Zuchtanlagen anhand ihrer Größe:

Kleine Anlagen, sogenannte „backyard hatcheries“ oder „small scale hatcheries“, die ohne technischen Aufwand funktionieren und daher wenig Unterhaltungs- und Konstruktionskosten aufweisen. Diese dienen zur Produktion von Nauplien und Postlarven.

Zuchtanlagen mittlerer Größe, sogenannte „medium scale hatcheries“ oder „green water hatcheries“. Sie stellen als große Teiche mit wenig Wasseraustausch ein geschlossenes Ökosystem dar, das Nahrung für sich entwickelnde Shrimps liefert. Durch geringe Besatzdichten wird die Problematik der Fäkalienanreicherung weitgehend verhindert. Futterzusätze wie Probiotika werden den Tieren angeboten. Der Sinn dieser Haltungsform liegt in einer Produktion von immunologisch starken Postlarven in Anlehnung an den natürlichen Lebensraum.

Groß angelegte Zuchtanlagen, „large scale hatcheries“ wurden im Galveston Laboratory der USA entwickelt. Hochtechnisierte Anlagen mit hoher Besatzdichte werden über Filteranlagen mit einem hohen Wasseraustauschquotienten gereinigt. Die Zufütterung geschieht durch Gaben von Algen, Artemia und braunen Shrimps, die extra gezüchtet werden.

In den USA werden *Penaeus vannamei*, *chinensis* und *monodon* in Wasser mit niedrigem Salzgehalt und im Grundwasser gezogen. Hierbei werden jedoch Mineralstoffe zugegeben. Die Unabhängigkeit vom Meerwasser erlaubt daher eine Haltung im Inland. Die Zuchtanlagen weisen eine hohe Besatzdichte auf und werden als superintensiv bezeichnet. Sie bestehen aus einem rezirkulierenden System mit Wasseraufbereitung und mechanischer Sauerstoffversorgung. Anlagen im Küstenbereich sind dagegen aufgrund ständiger Frischwasserzufuhr weniger aufwendig und als semiintensiv einzustufen (Rosenberry, 1991).

Zuchtphasen:

1. Aufzuchtphase: „Nursery Phase“: Es werden Postlarven in hoher Dichte kultiviert, bis sie in sogenannte „Grow-out Ponds“, Becken, in denen sie ihre Marktreife erreichen, umgesiedelt werden. Dieser 2-Phasenproduktionszyklus fasst 150-200 Tiere pro m³. Die Tiere werden mit einer proteinreichen Diät versorgt und beenden die Aufzuchtphase nach 25 Tagen.

Im 1-Phasenproduktionszyklus werden die Larven nach einer Akklimatisationsphase, in der sie sich an den Salzgehalt und die Wassertemperatur gewöhnen können, direkt in die „Grow-out Ponds“ umgesetzt (Rosenberry, 1991).

2. Grow-out Ponds: Hier findet die Produktion der marktfähigen Endprodukte statt. Nach 3-6 Monaten haben die Tiere ihre Marktgröße erreicht. In heißen Ländern werden pro Jahr drei Generationen herangezogen, in kühleren Ländern nur eine (Rosenberry, 1991).

Umweltbedingungen für die Shrimpszucht:

Das stärkste Wachstum und die größte Gewichtszunahme liegen bei Salinitäten von 5-15 ppt. Bray und Mitarbeiter (1994) hielten juvenile *Penaeus vannamei* in Becken mit 5, 15, 25, 35 und 49 ppt für 35 Tage. Mehr als 2 g Gewichtszunahme pro Woche konnten nur bei 5 und 15 ppt erzielt werden. Die Überlebensrate war jedoch bei allen Salzgehalten gleich. Staples und Heales (1991) zeigten, dass eine Abweichung von der Temperatur bedeutendere Effekte auf das Überleben und die Entwicklung besitzt als Abweichungen vom Salzgehalt. Die höchste Überlebensrate ermittelten sie bei 20°C und 20 ppt.

Ein pH-Wert von 3,7 ruft Letaleffekte hervor (Allan und Maguire, 1992), der Minimum-pH-Wert, definiert als der pH-Wert, der das Wachstum um 5% innerhalb von 23 Tagen reduziert, beträgt laut Allan und Maguire (1992) 5,9. Bei einem pH-Wert von 7,9 und 30 ppt Salinität treten keinerlei wachstumsdepressiven Veränderungen auf (Allan und Maguire, 1992).

Ammoniak im Wasser wird bei zunehmender Entwicklung aufgrund steigender osmoregulierender Fähigkeiten besser vertragen. Die letale Konzentration beträgt nach 96 stündiger Exposition bei Nauplien 0,5 mg/l Wasser, bei ersten Postlarven 1,3 mg/l Wasser und bei Juvenilen 3,1 mg/l Wasser (Lin et al., 1993a). Ist Ammoniak permanent in nicht-letalen Konzentrationen im Wasser vorhanden, hemmt es die Gewichtszunahme der Tiere, nicht jedoch das Längenwachstum, da es zu einer durch Ammoniak induzierten Häutungsfrequenzsteigerung kommt (Chen und Kou, 1992). Bei starker konstanter Ammoniakbelastung kommt es im Tier zu einem Wechsel vom proteindominanten Metabolismus zu einem lipiddominanten Stoffwechsel. Die Sauerstoffnachfrage ist bei Ammoniakbelastung stark erhöht, was in einem anaeroben Stoffwechsel resultiert. Durch die verminderte Oxyhaemocyaninkonzentration schaltet der Stoffwechsel auf die Energiebereitstellung aus Lipidspeichern um. Zusätzlich wird die Ammoniakausscheidung gehemmt (Chen und Lai, 1993; Racotta und Hernandez-Herrera, 2000).

Beste Wachstumsergebnisse ergeben sich sodann bei Salinitäten von 5-25 ppt, in 20°C warmen, ammoniakfreien Wasser, das einen pH-Wert von 7,8 besitzen sollte.

10.1.1.4. *Biologie der Vermehrung*

Die Paarung findet nachts statt, wenn sich das weibliche Tier in der Zwischenhäutungsphase C4 befindet. Das Männchen dreht sodann das Weibchen auf den Rücken und umklammert dieses. Kurz darauf wird das Spermium über das Petasma zum Thelycum des Weibchens übertragen. Die Eier, die eine Zahl von bis zu 70000 Stück pro Tier erreichen können, werden ins freie Wasser gegeben und sinken zu Boden. 13-14 Stunden nach der Eiablage schlüpfen Naupliuslarven, denen 6 Nauplienstadien folgen. Diese ernähren sich vom Dotter und entwickeln sich nach 36-87 Stunden zum ersten Zoeastadium, auf das das erste Mysisstadium folgt. Nach dreimaliger Häutung erscheint das erste Postlarvalstadium, welches in seiner äußeren Form dem Adulttier entspricht. Nach 20-22 Häutungen ist das endgültige Adultstadium erreicht (Bioinformatics Center, 1998a; Bioinformatics Center, 1998b; Yano et al., 1988). Alfaro und Mitarbeiter (1993) und Montoya (2001) beschrieben Veränderungen im männlichen Geschlechtstrakt, die zu Einbußen in Zuchtanlagen führen können. Melanisationen im Reproduktionstrakt von *Penaeus setiferus* fielen auf und führten zu einem verminderten Paarungserfolg. Ursächlich dafür waren die Erreger *Vibrio alginolyticus*, *Pseudomonas putrefaciens* und ein weiteres unklassifiziertes Bakterium. Diese als „Male-Reproductive Blackening Disease“ bezeichnete Erkrankung beeinflusst die Fortpflanzungsqualität in Zuchtanlagen von *Penaeus setiferus* und tritt sporadisch immer wieder auf.

10.1.1.5. *Auf dem Markt erhältliche Spezies und ihr Vorkommen*

Drei Viertel der auf dem Markt angebotenen Shrimps sind Wildfänge, 70% davon sind Warmwasserspezies. Ungefähr 40 verschiedene Arten werden für den Verzehr verwendet (Cascorbi, 2004; Greenpeace, 2003a,b). Im Folgenden sollen einige wichtige Shrimpsarten mit ihrem Anteil am Weltmarkt aufgelistet werden.

Penaeus monodon, Giant Tiger Prawn, kommt im Indischen und Südostasiatischen Pazifik vor. Die Größe beträgt 15-33 cm. Kleine Exemplare werden als King Prawn verkauft. Der Anteil am Weltmarkt beträgt über 56%, laut Greenpeace (Greenpeace, 2003b). Cascorbi (2004) nennt dagegen einen 47%igen Weltmarktanteil.

Penaeus vannamei, Pacific/Western White Shrimp, findet sich im Pazifik von Süd- und Zentralamerika, wo sich auch die meisten Zuchtanlagen befinden. Mit anteiligen 16% werden sie weniger stark gehandelt als *Penaeus monodon* (Cascorbi, 2004; Greenpeace, 2003b).

Penaeus japonicus, Japanese Kuruma Shrimp, stellt mit nur 1% Anteil am Weltmarkt eine gering nachgefragte Spezies dar. Zu erklären ist der geringe Marktanteil durch eine größtenteils auf Japan beschränkte Nachfrage und Verkauf. Hier werden die Tiere sehr teuer gehandelt (100US Dollar/100g) und gelten als Spezialität. *Penaeus japonicus* kommt frei im Indischen Ozean und Südwestpazifik vor.

Penaeus chinensis, Fleshy Prawn, wird in China und Westkorea gezüchtet. Der Weltmarktanteil beträgt laut Greenpeace 6%, laut Cascorbi (2004) 14%. Ein Ende der 1980er bis Anfang der 1990er Jahre aufgetretener Boom in der Nachfrage von *Penaeus chinensis* führte zu einer weltweiten Vermarktung. Heute wird *Penaeus chinensis* nur noch in China angeboten.

Penaeus setiferus werden meist nur als „Shrimps“ bezeichnet. Sie kommen an der amerikanischen Ostküste vor.

Penaeus stylirostris werden im Handel als „Western Blue Shrimps“ verkauft.

Greenpeace gibt weder über den Marktanteil von *Penaeus setiferus* noch von *Penaeus stylirostris* Auskunft.

Crangon crangon, Nordseegarnele/Krabbe/Nordseekrabbe/Brown Shrimp/Crevette grise, *Palaemon serratus*, Pink Shrimp und *Palaemon squilla* sind Vertreter, die vor allem in Westeuropa vermarktet werden (Cascorbi, 2004; Greenpeace, 2003a,b).

10.1.1.6. Produktformen nach Cascorbi (2004)

Innerhalb der Angebote auf dem Markt können verschiedene Produktformen unterschieden werden. Diese Einteilung in verschiedene Produktformen besitzt einen amerikanischen Ursprung, ist aber auch in europäischen Ländern zu finden. Der Basiseinteilung in roh oder gekocht folgt eine weitere Unterscheidung in frisch oder gefroren. Bei gefrorenen Shrimps unterscheidet man zwischen verschiedenen Angeboten:

- a) Tiere ohne Cephalothorax aber mit Carapax, die ungekocht und daher von graugrüner Farbe sind („green headless“);
- b) Tiere ohne Cephalothorax und Carapax, gepuhlt („peeled“);
- c) Tiere ohne Cephalothorax und Carapax, gepuhlt und ausgenommen;
- d) „cleaned“; gewaschene Tiere, gepuhlt und ausgenommen;
- e) gekocht, mit Carapax;
- f) Stücke, Shrimpsstücke mit weniger als 4 oder 5 Segmenten.

(Cascorbi, 2004)

10.1.1.7. *Gesundheitsmanagement in der Shrimpsindustrie*

Der limitierende Faktor in der Shrimpsindustrie ist eindeutig das Auftreten von Erkrankungen. In den 1990ern beherrschten zwei Krankheiten die asiatische Industrie: die virale White Spot Disease und das Taurasyndrom. Beide Erkrankungen breiteten sich durch infizierte Bruten aus und traten kurz nach Erscheinen in Asien auch in den USA auf. Viele Shrimpsfarmer verloren ihre Existenz (Cascorbi, 2004; Main und Laramore, 1999).

Die Gesundheit in einem Shrimpszuchtssystem wird anhand verschiedener Parameter bestimmt:

Die Überlebensrate wird anhand der Menge der zu ersetzenden Shrimps in einer bestimmten Zeit geschätzt.

Die Mortalität bedeutet die Zahl der toten Tiere in einer bestimmten Zeit (täglich, wöchentlich, monatlich) und kann auch für die Infektiosität einer bestimmten Krankheit stehen. Erhöhte Mortalitätsraten sind daher eine Antwort auf Erkrankungen im System oder auf ein fehlerhaftes Management.

Die Wachstumsrate der Tiere, die wöchentliche Zunahme in Gramm, wird ebenfalls durch Krankheiten und störende Umwelteinflüsse beeinflusst. *Penaeus vannamei* nimmt unter Normalbedingungen 2,5 g/Woche zu. Eine wöchentliche Zunahme unter 0,5 Gramm pro Woche ist zu gering und sollte Aufmerksamkeit erregen. Ebenso ist eine auffallende Größenvariation innerhalb gleichaltriger Individuen eine Antwort auf Störeinflüsse.

Das Verhalten und die Färbung der Tiere geben Aufschluss auf deren Wohlbefinden und sind wichtig in der Diagnostik von Erkrankungen. Tägliche Kontrollen sollten in Zuchtanlagen durchgeführt werden. Zur Bewertung der Gesundheit der Tiere können verschiedene Tests durchgeführt werden:

Stresstest: *Penaeus vannamei*-Larven werden einem thermalen Schock oder einer abrupten pH-Änderung des Wassers ausgesetzt. Danach wird die Überlebenszeit nach einer definierten Zeitspanne ermittelt, die dann Auskunft über die Larvenqualität gibt.

Kiemenzustand: Hier wird die Struktur des Kiemengewebes beurteilt, um so Aussagen über den Zustand des respiratorischen Systems treffen zu können.

Inhalt des Verdauungstraktes: Es werden stichprobenartig Tiere aus Becken entnommen und auf die Füllung des Darmes hin untersucht. Gesunde Tiere nehmen ständig Nahrung auf und ihr Verdauungstrakt ist immer gefüllt (Cascorbi, 2004).

Präventionsmaßnahmen zur Verhinderung von Krankheiten:

Biosicherheit steht in Zuchtanlagen an erster Stelle. Dies bezeichnet alle Maßnahmen, die dazu dienen, die Tiere vor Krankheiten zu schützen. Der beste Weg ist die Verwendung von spezifisch-pathogenfreien Shrimps und Quarantäne für Tiere aus anderen Betrieben.

Desweiteren werden seit geraumer Zeit Probiotika immer häufiger eingesetzt. Verschiedene Stämme von *Bacillus subtilis* können die Septikämiegefahr senken und stärken das Immunsystem. Als Richtdosis werden 1-100 Millionen probiotische Zellen/ml Wasser genannt, wobei die niedrigere Dosis bei einem frischen System, beispielsweise bei Neubesatz, die hohe Dosis bei einem alten System mit bestehender Keimflora angebracht ist. Alle zwei bis drei Wochen sollte das Wasser erneut mit Probiotika versetzt werden. Probiotische Bakterien produzieren eine Vielzahl von proteolytischen Enzymen, die dazu beitragen, dass Fäkalien und Futterreste weiter abgebaut werden. Probiotische Bakterien verdrängen zudem pathogene Bakterien aufgrund kompetitiver Prozesse und unterstützen die Funktion der körpereigenen Mikroflora. Sie werden als Mono- oder Mischkulturen zugegeben. *Bacillus*-Arten werden verwendet, da sie weder Resistenzgene besitzen noch einen Gebrauch von Virulenzplasmiden von Vibrionen machen (Moriarty, 1999; Rengpipat et al., 1998; Rengpipat et al., 2003).

Chang und Mitarbeiter (2000) konnten zeigen, dass β -Glucan von *Schizophyllum commune* die Resistenz gegenüber viraler Weißfleckenerkrankung bei *Penaeus monodon* bei einer Exposition von 15 Tagen bei Postlarven und von 20 Tagen bei Juvenilen stark erhöht. Itami und Mitarbeiter (1998) bewiesen, dass es nach Verabreichung von Peptidoglycan aus *Bifidobacterium thermophilum* zu einer Resistenzhöhung bei *Penaeus japonicus* gegenüber Vibrioseerregern kam. Hefezusatz schützt laut Burgents und Mitarbeitern (2004) vor einem Verlust von Krankheitsresistenzen. Trotz dieser Erkenntnisse werden Probiotika noch nicht routinemäßig in Shrimpsaquakulturen eingesetzt, nicht zuletzt wegen Unkenntnis über entsprechende Dosierungen. Es gibt zur Zeit nur wenig Berichte, die über den Einsatz von Probiotika in der Shrimpsaquakultur, respektive über Dosierungen, informieren. Scholz und Mitarbeiter (1999) wiesen jedoch darauf hin, dass eine 7-tägige Diät mit einem 1%igen Zusatz von *Saccharomyces cerevisiae* die Resistenz gegenüber *Vibrio harveyi* bei *Penaeus vannamei* stark erhöhe. Ein 0,1%-iger Zusatz von β -Glucan verringere dagegen die Abwehrkraft. In einem klaren Gegensatz zu Scholz und Mitarbeitern (1999) steht die Aussage von Sung und Mitarbeitern (1994), die zeigen konnten, dass β -Glucan die Phenoloxidaseaktivität kurzzeitig erhöhen konnte.

In Zukunft könnten Aussagen über den immunologischen Zustand von Shrimps anhand von Messungen der Phenoloxidaseaktivität und anhand Haematocytenzählungen hilfreich sein, Krankheiten im Vorfeld entgegen wirken zu können und krankheitsresistente Zuchtstämme zu erhalten (Rodriguez und Le Moullac, 2000).

10.1.1.8. *HACCP in Aquakulturen*

In den letzten Jahren sind Meeresfrüchte, insbesondere Krustentiere, aufgrund Antibiotikarückstände in Verruf geraten. Hohe Besatzdichten in Aquakulturen führen zu einer verstärkten Ansammlung von Fäkalien und Futterresten. Diese bieten Bakterien einen perfekten Nährboden. Um dies kontrollieren zu können, werden Antibiotika hinzugegeben. Die Gaben sind zumeist prophylaktischer Natur, werden sie therapeutisch eingesetzt, übersteigen sie prophylaktische Dosierungen immens. Zudem wirken Antibiotika auch in der Shrimpszucht wachstumsfördernd (Willis et al., 1999). Willis und Mitarbeiter (1999) stellten fest, dass in 23 von 98 untersuchten Proben, die nach Großbritannien importiert worden waren, Antibiotikarückstände zu finden waren. Zusätzlich fiel auf, dass bei einem Teil der untersuchten Tiere Bakterien mit erhöhten Antibiotikaresistenzen auftraten. Genaue Daten über die verwendeten Mengen von eingesetzten Antibiotika gibt es nicht. Daher muss vermutet werden, dass es eine hohe Dunkelziffer von eingesetzten Antibiotika gibt. Das einzige Land, das über derartige Daten verfügt, ist Norwegen (GESAMP, 1997; Reilly und Käferstein, 1997).

Aufgrund der intensiven Massenhaltung kämpfen die Systeme mit zahlreichen Krankheitserregern, denen man zu Beginn der Aquakulturen, besonders in Südostasien, mit Chemikalien aus der Landwirtschaft Einhalt zu gebieten versuchte. Diese Mittel wurden jedoch nie auf ihre Unschädlichkeit im Hinblick auf die menschliche Gesundheit geprüft (GESAMP, 1997). Daher baute Japan in den 1990ern ein Pflichtprogramm zur Inspektion für südostasiatische Shrimps auf, worauf Thailand mit einem Monitoringprogramm und diversen Richtlinien für die Shrimpszucht reagierte. Sinkende Antibiotikarückstände waren kurz darauf das Ergebnis (Macintosh und Phillips, 1992; Rosenberry, 1991).

Das bis dato häufigste eingesetzte Medikament in der Shrimpsaquakultur ist Chloramphenicol. Die Anwendung in der Tierzucht und Rückstände in Lebensmitteln sind seit 1994 in der EU untersagt. In vielen shrimpsproduzierenden Ländern, v.a. in China, ist die Anwendung jedoch nicht geregelt, was in einem sorglosen Umgang mit diesem Mittel resultiert (Reilly und Käferstein, 1997). Seit 2002 ist daher die Einfuhr von Shrimps, aber auch von Geflügel, Honig und Kaninchen aus China in die EU untersagt. Chloramphenicol schädigt das blutbildende System, wirkt genotoxisch und carcinogen. Es stellt somit eine hohe Gefahrenstufe in der Aquakultur dar (GESAMP, 1997). Trotz allem wird es aufgrund seiner sehr effektiven Wirkung gegen Keime weiterhin eingesetzt (Munns et al., 1994).

Zur Qualitätssicherung von Produkten aus Aquakulturen werden in einigen Ländern sogenannte HACCP (Hazard Analysis and Critical Control Point)-Programme durchgeführt. Die Durchführung solcher Sicherheitskontrollen findet jedoch zumeist nur in fischverarbeitenden Betrieben statt und setzt voraus, dass zunächst wissenschaftliche Daten bezüglich der zu kontrollierenden Gefahrenpunkte vorhanden sind. Desweiteren muss auch das Personal auf diesem Sektor geschult sein und in der Lage sein eine „Good Aquaculture Practice“ durchführen zu können (Reilly und Käferstein, 1997). In tropischen Shrimpszuchten sieht dies jedoch anders aus.

Da sehr viele kleine Betriebe mit relativ einfacher Ausstattung an der Produktion beteiligt sind und Personal nicht ausreichend ausgebildet ist, finden hier kaum Kontrollen statt. Thailand jedoch holte nach Aufbau eines Pflichtprogramms zur Inspektion südostasiatischer Shrimps in Japan mit einem Monitoringprogramm auf, das auf einem HACCP-Konzept beruht. Die zu kontrollierenden Bereiche hat Thailand im Aufbau der Becken, in der Wasserbereitung, im Farmmanagement, im Futtermanagement, in der Kontrolle der Antibiotika- und Chemikaliengaben, im Fangsystem und in der weiteren Verarbeitung bestimmt. In diesen Bereichen werden kritische Punkte identifiziert und unter weitere Kontrollen gestellt. Mittlerweile müssen alle Shrimpsfarmen in Thailand registriert sein und eine Tätigkeitserlaubnis aufweisen. Von den Shrimpszuchtanlagen müssen verschiedene Auflagen beachtet werden. Zum einen müssen Becken zur Wasseraufbereitung vorhanden sein, zum anderen dürfen Abwässer nicht mehr in öffentliche Gewässer geleitet werden. Die Registrierung der Anlagen findet beim „Coastal Aquaculture and Fisheries Research and Development Bureau“ statt. Kontrollen des Futters werden durch ein „Feed Research and Control Institute“ durchgeführt. Angewendete Antibiotika werden vom „Costal Aquaculture Health Research Institute“ kontrolliert. Dies soll nur zeigen, dass zumindest Thailand auf die Reaktion in anderen Ländern auf mit Antibiotika versetzte Shrimps reagiert hat (Reilly und Käferstein, 1997; Tookwinas und Keerativiriyaporn, 2004).

10.1.2. *Macrobrachium rosenbergii*, Freshwater Prawn, Rosenbergarnele, Scampi

10.1.2.1. *Zugehörigkeit und anatomische Besonderheit*

Die Rosenbergarnele gehört zur Gruppe der Natantia mit der Familie der Palaemonidae. Sie erscheint transparent blau mit orangen Flecken in der mittleren Höhe des Abdominalsegmentes. Die Tiere besitzen 10 obere und 7 untere Rostraldornen, sowie Dornen auf den Scherenbeinen. Die weiblichen Tiere besitzen kleinere Scheren als ihre männlichen Artgenossen, deren Scheren zudem bis zum Ende hin blau gefärbt sind. Die Rosenbergarnele gilt im Allgemeinen mit 13 cm in 10 Monaten als schnellwachsend; ihre Adultgröße beträgt im Schnitt 25 cm (Spotts, 1981).

10.1.2.2. *Wirtschaftliche Bedeutung und Haltung*

Macrobrachium rosenbergii ist eine bedeutende Garnelenart in der Süßwasseraquakultur. Vor allem in Südostasien wird eine intensive Produktion in überfluteten Reisfeldern in Form von extensiver Aquakultur betrieben. Aquakulturen finden sich in Vietnam, Thailand, Taiwan, China, aber auch in Bangladesh, Brasilien, Australien, Papua Neu Guinea und Israel. 1998 betrug die weltweite Zuchtmenge 130313 Tonnen, wobei Vietnam mit jährlichen 5000-8000 Tonnen vertreten ist. Im Vergleich zur vietnamesischen *Penaeus monodon*-Produktion mit jährlichen 50000 Tonnen erscheinen die 5000-8000 Tonnen für eine Garnele mit einem hohen Exportwert von US\$ 10/kg Garnele relativ gering (FAO, 2000). Daher ist dies beispielsweise für Vietnam ein Grund, die *Rosenbergii*-Aquakultur zu fördern. Dies geschieht durch reisefeldkombinierte Aquakulturen. Jungtiere werden als Wildfänge in die 0,2-0,3 m tiefen Reisfelder entlassen, entwickeln sich und vermehren sich hier. Das Startgewicht der Tiere liegt bei 5-6 g; die Besatzdichte ist mit 0,5-2 Tieren pro Quadratmeter sehr gering gewählt, um einen Überbesatz zu vermeiden. Eine Zufütterung entfällt, so dass die Tiere auf Nahrung in den Feldern angewiesen sind. Die Kultivierungsperiode dauert 4-8 Monate, allerdings mit geringen Ertragsdichten (150-180 kg/ha) aufgrund fehlender Zufütterung. Die Verwendung von Wildfängen beruht auf der Tatsache, dass Wildfänge Eier von besserer Qualität produzieren und somit für eine sicherere Nachkommenschaft sorgen als künstlich aufgezogene Tiere. Jedoch reduziert der Einsatz von Wildfängen das natürliche Vorkommen der Garnele, was wiederum den Ertrag in der Aquakultur vermindert (Spotts, 1981; Wilder et al., 1999). Der Versuch einer Hybridzucht durch Paarung von *Macrobrachium rosenbergii* mit *Macrobrachium carcinus* scheiterte, da die Embryonalentwicklung nicht weiter als bis zum Gastrulastadium eintrat und so war auch die Idee einer möglichen Schonung von Wildbeständen gescheitert (Graziani et al., 2003).

Durch Zufütterung erzielen die USA einen sehr viel höheren Ertrag in kürzerer Zeit. Es werden hier 1500-2000 kg/ha in drei Monaten produziert. Die Zucht geschieht hier jedoch unter gemä-

Bigten Klimabedingungen und ist nur in den Sommermonaten für eine Zeitspanne von 100-150 Tagen durchführbar. Die Wassertemperatur sollte hier dann 26-30°C betragen, der pH-Wert des Wassers liegt optimal bei 7,2-8,4 (Chen und Chen, 2003; Spotts, 1981). Aufgrund der schwankenden Anzahl nutzbarer Sommertage wird ein besonderes Augenmerk auf die Aufzucht von Jungtieren mit adäquatem Gewicht gelegt. Um marktfähige Tiere mit Gewichten von 30-60 g zu erhalten, werden Jungtiere von 0,3-0,5 g benötigt, die dann innerhalb von 45-60 Tagen aufgezogen werden. Die Brut wird im Winter in Überwinterungstanks gehalten. Hieraus werden die größten Männchen und Weibchen bestimmt, die einen guten Zuchterfolg versprechen sollen. Der Paarungszeitpunkt wird so errechnet, dass der Schlupf der Larven etwa 4 Monate vor dem Belegen der Produktionstanks liegt. Dies ist somit im späten Winter. In der Aufzuchtphase erhalten die Larven eine protein- (46,2% XP) und fettreiche (37,4% XL) Diät mit Alginatzusatz. Nach der Aufzuchtphase sollten die Postlarven ein Gewicht von über 0,3 g besitzen. Die Tiere werden nach ihrer Größe sortiert, da große Tiere einen wachstumshemmenden Effekt auf schwächere Tiere ausüben. Werden die starken Tiere entfernt, entwickeln sich die kleineren durch verstärktes Wachstum und holen so in ihrer Größe wieder auf. Die derart sortierten Garnelen werden dann in entsprechende Tanks („Grow-out ponds“) gegeben. In diesen „Grow-out ponds“ werden die Tiere zu marktfähigen Adulten heranreifen. Die Wassertemperatur liegt in diesen Becken bei 28-31°C. Die „Ernte“ findet nach 45-60 Tagen statt, spätestens jedoch bevor die Wassertanks eine Temperatur von unter 17°C besitzen. Unter 17°C kommt es ansonsten zu vermehrter Mortalität (deBruyn et al., 2004; Spotts, 1981; Tidwell et al., 2003; Tidwell et al., 2005).

Den Nährstoffbedarf von *Macrobrachium rosenbergii* in der Aufzuchtphase ermittelten Mitra und Mitarbeiter (2005). Um adäquate Zuchtergebnisse und eine entsprechende Marktreife zu erhalten, ist eine nährstoffreiche Diät essentiell. Das Futter sollte einen Proteingehalt von 35-40 XP besitzen. Tidwell und Mitarbeiter (2003) gaben sogar einen benötigten Proteinbedarf von 46,2 % XP an. Aufgrund einer hohen Amylaseaktivität (Mitra et al., 2005), die darauf schließen lässt, dass die Tiere ihre Energie hauptsächlich aus der Verstoffwechslung von Kohlenhydraten, gefolgt von Lipiden und Proteinen, gewinnen, sollten komplexe Polysaccharide, wie Stärke und Dextrin, verwendet werden (Mitra et al., 2005).

Macrobrachium rosenbergii ist wie alle anderen Crustaceen unfähig Cholesterol zu produzieren. Dies ist durch ein Fehlen der 3-Hydroxy-3-Methyl-glutaryl-CoA-Reduktase bedingt. Daher wird Cholesterol zu 0,3-0,6% in Diäten angeboten. Zu niedrige Cholesterollevel reduzieren im Allgemeinen die Ei- und Larvenqualität.

Crustaceen besitzen eine schlechte Phospholipid-de-Novo-Synthesefähigkeit. Daher werden basal 0,8% XL benötigt. Dies geschieht über Phosphatidylcholin in Form von Soyalecithin. Phosphatidylcholin ist essentiell für das Larvenwachstum (Mitra et al., 2005). Desweiteren werden 60-150 mg Vitamin C/kg Futter und 300 mg α -Tocopherol/kg Futter für eine erhöhte Toleranz gegen Ammoniak zugefüttert (Cavalli et al., 2003). Mineralien in Form von 3% Cal-

cium/kg Futter und 50-90 mg Zink/kg Futter sind wichtig für ein gesundes Wachstum (Mitra et al., 2005). Juvenilen ab 2 g wird Zooplankton angeboten; Adulte erhalten Würmer (Oligochaeten), Fischmehl und Shrimpsstücke.

Die tägliche Menge des Futters sollte in Aufzuchtbecken 5-8% des Körpergewichtes betragen, wobei zu beachten ist, dass der Futterbedarf mit zunehmender Größe sinkt. Adulte mit 20 g Lebendgewicht benötigen nur noch 1,5-2% Futter pro kg Körpergewicht und Tag. Eine Supplementierung sollte ab dem 7. Larvenstadium mit einer Partikelgröße von 250-1190 µm Durchmesser stattfinden (deBarros und Valenti, 2003).

10.1.2.3. *Heterogenous individual growth, HIG*

HIG beschreibt die bei *Macrobrachium rosenbergii* unterschiedlich vorkommenden männlichen Morphotypen. Die männlichen Garnelen werden in Aquakulturen aufgrund ihres Phänotyps, ihrer Größe und ihrer Dominanz in drei verschiedene Kategorien eingeteilt. Kleine Männchen, „Small male“ (SM-Männchen), mittelgroße Männchen mit orangen Scheren, „Orange-clawed“ (OC-Männchen) und große Männchen mit bläulichen Scheren, „Blue-clawed“ (BC-Männchen) werden makroskopisch unterschieden. Die Fanggewichte variieren dabei zwischen 5-250 g. Die drei unterschiedlichen Morphotypen stellen Entwicklungsstadien der männlichen Garnele dar. Die Entwicklung beginnt mit den SM-Männchen. Diese zeigen ein nicht-territoriales Verhalten, ordnen sich unter und besitzen einen durchscheinenden Körper. Das darauffolgende Stadium, das Stadium des OC-Männchens, kennzeichnet sich durch ein subdominantes Verhalten und ein starkes Wachstum aus. Innerhalb des OC-Stadiums lassen sich drei Subtypen unterscheiden: sogenannte „Weak-orange clawed“-Männchen, Tiere mit schwacher Orangefärbung der Scheren, „Strong-orange clawed“-Männchen mit tief-oranger Scherenfarbe und „Transforming-orange clawed“-Männchen, die sich auf der Schwelle zum BC-Männchen befinden. BC-Männchen besitzen bläuliche, lange Scheren und zeigen die stärkste Dominanz und Territorialität.

HIG ist daher ein limitierender Faktor im „Grow out“-System. Zu 50% finden sich im Zuchtssystem SM-Männchen mit 5-20 g Gewicht, zu 40% OC-Männchen mit 30-180 g und nur zu 10% die begehrten BC-Männchen mit 250 g Lebendgewicht.

Die wichtigste Ursache der HIG ist eine vor allem extrinsische. Ein mangelndes Raumangebot und das natürliche Territorialverhalten führen zu einem verminderten Wachstum später geschlüpfter, also kleinerer Tiere. Hat ein Männchen das Stadium des BC-Männchens erreicht, verteidigt es sein Territorium und übt einen wachstumshemmenden Effekt auf seine Artgenossen aus. Eine intrinsische Ursache sehen Tidwell und Mitarbeiter (2003) in der genetischen Festlegung der Menge des Eidotters, der Größe des Eies und im Schlupfzeitpunkt. Es schlüpfen je nach Dottermenge und Eigröße entweder kleine, langsamwachsende Larven oder große, sich

schnell entwickelnde Larven. HIG ist daher als eine Folge kumulativer Effekte extrinsischer und intrinsischer Ursachen zu verstehen.

Um HIG-Effekte zu vermeiden wird ein sogenanntes „Size-grading“ nach der Aufzuchtphase durchgeführt, wobei die Tiere nach ihrer Größe entsprechend sortiert werden (Ra'Anan et al., 1991; Ranjeet und Kurup, 2002; Tidwell et al., 2003).

10.1.2.4. Entwicklung

Die Rosenberggarnele wandert zur Eiablage in Brackwassergebiete ein, da schlüpfende Larven bis zum L 6 Stadium Brackwasserverhältnisse benötigen. Dort verbleiben die Larven mehrere Wochen, in denen sich die osmoregulatorische Kapazität im Sinne einer Expression der Na^+/K^+ -ATPase entwickelt. Schon ab dem 10. Embryonaltag beginnt die Kiemenentwicklung. Die Aktivität der ATPase steigt bis zum sechsten Larvenstadium, um mittels Hyperregulation mit schwankenden Salzgehalten fertig zu werden. Ab dem siebten Larvenstadium sinkt die Aktivität und folglich die Salinitätstoleranzbreite, was die jungen Garnelen dazu veranlasst, Süßwassergebiete aufzusuchen (Huong und Wilder, 2001).

10.2. Reptantia

10.2.1. *Homarus*, Hummer; Astacidea

10.2.1.1. Zugehörigkeit

Der Hummer gehört zur Gruppe der Decapoda. Innerhalb dieser Gruppe besteht eine Zugehörigkeit zu den Reptantia mit der Untergruppe Astacidea. Innerhalb der Astacidea lassen sich zwei Familien, Nephropidae und Palinuridae, unterscheiden. Zur Familie der Nephropidae zählt *Homarus* mit *Homarus gammarus*, europäischer Hummer, und *Homarus americanus*, amerikanischer Hummer, Atlantic Lobster, True Lobster. Zur Familie Palinuridae gehört die Languste, *Spiny Lobster/Rock Lobster*, die sich durch ein Fehlen der Scheren vom Hummer unterscheidet. Der amerikanische und europäische Hummer gehen laut Hedgecoco und Mitarbeiter (1977) aus einem gemeinsamen Vorfahren hervor.

10.2.1.2. Vorkommen

Homarus americanus findet sich im Nordwestatlantik, von Labrador bis North Carolina. Das Tier bewohnt Löcher im Meeresboden und kommt bis zu Meerestiefen von 400 m vor. Meist hält es sich jedoch in Strandnähe auf. *Homarus gammarus* findet sich dagegen ausschließlich in europäischen Gewässern wieder. Sein Vorkommen reicht von Nordnorwegen bis zum Mittelmeer, mit dem stärksten Vorkommen im Bereich der britischen Inseln (Beard und McGregor, 2004; Campbell et al., 1991; Crossin et al., 1998; Drinkwater et al., 1996).

10.2.1.3. Geschichte des Hummers und seine wirtschaftliche Bedeutung

Bis 1800 kamen Hummer, respektive *Homarus americanus*, so zahlreich vor, dass sie als „Arme-Leute-Essen“ bezeichnet wurden. Sie konnten per Hand am Strand gefangen werden und wurden an arme Menschen, Bedienstete und Gefangene verteilt. In Massachusetts rebellierten schließlich einige Bedienstete und forderten, dass sie nicht mehr als drei mal pro Woche Hummer essen wollten. 1850 wurde der kommerzielle Hummerfang im Staat Maine, USA, der heute für seinen „Maine-Hummer“ bekannt ist, eingeführt. Heute ist Maine die größte hummerproduzierende Region der USA. Obwohl die Zahl der Hummerfischer in den letzten Jahren enorm gestiegen ist, bleibt doch die Zahl der gefangenen Tiere immer noch gleich. 1892 wurden von

2600 Fischern 7983 Tonnen Hummer gefangen, 1989 konnten von 6300 Fischern 10600 Tonnen an Land gezogen werden. 1820 begann man damit Hummer zu verschiffen um so der gestiegenen Nachfrage gerecht zu werden. Zugleich wurden die Tiere in errichteten, mit Wasserzirkulation versehenen Becken gehalten, die Händlern erlaubten, die Tiere so lange zu behalten, bis für sie ein guter Preis geboten wurde.

Mittlerweile steigt der Preis für Hummer immer weiter, infolge steigender Nachfrage und Überfischung, die einen Rückgang der Tiere zur Folge hat. Wissenschaftler nennen zudem kältere Wassertemperaturen als eine weitere Ursache für sich dezimierende

Hummervorkommen. Da Hummer wärmeres Wasser zur Eiablage bevorzugen, sind kühle Temperaturen kontraproduktiv und führen zu kleiner werdenden Populationen. Bis 1988 wurden Hummer rücksichtslos gefischt. Kleine Jungtiere wurden ebenso vermarktet wie trüchtige mit Eiern behaftete Weibchen. Daher wurde 1988 per Gesetzesentwurf entschieden, dass eiertragende Weibchen wieder zurück ins Meer entlassen werden müssen, um das Hummervorkommen nicht weiter zu dezimieren. Aufgrund der stetig steigenden Nachfrage werden in näherer Zukunft Hummeraquakulturen vermehrt den Markt entlasten müssen, um die Wildbestände nicht weiter zu gefährden (Gavrilov, 2004; Gulf of Maine Aquarium, 2000).

10.2.1.4. Anatomische Besonderheiten, Farbe und Geruchssensorik

Die Scheren sind unterschiedlich stark ausgebildet, wobei die rechte zumeist größer erscheint und aufgrund dessen der Verteidigung dient und zur Jagd eingesetzt wird. Die linke Schere ist kleiner, besitzt innen scharfe Ecken und zahnartige Gebilde und dient so der Zerkleinerung von Nahrung (Beard und McGregor, 2004).

Zur Geschlechtsbestimmung kann die Form der Pleopoden herangezogen werden. Beim weiblichen Hummer erscheinen die Pleopoden separiert und filamentös; beim Männchen dagegen sind die Pleopoden zusammengelagert. Das Weibchen besitzt zudem ein breiteres Abdomen mit erweiterten Seitenplatten, an die die Eier geheftet werden. Die Geschlechtsreife tritt beim weiblichen Tier mit einer Carapaxlänge von 80-85 mm (Beard und McGregor, 2004) (108,1 mm, (Campbell und Robinson, 1983)) und einem Alter von 5-6 Jahren ein. Männliche Hummer werden früher geschlechtsreif (Beard und McGregor, 2004).

Zur Unterscheidung von *Homarus gammarus* und *Homarus americanus* wird die Bestachelung des Rostrums herangezogen. Während *Homarus gammarus* keinerlei Stacheln auf seinem Rostrum aufweist, befinden sich bei *Homarus americanus* gut entwickelte Stacheln am Rostrum. Die Stacheln an den Scheren sind beim europäischen Vertreter weiß, die Farbe der Scherenunterseite erscheint cremig-weiß bis zart-rot. Der amerikanische Hummer besitzt rote Scherenstacheln, wobei die Scherenunterseite orange-rot leuchtet (Beard und McGregor, 2004).

Die natürliche Farbe des Hummers ist grünlich-grau. Das verantwortliche Pigment ist Astaxanthin, das an Proteine gebunden ist. Beim Kochen des Hummers wird das Pigment aus seiner Proteinbindung herausgelöst und erscheint wieder rot. Astaxanthin kommt in vier verschiedenen Formen vor: frei in der Epidermis unter der Cuticula und gebunden in einem von drei Karotinoidproteinkomplexen. Die Karotinoidproteinkomplexe werden als α - und β -Crustacyanin und als Crustochrin bezeichnet. Die beiden erstgenannten kommen in der Cuticula vor, wobei die α -Form, die dominante Variante darstellt. Crustochrin befindet sich dagegen in der Epicuticula. Astaxanthin ist typischerweise rot, erscheint aber in der β -Form purpurfarben, in der α -Form blau. In der Crustochrinvariante ist Astaxanthin gelb. Die phänotypische Färbung des Hummers ergibt sich dann aus einer Überlagerung der verschiedenen Farben. Hummer mit wenig Astaxanthin, fehlendem β -Crustacyanin und keinerlei freivorkommendem Astaxanthin erscheinen aufgrund einer vermehrten Bindung des wenigen Astaxanthins an α -Crustacyanin blau (Tlustý und Hyland, 2005).

Da die Geruchssensorik besonders intensiv beim Hummer erforscht wurde und wird, soll sie in diesem Abschnitt speziell beschrieben werden.

Die Aesthetasken exprimieren die für die Geruchssensorik nötigen Proteine: $G\alpha$ -Proteine, Phospholipase und IP_3 -Rezeptoren, welche in den „outer dendritic segments“ lokalisiert sind. Wird ein Duftstoff von den Antennen aufgespürt, bindet er an einen Rezeptor der Aesthetasken. Gleich darauf wird die für die Geruchssensorik spezifische Signaltransduktionskaskade aktiviert. Durch Aktivierung des $G\alpha$ - Proteins, ein G-Protein der G_q -Familie, kommt es zur Ak-

tivierung einer Phospholipase C_{β} , die eine Spaltung von Phosphatidylinosindiphosphat der Plasmamembran in Inositol-1,4,5-triphosphat (IP_3) und Diacylglycerol initiiert. IP_3 bindet an den entsprechenden Rezeptor der „outer dendritic segments“, der mit einem „Transient Receptor Channel“, TRP, kommuniziert. Dieser natriumabhängige, nicht-selektive Kationenkanal bewirkt durch ein Einströmen von Kationen eine Depolarisation der Membran. In 50% aller Hummer existiert neben dem IP_3 -Weg noch ein cAMP-Mechanismus, der durch eine Phospholipase C aktiviert wird. Durch beide Wege wird ein hyperpolarisierendes Rezeptorpotential der Riechzelle veranlasst (Ache und Zhainazarow, 1995; Bobkov und Ache, 2005; Hatt und Ache, 1994; Munger et al., 2000; Stepanyan et al., 2004; Xu und McClintock, 1999). Laut Zhainazarov und Ache (1998) und Zhainazarov und Mitarbeitern (1998) induziert der cAMP-Weg eine Aktivierung von Natriumkanälen, die eine Erhöhung der intrazellulären Natriumkonzentration mit sich führt (30-80 mM). Diese intrazelluläre Erhöhung der Natriumkonzentration ist Grundlage für die Aktivität von TRPs.

10.2.1.5. Entwicklung

Die weiblichen Tiere tragen bis zu 10000 Eiern. Die mittlere Tragezeit bis zum Schlupf beträgt bei einer Wassertemperatur von 10,4°C 11 Monate, ist jedoch kürzer bei höherer Wassertemperatur und länger bei kälterem Wasser (Branford, 1978; Perkins, 1972). Nach der Tragezeit entwickeln sich nur ca. 10 Eier weiter (Incze und Wahle, 1991). Während der Embryonalentwicklung ändern die Eier ihre Farbe von olivgrün über schwarz zu rot (Beard und McGregor, 2004). Es schlüpft eine Naupliuslarve mit Medianauge und drei paarigen Anhängen: Antennulen, Antennen und Mandibeln. Durch weitere Differenzierung und Größenwachstum der Mandibeln geht aus der Naupliuslarve der Metanauplius hervor. Dieser begibt sich in Richtung Wasseroberfläche, ernährt sich von Plankton und bewegt sich mittels seiner federartigen Exopoditen der paarigen sechs Thorakalbeinchen fort (Helluy und Beltz, 1991). Dicht unter der Wasseroberfläche häuten sich die Metanauplien dreimal, wobei die erste Häutung zwischen vier Tagen und einer Woche andauern kann. Die bevorzugte Wassertemperatur für die Häutung beträgt um die 17°C (Crossin et al., 1998). Nach der letzten Metanauplienhäutung ist das Larvenstadium L 1 erreicht. 15 Tage und drei Häutungen später besitzt die Larve in ihrem vierten Stadium bereits die typische Hummerform. Die Larven sinken zu Boden und begeben sich in ein fünftes, benthisches Larvenstadium, das mehrere Jahre andauert (Cobb et al., 1989). Die Tiere verlassen ihr Versteck, das substratspezifisch aufgesucht wird (Palma et al., 1998) und aus Steinen und Geröll besteht, nur zur Nahrungssuche. Dies geschieht jedoch nur in Fällen, in denen Substrat in direkter Versteckumgebung fehlt. Gewöhnlich nehmen L 5 Substrat rund um ihr Versteck durch Einfächern in ihre Höhle mittels der Pleopoden auf (Mehrtens et al., 2005). Das Versteckangebot in der benthischen Juvenilphase ist der limitierende Faktor im Hinblick auf die Populationsdichte des Hummers und nicht, wie viele Autoren lange glaubten, das Larven-

angebot selbst. Junge L 5 verstecken sich zwischen Geröll, Steinen und Algen. Sind solche Strukturen nicht gegeben, führt dies zu verminderter Populationsdichte aufgrund des fehlenden Schutzes (Fogarty und Idoine, 1986; Hudon und Lamarche, 1989; Wahle und Steneck, 1991).

Nach einigen Jahren entwickeln sich aus den benthischen L 5 adulte Hummer.

Mit zunehmender Larvenentwicklung verändert sich auch die Anatomie des Verdauungsapparates. Bei L 1 und 2 fehlen die medialen und lateralen Zähne, wie sie beim adulten Hummer vorkommen. Diese erscheinen erst bei L 3. Rudimentäre Zahnanlagen finden sich jedoch bei L 1 und 2 in Form von langen Cuticulareihen. Die Zahnentwicklung geht mit der Umstellung bentischer Nahrung zur Nahrung adulter Tiere einher (Factor, 2005). Adulte Hummer sind omnivor und bevorzugen Aas, Krabben, Muscheln, marine Würmer und Shrimps (Anger et al., 1985; Lawton, 1987). Anger und Mitarbeiter (1985) fanden heraus, dass ein anhaltend fehlendes Nahrungsangebot zur Zeit der L 1 zu verminderter Entwicklung und zu erhöhter Mortalität führt. Die Hungerphase kann zwar einige Zeit durch Freisetzung hepatopankrealer Lipide kompensiert werden, sind die Lipidreserven jedoch erschöpft, so kommt es neben einer schlechten Entwicklung zu einer strukturellen Veränderung des hepatopankrealen Gewebes und damit zu einer Unfähigkeit weiterhin Lipide zu speichern. Die strukturellen Veränderungen charakterisieren sich als autolytische Prozesse mit einer Reduktion von Mikrovilli. Diese Ergebnisse zeigen, dass trotz Lecitotrophie benthische Nahrung eine Rolle in der Entwicklung spielt (Anger et al., 1985; Logan and Epifanio, 1978).

Eine Besonderheit bei embryonalen Hummern soll an dieser Stelle erwähnt werden. Gesunde, junge Hummer sind physiologischerweise von einem epibiontischen gram-negativen Bakterienrasen bedeckt. Dieser bakterielle Rasen schützt vor einer Lagenidiuminfektion, *Lagenidium callinectes*, einem Pilzerreger. Durch mikrobielle Produktion von 4-Hydroxyphenethylalkohol, Tyrosol, wird das Pilzwachstum gehemmt. Analog zum Hummer werden die Embryonen von *Palaemon macrodactylus* ebenfalls durch epibiontische Bakterien geschützt. Diese bilden allerdings die fungizide Substanz 2,3-Indoldion, Isatin (Gil-Turnes und Fenical, 1992).

10.2.1.6. Häutung und Wachstum

In der Proecdysis wird Calcium aus der alten Exuvie in Gastrolithen im Magen analog zu anderen Crustaceen gespeichert. In der neuen Cuticula wird Wasser gespeichert und das in den Gastrolithen gelagerte Calcium eingebracht. Durch die Absorption von Meerwasser kommt es zu einer Größenzunahme von bis zu 15% und einer Gewichtszunahme von bis zu 40-50%. Die neue Cuticula ist noch weich und muss nachhärten, was durch weiteres Einbringen von Calcium geschieht. Calcium wird durch einen basolateralen Na^+/H^+ -Antiporter im Hepatopankreas aus den Gastrolithen aufgenommen und haematogen zum Ort der Synthese neuer Cuticula

transportiert. Energetisiert wird dieser Prozess durch eine ATP-abhängige Calcium-ATPase (Duerr und Ahearn, 1996; Zhuang und Ahearn, 1998).

Die Häutung an sich ist stark temperaturabhängig und wird unter 5°C inhibiert (Crossin et al., 1998). Juvenile Hummer häuten sich mehrere Male in den ersten 2-3 Jahren, wobei die Häutungsrate mit zunehmender Körpergröße abnimmt. Adulte Hummer häuten sich nur noch ein Mal pro Jahr bis alle 2 Jahre. Verkaufsfähige Tiere erreichen ihre Marktreife erst nach 26-30 Häutungen und sind somit im Schnitt 5-7 Jahre alt (Beard und McGregor, 2004).

10.2.1.7. Paarung

Die Weibchen können sich nur nach der Häutung paaren, in einer Zeit, in der die Cuticula noch nicht vollständig gehärtet ist. Sie suchen sich ein dominantes Männchen aus, teilen mit diesem dessen Versteck und setzen Pheromone über den Urin im Bereich ihrer Antennen frei (Atema und Engstrom, 1971; Cowan und Atema, 1990). Im Gegensatz zu brachyrischen Crustaceen sucht das Hummerweibchen aktiv nach einem Paarungspartner (Atema und Cowan, 1986). Laut Atema und Cowan (1986) geben beide Geschlechter Pheromone mit dem Urin der Zwischenhäutungsphase ab, wobei jedoch das Männchen viel stärker auf die weiblichen Pheromone reagiert als das Weibchen auf männliche Pheromone. Die Pheromone des Männchens informieren den weiblichen Hummer über die Stärke der Dominanz des männlichen Tieres; die der Weibchen geben Aufschluss über die Paarungswilligkeit des weiblichen Tieres (Atema und Cowan, 1986; Breithaupt et al., 1999; Bushmann und Atema, 1997; Karnofsky und Price, 1989). Nachdem das weibliche Tier das Versteck des Männchens bezogen hat, beginnt es damit, sich zu häuten. Kurz nach der Häutung dreht der männliche Hummer das Weibchen auf den Rücken, sondert seinen Samen ab, der zu einer klebrigen Masse erhärtet und klebt diese dann dem Weibchen an die Geschlechtsöffnung. Kurz darauf werden bis zu 10000 Eier in Intervallen abgegeben, die gleichzeitig mit dem gespeicherten Samen befruchtet werden. Die befruchteten Eier werden für 9-11 Monate am ventralen Abdomen, an die Pereiopoden geheftet, getragen und regelmäßig mit dem Schwanzfächer belüftet. Während der Nachhäutungsphase bleibt das Weibchen noch im Versteck und wird bis zur vollständigen Aushärtung der Cuticula vom Männchen geschützt (Atema et al., 1995).

10.2.1.8. Verhalten

Der Hummer ist ein nachtaktives Tier. Der Beginn der Nachtaktivität wurde von Mehrtens und Mitarbeitern (2005) im Experiment bestimmt. Ab einer Carapaxlänge von 27-41 mm beginnen junge Hummer nachtaktiv zu werden und behalten die ganze Nacht hindurch diese Aktivität aufrecht. Adulte Hummer dagegen besitzen den Peak ihrer lokomotorischen Aktivität in der ersten Hälfte der Nacht. Dies könne als Antwort auf das vorangegangene Fasten am Tage verstanden werden, so Mehrtens und Mitarbeiter (2005). Nach einer Aussage von Mehrtens und Mitarbeitern (2005), in der sie Ulrich (1998) zitieren, bleiben adulte Hummer 82% der Tageszeit in ihrem Versteck, nachts jedoch nur zu 5%. Einen endogenen Rhythmus schließen die Autoren jedoch aus, da bei einer künstlichen Verlängerung der Beleuchtungszeit auf 54 Stunden ein permanentes Verbleiben im Versteck hervorrief und nicht, wie man bei einer endogenen Steuerung hätte erwarten können, ein Hervorkommen der Tiere eintreten würde. Bei einer 89 Stunden anhaltenden Dunkelheit trat genau das Gegenteil ein; 99% der Tiere verließen ihr Versteck für die Zeit der Dunkelheit. Dabei entfernten sich adulte Tiere weiter von ihrem Versteck als jüngere Artgenossen und zeigten so mehr Unabhängigkeit von ihrer Zufluchtstätte (Mehrtens et al., 2005). Der Hummer zeigt ein territoriales Verhalten und kehrt immer wieder in sein altes Versteck zurück (Ennis, 1984; Huber und Kravitz, 1995; Mehrtens et al., 2005).

10.2.1.9. Hummerhaltung

Eine adäquate Haltung ist Voraussetzung für die Gesundhaltung der Tiere (Aiken und Waddy, 1986) und ein wichtiger Faktor im Hinblick auf die Wirtschaftlichkeit einer Hummerzucht. Hummer können in verschiedenen Systemen gehalten werden. Das einfachste System stellen abgegrenzte, abgelegene Buchten dar, die zur vorübergehenden Haltung bis zur Verschiffung dienen. Sind keine Buchten vorhanden, werden häufig am Meeresboden befestigte Käfige benutzt. Diese dürfen jedoch nicht in der Nähe von Flussmündungen angebracht werden, um einen konstanten Salzgehalt zu gewährleisten.

Das aufwendigste System sind Tank-/oder Beckensysteme, die grundsätzlich alle ähnlich aufgebaut sind. Die Tanks besitzen eine Tiefe von 15-25 cm, um leicht gereinigt werden zu können. Eine glatte innere Oberfläche vermindert Abrasionsverletzungen; die runde Form der Becken verhindert ein Aggregieren der Tiere in Ecken, in denen die Sauerstoffsättigung geringer ist. Bei einem einfachen System wird frisches Meerwasser durch das Becken geschleust und wieder zurück ins Meer befördert. Die Voraussetzung ist natürlich der direkte Kontakt zur Küste und sauberes, unbelastetes Meerwasser. Ein Problem kann hierbei sein, dass durch tidenabhängige Salzgehaltsschwankungen die Beckensalinität ebenfalls nicht konstant ist. Besteht keine Möglichkeit der Verwendung von Meerwasser, werden häufig Stapelsysteme genutzt. Am Anfang dieses Systems steht eine Anlage zur Meerwassersynthese. Die Tiere werden in

mehreren Etagen übereinander gehalten, wobei das Wasser von der oberen Etage durch Löcher im Beckenboden in die nächst tiefere gelangt. Die Wasserqualität nimmt jedoch mit dem Durchlaufen einer jeden neuen Etage kontinuierlich ab, was sich für das letzte Becken durchaus als problematisch erweisen kann, werden hier keine Maßnahmen zur Wasseraufbereitung ergriffen (Beard und McGregor, 2004).

Die Wasserqualität sollte alle 24 Stunden an verschiedenen Stellen des Systems ermittelt werden. Hierbei sind besonders der Sauerstoffgehalt, die Temperatur, der Salzgehalt und die Ammoniakkonzentration wichtig.

Die Sauerstoffnachfrage steigt bei steigender Wassertemperatur, da hier die Sauerstoffbindefähigkeit der Haematocyten abnimmt. Hummer können zwar kurzzeitig niedrige Sauerstofflevel von 50% Sättigung, 4,5 mg/l bei 10°C überstehen, jedoch sollte die Sättigung stets bei 80% liegen. Werden Systeme genutzt, die ein Durchfließen von frischem Meerwasser erlauben, so ist die Sauerstoffsättigung des Wassers zunächst ausreichend, sinkt aber durch den Verbrauch der Tiere. Daher werden Sprengleranlagen eingesetzt, die die Oxygenierung des Wassers wieder erhöhen sollen. Bei hohen Umgebungstemperaturen muss die Durchflussrate des Wassers zusätzlich erhöht werden, um den nötigen Sauerstoff heran zu bringen. Beispielsweise benötigen 50 kg Hummer bei 5°C 290 Liter Meerwasser pro Stunde, um ihren Sauerstoffbedarf decken zu können. Bei 10°C wird die 1,5 fache Durchflussmenge benötigt, bei 15°C die 2,5 fache Menge. Praktisch bedeutet dies, die Tiere möglichst in kühlem Wasser bei 5-10°C zu halten, um einerseits die Sauerstoffnachfrage zu senken und andererseits Krankheiten wie Gaffkämie vorzubeugen. Die niedrigen Temperaturen werden meist durch Kühlsysteme erreicht.

Der optimale Salzgehalt für die erfolgreiche Haltung und Zucht von Hummern liegt bei 32 ppt. Der niedrigste für den Hummer erträgliche Gehalt liegt bei 27 ppt, darunter kommt es zu Schwellungen in der Region zwischen Carapax und Abdomen und zu Verhaltensänderungen (Beard und McGregor, 2004).

Ammoniak, das hauptsächliche Stoffwechselprodukt durch Exkretion, akkumuliert im Wasser. Ein Peak in der Ammoniakkonzentration tritt meist dann auf, wenn die Tiere nach einer Zeit außerhalb des Wassers wieder in die Tanks verbracht werden. Gespeicherte Exkretionsprodukte werden dann plötzlich wieder ausgeschieden. Ammoniaklevel von 6 mg/l gelten als toxisch, von 4-6 mg/l als bedenklich und bei Werten von unter 2 mg/l sollten ebenfalls Maßnahmen ergriffen werden, die Werte wieder auf 0 mg/l zu bringen. Dies geschieht durch biologische Filtersysteme. Mittels nitrifizierender Bakterien wie *Nitrosomas*-Arten wird Ammoniak zu Nitrit oxidiert. *Nitrobacter*-Arten oxidieren Nitrit dann weiter zu Nitrat. Der Aufbau einer solchen Filteranlage ist durch mehrere Schichten charakterisiert. Steinschichten, Watte und Plastikringe vergrößern die Oberfläche für das Wachstum nitrifizierender Bakterien (Beard und McGregor, 2004).

10.2.2. *Callinectes sapidus*/Blue Crab; Brachyura

10.2.2.1. *Zugehörigkeit und Vorkommen*

Callinectes sapidus gehört zur Gruppe der Decapoda. Innerhalb dieser Gruppe besteht eine Zugehörigkeit zu den Reptantia mit der Untergruppe der Brachyura, echte Krabben, Kurzschwanzkrabben. *Callinectes sapidus* zählt hier zur Familie der Portunidae. Neben *Callinectes sapidus* kommt im Brackwasser mit Salzgehalten über 15 ppt der Genus *Callinectes similis* vor. *Callinectes sapidus* findet sich dagegen auch in Gewässern unter 15 ppt, da dieser ein schwächerer Osmoregulator ist als *Callinectes sapidus*. Obwohl bei beiden ähnliche Level von Carboanhydrase- und Na^+/K^+ -ATPase-Aktivität vorhanden sind - im Sinne einer Hyperregulation – osmoreguliert *Callinectes similis* weniger effektiv. Dies liegt an einem vermehrt permeablen Kiemenepithel, das so für Ionenverluste verantwortlich ist (Henry und Cameron, 1982; Piller et al., 1995).

Callinectes sapidus kommt weltweit vor. Sowohl im westlichen Atlantik im Bereich von Neuschottland bis Uruguay, als auch an der europäischen Atlantikküste, in der Ostsee, im Schwarzmeer und im Mittelmeer ist das Tier zu finden.

10.2.2.2. *Erscheinungsbild*

Das Tier fällt zunächst durch seinen Seitwärtsgang auf. Betrachtet man es von nahem, sind vier frontale Zacken am Vorderrand des Carapax und neun Zacken am anterolateralen Rand erkennbar, die typisch für *Callinectes sapidus* sind. Die Chelipeden sind länger als die Laufbeine; am Merus befinden sich drei Zacken am Innenrand, wohingegen der Carpus keinerlei Haken aufweist. Das fünfte Laufbein ist am distalen Segment paddelartig zu einem Schwimmbein umgestaltet. Das Abdomen des Männchens ist im 3.-5. Segment fusioniert und besitzt T-Form. Das Weibchen hingegen weist eine Dreiecksform auf. Die typische Farbe der Krabbe ist blaugrün, wobei die Zangen des Männchens blau, die des Weibchens rot erscheinen. Die Laufbeine sind blau-weiß. Die Carapaxlänge ist bei beiden Geschlechtern ähnlich; die Männchen sind mit rund 9-10 cm um ca. 2 cm größer als ihre weiblichen Artgenossen. Die Carapaxbreite beträgt bei beiden bis zu 20 cm.

10.2.2.3. *Wirtschaftliche Bedeutung*

Die größte *Callinectes*-Fischerei liegt an der Chesapeake-Bay, der größten Flussmündung der USA, die zwischen Virginia und Maryland liegt. 2003 wurde die Zahl der Blauen Krabbe auf rund 867 Millionen Tiere geschätzt (Messick und Casey, 2004; Sharov et al., 2003). An der Atlantikküste von Florida liegt das Fanggewicht pro Fang gleichbleibend bei 140 Pfund, und dies seit 1988. Aufgrund des starken Vorkommens von *Callinectes sapidus* ohne Fluktuation ist die Blue Crab-Fischerei ein starker kommerzieller Zweig des Fischereiwesens in den USA. Vor dem Hintergrund der Gefahr des Überfischens wurde jedoch 1990 in den USA ein Managementplan eingeführt, der folgende Bestimmungen beinhaltet: Das Fangen eiertragender Weibchen ist untersagt, wie auch der Fang von Tieren unterhalb einer festgelegten Größengrenze. Weiterhin dürfen Fangvorrichtungen nur noch tagsüber ausgebracht werden (Florida Fish and Wildlife Conservation Commission, 2005).

10.2.2.4. *Entwicklung*

Die Paarung findet nach einer terminalen, pubertären Häutung des Weibchens in Brackwassergebieten in der Zeitspanne von Februar bis November mit einem Peak im März bis Juli und im Oktober/November statt. Die terminale Häutung bietet dem weiblichen Tier die einzige Möglichkeit sich zu paaren (Havens und McConaugha, 1990; Jivoff und Hines, 1998).

Die Paarung wird meist mit großen Männchen durchgeführt, da diese sich gegenüber schwächeren Konkurrenten besser durchsetzen können. Größere Männchen sichern zudem durch eine höhere Spermienmenge die Befruchtung der Eier. Die männliche Krabbe begleitet das Weibchen sowohl vor als auch nach der Paarung, was zum einen dem Schutze des Weibchens vor anderen Männchen dient und zum anderen durch die Spermienbildung angeregt wird. (Jivoff, 1997a; Jivoff, 1997b). Kendall und Mitarbeiter (2002) und Kendall und Wolcott (1999) konnten experimentell zeigen, dass sich die weiblichen Krabben vermehrt mit Männchen paaren, die sich bereits mit anderen Weibchen verpaart hatten. Über den Sinn kann allerdings nur hypothesisiert werden. Die Paarung mit Männchen mit einem durch vorangegangene Paarungen reduzierten Spermavolumen führt zwar zur Befruchtung von Eiern, allerdings einer geringeren Anzahl. So ist die Befruchtung auf jeden Fall sichergestellt, was bei einer Suche von noch nicht verpaarten männlichen Tieren, die unter Umständen rar sind, nicht gegeben ist.

Nach der Paarung wandern die Weibchen in Gewässer mit höherer Salinität, meist in Richtung des offenen Ozeans; die Männchen verbleiben im Brackwasser (Tankersley et al., 1998). Das Laichen geschieht drei bis vier Monate nach der Paarung im Frühjahr oder Sommer, wobei sich das Weibchen mit der Ebbe nachts ins offene Meer hinaustragen lässt und nach dem Schlüpfen der Larven wieder Gewässer mit niedrigerem Salzgehalt aufsucht (Forward et al., 2003; Tankersley et al., 1998). Es werden bis zu 14 Millionen Eier gelegt, von denen sich jedoch nur we-

nige bis zum späteren Adultstadium entwickeln. Die Eier werden bis zum Schlupf unter dem Abdomen getragen. Durch eine zunehmende Reifung der Embryonen verändert sich die Farbe der Eier von orange zu dunkelgrau (Tankersley et al., 1998).

Das Wandern der inseminierten Weibchen in Gewässer mit höherer Salinität und die Rückkehr zu niedrigeren Salzgehalten nach dem Schlupf geschieht als sogenannter „Selective Tidal Stream Transport“. Durch eine vertikale Migration im Wasser zur Wasseroberfläche zur Ebbitide kommt es zu einem Hinaustragen des Tieres ins Meer. Dort sinkt es dann zur Flutzeit auf den Meeresgrund. Nach dem Schlupf der Larven migriert das Weibchen vertikal in der Wassersäule zum Zeitpunkt der Flutide und wird wieder zur Küste getragen (Tankersley et al., 1998). Nach einem zweiwöchigen Verweilen auf dem Meeresboden schlüpfen nachts planktonische Zoelarven, denen acht Larvenstadien folgen, bevor das Megalopastadium erreicht ist. Der Schlupf wird durch Pheromone der Eier induziert. Die Pheromonkonzentration steigt mit zunehmender Embryonalentwicklung. Diese veranlassen das Weibchen zu einem rhythmischen, abdominalen Pumpen, welches dazu führt, dass die Eier aufbrechen und der Schlupf synchronisiert wird (Tankersley et al., 2002).

Das Megalopastadium erreicht durch einen nächtlichen Aufstieg in der Wassersäule zur Flutzeit die Küste. Ausgelöst wird der Aufstieg durch den durch die Flut bedingten höheren Salzgehalt des Wassers und durch Flut bedingte Turbulenzen. Ein in Richtung Küste wehender Wind erleichtert zudem den strandwärts gerichteten Transport der Larven, so berichteten diverse Autoren, wie Epifanio (1995), Forward und Mitarbeiter (1997a,b und 2003), Luckenbach und Orth, (1992), Morgan und Mitarbeiter (1996), Olmi (1994), Provenzano und Mitarbeiter (1983) und Welch und Forward (2001). Die Weiterentwicklung zum ersten Krabbenstadium geschieht in sumpfigem Gelände von Nebenflüssen und im Marschland der Gezeitenzone. Die jungen Krabben nutzen hier Seegras als Versteckmöglichkeit (Orth und van Montfrans, 1990; Wilson et al., 1987). Die Tiere, die sich hier aufhalten, zeigen eine geringere Mortalitätsrate als Tiere, die sich außerhalb dieser Seegrasbereiche aufhalten, da diese Feinde schutzlos ausgeliefert sind. Die natürlichen Feinde von *Callinectes sapidus* sind *Carcinus maenas* (deReviera et al., 2003), *Palaemonetes pugio* und *Crangon septemspinosa* (Olmi und Lipcius, 1991). Zudem weisen die jungen Krabben eine verstärkte Wachstumsrate infolge eines trophischen Vorteils auf, so Perkins-Visser und Mitarbeiter (1996). Die Metamorphose zur L 1-Larve wird durch die Vegetation und Huminsäuren induziert, während hohe Salinitäten (Meer) diese hemmen, wie Cadman und Weinstein (1988), Forward und Mitarbeiter (1994, 1996, 1997b), Guerin und Stickle (1992), Sulkin und Van Heukelem (1986) mitteilten.

Callinectes sapidus ist ein opportunistischer Fresser, der Fisch, Austern (*Crassostrea virginica*), Muscheln (*Mercernaria mercernaria*, *Mya arenaria*), Schnecken, Shrimps und andere Krabben vertilgt (Blundon und Kennedy, 1982a,b; Eggleston, 1990). *Callinectes sapidus* bevorzugt dabei kleine Beute, um die Zeit des Beuteverzehr zu minimieren (Hughes und Seed,

1981; Laughlin, 1982). Wie bei anderen Krabben kann es bei geringer Beutedichte zu einem intraspezifischen Kampf um Nahrung kommen (Arnold, 1984; Clark et al., 1999).

Die folgenden zwei Krabbenarten sind weniger als Lebensmittel bedeutend, als dass sie eher als Schädlinge bekannt sind.

10.2.3. *Carcinus maenas*, Strandkrabbe, Green Crab, European Shore Crab; Brachyura

10.2.3.1. *Zugehörigkeit und Vorkommen*

Carcinus maenas gehört wie *Callinectes sapidus* zu den brachyurischen Decapoden und hier zur Familie der Portunidae.

Carcinus maenas kommt an allen europäischen Küsten, insbesondere im Bereich der Gezeitenzonen vor. Bevorzugt werden Felsenküsten und Flachwasser, Brackwasser und steinige Bereiche (Jensen et al., 2002). Ursprünglich kamen die Tiere nur in Nordwesteuropa von Norwegen bis Mauritien vor. Populationen wurden auf den Faröerinseln und Island entdeckt. Die Tiere wurden jedoch nach Australien, Tasmanien, Südafrika, Japan und Nordamerika eingeschleppt und verbreiteten sich hier rasend schnell (Roman und Palumbi, 2004). In den USA wurde die Krabbe zuerst 1989 in der San Francisco Bucht entdeckt (Yamada, 2001). Hat sich das Tier erst einmal akklimatisiert, verbreitet es sich schnell und beeinflusst die Bevölkerungsstrukturen einheimischer Krabbenspezies stark. *Carcinus maenas* besitzt eine für seine schnelle Besiedlung breite Umwelttoleranz, die sich unter anderem durch seine euryhaline Eigenschaft charakterisiert (Cieluch et al., 2004). Eine hohe Fruchtbarkeit ist desweiteren für eine schnelle Ausbreitung verantwortlich (Cohen et al., 1995).

Die Tiere finden sich vor allem im Bereich der Gezeitenzone und besitzen eine hohe Salinitätstoleranz. Salzgehalte von 10 bis 33 ppt werden toleriert, sogar Minimalwerte von 1,4 ppt Salinität kann den Tieren nichts anhaben (Hitchcock et al., 2003). Eine breite Temperaturtoleranz von -1°C bis $+22^{\circ}\text{C}$ mit einem Maximum von $+35^{\circ}\text{C}$ begünstigt ein schnelles Ausbreiten in verschiedenen Klimaten (Cohen et al., 1995). Temperaturen unter $+10^{\circ}\text{C}$ inhibieren jedoch das Wachstum und die Häutung (Berrill und Arsenault, 1982; Cuculescu et al., 1998).

10.2.3.2. *Erscheinungsbild*

Die sich seitwärtsbewegenden nacht- und flutaktiven Tiere besitzen eine Größe von 7x8 cm. Fünf Zacken an jeder Seite neben den kurzen Stielaugen an der Front des Carapax sind charakteristisch und ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal zu anderen Krabben, wie *Cancer magister*.

Carcinus maenas weist zwei Farbschläge auf. Die Ventralfläche der Tiere und die Gliedmaßen erscheinen entweder blass-grün bis gelb oder orange-rot, aufgrund dessen *Carcinus maenas* entweder als „Red Crab“ oder „Green Crab“ bezeichnet wird. Die rote Variante ist weniger tolerant bezüglich Umweltstress als der grüne Vertreter (McGaw und Naylor, 1992), erscheint aber größer und aggressiver, was ihr Vorteile in der Beutejagd und der Paarung bringt. Der rote Farbschlag kennzeichnet sich weiterhin durch verlängerte Zwischenhäutungsphasen aus, die sich bei hohen Wassertemperaturen jedoch verkürzen (Mohamedeen und Hartnoll, 1990; Styriehave et al., 1999; Styriehave et al., 2000). Red Crabs finden sich vermehrt im Flachwasser-gezeitenbereich, Green Crabs sind im Bereich der Gezeitenzone und in Flussmündungen vertreten (McKnight et al., 2000).

Reid und Mitarbeiter (1997) stellten die Hypothese auf, dass durch die verlängerten Zwischenhäutungsphasen ein stärkerer Carapax und kräftigere Mundwerkzeuge ausgebildet werden können, was jedoch auf Kosten der Toleranz gegenüber schwankender Umweltbedingungen geschieht. Die Rotfärbung an sich entsteht letztlich durch eine Photopigmentdenaturierung während der verlängerten Zwischenhäutungsphasen.

Männliche Krabben mit einer Größe von über 60 mm Carapaxlänge reduzieren ihre Häutungsfrequenzen im Sinne der oben beschriebenen verlängerten Zwischenhäutungsphasen, um Energie für die Paarung zu speichern. Dies geht dann einher mit einer Rotfärbung des Carapax und ist so der Grund dafür, dass Green Crabs in allen Größenvariationen, Red Crabs aber fast ausschliesslich ab 60 mm Carapaxlänge vorkommen (Styriehave et al., 2004; Wolf, 1998).

10.2.3.3. *Biologie der Vermehrung*

Die Geschlechtsreife tritt in einem Alter von einem Jahr bei einer Carapaxlänge von 40 mm ein (Grosholz und Ruiz, 1995). Nach der Häutung der weiblichen Tiere, die im Juni bis Oktober stattfindet (Nordsee), trägt das Weibchen das Männchen auf seinem Rücken, welches so einen Schutz vor Artgenossen ausübt (Berrill und Arsenault, 1982; Reid et al., 1994). Aufgrund der stärkeren Chelizeren beim roten Farbschlag sind die Red Crabs zumeist erfolgreicher in der Partnersuche und der Paarung als die grünen Vertreter. Die eiertragenden Weibchen, die bis zu 200000 Eier produzieren, suchen sodann tiefere Gewässer auf, die einen Salinitätsgehalt von über 13 ppt aufweisen (Cohen et al., 1995; Dries und Adelung, 1982). Im Frühjahr schlüpfen

nachts freischwimmende, phyto- und zooplanktonfressende Zoealarven, die zum Schlupf eine Wassertemperatur von 10-25°C benötigen (Dries und Adelung, 1976).

Die Zoea 1-Larven aggregieren bei Ebbe im Oberflächenwasser, um ein Stranden zu vermeiden (Queiroga et al., 1997; Zeng und Naylor, 1996a,b,c). Zeng und Mitarbeiter konnten 1996 im Experiment zeigen, dass sowohl Feld- als auch Laborschlüpfarven (Zoea 1) zum erwarteten Zeitpunkt der Ebbe eine vertikale Migration zur Wasseroberfläche und zum Zeitpunkt der Flut ein Absinken auf den Beckenboden durchführten. Die Autoren sahen darin bewiesen, dass eine endogen gesteuerte, tidenabhängige, semilunare (in der ersten und letzten Hälfte des Monats) Rhythmik die Larven dazu veranlasst, eine vertikale Migration durchzuführen. Da dies auch bei im Labor geschlüpften Tieren passiert, kann eine erlernte Rhythmik ausgeschlossen werden (Queiroga et al., 1994, 1997; Zeng et al., 1996a,b,c; 1999; Zeng und Naylor, 1996a). Über die Migrationssynchronisation des Schlupfes berichten diverse Autoren, wie Naylor (1958), Zeng (1996) und Zeng und Naylor (1996a,b,c). Zeng und Naylor (1996a,b,c) halten den Schlupfprozess an sich für den Migrationssynchronisator, da eine vertikale Migration direkt nach dem Schlupf und dann im 12,4 Stundenrhythmus eintritt. Die Geschwindigkeit der vertikalen Migration beträgt 0,0437-0,0599 m/s (Duchene und Queiroga, 2001).

Nach zwei Wochen und drei Häutungen ist das Megalopastadium erreicht. Die Megalopalarven aggregieren nachts bei Flut, um zur Küste transportiert zu werden (Zeng und Naylor, 1996 a,b,c). Hier verlassen die Larven das Wasser und häutet sich an Land zum Juveniltier. Die Wassertemperaturen die in den verschiedenen Entwicklungsstadien benötigt werden, wurden durch verschiedene Autoren erforscht. In der Embryonalphase sind Temperaturen um 10°C nötig. Die Zoeastadien brauchen für eine einwandfreie Entwicklung 15°C, das Megalopastadium 17,5°C (Dries und Adelung, 1976). Dawirs (1985) fügt hinzu, dass sich Zoea 1-Larven bei 6°C nicht mehr zu Zoea 2-Larven entwickeln. Zudem muss die Wassertemperatur mindestens 12°C aufweisen, um ein Erreichen des Juvenilstadiums zu ermöglichen. Anger und Mitarbeiter (1998) und Nagaraj (1993) untersuchten den Zoeaschlupf bei vier verschiedenen Temperatur- und Salinitätsleveln. Bei 10, 15, 20 und 25°C und bei 20, 25, 30 und 35 ppt Salinität fand der Schlupf bei allen möglichen Temperatur(T)/Salinitäts(S)-Kombinationen statt. Dies zeigt eine hohe Toleranzbreite der Zoealarven gegenüber unterschiedlicher T/S-Kombinationen. Die höchste Zoeaüberlebensrate konnte bei 10°C und bei einer Salinität von 30-35 ppt beobachtet werden. Bei 20 ppt und 10°C kam es zu einer Sterblichkeit von fast 50%. Die überlebenden Larven entwickelten sich zudem nicht weiter. Im Allgemeinen konnte beobachtet werden, dass es zu einer verlängerten Entwicklungsdauer bei niedrigeren Temperaturen unabhängig vom Salzgehalt des Wassers kommt.

Die Megalopastadien und Juvenilen von *Carcinus maenas* zeigen in ihrem Häutungsverhalten eine tiden- und semilunare Rhythmik. Ein verstärktes Häuten findet zum Zeitpunkt der Flut statt, um den Schutz des Wassers zu nutzen (Zeng und Naylor, 1996b; Zeng et al., 1997). Die Häutung findet monatlich bis zum Herbst statt (Abello et al., 1997; Grosholz und Ruiz, 1995).

Das Überleben der Jungtiere hängt vom Auffinden von Versteckmöglichkeiten ab. Fadenartige Grünalgen scheinen nach Moksnes und Mitarbeitern (1998) der beste Schutz zu sein.

Bei der Partnersuche sind Tiere mit großen Scheren deutlich im Vorteil. Sneddon und Mitarbeiter (1997, 2000) fanden heraus, dass allein die Scherengröße einen positiven Effekt hinsichtlich der Partnersuche besitzt, und nicht, wie von Reid und Mitarbeitern (1994) angenommen wurde, die Carapaxgröße ausschlaggebend sei (Reid et al., 1994; Sneddon et al., 1997; Sneddon et al., 2000). Bei einem Verlust der Schere sinkt die Chance einen Partner zu finden deutlich. Vor allem Red Crabs zeigten bei einer 1989 bis 1993 durchgeführten Untersuchung bis zu 20% Scherenverluste, die positiv mit der Carapaxgröße korrelierten und sich negativ auf das Finden eines Paarungspartners auswirkten. Dies liegt jedoch daran, dass Tiere mit defekten oder fehlenden Scheren sich nur unzureichend gegenüber intakten Konkurrenten durchsetzen können (Abello et al., 1994; Sekkelsten, 1988).

Hardege und Mitarbeiter (2002) bestätigten die Hypothese, dass weibliche Sexualpheromone die männlichen Tiere zum Kopulationsverhalten veranlassen, so auch Bamber und Naylor (1996), Ekerholm und Hallberg (2005), Sneddon und Mitarbeiter (2003). Männliche *Carcinus maenas* wurden in Becken eingesetzt, in denen vorher weibliche Tiere gehalten wurden. In diesen Becken befand sich weiblicher Urin im Wasser, der die Pheromone beinhaltet. Die Männchen wurden von anderen Männchen bestiegen. Steine, die mit Pheromonen besprüht worden waren, lösten ebenso Interesse aus. Über die Art der Substanz sagt der Autor leider nichts weiter, als dass es kein Steroidhormon sei.

10.2.3.4. *Carcinus maenas*-Invasion

Aufgrund der hohen Umwelttoleranz, der hohen Fruchtbarkeit und der nicht-selektiven Futterauswahl ist eine Besiedlung fast überall möglich (Roman und Palumbi, 2004). *Carcinus maenas* kann zudem eine 10-tägige Sauerstoffexposition ohne jeglichen Kontakt zu Wasser überstehen und weist dabei eine Temperaturtoleranz auf, die von 0°C bis 33°C reicht (Roman und Palumbi, 2004). Hungerperioden können bis zu drei Monaten ausgehalten werden, so Wallace (1973), der dies experimentell nachweisen konnte. Doch nicht nur eine hohe Temperaturtoleranz und Fruchtbarkeit erlauben es dem Tier sich fast überall niederzulassen, sondern auch eine hohe Toleranz gegenüber Umweltgiften ermöglichen der Krabbe ein Überleben dort, wo es für andere Spezies unmöglich erscheint. Verschiedene Autoren berichten, dass bis zu 0,5 mg Kupfer pro Liter Wasser von der Krabbe ertragen werden. Eine 5-6-tägige Kupferexposition führt bei Crustaceen im Allgemeinen zu Kiemenzellhyperplasie, Vakuolenbildung und Kiemennekrosen und anschließend zum Tode. Kupfer lagert sich im Kiemengewebe, im Hepatopankreas, im Herz und in der Hypodermis ab und verursacht Störungen in der Osmoregulatorik und Atmung mit folgender Hypoxie und Lactatakkumulation. Diese Veränderungen können

aber von *Carcinus maenas* nach 18 Tagen post expositionem überwunden werden und es folgt eine Reparatur der Defekte (Bjerregaard und Vislie, 1986; Depledge, 1984; Hill et al., 1991; Nonnotte et al., 1993; Thurberg et al., 1973).

Die weltweite Verbreitung der Krabbe geschah in drei großen Episoden. Um 1800 wurde das Tier durch einen zunehmenden Schiffverkehr zuerst verbreitet. In den Jahren 1850-1870 entstand eine weitere Krabbenverbreitung, vermutlich wiederum über die Ballasttanks der Schiffe. Um 1980-1990 wurden die Tiere neben dem Schiffverkehr auch über Fischereiprodukte und wissenschaftliche Tätigkeiten verschleppt. Die Etablierung der Krabbe geschah, neben Europa, in fünf verschiedenen gemäßigten Zonen; im Atlantik um Nord- und Südamerika, in Australien, in Südafrika und in Japan. Tropische Gewässer wurden nicht besiedelt, da die maximale Wassertemperatur für eine erfolgreiche Besiedlung bei 33-35°C liegt (Carlton und Cohen, 2003; Cohen, 1997; Cuculescu et al., 1998). Im frühen 19. Jahrhundert wurde *Carcinus maenas* an der westlichen Atlantikküste im Bereiche New Jersey und Cape Cod eingeschleppt (Audet et al., 2003). In den 60ern kam es dann zu einer Verbreitung in Richtung Norden der USA. Den ersten dokumentierten Bericht über *Carcinus maenas* an der nordamerikanischen Westküste entstand 1989 durch den Fund der Krabbe in der kalifornischen San Francisco Bay (Cohen et al., 1995). Danach breiteten sich die Tiere nach einem strengen El Niño weiter in Richtung Norden aus (Hunt et al., 1998; Yamada und Becklund, 2004). Eine nordwärtsgerichtete Larveninvasion wird mit bis zu 50 Kilometer pro Tag angegeben (Yamada und Becklund, 2004). Die genaue Art der Verschleppung ist ungewiss; vermutet werden jedoch Transporte in den Ballasttanks von Schiffen und über Algen, die als Beifang mittransportiert werden (Cohen et al., 1995).

Die Einführung nicht-heimischer Arten kann einheimische Spezies auf verschiedene Weise beeinflussen. Dies kann als Räuber, als Vektor für Parasiten und andere Krankheitserreger oder als Nahrungsmittel- und Lebensraumkonkurrent sein (Grosholz et al., 2000; Jensen et al., 2002; Mascaro und Seed, 2000). Grosholz und Mitarbeiter (2000) und Hughes und O'Brien (2001) berichteten, dass *Carcinus maenas* einen Einfluss auf verschiedene invertebrate Spezies besitzt. Nach Beobachtung der Bestandsdichten von der Muschel *Nutricolla tantilla* und *Nutricolla confusa* sowie von *Hemigrapsus oregonensis* in Kalifornien konnten jeweils eine 5-10 fache Bestandsdezimierung bereits drei Jahre nach Ankunft von *Carcinus maenas* in Kalifornien festgestellt werden. Viele einheimische Spezies seien aufgrund der räuberischen Aktivität der Krabbe um 90% dezimiert.

Den negativen Einfluss auf die kommerzielle Fischerei bezifferten Grosholz und Mitarbeiter (1996) mit 44 Millionen US-Dollars pro Jahr. Hierbei reduzierte *Carcinus maenas* kommerziell genutzte Schalentierbestände und beeinflusst zudem die Krabbenfischerei durch Dezimierung der Taschenkrebsbestände (*Cancer pagurus*) und anderer genutzter Krebsarten (Brante und Hughes, 2001; Grosholz und Ruiz, 1996; Hauck et al., 2001; Jamieson et al., 1998; McDonald et al., 2001). In Nordamerika kommt es durch *Carcinus maenas* zu signifikanten Verlusten in

Muschelzuchten. *Mya arenaria*, Sandklaffmuschel, *Argopecten irradians*, Kammuschel, *Ostrea coochapila*, Auster, und *Mercenaria mercenaria*, Venusmuschel, werden hier kommerziell produziert (Elner, 1978; Grosholz und Ruiz, 2002; Lohrer und Whitlatch, 2002; Palacios und Ferraro, 2003; Palacios et al., 2000).

Nach Einführung an der Ostküste Nordamerikas kam es bei der Schnecke *Littorina obtusata* in Anwesenheit von *Carcinus maenas* zur Ausbildung eines dickeren Gehäuses. In carcinusfreien Beständen weist die Schnecke dagegen noch den ursprünglich dünnwandigeren Gehäusetypus auf. Unter neuem Selektionsdruck sind so neue Formen entstanden (Trussel, 2000). *Carcinus maenas* beeinflusst zudem den Gesundheitszustand lokaler Strandvögel, wie den der Eiderente. *Carcinus maenas* ist hier Zwischenwirt für den bei der Eiderente vorkommenden Endoparasiten *Profilocollis botulus* und trägt zu seiner Verbreitung bei (Thompson, 1985).

Carcinus maenas war der erste marine Organismus, der 1998 als aquatische Plage durch die „Aquatic Nuisance Species Task Force“ (ANSTF), USA, eingestuft wurde. Kurz darauf forderte die ANSTF die Ausarbeitung eines Managementplanes, der dann durch das Green Crab Committee verfasst wurde. In diesem Plan werden Möglichkeiten der Verhinderung, Ausrottung und der Kontrolle in der USA aufgeführt. Die Managementstrategien zielen darauf ab, *Carcinus maenas* und andere Plagegeister zu eliminieren. Dies geschieht in einem Stufenplan. Hat sich die Spezies noch nicht vollständig niedergelassen, soll sie durch Blockade ihres Vektors, sofern dieser bekannt ist, gestoppt werden. Ist eine Kolonisierung bereits eingetreten, werden Ausrottungsmaßnahmen angeordnet. Sind diese nicht erfolgreich, treten Populationskontrollen ein. Die Managementstrategien sind in einem Ausführungsplan festgehalten, der die genauen Ausführungsmethoden, Zeitpläne und rechtliche Grundlagen beschreibt (Grosholz und Ruiz, 2002).

Eine biologische Kontrolle der Krabbe ist theoretisch denkbar (Kuris et al., 2005; Lafferty und Kuris, 1996) und soll kurz beschrieben werden.

Sacculina carcini: *Sacculina carcini* gehört zu den Rankenfüßern, Rhizocephala, Crustacea. Rankenfüßer sind zumeist Zwitter, *Sacculina carcini* ist dagegen getrenntgeschlechtlich lebend. Die Entwicklung läuft über Nauplien zur Cyprislarve, die mit Hilfe einer Region der ersten Antenne, die Drüsen enthält, am Wirt festsetzt. *Rhizocephala*-Arten sind ausschließlich Parasiten bei anderen Crustaceen (Glenner und Werner, 1998).

Weibliche Sacculinacyprislarven haften irreversibel am Exoskelett der Krabbe. Über einen Stiel verankert sich das Tier im Exoskelett des Wirtes und führt eine Metamorphose zum Kentrogon, ein Stadium, das einen hohlen Stiel zur Exoskelettpenetration besitzt, durch. So wird der endogene Parasit ins Haemocoel entlassen. Im Wirt bildet sich das endoparasitische Stadium, Vermigon, durch ein Wurzelsystem, *Sacculina interna*, aus. Diese endogene Phase kann einige wenige Monate bis zu mehreren Jahren andauern. Danach tritt im Bereich des Abdomens ein Reproduktionskörper, *Sacculina externa*, zum Zeitpunkt des Häutens aus dem

Wirtskörper aus. Männliche Cyprislarven heften sich an diesen Körper und führen eine Metamorphose zum Trichogonstadium durch. Hier findet die Befruchtung statt.

Die Auswirkungen auf *Carcinus maenas* sind mannigfaltig. *Sacculina carcini* hemmt zum einen den Häutungszyklus. Zum anderen wirkt *Sacculina carcini* als parasitischer Kastrator bei weiblichen und männlichen Wirten. Durch eine ähnliche Morphologie des Reproduktionskörpers mit den Eiern bei eiertragenden Tieren wird den weiblichen Tieren eine „Trächtigkeit“ vorgetäuscht, die dann die „Eier“ mit Frischwasser befächern und tiefere Gewässer aufsuchen. Männliche Tiere werden durch den Parasiten feminisiert, indem sie ihre männliche Verhaltensweise ablegen und ebenfalls als „scheinträchtige“ Männchen in die Tiefe ziehen. Desweiteren führt ein Befall mit *Sacculina carcini* zu Gewichtsreduktion und vermindertem Größenwuchs. Weitere Wirte von *Sacculina carcini* sind *Carcinus aestuarii* (Gemeine Strandkrabbe), *Liocarcinus depurator* (Ruderkrabbe) und *Perimela denticulata*. Die Infektion findet bei allen bei einer Carapaxlänge von weniger als 30 mm kurz nach der Häutung statt (Glenner, 2001; Glenner und Werner, 1998; Hoeg et al., 1997b; Minchin, 1997; Tresher et al., 2000). Goddard und Mitarbeiter (2005) und Murphy und Goggin (2000) untersuchten die Wirtsspezifität von *Sacculina carcini* und infizierten experimentell *Hemigrapsus oregonensis*, *Hemigrapsus nudus*, *Pachygrapsus crassipes*, *Cancer magister* und *Carcinus maenas*. *Carcinus maenas* wurde zu 79% infiziert, die anderen Arten lagen mit einer Infektion von 33-59% unter diesem Wert. Alle infizierten Tiere starben jedoch nach neurologischen Symptomen, so dass der Einsatz von *Sacculina carcini* zur *Carcinus maenas* Kontrolle zwar denkbar ist, dies sich jedoch auch auf einheimische Spezies auswirkt.

Carcinomertes carcinophila: *Carcinomertes carcinophila* gehört zu den Schnurwürmern, Nemertini. Diese wurden 1844 erstmals von Kölliker bei einer nicht näher beschriebenen „kleinen Krabbe“ erwähnt. Kölliker benannte seinen Fund als *Nemertes carcinophilos*. 15 Jahre später wurde von van Beneden eine ähnliche Spezies bei *Carcinus maenas* in Belgien beschrieben und als *Polia involuta* benannt (Coe, 1902; Kölliker, 1845). Die Wurmlarven von *Carcinomertes carcinophila* besiedeln adulte weibliche *Carcinus maenas* und siedeln sich im Kiemengewebe an. Von dort aus migrieren die Larven zu den Eiern ihres Wirtes, verzehren einen großen Teil davon und legen ihre eigenen Eier zwischen die des Wirtes. Es schlüpfen planktonische Larven, die wiederum die Kiemengewebe befallen (Goggin, 1997; Kuris, 1997). Aufgrund der dezimierenden Wirkung auf die Eier ihres Wirtes, könnte ein Einsatz von *Carcinomertes carcinophila* als Bestandsregulator hilfreich sein. Die Wirtsspezifität der Schnurwürmer ist allerdings gering und erweist sich daher als Problem. So schrieb Wickham (1979) über massive Verluste in der Fischerei des kalifornischen Taschenkrebses, *Cancer magister*, durch *Carcinomertes errans*. Kuris und Mitarbeiter (1991) berichteten über einen Nemertinausbruch im Jahr 1983/4 in der Gegend von Alaska, der zur Folge hatte, dass beinahe alle Eier der Roten Königskrabbe, *Paralithodes camtschatica*, verzehrt worden waren und so der Krabbenbestand stark gefährdet wurde. Schnurwürmer wurden auch bei *Callinectes sapidus* beschrieben

(Santos und Bueno, 2001). Aufgrund des Befalls von Schnurwürmern bei lebensmittelrelevanten Crustaceen wird diese Art der biologischen Kontrolle bis jetzt nicht durchgeführt.

Portunion moenadis: *Portunion moenadis* zählt zu den Epicaridea, Crustacea. Die Larven dringen in die Kiemenkammern ihres Wirtes ein, wo sie haften und sich zu einem Parasiten entwickeln, der sich im Cephalothorax ausbreitet. Die Folge ist eine Feminisierung des männlichen Wirtstieres. Der genaue Mechanismus ist leider unbekannt (Hoeg et al., 1997a).

Fecampia erythrocephala: *Fecampia erythrocephala* gehört zur Familie der Fecampiidae der Turbellarien. Sie kommen als Endoparasiten in allen Ozeanen, sowohl in Flachgewässern als auch in Gewässern mit Tiefen bis zu 5000 m vor (Christensen, 1981). *Fecampia erythrocephala* infiziert allerdings nur Crustaceen (*Carcinus maenas*, *Cancer pagurus*, *Caridea*-Arten), die größer als 11 mm sind. Der Parasit macht hierbei rund 10% des Wirtsgewichtes aus und erreicht eine Größe von 8-12 mm. Nach Erreichen der Verdauungsdrüsen des Wirtes werden diese zerstört. Verlässt der Wurm seinen Wirt, stirbt der Wirt. Die freien Würmer umgeben sich sodann mit Kokons und entlassen ihre Eier in eine gelatineartige Masse. Die Entwicklung der Larven dauert mehrere Monate, während die adulten Würmer nach der Eiablage sterben. Die Larven verlassen die Kokons und infizieren wiederum junge Krabben.

Um *Fecampia erythrocephala* als biologische Maßnahme einsetzen zu können, sind weitere Experimente zur Wirtsspezifität nötig, so Kuris und Mitarbeiter (2002).

10.2.4. *Eriocheir sinensis*, Chinesische Wollhandkrabbe; Brachyura

10.2.4.1. Zugehörigkeit

Die im Süßwasser vorkommenden Krabben gehören zur Familie der Grapsidae der decapoden Crustaceen. Innerhalb der Gattung *Eriocheir* lassen sich fünf Spezies unterscheiden: *Eriocheir hepuensis*, *japonica*, *leptognathus*, *rectus* und *sinensis* (Chu et al., 2002).

10.2.4.2. Erscheinungsbild

Braune Borsten im Bereich der Zangen geben dem Tier seinen Namen. Das Tier weist eine Carapaxgröße von rund 8 cm auf, wobei die Beine doppelt so lang sind wie der Körper. Vier laterale Carapaxhaken sind charakteristisch für *Eriocheir sinensis*. *Eriocheir sinensis* besitzt starke Ähnlichkeit mit *Hemigrapsus crenulatus*. Hier weisen jedoch nur die Männchen Borsten an den Zangen auf. *Macrophtalmus hirtipes* und *Helice crassa* ähneln *Eriocheir sinensis* aufgrund ihrer äußeren Form, sind jedoch weniger und gar nicht behaart (Veldhuizen und Hieb, 1998a; Veldhuizen und Hieb, 1998b).

10.2.4.3. Vorkommen

Ursprünglich kam *Eriocheir sinensis* nur in asiatischen Ländern, wie Korea und China, vor (Li et al., 1993; Veldhuizen und Hieb, 1998a). Um 1900 wurde die Krabbe aufgrund des zunehmenden Schiffverkehrs zwischen Europa und Asien in Deutschland eingeschleppt. Der erste Bericht über *Eriocheir sinensis* in Deutschland beschreibt das Vorkommen in Aller und Weser im Jahre 1912. 1915 wurde die Krabbe in der Elbe entdeckt, 1930 in Havel, Ems, Oder und Rhein, danach kam es zu einer Ausbreitung in die Nachbarländer Dänemark, Schweden, Finnland, Polen, Tschechien, Niederlande, Belgien, Frankreich und England (Herborg et al., 2002; Normant et al., 2002; Normant et al., 2000; Paunovic et al., 2004; Veldhuizen und Stanish, 1999). In den 30ern wurden Populationskontrollen über einen vermehrten Fang eingeführt (Veldhuizen und Stanish, 1999). Daraufhin ging die Population in den 40ern zurück. Beispielsweise wurden in der Seinemündung, Frankreich, in den Jahren 1940 bis 1990 nur noch 60 Tiere gezählt. Dies lag jedoch weniger an den Populationskontrollen, als an kalten Wintern, in denen junge Krabben nicht überlebten (Veldhuizen und Stanish, 1999). In England kam es dagegen seit 1988 zu einem Populationsanstieg, bei dem 1992 32 Krabben pro 500 Millionen Liter Wasser gezählt werden konnten (Attrill und Thomas, 1996). Den Populationsanstieg be-

gründeten Attrill und Thomas (1996) mit einem Anstieg des Salzgehaltes in Flussmündungsbereichen.

Herborg und Mitarbeiter (2003a, 2003b) beschreiben zwei Invasionen, die zur Zeit in Europa vorkommen. Zum einen findet eine Ausbreitung der Krabbe in Nordeuropa statt, die sich stromaufwärts mit einer Geschwindigkeit von 1028 Kilometern pro Jahr bewegt. Zum anderen findet eine weitere starke Ausbreitung stromaufwärts in Südfrankreich mit Geschwindigkeiten von 443 Kilometern pro Jahr statt

Den ersten Bericht über *Eriocheir sinensis* in den USA lieferten Nepszy und Leach (1973). Sie berichteten über den Fund eines weiblichen und eines männlichen Tieres im Lake Erie. Seit den 80ern sind Lebendimporte der Krabbe in die USA verboten. Trotz des Verbotes stieg die Population seit den 90ern. Vermutet wird, dass die Krabben sowohl im Larven- als auch im Adultstadium über das Ballastwasser von Schiffen eingeschleppt wurden, so berichteten verschiedene Autoren, wie Cohen und Carlton (1997), Hieb (1997), Rudnick und Mitarbeiter (2003), Rudnick und Resh (2003) und Veldhuizen und Stanish (1999).

Die Krabbe gilt in China als Delikatesse, wo ein kommerzieller Wollhandkrabbenmarkt betrieben wird. Jährlich werden 10000 Tonnen Krabben vermarktet (Li et al., 1993). Mittlerweile erreicht die chinesische Wollhandkrabbe auch in den USA Spitzenpreise von 27-32 US\$. Die Krabbe konnte illegal im Gepäck von Passagieren am Flughafen von Seattle, San Francisco und Los Angeles entdeckt werden. Zusätzlich zu dieser Art der Einfuhr werden die Tiere auch lebend auf dem Markt angeboten, was nach Cohen und Carlton (1997) ebenfalls zu einer weiteren potentiellen Verbreitungsmöglichkeit führt.

10.2.4.4. *Entwicklung*

Die befruchteten Eier, die eine Zahl von 250000-1000000 erreichen können, werden von den Weibchen bis zum Schlupf am ventralen Abdomen getragen. Wenige Monate nach der Reproduktion sterben die Elterntiere (Rudnick et al., 2003; Rudnick und Resh, 2003; Rudnick et al., 2005; Veldhuizen und Stanish, 1999). Für eine erfolgreiche Entwicklung der Eier wird ein Salzgehalt des Wassers von 25 ppt benötigt. Die euryhalinen Zoealarven schlüpfen im Frühling oder in den frühen Sommermonaten im Brackwasser (Anger, 1991). Dort leben sie für ein bis zwei Monate lecitotroph. Die optimale Wassertemperatur beträgt für alle Larvenstadien 15-18°C (Anger, 1991). Die Zoea 1-Stadien halten sich hauptsächlich an der Wasseroberfläche auf und werden so aus dem Flussmündungsbereich hinaus getragen. Die nachfolgenden zwei Zoeastadien besitzen ihren bevorzugten Lebensraum in Strandnähe oder im Mündungsbereich von Flüssen mit einem höheren Salzgehalt, da sie eine geringere Toleranz gegenüber niedrigen Salinitäten besitzen. Die Zoeastadien vier und fünf sind dagegen stenohalin und benötigen einen konstanten Salzgehalt von 30 ppt. Das Megalopastadium kann aufgrund seiner weiter entwickelten osmoregulatorischen Fähigkeit auch in Gewässern mit Salzgehalten unter 30 ppt

auskommen. Aus der Megalopa entwickelt sich das benthonische Jungstadium, das bei <5-25 ppt zu finden ist. Aufgrund dessen kann die Entwicklung vom Megalopastadium zum Juvenilen sowohl im Meerwasser als auch im Süßwasser geschehen (Anger, 1991). Anger (1991) und Sandifer und Smith (1979) weisen auf ein zusätzliches Zoeastadium und Megalopastadium bei Temperaturen unter 15°C und Salinitäten unter 15 ppt hin. Vermutet wird, dass durch diese weiteren Stadien eine bessere Adaptation an veränderte Umweltbedingungen geschehen kann und dass so ein Überleben auch bei niedrigeren Temperaturen/Salinitäten gesichert ist. Die aus den Megalopa hervorgegangenen Jungkrabben wachsen im Brackwasser oder im Süßwasser auf und nutzen im Uferbereich der Gezeitenzone Verstecke und Höhlen, die von anderen Krabben erbaut wurden (Holmes und Osmondson, 1998; Veldhuizen, 1997; Veldhuizen und Hieb, 1998a; Veldhuizen und Hieb, 1998b). Im späten Winter wandern die Jungtiere stromaufwärts mit einer Geschwindigkeit von 1-3 Kilometern pro Tag und begeben sich in ruhigere Nebenströme. Im ersten Jahr häuten sich die Tiere 6-8 mal, im zweiten Jahr 4-5 mal und im dritten Jahr nur noch 2-3 mal. In den darauffolgenden Jahren tritt die Ecdysis nur noch einmal jährlich auf. Durch bislang unbekannte Umwelteinflüsse wird die Geschlechtsreife im Alter von drei bis fünf Jahren induziert (Rudnick et al., 2005; Veldhuizen und Stanish, 1999). Die weiblichen Tiere benötigen bis zum Erreichen der Geschlechtsreife rund elf Häutungen, die mit einer terminalen pubertären Endhäutung im Juli abschließen; für die für die Männchen benötigten Häutungen gibt es dagegen keine Literaturangaben (Zhang et al., 2001). Geschlechtsreife Weibchen erscheinen nach der pubertären Ecdysis rötlich. Bei beiden Geschlechtern setzt das für *Eriocheir sinensis* typische Borstenwachstum an den Zangen erst während der Geschlechtsreife ein (Veldhuizen und Stanish, 1999).

Obwohl die Krabbe sich stark verbreitet und in neue Gewässerregionen verschleppt wird, ist doch die Besiedlung nicht immer möglich. Anger (1991) stellte in einer Reihe von Experimenten die für jedes Larvenstadium benötigte Temperatur- und Salzgehaltsbedingung heraus. Bei Temperaturen von 6, 9, 12, 15 und 18°C und Salzgehalten von 10, 15, 20, 25 und 32 ppt wiesen die Autoren den einzelnen Larvenstadien folgende Salzgehaltstoleranzen zu:

Zoea 1:	10-32 ppt
Zoea 2:	10-32 ppt
Zoea 3:	10-32 ppt
Zoea 4, 5:	15-32 ppt
Megalopa:	5-32 ppt

Bei steigender Temperatur steigen die Salzgehaltstoleranz und die Überlebenszeit, die Entwicklungszeit verkürzt sich. Bei Temperaturen $>12^{\circ}\text{C}$ findet ein erfolgreicher Schlupf statt. Unter 9°C sterben die Larven im Zoea 1-Stadium, und dies unabhängig von der Salinität des Wassers. Bei 15°C und 15 ppt erscheint ein zusätzliches Zoea- und Megalopastadium. Bei 10 ppt Salinität und 15°C sterben die Zoea 1-Larven; bei höherer Wassertemperatur und gleichbleibender Salinität schreitet die Larvenentwicklung nur bis zur Zoea 3 fort. Eine erfolgreiche Entwicklung findet also bei Temperaturen über 9°C , mit einem Optimum bei $10\text{-}25^{\circ}\text{C}$, und bei einem Salzgehalt von 15 ppt statt. Nepszy und Leach (1973) berichteten zudem, dass adulte Krabben bis zu 38 Tage außerhalb des Wassers in feuchten Wiesen überleben können.

10.2.4.5. Folgen der Wollhandkrabbeninvasion

Die Folgen der Einschleppung von *Eriocheir sinensis* sind vielfältig. *Eriocheir sinensis* neigt dazu, besonders in Uferdämmen seine Höhlen zu errichten, die somit nach und nach zerstört werden. Veldhuizen und Stanish (1999) berichteten über bis zu 50 cm tiefe Höhlen in der San Francisco Bay. Sie konnten bis zu 30 Höhlen pro Quadratmeter ausmachen.

Die Nahrungs- und Lebensraumbedürfnisse von *Eriocheir sinensis* überlagern sich mit denen von *Pacifastacus leniusculus*. Da dieser von *Eriocheir sinensis* verdrängt wird, ist beispielsweise die kommerzielle *Pacifastacus*-Fischerei im Sacramento-San Joaquin-Delta, Californien, gefährdet (Barra et al., 1983; Rogers, 2000; Veldhuizen und Stanish, 1999). Berichte über Krabben, die in wasserführende Systeme einbrechen oder Reisfelder durch Bauten in den Dämmen beschädigen ergänzen die Liste der negativen Folgen.

Gollasch listet die Kosten in einer persönlichen Mitteilung auf, die Deutschland seit dem ersten Fund im Jahre 1912 in der Aller entstanden sind. Bis heute beziffern sich die Kosten, die durch Verluste in der kommerziellen Fischerei, durch zerstörte Dämme und Bodenerosionen und durch den Bau diverser Fangvorrichtungen entstanden sind, auf rund 85 Millionen Euro. Im letzten Jahrzehnt seien über 140 Tonnen Krabben pro Jahr in Deutschland gefangen worden (Gollasch, Persönliche Mitteilung). Besonders in den 1930ern, 1940ern und 1990ern sind Versuche unternommen worden, soviele Tiere wie möglich zu vernichten. Dies verursachte enorme Kosten im Hinblick auf die Entwicklung und Verwendung spezieller Fangvorrichtungen. Zudem produzierte der Wiederaufbau zerstörter Dämme enorme Kosten. Doch sollte nicht nur die Negativliste erwähnt werden, so Gollasch, sondern es muss auch ein positiver Effekt, den die Krabbeninvasion mit sich gebracht hat, genannt werden. Während der Populationsentwicklung stieg sogleich auch der Preis pro Kilogramm Krabbenfleisch von einem auf drei Euro. Dies liegt darin begründet, dass die Krabbe für den menschlichen Verzehr auch in Deutschland entdeckt wurde. Während 1994 bis 2004 wurden Krabben im Wert von 3.000.000 bis 4.500.000 Millionen Euro pro Jahr verkauft, vornehmlich an asiatische Supermärkte und Restaurants.

Neben diesen wirtschaftlichen Aspekten besitzt *Eriocheir sinensis* zudem einen negativen Einfluss auf die heimische Invertebratenzusammensetzung, sei es durch Konkurrenz um Futter oder Lebensraum oder infolge Beutejagd (Veldhuizen und Stanish, 1999). Desweiteren besteht eine Gesundheitsgefahr für den Menschen, die von *Eriocheir sinensis* beim Verzehr ausgeht. Die in China und mittlerweile auch in den USA beliebte Krabbe ist Zwischenwirt von *Paragonimus westermani*, welcher beim Menschen nach dem Verzehr und erfolgreicher Infektion grippeähnliche Symptome („Asian Lung Fluke“) auslöst (Dugan, 2002; Kuntz, 1969).

Eine Bedrohung durch andere Arten konnte in einem chinesischen Aufzuchtteich für *Eriocheir sinensis* beobachtet werden. Es wird beschrieben, dass vor allem die Krabbenlarvenstadien durch im Teich lebende Fische wie Karpfen bedroht sind. Im Hinblick auf eine biologische Kontrolle der Krabbe durch Fische als natürliche Feinde sind weitere Beobachtungen nötig (Gang et al., 2000).

10.2.5. Coenobita, *Birgus latro*; Anomura

An Land wird die Gruppe der Anomura prinzipiell durch die Familie der Coenobitidae repräsentiert. Diese Gruppe besitzt zum einen 15 verschiedene Spezies, die zu der Gruppe der Einsiedlerkrebse gehören (Coenobita), zum anderen zählt die größte terrestrisch lebende Crustacee, *Birgus latro* (Linnaeus, 1767), Coconut Crab, ebenfalls dazu. Neben der Familie der Coenobitidae zählen die Familien Diogenidae (linkshändige Einsiedlerkrebse), Porcellanidae (Porzellankrebse) und Paguridae (rechtshändige Einsiedlerkrebse) zu den aquatischen Anomuren. Die Coenobiten, die landlebende Gruppe der Anomuren, die bis ins untere Miozän zurückverfolgt werden kann, entwickelten zwei terrestrische Linien. *Coenobita*-Arten charakterisieren sich durch die Verwendung eines schützenden Schneckenhauses, das sie mit sich herumtragen und entsprechend ihrer Körpergröße angepasst ausgesucht werden muss (Fotheringham, 1976). *Birgus latro* dagegen nutzt dieses nur noch bis zum Juvenilstadium und entwickelte einen starken Panzer als Schutzfunktion und diverse morphologische und physiologische Modifikationen, um ein Leben an Land zu ermöglichen (siehe Kapitel Anatomie und Physiologie) (Greenaway, 2003).

Obwohl es nur 15 Coenobitaspezies gibt, ist deren Vorkommen jedoch in tropischen und subtropischen Gebieten zahlreich. Einige Spezies sind auf den Strandbereich beschränkt (*Coenobita perlatus* (H. Milne Edwards, 1837), *Coenobita scaevola* (Förksal, 1775), *Coenobita spinosus* (H. Milne Edwards, 1837) oder *Coenobita cavipes* (Stimpton, 1838)), andere halten sich dagegen weit im Landesinneren auf (*Coenobita cypleatus* (Herbst, 1791), *Coenobita rubescens* (Greeff) oder *Coenobita brevimanus* (Dana, 1852)). *Coenobita compressus* (H. Milne Edwards) dagegen kommen sowohl im Strandbereich als auch tief im Inland vor (Greenaway, 2003). Die Familie der Diogenidae zeigt zwar ebenfalls terrestrische Tendenzen, ist aber hauptsächlich im Gezeitenbereich und in den Mangroven zu finden. Die Porcellanidae tolerieren kurzzeitige Phasen außerhalb des Wassers, sind aber normalerweise keine landaktiven Vertreter (Greenaway, 2003).

Birgus latro, Palmendieb, die größte landlebende Krabbe, kann ein Gewicht bis zu 3 Kilogramm erreichen. Seinen Namen Palmendieb besitzt das Tier aufgrund seiner Fähigkeit Kokosnüsse mit seinen Scheren zu sprengen. Sein Vorkommen erstreckt sich von den Weihnachtsinseln im Indischen Ozean zu verschiedenen pazifischen Inseln, wie den Cook Islands mit Pukapuka, Suvarrow, Mangaia, Takutea, Mauke, Atiu. Auf den Seychellen mit 115 verschiedenen Inseln ist das Tier ebenfalls zu Hause wie auch im Vanuatuarchipel, einer Inselgruppe im Südpazifik, die aus 82 einzelnen Inseln vulkanischen Ursprunges besteht. Fielder und Mitarbeiter (1996) untersuchten die mitochondriale DNS von Krabben im Indischen Ozean und im westlichen Pazifik. Sie konnten eine Sequenzdivergenz feststellen, die nach Meinung der Autoren in einer räumlichen Langzeitseparation im Pleistozän begründet liegt.



Abbildung 80: *Birgus latro* ist die größte landlebende Arthropode. Ihr furchteinflößendes Aussehen ließ oft Mythen und Legenden entstehen. Obwohl die Illustration aus dem 19. Jahrhundert übertrieben erscheint, so beinhaltet sie doch ein Stückchen Wahrheit, die in der enormen Kraft des Tieres begründet liegt. Abbildung: Stensmyr et al.: „Insect-like olfactory adaptations in the terrestrial Giant Robber Crab.“ *Current Biology* 15, 2005: 116-121. Mit freundlicher Genehmigung von „Elsevier Ltd“, Oxford.



Abbildung 81: *Birgus latro* auf Beutejagd. Abbildung: Stensmyr et al.: „Insect-like olfactory adaptations in the terrestrial Giant Robber Crab.“ *Current Biology* 15, 2005: 116-121. Mit freundlicher Genehmigung von „Elsevier Ltd“, Oxford.

Das Tier benötigt einen Lebensraum mit einer Luftfeuchtigkeit von $>80\%$, um seinen evaporativen Wasserverlust zu minimieren. Daher ist das Vorkommen auf Küstenregionen tropischer Gebiete und Bereiche, die bis zu zwei Kilometern ins Landesinnere reichen, beschränkt.

Birgus latro ist nachtaktiv und lebt tagsüber in Sandlöchern und unter Wurzeln. Auf den Cook-Inseln gilt der Palmendieb als Delikatesse. Seit 1983 befindet sich *Birgus latro* auf der Roten Liste gefährdeter Tiere der IUCN, International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Weltnaturschutzorganisation. Da jedoch nicht genug Informationen über dieses Tier vorhanden sind, wurde *Birgus latro* in die Kategorie DD, Data Deficiens, eingegliedert. 1988 veranlasste das Niuen Department of Agriculture, Forestry and Fisheries, DAFF, eine Studie über die Population zu erstellen. Diese Studie, die auf der Niueinsel, ein souveräner Staat im Pazifik, 2400 Kilometer nordöstlich von Neuseeland und seit 1974 mit diesem ver-

bunden, durchgeführt wurde, stand stellvertretend für die Entwicklung der Krabbenpopulation auf anderen pazifischen Inseln. Eine ähnliche Studie wurde im Vanuatuarchipel durchgeführt. Beide Studien ergaben, dass sowohl die Anzahl als auch die Größe der Tiere kontinuierlich zurückgegangen ist. Ursache dafür ist, dass das Tier auf den Inseln als Delikatesse angesehen wird und eine kulturelle Bedeutung besitzt. Im Jahre 1989 lag der durchschnittliche Krabbenverbrauch pro einheimischer Familie bei 24 Tieren pro Monat, wobei 173 Haushalte auf Niue in die Beurteilung einbezogen worden waren. Bei den gefangenen Tieren wurde weder auf das Geschlecht noch auf das Alter/Größe geachtet. Im Jahre 1987 wurden rund 5800 Tiere nach Neuseeland verbracht, da die Krabbe mittlerweile auch auf Touristmärkten an Beliebtheit dazugewonnen hat. Die Gesamtzahl der Krabbe auf Niue wurde im Jahre 1989 auf 181440 Tiere, auf Vanuatu - eine Insel mit ähnlicher Größe und Vegetation aber mit geringerer Krabbenvermarktung - auf 402000 Tiere geschätzt. Da das Tier langlebig ist, sehr langsam wächst und die Geschlechtsreife erst mit 4-8 Jahren erreicht, ist die Gefahr der Überfischung groß (Helfmann, 1977; Schiller, 1992). Ein von Schiller vorgeschlagenes Krabbenmanagement umfasste folgende Punkte:

- **Kein Fang von weiblichen Tieren, die ein oranges Abdomen, also reife Ovarien besitzen.**
- **Kein Fang eiertragender Weibchen**
- **Fang erst ab einer Carapaxlänge von 36 mm**
- **Keine Exporte**
- **Einführung jagdfreier Küstenabschnitte**
- **Aufklärung der Öffentlichkeit**
- **Sanktionen bei Verstößen**
- **Krabbenmonitoring-Programm zwecks Erfolgskontrolle**

Das vorgeschlagene Krabbenmanagement wurde 1991 von der Inselverwaltung abgelehnt (Schiller, 1992).

**11. Lebensmittelkundliche und -hygienische Aspekte bei der Verwendung von
Krebstieren als Lebensmittel**

Aus der Klasse der Malacostraca, höhere Krebse, werden vor allem die decapoden Krebse, Zehnfüßer, als Lebensmittel genutzt. Darunter finden sich Arten, die streng ans Meerwasser angepasst sind (Shrimps, Hummer, Langusten u.a.), die sich im Süßwasser wiederfinden (Flußkrebse, Rosenberggarnele), oder sowohl im Süßwasser als auch im Salzwasser vorkommen (Wollhandkrabbe).

Nach den „Leitsätzen für Fische, Krebs- und Weichtiere und Erzeugnisse daraus“ des Deutschen Lebensmittelbuches (Neufassung vom 27. November 2002, Beilage Nr. 46 b zum BAnz. vom 7. März 2003, GMBI. Nr. 8-10 S. 157 vom 20. November) sind Krebstiere zum Verzehr bestimmte Tiere der Klasse der Crustacea (Krebse).

„Teile von Krebstieren, gekocht oder ungekocht, sind Scheren mit Fleisch, Schwänze mit Fleisch und Fleisch von Scheren, Schwänzen oder anderen Körperteilen.

Entschalt sind Krebstiere und Krebstierteile, wenn deren Panzer oder Schale entfernt sind.

Erzeugnisse aus Krebstieren oder Krebstierteilen sind durch geeignete Verfahren haltbar gemacht oder, auch unter Verwendung von Zutaten, zum Verzehr vor- oder zubereitet.

Prozentangaben beziehen sich auf das Gewicht.“

Krebstiere besitzen einen hohen Gehalt an tierischem Eiweiß mit niedrigem Fettgehalt und eine leichte Verdaulichkeit.

Das Deutsche Lebensmittelbuch beinhaltet besondere Beurteilungsmerkmale für Krebstiere und Krebstiererzeugnisse (siehe 11.1.) und ein Verzeichnis der Krebstiere, in dem Krebstiere, die als Lebensmittel Verwendung finden, systematisch gelistet werden und Hinweise auf deren Vorkommen und deren nationale und internationale Bezeichnungen gegeben werden (siehe 11.2.).

11.1. Besondere Beurteilungsmerkmale für Krebstiere und Krebstiererzeugnisse

Entsprechend Anlage III der „Leitsätze für Fische, Krebs- und Weichtiere und Erzeugnisse daraus“ des Deutschen Lebensmittelbuches, Neufassung vom 27. November 2002 (Beilage Nr. 46 b zum BAnz. vom 7. März 2003, GMBI. Nr. 8-10 S. 157 vom 20. Februar 2003).

A. Tiefgefrorene Krebstiere und Krebstiererzeugnisse

1. Begriffsbestimmung

Tiefgefrorene Krebstiere sind ganze und entschaltete Krebstiere und Teile von Krebstieren (gekocht oder ungekocht), die tiefgefroren²⁾ sind. Sie können zusätzlich auch mit Wassereis glasiert sein³⁾.

Tiefgefrorene Krebstiererzeugnisse sind

- a) Erzeugnisse, die überwiegend aus frischen oder tiefgefrorenen Krebstieren oder Teilen von Krebstieren hergestellt sind und in der Regel einer weiteren Zubereitung bedürfen;
- b) fertige Erzeugnisse aus Krebstieren oder Teilen von Krebstieren, die zusätzlich tiefgefroren²⁾ sind.

2. Herstellung

Als tiefgefrorene Krebstiererzeugnisse werden insbesondere hergestellt: Krebstiere und Teile von Krebstieren

- paniert
- paniert und vorgebraten
- im Backteig
- mit Beigabe anderer Lebensmittel wie Soßen, Gewürze, Gemüse.

3. Bezeichnung

- a) Allgemeine Angaben in Verbindung mit der Verkehrsbezeichnung sind
 - aa) "tiefgefroren";
 - bb) gegebenenfalls "glasiert", "mit Wassereisglasur" oder gleichsinnig.

b) Tiefgefrorene Krebstiere, Teile von Krebstieren und Erzeugnisse daraus werden insbesondere bezeichnet nach ihrer Art gemäß den Verkehrsbezeichnungen im Verzeichnis der Krebstiere (Anlage zu Abschnitt III).

c) Tiefgefrorene Krebstiererzeugnisse in Panade oder Backteig oder mit sonstigen Zutaten erhalten folgende Angaben:

aa) "paniert", "paniert und vorgebraten";

bb) "in Backteig" oder gleichsinnig;

cc) Hinweis auf sonstige Beigaben wie Soßen, Gewürze, Gemüse.

4. Gewichte

a) Das Abtropfgewicht von glasierten Krebstieren oder Teilen von Krebstieren beträgt mindestens 80 Prozent der Nennfüllmenge, ausgenommen Erzeugnisse im Eisblock.

b) Bei panierten unregelmäßig geformten Teilen von Krebstieren beträgt das Gewicht des eingewogenen in der Regel tiefgefrorenen Fleischanteiles mindestens 50 Prozent der Nennfüllmenge.

c) Bei Krebstiererzeugnissen in Backteig bestimmen der Erzeugnistyp und die Art des Backteiges die Gewichtsverhältnisse. Das Gewicht des eingewogenen Fleisches beträgt mindestens 50 Prozent der Nennfüllmenge, bei Garnelenschwänzen unter 25 mm Länge sowie vergleichbar unregelmäßig geformten kleinmaßigen Erzeugnissen jedoch mindestens 40 Prozent.

5. Beschaffenheitsmerkmale

a) Bei Krebstieren, Teilen von Krebstieren und Erzeugnissen daraus besteht der Inhalt einer Fertigpackung aus einer annähernd gleichmäßigen Größensortierung.

b) Farbe, Struktur, Geruch und Geschmack der Krebstiere sind nach sachgerechter Zubereitung für die betreffende Tierart charakteristisch; die Konsistenz ist saftig und fest.

c) Bei Krebstiererzeugnissen in Panade oder in Backteig, auch mit Beigaben anderer Lebensmittel, umschließen die Panade bzw. der Backteig die Portion möglichst vollständig und

gleichmäßig, sind in der Farbe möglichst einheitlich und zeigen möglichst keine Risse oder sonstige Beschädigungen. Sie weisen nach sachgerechter Zubereitung praktisch keine übermäßigen Verfärbungen und Risse auf, die Panade auch keine Ablösungen und Blasen.

B. Getrocknete Krebstiererzeugnisse

1. Begriffsbestimmung

Getrocknete Krebstiererzeugnisse sind Krebstiere, die roh oder gekocht, auch unter Anwendung der Gefriertrocknungstechnik, getrocknet und dadurch haltbar gemacht sind.

2. Herstellung und Bezeichnung

Als getrocknete Krebstiererzeugnisse werden insbesondere hergestellt:

Getrocknete Krebstiere, getrocknete Krebstierteile, Krebspulver, Krebsmehl: aus getrockneten Krebstieren oder Krebstierteilen. Krebsmehl auch aus getrockneten gemahlene Schalen oder Panzern von Süß- oder Salzwasserkrebsen (nur zur Extraktion des Krebsaromas, nicht zum direkten Verzehr bestimmt).

C. Gesalzene Krebstiererzeugnisse

1. Begriffsbestimmung

Gesalzene Krebstiererzeugnisse sind Krebstiere oder Teile von Krebstieren, die durch Salzen von rohen oder gekochten Krebstieren oder -teilen gar und begrenzt haltbar gemacht sind.

2. Herstellung und Bezeichnung

Als gesalzene Krebstiererzeugnisse werden insbesondere hergestellt:

Salzgarnelen: aus frischen entschalten oder nichtentschalten Garnelen, die in salzhaltigem Wasser gekocht sind, auch unter Verwendung von Konservierungsstoffen

Gesalzene Krebschwänze: aus entschalten oder nichtentschalten Krebsen in Salzlake gekocht und darin eingelegt

Gesalzene Krebstiererzeugnisse: aus entschalten oder nichtentschalten Krebsen, in Salzlake gekocht und darin eingelegt

Gesalzene Krebschalen: aus gesalzenen zerkleinerten Schalen oder Panzern von Süßwasserkrebsen.

3. Beschaffenheitsmerkmale

Salzgarnelen

- Aussehen:
sauber und sorgfältig hergerichtet
Krümmung: Schwanz am Kopf
Farbe der Schale: braun-rot
Farbe des Fleisches: rötlich bis rosa
- Struktur, praktisch frei von Sand:
Schale hart, Fleisch fest, fleischig, nicht schmierig
- Geruch, Geschmack:
rein und charakteristisch für die Garnelenart, nicht ranzig oder fremdartig
- Salzgehalt: mindestens 7 Prozent

Entschalte Salzgarnelen

- Aussehen:
sauber und sorgfältig hergerichtet, gekrümmt, nicht gestreckt,
Farbe: rötlich bis rosa
- Struktur, praktisch frei von Sand:
fest, fleischig, nicht schmierig
- Geruch, Geschmack:
rein und charakteristisch für die Garnelenart, nicht ranzig oder fremdartig
- Salzgehalt: mindestens 7 Prozent

Gesalzene Krebschwänze

- Aussehen:
sauber und sorgfältig hergerichtet, ganz, nicht zerteilt, leicht gekrümmt,
Farbe: rötlich bis rosa
- Struktur, praktisch frei von Sand:
fest, fleischig, nicht schmierig
- Geruch, Geschmack:
rein und charakteristisch für die Krebstierart, nicht ranzig oder fremdartig
- Salzgehalt: höchstens 12 Prozent

D. Gekochte Krebstiererzeugnisse

1. Begriffsbestimmung

Gekochte Krebstiererzeugnisse sind Erzeugnisse, die durch Kochen oder Dämpfen mit Salz, mit oder ohne Verwendung von Essig, Säuerungsmitteln, Würzen und Gewürzen gar gemacht sind.

Gekochte, entschalte Krebstiererzeugnisse sind mit oder ohne pflanzliche Beigaben in Aufgüsse, Soßen oder Öl eingelegt oder vollständig von Gelee umschlossen, auch unter Verwendung von Konservierungsstoffen ¹⁾.

2. Herstellung und Bezeichnung

Als Krebstiererzeugnisse werden insbesondere hergestellt:

... (Verkehrsbezeichnung gemäß Spalte 2 des Verzeichnisses der Krebstiere)

aus gekochten, nicht entschalten Krebstieren. Der Verkehrsbezeichnung des Krebstieres wird die Verkehrsbezeichnung der Art etwaiger Teile hinzugefügt.

... (*fleisch*), ... (*schwänze*) in Verbindung mit der Verkehrsbezeichnung der Krebstierart:

aus entschalten Krebstieren oder Krebstierteilen, die durch Behandeln mit Kochsalz haltbar gemacht sind.

... *in Mayonnaise*, mayonnaiseähnlichen Erzeugnissen oder in Soßen
in Verbindung mit der Verkehrsbezeichnung des Krebstieres und gegebenenfalls der Soße:
aus mindestens 50 Prozent Krebstierfleisch (Einwaage) mit Mayonnaise,
mayonnaiseähnlichen Erzeugnissen oder Soßen.

Erzeugnisse mit 40 Prozent Krebstierfleisch werden als ...*salat* bezeichnet.

... *in Gelee*

in Verbindung mit der Verkehrsbezeichnung der Krebstierart mit einem Anteil ...

3. Beschaffenheitsmerkmale

Gekochte, nicht entschalte Garnelen

- Aussehen:

sauber und sorgfältig hergerichtet

- Krümmung: Schwanz am Kopf

Farbe der Schale: rötlich bis rosa, das Vorhandensein von Verfärbungen am Kopfschild ist bei Garnelen bestimmter Fanggründe nicht immer zu vermeiden

Farbe des Fleisches: rötlich bis rosa

- Struktur, praktisch frei von Sand:

Schale fest, Fleisch fest, nicht schmierig

- Geruch, Geschmack:

rein und charakteristisch für die Garnelenart, nicht ranzig oder fremdartig

Garnelenfleisch (auch soweit Krabben in Mayonnaise oder Gelee enthalten)

- Aussehen:

sauber und sorgfältig hergerichtet, gekrümmt, nicht gestreckt

- Struktur, praktisch frei von Sand:

fest, nicht zäh, nicht schmierig

- Geruch, Geschmack:

rein und charakteristisch für die Garnelenart, nicht ranzig oder fremdartig

Krebsschwänze (nur von Süßwasserkrebsen)

- Aussehen:

sauber und sorgfältig hergerichtet, gekrümmt, nicht gestreckt,

Farbe: rötlich bis rosa

- Struktur, praktisch frei von Sand:

fest, nicht schmierig

- Geruch, Geschmack:

rein und charakteristisch für die Krebstierart, nicht ranzig oder fremdartig

E. Pasteurisierte Krebstiererzeugnisse

1. Begriffsbestimmung

Pasteurisierte Krebstiererzeugnisse sind Erzeugnisse, deren Haltbarkeit für längere Zeit durch ausreichende Hitzebehandlung bei Temperaturen unter 100°C, mit einer Kerntemperatur nicht unter 60°C, in gasdicht verschlossenen Packungen oder Behältnissen erreicht wird.

2. Herstellung und Bezeichnung

Als pasteurisierte Krebstiererzeugnisse werden insbesondere hergestellt:

aus Garnelen: Garnelenfleisch mit oder ohne Aufguß, auch unter Verwendung von Konservierungsstoffen ¹⁾ und Farbstoff ¹⁾;

Aus sonstigen Krebstierteilen:

Krebsschwänze: von gekochten Süßwasserkrebsen abgelöste, entschulte und vom Darm befreite Schwänze mit einem Aufguß eingelegt, auch unter Verwendung von Konservierungsstoffen.

4. Beschaffenheitsmerkmale

Garnelen:

- Aussehen: sauber und sorgfältig hergerichtet, gekrümmt, nicht gestreckt
Farbe des Fleisches: rosa bis rötlich mit einer durch die Erhitzung bedingten Entfärbung bis orange
- Struktur, praktisch frei von Sand:
fest, nicht schmierig
- Geruch, Geschmack:
rein, mit einer durch die Erhitzung bedingten Veränderung des für die Garnelenart charakteristischen Aromas

F. Anderweitig vorbehandelte Krebstiererzeugnisse

1. Herstellung und Bezeichnung

Als anderweitig vorbehandelte Krebstiererzeugnisse werden insbesondere hergestellt:

Krebsbutter: aus Auszügen von gekochten Süß- oder Salzwasserkrebsen, ihren Teilen oder Krebsmehl, gelöst in mindestens 70 Prozent reinem Butterfett, unter Zusatz von Pflanzenfett und Gewürzen.

Nicht als Brotaufstrich bestimmt, sondern als Würzmittel zur Herstellung von Krebssuppen, -soßen und anderen Zubereitungen.

Krebssuppenpaste: aus mindestens 45 Prozent Speisefetten, mit denen die Geruchs- und Geschmacksstoffe aus gemahlene Krebsschalen oder Krebsmehl extrahiert sind, sowie Weizenmehl, Gewürzen und Salz.

2. Beschaffenheitsmerkmale

Krebsbutter

- Aussehen: orange
- Konsistenz: streichfähig
- Geruch, Geschmack: rein, vorherrschend nach Krebsen und Butter
- Wassergehalt: höchstens 2 Prozent

Krebssuppenpaste

- Aussehen: orange
- Konsistenz: schnittfest
- Geruch, Geschmack: nach Krebsen

G. Krebsdauerkonserven

1. Begriffsbestimmung

Krebsdauerkonserven sind Erzeugnisse aus frischen oder tiefgefrorenen Krebstieren oder ihren Teilen, deren Haltbarkeit ohne besondere Kühllhaltung für mindestens 1 Jahr durch ausreichende Hitzebehandlung in gasdicht verschlossenen Packungen oder Behältnissen erreicht wird.

2. Herstellung und Bezeichnung

Als Krebsdauerkonserven werden insbesondere hergestellt: aus Krebstieren oder Krebstierteilen:

... (Verkehrsbezeichnung der Krebstierart und gegebenenfalls der Krebstierteile) in

... (Verkehrsbezeichnung der Aufgüsse, Soßen, Cremes entsprechend Abschnitt I D)

aus den genannten gekochten, entschalteten Krebstierarten oder Krebstierteilen mit oder ohne Aufgüsse, Soßen oder Cremes; *Garnelen (Krabben)* und *Tiefseekrebs, Kaisergranat, Scampi (Nephrops norvegicus)*.

Fleisch von *Steinkrabben* und *Kurzschwanzkrebsen* - auch unter den Verkehrsbezeichnungen *Crabmeat, Krebsfleisch*, gegebenenfalls auch *King crabmeat, Königskrebsfleisch* - aus dem

Fleisch von gekochten, entschalten Mittel- und Kurzschwanzkrebsen der im Verzeichnis der Krebstiere angegebenen Arten.

Krebsschwänze: von gekochten, vom Darm befreiten Schwänzen von Süßwasserkrebsen mit oder ohne Aufguß.

3. Beschaffenheitsmerkmale

Erzeugnisse aus Garnelen:

Krabben, Garnelen

- Form:
ganz, höchstens 50 Prozent Stücke, die aus weniger als 4 Segmenten bestehen (Krabbenbruch)
- Aussehen:
sauber und sorgfältig hergerichtet, gekrümmt, nicht gestreckt
Farbe des Fleisches: für Gattung und Fanggebiete charakteristisch rosa bis rötlich, mit einer durch die Erhitzung bedingten Veränderung der Farbe bis orange
- Struktur, praktisch frei von Sand:
fest, aber nicht zäh, nicht musig
- Geruch, Geschmack:
rein und charakteristisch für die Garnelenart, nicht ranzig oder in anderer Weise abweichend.

Erzeugnisse aus anderen Krebstieren:

Hummer, Langusten, Tiefseekrebse, Taschenkrebse:

- Aussehen:
sauber und sorgfältig hergerichtet
Farbe des Fleisches: weiß bis rötlich, unter dem Ansatz des Körperpanzers teilweise bläulich
- Struktur, praktisch frei von Sand:
fest, aber nicht zäh, nicht musig
- Geruch, Geschmack:
rein und charakteristisch für die Krebstierart
Krebsschwänze (nur von Süßwasserkrebsen)
- Aussehen:

sauber und sorgfältig hergerichtet, leicht gekrümmt, nicht gestreckt, Farbe rötlich bis rosa

- Struktur, praktisch frei von Sand:

fest, nicht schmierig

- Geruch, Geschmack:

charakteristisch für die Krebstierart, nicht ranzig oder fremdartig.

Crab meat weist folgende durchschnittliche Beschaffenheit auf:

- Aussehen:

sauber und sorgfältig hergerichtet, gut gefüllt; Farbe typisch für die Beschaffenheit der verwendeten Krebsart; praktisch frei von geronnenem, blauem oder braunem Fleisch sowie von Kristallen, praktisch frei von Schalenteilen

- Geruch:

rein und charakteristisch für die Art

- Geschmack:

typisch und rein

- Konsistenz: verhältnismäßig fest und fleischig, nicht musig

Bei einem Hinweis auf das Vorhandensein von Beinfleisch beträgt der Anteil an zusammenhängendem Beinfleisch mindestens 20 Prozent der angegebenen Krabbenfleischeinwaage. Bei einem Hinweis auf einen hohen Beinfleischanteil beträgt der Anteil mindestens 50 Prozent der angegebenen Krabbenfleischeinwaage.

H. Garnelenerzeugnisse

Entschalte *Garnelen, Krabben, Shrimps, Prawns*, Arten der Familien Crangonidae, Pandalidae, Penaeidae und Palaemonidae, sind nicht entdarnt, wenn dies nicht besonders gekennzeichnet ist. Sie sind praktisch frei von Sand. Die Garnelen können als "ausgenommen", "entdarnt" (im internationalen Handel: "deveined") oder gleichsinnig bezeichnet werden, wenn der Rücken der Garnelen aufgeschnitten und der darin befindliche Darm entfernt wurde.

1) Zusatzstoffzulassungsverordnung vom 29. Januar 1998 (BGBl. I S. 1399) in der jeweils geltenden Fassung.

2) Verordnung über tiefgefrorene Lebensmittel vom 29. Oktober 1991 (BGBl. I S. 2051) in der jeweils geltenden Fassung.

3) § 11 der Fertigpackungsverordnung in der Fassung der Bekanntmachung vom 8. März 1994 (BGBl. I S. 451, 1307) in der jeweils geltenden Fassung. Eine Wassereisglasur bei tiefgefrorenen Lebensmitteln ist einer Aufgußflüssigkeit gleichzustellen.

11.2. Verzeichnis der Krebstiere (Anlage zu 11.1.)

Nach den „Leitsätzen für Fische, Krebs- und Weichtiere und Erzeugnisse daraus“ des Deutschen Lebensmittelbuches, Neufassung vom 27. November 2002 (Beilage Nr. 46 b zum BAnz. vom 7. März 2003, GMBL. Nr. 8-10 S. 157 vom 20. Februar 2003).

Wissenschaftlicher Name	Verkehrsbezeichnung ^{*)} [internationale Bezeichnung] ^{**)}	Hauptvorkommen (S/M=Süßwasser/Meerwasser)	Länge bis cm
A Seewasserkrebse			
1. Natantia (Garnelen) - Schwimmkrebse-			
4.1. Crangonidae (Sandgarnelen)			
1.1.1. <i>Crangon crangon</i>	Krabbe, Nordseekrabbe (- Garnelen, örtl. Granat)	Nordsee	5 bis 8
1.2. Pandalidae (Tiefseegarnelen)	a) gleichsinnig als Garnelen oder Shrimps, kleine Sortierungen auch als Krabben, jeweils mit Hinweis auf die Herkunft (z.B. Region);	N-Atlantik, N-Pazifik	6 bis 10
1.2.1. <i>Pandalus borealis</i>		Indo-Pazifik	6 bis 30
1.2.2. <i>Pandalus platyceros</i>		Indo-Pazifik	6 bis 12
1.2.3. <i>Heterocarpus reedi</i>			
1.3. Penaeidae (Geißelgarnelen)			
1.3.1. <i>Penaeus sp.</i>			6 bis 30
1.3.2. <i>Metapenaeus sp.</i>		Mittel-, S-Atlantik, Indo-Pazifik	6 bis 20
1.3.3. <i>Aristeomorpha foliacea</i>			
1.3.4. <i>Parapenaeus longirostris</i>		Mittelmeer	6 bis 15
1.3.5. <i>Plesiopenaeus edwardsianus</i>		NW-Afrika	6 bis 16
1.3.6. <i>Xiphopenaeus kroyeri</i>	b) große Sortierungen auch als Prawns und / oder mit einer auf die Größensortierung hinweisenden	SW-Atlantik	6 bis 16

Wissenschaftlicher Name	Verkehrsbezeichnung ^{*)} [internationale Bezeichnung] ^{**)}	Hauptvorkommen (S/M=Süßwasser/Meerwasser)	Länge bis cm
1.4. Palaemonidae (Felsengarnelen) 1.4.1. <i>Palaemon serratus</i> 1.4.2. <i>Leander adpersus</i> 1.4.3. <i>Macrobrachium sp.</i>	Bezeichnung (z.B. Groß-, Riesen-, King), auch als Scampi mit einer auf die Garnelenart hinweisenden Bezeichnung, z.B. „Scampi“ (King Prawn)	N-Atlantik Ostsee Indo-Pazifik, Karibik	6 bis 12 5 bis 8 6 bis 25
2. Macrura (Langschwanzkrebse) – kriechende Krebse- 2.1. Nephropsidae (Hummerartige) 2.1.1. <i>Homarus gammarus</i> 2.1.2. <i>Homarus americanus</i> 2.1.3. <i>Nephrops norvegicus</i>	Hummer [Lobster] Tiefseekrebs, Kaisergranat, Scampi	NO-Atlantik NW-Atlantik Atlantik, Mittelmeer	bis 90 bis 90 16 bis 20
2.2. Palinuridae (Langusten) 2.2.1. <i>Jasus sp.</i> 2.2.2. <i>Palinurus sp.</i> 2.2.3. <i>Puerulus sp.</i>	Langusten [Rock lobster] [Spiny lobster]	Atlantik Indo-Pazifik Indo-Pazifik	30 bis 60 30 bis 60 bis 20
2.3. Scyllaridae (Bärenkrebse/Langustenartige) 2.3.1. <i>Scyllarides latus</i> 2.3.2. <i>Scyllarus arctus</i> 2.3.3. <i>Scyllarides aquamonus</i> 2.3.4. <i>Ibacus sp.</i> 2.3.5. <i>Thenus sp.</i>	Langusten, jeweils mit Hinweis auf die Herkunft (z.B. Region) [Slipper lobster]	O-Atlantik Mittelmeer Indo-Pazifik Indo-Pazifik	bis 45 bis 15 bis 15

Wissenschaftlicher Name	Verkehrsbezeichnung ^{*)} [internationale Bezeichnung] ^{**)}	Hauptvorkommen (S/M=Süßwasser/Meerwasser)	Länge bis cm
3. Anomura (Mittelkrebse)			
3.1. Galatheidae (Furchenkrebse)			
3.1.1. <i>Pleuroncodes</i> sp.	Langostinos, jeweils mit Hinweis auf die Herkunft (z.B. Chile-Langostinos)	SO-Pazifik	bis 15
3.1.2. <i>Cervimunida</i> sp.			
3.2. Lithodidae (Steinkrabben)			
3.2.1. <i>Paralithodes camtschatica</i>	Kamtschatkakrabbe, Alaska-Königskrabbe, Alaska-king crab	N-Atlantik	
3.2.2. <i>Paralithodes platypus</i>		N-Pazifik	bis 20 (total 130)
3.2.3. <i>Paralithodes brevipes</i>	King crab, Königskrabben, Steinkrabben, Krabbe	N-Atlantik	
3.2.4. <i>Lithodes maja</i>		Nordsee	
3.2.5. <i>Lithodes antarctica</i>		SO-Pazifik	
3.2.6. <i>Lopholithodes mandtii</i>		NO-Pazifik	

Wissenschaftlicher Name	Verkehrsbezeichnung ^{*)} [internationale Bezeichnung] ^{**)}	Hauptvorkommen (S/M=Süßwasser/Meerwasser)	Länge bis cm
<p>4. Brachyura (Kurzschwanzkrebse) 4.1. Majiidae (Dreieckskrabben, Seespinnenartige) 4.1.1. <i>Maja sp.</i> 4.1.2. <i>Chionoecetes sp.</i></p> <p>4.2. Cancridae (Taschenkrebse, Bogenkrabben) 4.2.1. <i>Cancer pagurus</i> 4.2.2. <i>Cancer irroratus</i> 4.2.3. <i>Cancer magister</i></p> <p>4.3. Atelecyclidae (Rundkrabben) 4.3.1. <i>Erimacrus sp.</i> 4.3.2. <i>Telemessus sp.</i></p>	<p>Seespinne, Krabbe [spider crab] Eismeer-Krabbe, Krabbe [snow-, green crab]</p> <p>Taschenkrebs, Krabbe (örtl. Knieper)</p> <p>Taschenkrebs, Krabbe [rock crab]</p> <p>Rundkrabbe Krabbe</p>	<p>N-Atlantik N-Pazifik</p> <p>Nordsee O-Atlantik W-Atlantik O-Pazifik</p> <p>N-Pazifik Indo-Pazifik</p>	<p>bis 18</p> <p>bis 25</p> <p>bis 20</p>

Wissenschaftlicher Name	Verkehrsbezeichnung *) [internationale Bezeichnung] **)	Hauptvorkommen (S/M=Süßwasser/Meerwasser)	Länge bis cm
4.4. Portunidae (Schwimmkrabben) 4.4.1. <i>Neptunus sp.</i> 4.4.2. <i>Portunus sp.</i> 4.4.3. <i>Callinectes sp.</i> 4.4.4. <i>Scylla sp.</i> 4.4.5. <i>Charybdis sp.</i> 4.4.6. <i>Carcinus maenas</i>	Blaukrabbe Krabbe [blue crab] Strandkrabbe	Indo-Pazifik Atlantik Europa Mittelmeer Karibik Europa	bis 20 bis 8
4.5. Xanthidae 4.5.1. <i>Menippe mercinaria</i> 4.5.2. <i>Eriphia spinifrons</i>	Krabbe, schwarze Steinkrabbe [black stone crab]	NW-Atlantik O-Atlantik Mittelmeer	bis 18
4.6. Geryonidae 4.6.1. <i>Geryon quinquedens</i>	Krabbe, rote Tiefseekrabbe [deep sea red crab]	NW-Atlantik	bis 12
4.7. Grapsidae (Springkrabben) 4.7.1. <i>Eriocheir sp.</i>	Wollhandkrabbe [mitten crab]	Asien, Europa	bis 10
5. Euphausiacea (Leuchtkrebse) 5.1. <i>Euphausia superba</i> Krill		Antarktis	3 bis 6

Wissenschaftlicher Name	Verkehrsbezeichnung ^{*)} [internationale Bezeichnung] ^{**)}	Hauptvorkommen (S/M=Süßwasser/Meerwasser)	Länge bis cm
B Süßwasserkrebse (Langschwanzkrebse)			
1. <i>Astacus astacus</i>	Edelkrebs	Europa	10 bis 18
2. <i>Astacus leptodactylus</i>	Galizischer Krebs (Stachelkrebs)	Europa	bis 30
3. <i>Oronectes limosus</i> (<i>Cambarus affinis</i>)	Amerik. Flusskrebs, Kam- berkrebs	USA, Europa	bis 12
4. <i>Pacifastacus leniusculus</i>	Signalkrebs	USA, Europa	bis 18
5. <i>Euastacus serratus</i>	Austral. Flusskrebs	Australien	bis 50

^{*)} Handelsübliche Sonderbezeichnungen bleiben unberührt.

^{**)} Die in eckigen Klammern angeführten internationalen Bezeichnungen dienen der Information, sie ersetzen nicht die Verkehrsbezeichnungen.

11.3. Gesundheitsrisiken durch den Verzehr von Krebstieren

Gefahren durch den Verzehr von Crustaceen können Infektionen mit viralen, bakteriellen oder parasitären Erregern, sowie Rückstände in Form von Antibiotika, Schwermetalle, Pestizide und aufgenommene Toxine sein. Gillespie und Mitarbeiter (2001) konnten zeigen, dass vor allem virale und bakterielle Infektionen, respektive Infektionen mit Salmonellen beim Verzehr von Krustentieren für Erkrankungen verantwortlich sind.

Prinzipiell kann der Konsum von Meeresfrüchten, respektive von Krustentieren, alimentär bedingte Erkrankungen durch Viren (Noroviren, Rotaviren, Hepatitis-A-Viren, Enteroviren), Bakterien (Salmonellen, Listerien, Vibrionen, Staphylokokken, *Francisella tularensis*) oder Parasiten (*Paragonimus westermani*) hervorrufen.

11.3.1. Virale Erkrankungen durch den Verzehr von Krebstieren

Noroviren

Noroviren, früher als Norwalk-like-Viren bezeichnet, wurden 1972 elektronenmikroskopisch entdeckt. Noroviren gehören der Familie der Caliciviren an und sind somit einzelsträngige RNA-Viren. Aufgrund unterschiedlicher Polymerase- und Kapsidregionen werden fünf Genogruppen unterschieden (GI bis V). Innerhalb der Genogruppen I und II lassen sich wiederum 20 verschiedene Genotypen unterscheiden. Noroviren der Gruppen III und V sind nicht humanpathogen. Noroviren lassen sich nicht auf Zellkulturen vermehren (RKI, 2000a).

Noroviren kommen weltweit vor und sind häufig Ursache sowohl für akute Gastroenteritisausbrüche in Gemeinschaftseinrichtungen als auch für sporadische Gastroenteritiden. Eine saisonale Häufung von Infektionen findet sich in den Wintermonaten. Der Mensch selbst stellt das Reservoir dar. Das Virus wird über den Stuhl oder über Erbrochenes ausgeschieden, so dass der fäkal-orale Übertragungsweg die wichtigste Rolle spielt. Eine weitere Möglichkeit der Virusverbreitung ist die aerogene Übertragung durch virushaltige Aerosole. Nach 12-48 stündiger Inkubationszeit kommt es zur virusbedingten fieberhaften Gastroenteritis mit schweren Durchfällen, Erbrechen und Flüssigkeitsverlusten. Abdominale Krämpfe ergänzen zumeist das klinische Bild. Besonders für Immunsupprimierte und ältere Menschen kann eine Norovirusinfektion zu schweren Erkrankungen führen, die mitunter auch tödlich enden können.

Der Nachweis von Noroviren erfolgt über Elektronenmikroskopie, PCR oder ELISA (RKI, 2000a). Norovirusinfektionen sind in Deutschland meldepflichtig.

Noroviren wurden schon mehrfach im Zusammenhang mit dem Konsum von Meeresfrüchten, und hier vor allem von Muscheln, gebracht (Boxman et al., 2006; Prato et al., 2004). Muscheln

filtrieren das Wasser und nehmen so das Virus auf. Andere Meeresfrüchte, wie Krebstiere, werden meist sekundär mit Viren kontaminiert. Dies kann durch mit Fäkalien verschmutztes Meerwasser sein oder bei der weiteren Verarbeitung geschehen.

Rotaviren

Rotaviren gehören zur Familie der Reoviridae und sind doppelsträngige RNA-Viren. Rotaviren verursachen vor allem bei Kindern unter 5 Jahren Durchfälle. Erkrankungen häufen sich, wie bereits angesprochen, in den Wintermonaten. Die Infektion geschieht über den fäkal-oralen Weg, wobei das Virus in der Virämiephase auch über Sekrete des Kopfes ausgeschieden wird. Rotavirusinfektionen sind in Deutschland meldepflichtig. Das Robert Koch-Institut verzeichnete einen Anstieg von 54240 Erkrankte im Jahre 2005 auf 65785 Erkrankte im Jahre 2006 (RKI, 2007b).

Über Rotavirusinfektionen im Zusammenhang mit dem Konsum von Meeresfrüchten, respektive Krebstieren, gibt die einschlägige Literatur nach bisherigem Kenntnisstand keine Hinweise. Allerdings konnten Rotaviren in Muscheln nachgewiesen werden (Le Guyader et al., 1994). Rotaviren gelangen infolge einer fäkalen Verunreinigung ins Wasser und werden von Muscheln bei der Filtration des Wassers aufgenommen.

Hepatitis-A-Viren

Hepatitis-A-Viren gehören zur Familie der Picornaviridae, wobei es sich um RNA-Viren handelt. Das Virus kommt weltweit vor und wird fast ausschließlich durch fäkal-orale Schmierinfektionen verbreitet. In Entwicklungsländern ist aufgrund schlechter Hygieneverhältnisse die Durchseuchung hoch. Aufgrund seiner Stabilität in der Außenwelt - das Virus wird erst bei einer Temperatur von 85°C zerstört - kann es leicht verbreitet werden. In Deutschland sind die Erkrankungszahlen rückläufig, wobei ein Teil der hier diagnostizierten Infektionen im Ausland erworben wurden. Dies lässt sich an einem Anstieg der Hepatitis-A-Fälle im Sommer und Herbst erkennen, der auf reiseassoziierte Infektionen schliessen lässt (RKI, 2002).

Die Erkrankung äußert sich als klassische Virushepatitis mit meist mildem Verlauf einer Hepatitis. Erwachsene zeigen meist nur einen subklinischen Verlauf, der aufgrund einer erworbenen Immunität entsteht. Kinder unter fünf Jahren erkranken nur zu 10%. Schwere Verläufe treten bei Personen auf, deren Leber bereits vorgeschädigt ist.

Das Virus wird in den Faeces massenhaft (bis zu 10^8 Viruspartikel) ausgeschieden. Die hohe Resistenz gegenüber Umwelteinflüssen begünstigt zudem eine Weiterverbreitung.

Meeresfrüchte, insbesondere Muscheln, gelten als Infektionsquelle für das Hepatitis-A-Virus. Le Guyader und Mitarbeiter wiesen 1994 Hepatitis-A-Viren neben Rotaviren in Muscheln nach

(Le Guyader et al., 1994). Im Jahr 2001 wurde ein Hepatitis-A-Ausbruch in Spanien nach Verzehr von Muscheln, die gefroren aus Peru importiert worden waren, dokumentiert, (Bosch et al., 2001).

Hervorzuheben ist, dass in der einschlägigen wissenschaftlichen Literatur es bisher keine Berichte gibt, die eine Virusinfektion, verursacht durch den Verzehr von Krebstieren, beschreiben. Es ist daher davon auszugehen, dass Krebstiere für lebensmittelassoziierte Erkrankungen beim Konsumenten verantwortlich sein können, wenn sie mit Fäkalien kontaminiert werden oder aus Aquakulturen kommen, die mit faeceshaltigen Mitteln düngen (Howgate, 1998).

11.3.2. Bakterielle Erkrankungen durch den Verzehr von Krebstieren

11.3.2.1. Erhöhter unspezifischer Keimgehalt

Durch Bestimmung des aeroben mesophilen Gesamtkeimgehaltes (GKZ) kann ein erhöhter Keimgehalt festgestellt werden. Der Gesamtkeimgehalt kann einen Anhaltspunkt für die hygienisch-mikrobiologische Qualität eines Lebensmittels geben. Der Ausgangskeimgehalt und Kontaminationen während der Verarbeitung beeinflussen den aeroben mesophilen Gesamtkeimgehalt. In der Regel werden Anaerobier nicht erfasst, so dass die Angabe der Gesamtkeimzahl nur aerob wachsende Keime umfasst. Prinzipiell wird für die meisten Lebensmittel ein geringer Keimgehalt angestrebt, da mit steigender Gesamtkeimzahl sich auch die Wahrscheinlichkeit des Vorkommens fakultativ pathogener oder toxinogener Keime erhöht und das Risiko des mikrobiellen Verderbs zunimmt (Beutling et al., 1992). Beckers und Mitarbeiter (1981) untersuchten 50 Proben Nordseegarnelen und 100 Proben gekochte und geschälte Garnelen aus Südostasien. Bei 45% der Garnelen aus Südostasien und 78% der Nordseegarnelen lag der aerobe mesophile Gesamtkeimgehalt über 10^6 KBE/g. Valdimarsson und Mitarbeiter (1998) untersuchten 7913 isländische gekochte und gepuhlte Shrimps der Gattung *Pandalus borealis*. Alle untersuchten Proben entsprachen den Hygienevorgaben, da in weniger als 0,2% der Proben *Staphylococcus aureus* nachgewiesen werden konnte.

11.3.2.2. *Escherichia coli*

Escherichia coli (*E. coli*) gehört zur Familie der Enterobacteriaceae und ist somit ein gram-negatives Stäbchen. *E. coli* ist ein normaler Darmbewohner bei Mensch und Tier. In den Faeces ist er in einer Größenordnung von über 10^6 Keimen je g enthalten und dient deswegen und wegen seiner einfachen Anzuchtbarkeit als Indikatorkeim für das Vorliegen fäkaler Kontaminationen. Die meisten Stämme sind apathogene Kommensalen, so dass das Vorkommen von *E. coli* auf oder in Lebensmitteln nicht unbedingt nach Verzehr eine Erkrankung bewirken muss. Vier verschiedene Stämme können allerdings Erkrankungen hervorrufen. *Enteropathogene E. coli* (EPEC) rufen bei Säuglingen Diarrhoen hervor (Coli-/Säuglingsdyspepsie). *Enteroinvasive E. coli* (EIEC) dringen in Darmepithelzellen ein, die dann absterben. Klinisch treten blutige Durchfälle auf, die mit Erbrechen, Fieber, Kopf- und Muskelschmerzen einhergehen. *Enterohaemorrhagische E. coli* (EHEC) mit dem bekanntesten Serovar O157:H7 können zudem hämolytische Anämien, Thrombozytopenien und Nierenversagen auslösen, welches dann tödlich enden kann (Beutling et al., 1992).

Im Jahr 2003 wurden Black Tiger Shrimps auf das Vorkommen von *E. coli* untersucht. Es ergaben sich folgende Befunde: Zu 4,8% der headless, shell-on- Garnelen, 3,6% der raw, peeled, deveined, tail-off-Garnelen und 1,3% der raw, peeled, tail-on-Garnelen konnten *E. coli* nachgewiesen werden (Mohamed Hatha et al., 2003).

Die durch EHEC hervorgerufenen Erkrankungsfälle beliefen sich in Deutschland im Jahr 2006 auf 1086 Fälle, im Jahr 2007 (bis zur 47. Kalenderwoche) auf 791 gemeldete Erkrankungsfälle (RKI, 2007a). Eine Beteiligung von Krebstieren an diesem Infektionsgeschehen wurde im Rahmen dieser epidemiologischen Erhebung nicht gesondert ausgewiesen.

11.3.2.3. *Salmonellen*

Salmonellen gehören ebenfalls zur Familie der Enterobacteriaceae. Die durch diese Erreger hervorgerufenen Erkrankungen zählen zu den häufigsten Zoonosen und stellen somit „klassischen Lebensmittelvergiftungen“ dar. Salmonellen sind fakultative Anaerobier, Oxidase negativ und Katalase positiv. Nach dem Kaufmann-White-Schema werden Salmonellen in Serovare eingeteilt. Die Einteilung erfolgt anhand ihrer Oberflächenantigene (O) und Geißelantigene (H). Zudem wird in sechs verschiedene Subgenera unterschieden. Die Subgenera I-IV und VI gelten als lebensmittelrelevante Gruppen einer einzigen Spezies *Salmonella enterica subsp. Enterica* (Enteritis-Salmonellen).

Salmonellen sind hitzeempfindlich und werden bei 57-60°C innerhalb von einer Minute abgetötet. Dagegen können sie bei -20°C über Monate bis zu mehreren Jahren überleben.

Nach einer Inkubationszeit von 6-48 Stunden und Aufnahme von 10^5 bis 10^6 Keimen je g Lebensmittel kommt es zu wässrigem Durchfall, Fieber, Erbrechen, Exsikkose. Besonders gefährdet sind Kinder unter einem Jahr und Personen mit geschwächtem Immunsystem. Hier reichen schon geringere Keimdosen aus, um die klassischen Symptome einer Enteritis infectiosa auszulösen (Beutling et al., 1992).

Es gibt verschiedene Berichte über das Vorkommen von Salmonellen bei Krebstieren.

Bhaskar und Mitarbeiter (1995) untersuchten Garnelen, Sediment und das Wasser, in dem sie gehalten wurden, während der Aufzucht- und Fangphase. Bei der Mast bezifferte sich das Vorkommen von Salmonellen auf 37,5%, beim Fang auf 12,5%. Eine Serotypendifferenzierung wurde nicht durchgeführt. Auch Nayyarahamed and Karunasagar (1995) konnten Salmonellen im Sediment einer Aquakultur mit *Penaeus monodon* nachweisen. Hier waren Salmonellen auch im Darmbereich der Shrimps präsent. Dalsgaard und Mitarbeiter (1995) untersuchten in Thailand 158 Proben von Zuchtbeckenwasser, Bodensediment, Futter, Hühnerdung, der als Dünger Verwendung fand, Garnelen und deren Darmtrakt aus sechzehn Zuchtanlagen auf Salmonellen. Sie konnten zwar Vibriolen nachweisen, fanden aber keinerlei Salmonellen.

Mohamed Hatha und Mitarbeiter (2003) konnten bei ihrer Untersuchung von Black Tiger Shrimps nur bei einer Probe Salmonellen (*Salmonella typhimurium*) nachweisen. Bei einer Untersuchung von Garnelen aus verschiedenen Haltungssystemen, die aus einem asiatischen Exportland stammten, waren 16% der Garnelen und 22,1% der untersuchten Sediment- und Wasserproben Salmonellen-positiv. Hauptsächlich konnten die Salmonella-Serovarietäten *Salmonella weltevreden* isoliert werden (Reilly and Twiddy, 1992). Außerdem wurden *Salmonella anatum*, *Salmonella wandsworth* und *Salmonella potsdam* typisiert. Gillespie und Mitarbeiter (2001) konnten bei ihrer Auswertung von infektiösen Darmerkrankungen nach dem Verzehr von Muscheln und Fisch auch einen Zusammenhang zwischen Garnelenverzehr und folgender Salmonellenerkrankung erkennen.

Salmonellen finden sich vor allem in Flussmündungsbereichen und in Küstengewässern, in die Abwässer eingeleitet wird. Hier können Salmonellen leicht auf Krebstiere, Meeresfrüchte, gelangen. Ripabelli und Mitarbeiter (2004) untersuchten in Italien Muscheln und 213 Krebstiere und konnten bei 3% der Proben Salmonellen entdecken.

11.3.2.4. *Yersinia enterocolitica*

Yersinien gehören ebenfalls zur Familie der Enterobacteriaceae. Yersinien sind weltweit verbreitet, wobei *Yersinia enterocolitica* als häufige Ursache von lebensmittelassoziierten Erkrankungen in Form von Enteritiden und Enterokolitiden beim Menschen bekannt geworden ist.

Nach Infektion treten wässriger Durchfall, Bauchkrämpfe und Fieber auf. Die enterischen Symptome können dabei über Wochen anhalten. Nach der Genesung kann es über eine einige Wochen andauernde Erregerausscheidung kommen (Beutling et al., 1992).

Es gibt relativ wenige Berichte über ein *Yersinia*-Vorkommen bei Krebstieren. Paixotto und Mitarbeiter (1979) berichteten über das Vorkommen von *Yersinia enterocolitica* bei Austern, Garnelen und Krabben. Einen zeitnahen Bericht lieferten Ripabelli und Mitarbeiter (2004). Sie wiesen in 1% von 213 untersuchten Krebstieren *Yersinia enterocolitica* nach.

11.3.2.5. Shigellen

Shigellen, Erreger der Shigellenruhr, gehören ebenso zur Familie der Enterobacteriaceae. Sie kommen regional unterschiedlich gehäuft vor. Es werden die Spezies *Shigella sonnei*, *flexneri*, *boydii* und *dysenteriae* unterschieden. *Shigella sonnei* kommt vornehmlich in Mittel- und Westeuropa, *Shigella flexneri* in Südeuropa, *Shigella boydii* in heißen Zonen und *Shigella dysenteriae* in den verschiedenen Erdteilen in kleinen Populationen vor. Alle Shigellen besitzen ein aus Lipopolysacchariden bestehendes Endotoxin. Nur *Shigella dysenteriae* besitzt zusätzlich ein Exotoxin, Shiga-Toxin 1, das zu schweren toxischen Erkrankungen führt. Als Reservoir gilt der kranke oder symptomlos ausscheidende Mensch. Der Erreger wird fäkal-oral übertragen, wobei auch Insekten den Keim von erregerhaltigem Kot auf Lebensmittel übertragen können. Die Erreger dringen in Dickdarmepithelzellen ein, was zu Schleimhautschäden führt und hämorrhagische Läsionen verursacht. Wässriger Durchfall mit Blut, Fieber, Exsikkose und Apathie sind die Folgen. Todesfälle treten vereinzelt auf (Beutling et al., 1992; RKI, 2001). Im Jahr 1984 konnte *Shigella flexneri* als Ursache einer Lebensmittelvergiftung in einem Seniorenheim nach Verzehr von asiatischen Shrimps diagnostiziert werden (Bijkerk und van Os, 1984). Bei einer Untersuchung ein Jahr später konnte *Shigella flexneri* aus asiatischen Shrimps isoliert werden (van Spreekens, 1985). 1997 kam es zu einem Ausbruch der Shigellenruhr in einer Militärstation nach Verzehr von Salat, der asiatische Shrimps und Muscheln enthielt (Cheftel et al., 1997).

Das Robert Koch-Institut meldet bis zur 47. Kalenderwoche 804 gemeldete Shigellose-Fälle in 2007, was einen leichten Anstieg von 53 Fällen im Vergleich zum Vorjahr bedeutet (RKI, 2007a).

11.3.2.6. *Klebsiellen*

Klebsiellen sind ebenfalls fakultativ anaerobe gram-negative Stäbchen der Familie der Enterobacteriaceae. Sie kommen im Boden, im Gewässer und auf Getreide vor. Von besonderer Bedeutung ist *Klebsiella pneumoniae*, da der Erreger mit lebensmittelassoziierten Durchfallerkrankungen des Menschen gelegentlich in Verbindung gebracht wird. Singh und Kulshreshtha (1992) konnten *Klebsiella pneumoniae* aus Süßwassergarnelen isolieren. Bei Meerwasserkrebsen gelang der Nachweis allerdings nicht. Einen zeitnahen Bericht über die Isolation von *Klebsiella ozonae* lieferten Papadopoulou und Mitarbeiter (2007). Sie untersuchten unter anderem 25 Garnelen auf mikrobielle Kontaminationen und konnten Klebsiellen mit einer Häufigkeit bis zu 40% isolieren.

11.3.2.7. *Vibrionen*

Vibrionen gehören zur Familie der Vibrionaceae. Sie adhären am Crustaceencarapax, Copepoden und Chitindetritus über „Cholera-binding-proteins“, CBPs (Nalin et al., 1979; Pruzzo et al., 1996; Tarsi und Pruzzo, 1999). Diese besitzen eine Größe von 36 bis 53 kDa und binden spezifisch an N-Acetylglucosamin. Die Erreger kommen vor allem am ventralen Carapax vor und können Konzentrationen erreichen, die für den Menschen gesundheitsschädlich sein können (Castro-Rosas und Escartin, 2002). Chitin, ein Polysaccharid aus N-Acetylglucosamin, wird dann zu Oligosacchariden mittels erregereigener Chitinase gespalten (Bassler et al., 1991). Binden die Erreger an Chitin von Zooplankton, können sie ungehindert in den Körper von zooplanktonfressenden Krebsen geraten. Chitin ist säureresistent und kann so als Vibrionen-Vehikel für einen Transport in den Organismus dienen. Ein unspezifisches Bindeprotein, 35 kDa groß, wird konstant, unabhängig von einer Chitinpräsenz, produziert, so dass jederzeit eine Haftung stattfinden kann (Montgomery und Kirchman, 1994). Nach der Bindung wird Chitinase in zunächst geringer Konzentration gebildet, um einige N-Acetylglucosaminoligomere freizusetzen. Durch diese Oligomere wird eine spezifische Bindung initialisiert. Ein weiteres Bindeprotein, 150 kDa groß, wird exprimiert und bindet dann spezifisch an Chitin. Nach der Überführung des Polysaccharids in Oligosaccharide, werden diese über Porine in den extrazellulären Raum des Erregers transportiert. Durch eine periplasmatische N-Acetyl- β -Glucosaminidase, β -GlcNAcidase, und eine Chitodextrinase werden die Oligomere hydrolysiert. Es entstehen N-Acetylglucosamin, Diacetylchitobiose und Diacetylchitotriose. Diese werden weiter abgebaut zu Fructose-6-Phosphat, wobei eine Permease Diacetylchitotriose direkt ins Cytosol zur Hydrolyse transportiert. Diacetylchitotriose wird durch eine cytoplasmatische β -GlcNAcidase zu 2 Acetylglucosamin gespalten und danach durch eine ATP-abhängige Kinase phosphoryliert. Nach weiterer Deacetylierung und Deaminierung entsteht Fructose-6-Phosphat (Keyhani und

Roseman, 1996). Die Bindefähigkeit an Chitin sinkt bei zunehmender Salinität. Bei *Vibrio parahaemolyticus* beispielsweise beträgt sie bei 4 ppt Salzgehalt 100%, bei 70-80 ppt nur noch 10-16% (Nalin et al., 1979; Pruzzo et al., 1996; Tarsi und Pruzzo, 1999).

Der wichtigste und wohl bekannteste Keim, der für den Menschen starke Bedeutung besitzt, ist *Vibrio cholerae* (Finelli et al., 1992). *Vibrio cholerae* Serotyp 01 besteht aus zwei Biotypen, *Vibrio cholerae* und *Vibrio El Tor*. Von diesen lassen sich serologisch die Typen „Inaba“, „Ogawa“ und „Hikojima“ unterscheiden. Alle sind Enterotoxinbildner (Kaper et al., 1979). Choleraeravirionen, die sich nicht mit Antiserum der 01 Serogruppe agglutinieren lassen, werden als „*Vibrio cholerae non-01*“ (Dalsgaard et al., 1995a) bezeichnet, von denen nur einige toxinproduzierend und sporadisch an Cholerafällen beteiligt, jedoch nicht für Epidemien verantwortlich gemacht werden. Sumner und Ross (2002) stellten in einer Risikoanalyse *Vibrio cholerae* als erhebliches Risiko in gekochten Garnelen dar. Dies wurde beispielsweise im Jahre 1986 in den USA deutlich (Lowry et al., 1989), als sich der bislang größte Choleraausbruch nach Verzehr von rohen Krabben und Shrimps in den USA ereignete.

Proben aus Supermärkten in Malaysia wiesen Kontaminationen mit pathogenen Vibrionen unabhängig von der Jahreszeit auf (Elhadi et al., 2004; Landgraf et al., 1996).

Das eigentliche Toxin, Choleraagen, besteht aus zwei Untereinheiten, einer A-Untereinheit aus zwei weiteren Subunits und einer B-Untereinheit, die wiederum aus 5 identischen Subunits besteht und ein Pentamer bildet. Die beiden A-Untereinheiten sind über Disulfidbrücken verbunden und werden proteolytisch gespalten. A₁ stellt eine Adenosinphosphat (ADP)-Ribosyltransferase dar, wobei A₂ für die Bindung des Enzyms an die B-Untereinheit sorgt. Die B Einheit bindet an ein Monosialogangliosid GM₁ einer eukaryontischen Zielzelle. Hierdurch gelangt der hydrophobe A-Anteil in die Zielzelle, A₁ wird frei und überträgt Adenosindiphosphat-Ribose (ADP-Ribose) auf die α - Einheit eines G-Proteins, wodurch ein Argininrest, der für die GTPase-Aktivität bedeutend ist, verändert wird. Hierdurch wird der Abschaltmechanismus der G-Proteine blockiert und das Protein ist dauernd aktiv. An der basolateralen Membran wird dann die Adenylatzyklase aktiviert und der cyclo-Adenosinmonophosphat Spiegel (cAMP) erhöht. Die folgende Aktivierung einer Proteinkinase verursacht eine erhöhte Chloridsekretion bei gehemmter Natriumresorption (Forth et al., 1998). Wässrige Durchfälle mit nachfolgender Dehydratation sind die Folgen.

Die Präsenz von *Vibrio cholerae* ist nicht unbedingt an fäkale Verunreinigungen des Wassers gebunden. Der Erreger ist ein autochthoner Besiedler von Brackwasser im Bereich von Flussmündungen (Bourke et al., 1986; Colwell et al., 1977; Colwell et al., 1981) und Sümpfen, kann aber auch im Süßwasser vorkommen. Eine effektive Toxinproduktion (Chowdhury et al., 1992) wird durch einen Salzgehalt von 25 ppt angeregt; bei Abwesenheit von Salzwasser wird Trypton zur Toxinproduktion benötigt (Chowdhury et al., 1992). Borroto (1997) untersuchte den *Vibrio cholerae*-Gehalt in einem Brackwasserbecken mit Krabben über einen Zeitraum von 2 Jahren. *Vibrio cholerae* war bei 1,5% der untersuchten

Tiere zu finden und vermehrt im Bodensediment präsent. Jahreszeitliche Schwankungen im Vorkommen von Vibrionen mit Peaks im Sommer fielen zusätzlich auf. Bei intensiver Haltung, die mit stärkerer Sedimentbildung einherging, stieg auch der Kontaminationsgrad bei den Tieren (Borroto, 1997).

Im Darm von *Callinectes sapidus* konnten Huq und Mitarbeiter (1986) *Vibrio cholerae* finden. Die Erreger kamen allerdings nur im cuticulären Enddarm, in dem keine Verdauung mehr stattfindet, vor. Huq und Mitarbeiter (1986) hypothetisierten, dass das vom Erreger gebildete Cholera-toxin, welches eine vermehrte Chloridsekretion mit verminderter Natriumaufnahme stimuliert, in den osmoregulatorischen Haushalt, besonders bei Crustaceen, die in Gewässern mit wechselndem Salzgehalt leben, eingreife. Hieraus ergebe sich dann eine Art von Symbiose, da Crustaceen, so Huq und Mitarbeiter (1986) wahrscheinlich für die Vermehrung von Vibrionen und bei deren Überleben wichtig seien und diese dann die Osmoregulatorik unterstützten. In der Haemolymphe von *Callinectes sapidus* konnten Sizemore und Mitarbeiter (1975) Vibrionen identifizieren. Die Vibrionen besaßen einen prozentualen Anteil von 21% am Gesamtkeimgehalt der Haemolymphe.

Vibrio parahaemolyticus ist ebenfalls ein Verursacher gastrointestinaler Erkrankungen. Erbrechen, Abdominalschmerzen und Durchfälle sind die durch den Keim hervorgerufenen Symptome. *Vibrio parahaemolyticus* produziert vier verschiedene Haemolysine, wobei zwei hoch virulent sind. Das TDH (Thermostable Direct Hemolysin) und TRH (TDH-Related Hemolysin) verursachen eine Haemolyse, wobei die durch TDH verursachte Haemolyse als Kanagawa-Phänomen bezeichnet wird. Bean und Mitarbeiter (1998) konnten *Vibrio parahaemolyticus*-Infektionen beim Menschen auf den Verzehr von Krebsen und Shrimps zurückführen. *Vibrio parahaemolyticus* wird in den USA als die Vibrionenspezies angesehen, die für gastrointestinale Erkrankungen hauptverantwortlich ist (Powell, 1999).

Vibrio vulnificus verursacht zwei klinische Krankheitsbilder. Zum Einen kann der Erreger eine Septikämie hervorrufen, die zum Tode führen kann. Zum Anderen ist *Vibrio vulnificus* Verursacher nekrotisierender Wundinfektionen, die wiederum zur Sepsis führen können (Ho et al., 2001). Todesfälle nach schweren Gastroenteritiden können vor allem im Sommer nach dem Verzehr von unzureichend gekochten Krustentieren bei Immungeschwächten auftreten (do Nascimento et al., 2001).

Vibrio damsela kann Durchfallerkrankungen nach dem Verzehr von ungekochten Meeresfrüchten verursachen. Der Erreger bildet ein hitzelabiles zytolytisches Toxin, das erythrolitisch im Mäusetest reagiert (Kothary und Kreger, 1985; Morris et al., 1982; Song et al., 1993).

11.3.2.8. *Listeria monocytogenes*

Bakterien der Gattung *Listeria* sind gram-positive, bewegliche, katalase-positive und fakultativ anaerobe Stäbchen. Neben *Listeria seeligeri*, *ivanovii*, die nur bei wenigen menschlichen Erkrankungen nachgewiesen worden sind, ist *Listeria monocytogenes* die wichtigste human-pathogene Spezies. *Listeria innocua*, *welshimeri* und *murrayi* sind apathogene Spezies.

Unter den 13 Serovaren von *Listeria monocytogenes* sind nur die Serovare 4b, 1/2a und Serovar 1/2b für Erkrankungen beim Menschen wichtig. Die Haemolysebildung ist das wichtigste Merkmal pathogener Stämme. Listerien vermehren sich in einem Temperaturbereich von -0,4°C bis +45°C, so auch bei Kühlschranktemperaturen.

Listeria monocytogenes ist ein fakultativ pathogener Erreger, der sich intrazellulär vermehren kann. Der Mensch infiziert sich meist über kontaminierte Lebensmittel. Die Besiedlung des Darmes kann bei immungeschwächten Personen zu einer Generalisierung führen. Grippeähnliche Symptome mit Fieber, Muskelschmerzen, Erbrechen und Diarrhoe folgen. Eine weitere Komplikation stellt das Krankheitsbild einer eitrigen Meningitis dar. Bei Schwangeren besteht die Gefahr der intrauterinen Übertragung auf den Fötus, die zu Früh- oder Totgeburten führen kann. Kontakt mit infizierten Tieren kann zu lokalen papulösen oder pustulösen Hautläsionen kommen (RKI, 2006).

In Krebstieren werden Listerien häufig nachgewiesen. Valdimarsson und Mitarbeiter (1998) konnten in 270 von 3331 untersuchten *Pandalus borealis* Listerien nachweisen (8,1%). Bei 49 dieser 270 Proben wurden die Listerien serotypisch identifiziert, wobei bei 26,5% *Listeria monocytogenes* zu finden war. Norwegische geschälte Garnelen wiesen bei einer Untersuchung, die direkt nach der Produktion vorgenommen wurde, zu 18% *Listeria monocytogenes* auf (Rorvik und Yndestad, 1991). In rohen malayischen Krebstieren aus dem Handel konnten bei 44% Listerien, vor allem, *Listeria monocytogenes*, nachgewiesen werden (Arumugaswamy et al., 1994). In einem Versuch von Jeyasekaran und Mitarbeitern (2002) konnten die Autoren zeigen, dass Kühlen (4-7°C) und Tiefgefrieren (-18-20°C) Listerien, die vorher den Garnelen eingespritzt worden waren, nichts anhaben kann. Nach 30 Tagen entsprach der Gehalt dem Ausgangsgehalt, nach 60 Tagen hatten sich die Listerien verdoppelt, um am 90. Tag wieder auf den Ausgangsgehalt zurück zu fallen.

Chitin von Krebstieren übt eine protektive Wirkung auf *Listeria monocytogenes* und andere Keime durch Absorption dieser Keime aus. Daher ist die Resistenz gegenüber bioziden Stoffen (Desinfektionsmittel) erhöht (McCharty, 1992). Um *Listeria monocytogenes* zu beseitigen, müssen die Anlagen, die Krebstiere verarbeiten, gründlich von Resten des Panzers gereinigt werden, damit Desinfektionsmittel ausreichend wirken können (Beutling et al., 1992).

11.3.2.9. Clostridien

Clostridium perfringens ist ein anaerob wachsender sporenbildender gram-positiver Keim. *Clostridium perfringens* wird in fünf Toxintypen (A-E), die Exotoxine bilden, eingeteilt. Einige Stämme der *Clostridium perfringens*-Typen A und C bilden während der Sporenbildung im Darm nach Aufnahme des Erregers ein Enterotoxin, welches die typischen Erscheinungen einer mild verlaufenden Enteritis infectiosa hervorruft. Mit dem Lebensmittel gelangen die Erreger in den Dünndarm, wo sie sich weiter vermehren und sporulieren. Das Enterotoxin wird dabei freigesetzt. Abdominale Krämpfe, Durchfälle und Erbrechen sind die Hauptsymptome. Die Erkrankung hält meist nicht länger als 24 Stunden an. Komplikationen und Todesfälle sind seltene Ereignisse.

Clostridium botulinum ist Verursacher des Botulismus bei Mensch und Tier. *Clostridium botulinum* bildet acht serologisch unterschiedliche Toxine (A, B, C₁, C₂, D, E, F, G). Die Toxintypen C und D kommen hauptsächlich beim Tier vor, die anderen Toxintypen verursachen beim Menschen den Botulismus. Eine Gefährdung für den Verbraucher entsteht dann, wenn genügend Toxin im Lebensmittel gebildet wurde. Einige Stämme sind psychrotroph und bilden Toxin bei 3°C. In sauren Lebensmitteln mit einem pH-Wert unter 4,5 ist dagegen eine Toxinproduktion nicht zu erwarten. Wichtig ist allerdings die Anaerobiose. Daher können luftdichtverpackte Lebensmittel bzw. Konserven eine Vermehrung initiieren.

Anfängliches Erbrechen und Durchfall sind unspezifische Anfangssymptome. Ein trockener Mund und Rachen, Heiserkeit und persistierende Verstopfung folgen. Koordinationsstörungen und Sehstörungen sind Folgen des Toxins. Im Spätstadium kommt es zur Atemlähmung und Lähmung der Herzmuskulatur. Dann tritt der Tod meist am 3. bis 6. Tag nach Erregeraufnahme ein (Beutling et al., 1992).

Eine Kontamination mit Clostridien ist auch bei Krebstieren nicht ausgeschlossen. Fische und Shrimps in indischen Zuchtanlagen wurden 1997 auf das Vorkommen von *Clostridium botulinum* hin untersucht. Clostridien konnten bei 20% der untersuchten Shrimps nachgewiesen werden (Lalitha und Gopakumar, 1997). Auf die Gefahr von Clostridientoxin in vakuumverpackten Shrimps wiesen Harrison und Mitarbeiter (1996) und Lalitha und Gopakumar (2001) hin. Ein aerober Sporenbildner wurde als Bombageerreger von eingedostem, pasteurisiertem Crabmeat isoliert (Segner, 1992).

11.3.2.10. *Staphylococcus aureus*

Staphylococcus aureus gehört zu den Staphylokokken, ist gram-positiv und verstoffwechselt Glukose fermentativ und oxidativ. *Staphylococcus aureus* ist in der Lage in Lebensmitteln Enterotoxine zu bilden, die nach Aufnahme durch den Konsumenten die Symptome einer Lebensmittelvergiftung hervorrufen. Aufgrund einer hohen Hitzestabilität werden die Toxine bei der Zubereitung von Lebensmitteln nicht abgetötet (RKI, 2000b). Es werden verschiedene auf den Darm wirkende Toxine, Polypeptide mit einem Molekulargewicht zwischen 30000 und 35000 Dalton, gebildet. Diese Toxine (A, B, C₁, C₂, D und E) weisen Unterschiede hinsichtlich ihrer Wirkung auf, wobei am häufigsten Enterotoxin A an Lebensmittelvergiftungen beteiligt ist. Die Toxine weisen eine geringe Säureempfindlichkeit auf. Sie sind gegenüber proteolytischer Aktivität durch Enzyme weitgehend resistent (Beutling et al., 1992).

Staphylokokken gehören zur „Normalflora“ von Mensch und Tier. Sie finden sich im Nasenraum, im Rachen und auf der Haut. Massive Kontaminationen von Lebensmitteln kommen meist dadurch zustande, dass im Lebensmittelverkehr beschäftigte Personen mit akuten Erkältungskrankheiten und damit einem extrem hohen Staphylokokkenvorkommen zu einer Verbreitung beitragen (Beutling et al., 1992).

Beckers und Mitarbeiter (1981) untersuchten gekochte und geschälte Garnelen aus der Nordsee und aus Südostasien. 34% der untersuchten Tiere aus Asien enthielten mehr als 2×10^3 /g *Staphylococcus aureus*. Die Toxinproduktion von *Staphylococcus aureus* in den untersuchten Tieren hängt von mehreren Faktoren ab, vor allem aber von der Anwesenheit kompetitiver Mikroorganismen (Beckers et al., 1985). Valdimarsson und Mitarbeiter (1998) konnten dagegen in weniger als 0,2% von den untersuchten 7913 untersuchten *Pandalus borealis* *Staphylococcus aureus* entdecken. In gekochten Garnelen aus England konnten Greenwood und Mitarbeiter (1985) keinerlei Grenzwertüberschreitungen bezüglich der Keimgehaltshöhe von *Staphylococcus aureus* finden.

Nach einer Inkubationszeit von 0,5 bis 7 Stunden nach Aufnahme des Lebensmittels treten meist zuerst Kopfschmerzen und Übelkeit auf. Heftiges Erbrechen mit Kreislaufsymptomen folgen rasch. Schwere Durchfälle können zur Dehydratation führen. Nach 1 bis 2 Tagen tritt zumeist eine vollständige Genesung ein (Beutling et al., 1992).

11.3.2.11. *Bacillus cereus*

Bacillus cereus löst neben Lebensmittelvergiftungen, die entweder als Massenerkrankungen oder auch als kleine Gruppenerkrankungen auftreten auch sporadische Einzelerkrankungen aus. *Bacillus cereus* ist ein gram-positiver sporenbildender Keim, der aerob wächst. Er ist in der Umwelt weit verbreitet und kommt vor allem im Erdboden, Schmutz, und Staub vor. Isoliert

werden konnte der Keim aus Milch, getrockneten Lebensmitteln, Gewürzen, Fleisch, Roh- und Brühwurst, Salaten und Suppen (Beutling et al., 1992). Kamat und Kumta (1974) konnten den Erreger in Shrimps tropischer Herkunft entdecken. Lalitha und Surendran (2004) isolierten den Keim aus Rosenberggarnelen, *Macrobrachium rosenbergii*, die in einer Zuchtanlage gehalten wurden.

Nicht alle *Bacillus cereus*-Stämme sind Lebensmittelvergifter. Nur Enterotoxin produzierende Stämme kommen als Ursache in Frage. Dabei werden zwei unterschiedliche Toxine gebildet. Vergiftungen vom „Erbrechenstyp“ entstehen durch Aufnahme des im Lebensmittel durch den Keim produzierten Toxins. Der „Diarrhoetyp“ wird durch ein Enterotoxin gebildet, das vom Erreger im Darm gebildet wird. Das Enterotoxin aktiviert die Adenylatcyclase, so dass es zur Flüssigkeitsansammlung im Darmlumen kommt. Die Inkubationszeit beträgt in beiden Fällen wenige Stunden. Die Symptome klingen meist nach 24 Stunden wieder ab (Beutling et al., 1992).

11.3.2.12. *Francisella tularensis*

Der Erreger der *Tularämie* ist *Francisella tularensis*, ein gram-negatives, nicht bewegliches Stäbchen, das sich bipolar anfärben lässt. Der Erreger besitzt 2 geographische Varianten. *Francisella tularensis* var. *tularensis*, Typ A, kommt vor allem in Nordamerika vor und ist glyzinspaltend. *Francisella tularensis* var. *polarctica*, Typ B, ist in Europa und Asien vertreten und ist nicht glyzinspaltend. Eine Subspezies von *Francisella tularensis* ist *Francisella novicida*, welche vor allem im Wasser vorkommt und ebenfalls glyzinspaltend ist. Typ A nutzt Arthropoden als Vektoren und ist nicht in Krankheitsfällen bei Menschen verwickelt. Typ B, aus Zecken isoliert, ist die am weitesten verbreitete Variante, welche bei Krankheitsfällen beim Menschen isoliert worden ist (Rolle und Mayr, 2007; Whipp et al., 2003).

Beim Menschen äußert sich *Tularämie* nach 2- 4 Tagen entweder als äußere Form mit ulzero-glandulärem, glandulärem oder okuloglandulärem Verlauf, oder als innere Form nach oraler Infektion mit Pleuritis, Bronchopneumonie, Lymphadenitis und zentralnervösen Störungen. Die Letalität ist gering, jedoch kommt es zu wochenlangem, rezidivierendem Fieber. Beim Nager zeigen sich geschwollene Lymphknoten, eine vergrößerte Milz und Leber, sowie hohes Fieber. Hier wird die *Tularämie* als Rodentiose oder Pseudotuberkulose bezeichnet.

1998 kam es, nach dem Fang von *Procambarus clarkii* in Spanien zu einem Tularämieausbruch bei den beteiligten Fischern. Die gefangenen Tiere hatten den Erreger auf dem Carapax, im Hepatopankreas und im Darm, vermutlich nach einer vorhergehenden Kontamination des Wassers. Die Infektion der Fischer entstand durch Kontakt verletzter Haut mit dem Carapax und beim Ausweiden der Tiere. Somit können Crustaceen auch als Vektoren für Tularämie dienen

(Anda et al., 2001), wobei in diesem Zusammenhang nicht das Krankheitsbild einer Enteritis infectiosa durch Verzehr von *Francisella*-haltigen Krustentieren zu verzeichnen ist.

11.3.3. Parasitäre Risiken durch den Verzehr von Krebstieren

Paragonimus-Arten sind wichtige Vertreter, die Crustaceen befallen und Erkrankungen beim Menschen hervorrufen. Etwa zehn Arten der Gattung *Paragonimus* sind als Lungenparasiten beim Menschen bekannt. Sie rufen die sogenannte Paragonimose oder im englischen Sprachgebrauch die „Lung Fluke Disease“ hervor. Einige Arten parasitieren auch bei der Katze, beim Hund, Schwein und bei Wildtieren (Choi, 1990).

Adultstadien der Paragonomidae leben in von Bindegewebe ausgekleideten Zysten der Lunge. Die reifen Eier werden über die Trachea in den Pharynx geleitet, abgeschluckt und dann ausgeschieden (Kuntz, 1969; Rommel et al., 2000). Eine der wichtigsten und bekanntesten Verursacher der Paragonimose beim Menschen sind *Paragonimus kellicotti* und *Paragonimus westermani*. *Paragonimus kellicotti* nutzt eine Schnecke, *Pomatiopsis lapidaria*, als ersten Zwischenwirt. *Oreoglyphis*-Arten, *Cambarus*-Arten und *Procambarus clarkii* stellen die möglichen zweiten Zwischenwirte dar.

Paragonimus westermani entwickelt sich in der Schnecke *Semisulcospira* zum Miracidium, um dann im Krebs *Cambaroides similis* und *dauricus*, aber auch in *Eriocheir japonicus* und *Procambarus clarkii* zur Metazerkarie zu werden (Cho et al., 1991; Choi, 1990; Hong et al., 1986; Loh et al., 1969; Shin und Min, 1999).

Die Infektion des Menschen geschieht durch Verzehr unzureichend gekochter oder roher Krebse. Besonders in asiatischen Ländern, in denen rohe Krebse eine Delikatesse darstellen, gibt es eine hohe Paragonimoseprävalenz. Cho und Mitarbeiter (1991) berichteten über eine Untersuchung, die in koreanischen Supermärkten stattgefunden hat. In Korea sind rohe Krebse, die mit Sojasauce serviert werden, eine Delikatesse. Es wurden *Eriocheir japonicus*, die zum Verzehr angeboten waren, untersucht. 11,8% der untersuchten Tiere waren mit 1-5 Metazerkarien infiziert. Hong und Mitarbeiter (1986) untersuchten 817 wilde *Cambaroides similis* in Kyongpook, Korea. 15,5% (127 Tiere) wiesen Metazerkarien auf, die sich vor allem im Cephalothoraxbereich, in den Kiemen und im Hepatopankreas befanden. Durchschnittlich konnten pro Krebs 1,7 Metazerkarien gefunden werden. Shin und Min (1999) konnten sogar bei 88,6% von Tieren, die auf der koreanischen Insel Bogildo gefangen worden waren, Metazerkarien finden. Pro Krebs kamen hier sowohl nur eine als auch bis zu 193 Larven vor. Metazerkarien können bis zu 10 Tagen im Wasser bei einer Wassertemperatur von 21-27°C überleben, werden sie aus einem sich zersetzenden, toten Krebs frei (Loh et al., 1969). Werden die Metazerkarien durch Verzehr eines Krebses oder durch Trinken verseuchten Wassers aufgenommen, wandern sie

durch die Dünndarmwand in Richtung Zwerchfell, durchbrechen dieses und wandern dann in die Lunge. Hier beginnen sich die Larven im Lungengewebe einzukapseln. Klinisch kommt es zu produktivem Husten mit bräunlichem Sputum, in dem sich Eier befinden. Irrläufer der Larven gelangen ins ZNS, in die Leber und in die Nieren. Zentralnervöse Störungen, Epilepsie, Leberdysfunktionen, Pleuritiden, Nierenschädigungen und Lungenabszesse sind die Folge. Die Therapie wird mit Praziquantel durchgeführt (Chai et al., 1996; Choi, 1990).

Das Vorkommen von *Paragonimus westermani* beschränkt sich hauptsächlich auf asiatische Länder, wie China, Japan und Korea. *Paragonimus kellicotti* findet sich dagegen in Nordamerika und kommt hier auch beim Nerz und Fuchs vor (Blair et al., 1999).

In Asien, auf den pazifischen Inseln und in Lateinamerika sind *Cambarus*-Arten bei der Verbreitung des Rattenlungenwurmes von Bedeutung. *Angiostrongylus cantonensis* nutzen *Cambarus*-Arten als paratenische Wirte. *Cambarus*-Arten nehmen L3-Larven mit der Schnecke *Limnea palustris* auf und können so den Parasiten auf Ratten oder aber auch den Menschen übertragen. *Angiostrongylus cantonensis* hat die Ratte als eigentlichen Endwirt und nutzt die Schnecke als Zwischenwirt. Crustaceen, Fische und Frösche können als paratenische Wirte fungieren.

Der Mensch stellt einen Fehlwirt im Entwicklungszyklus des Wurmes dar. Bei einer gelungenen Infektion wandern die Parasiten ins Hirn und lösen dort eine eosinophile Meningitis aus (Doyle, 2003; Evans et al., 2002b).

Eine weitere Gefahr stellt die Nematode *Gnathostoma spinigerum* dar. Hier ist der Mensch ein paratenischer Wirt; den Endwirt bilden Hunde und Katzen. L1-Larven schlüpfen im Wasser, werden durch Crustaceen aufgenommen, die wiederum von Fröschen und Fischen vertilgt werden. Hier encystieren sich die Larven in der Muskulatur. Der Mensch nimmt diese Zysten dann mit dem Fisch auf, so dass der Entwicklungszyklus zur L3-Larve fortgesetzt werden kann. Diese L3-Larve wandert als Larva migrans im cutanen und subcutanen Bindegewebe oder im visceralen Gewebe. Demnach kommt es zu verschiedenen klinischen Erscheinungsbildern, wie einer cutanen, einer visceralen oder einer nervösen Form mit Meningitis. Behandelt wird die Gnathostomiasis mit Albendazol (Doyle, 2003; Moore et al., 2003).

11.3.4. Chemische Risiken durch den Verzehr von Krebstieren

Die Gefahren durch Toxine, die von Krebstieren aufgenommen und akkumuliert werden, Antibiotika- und Pestizidrückstände, sowie Schwermetalle sollen in diesem Kapitel nur kurz angeschnitten werden.

In einigen Krebsen (*Carpilius*-Arten, *Eriphia*-Arten oder einige Grapsiden) kann das Toxin der paralytischen Muschelvergiftung, Saxitoxin, nachgewiesen werden. Saxitoxin, wie auch die strukturhomologen Gonyautoxine, werden in Algen gebildet. Die Algen werden von Krebsen gefressen, wobei das Gift aufgenommen wird. Muscheln nehmen das Gift durch Filtration des Wassers auf (Kotaki et al., 1985).

Tetrodotoxin wird bakteriell im Darm der Krabbe *Atergatis floridus* gebildet (Noguchi et al., 1986). Tetrodotoxin verursacht beim Menschen Lähmungen, die zum Tode führen können.

Tetrodotoxin ist bekanntermaßen im Kugelfisch (Fugu) enthalten.

Die Krustenanemone *Palythoa* enthält das Polyketid Palytoxin, welches durch Abweiden von den Krabben *Lophozymus pictor* und *Demania reynaudii* aufgenommen wird. Das Gift verursacht Gastroenteritiden und Atemlähmung mit nachfolgendem Tod beim Konsumenten (Alcala et al., 1988).

Nach Verzehr von *Birgus latro* können Bewußtseinsstörungen, Übelkeit und Erbrechen auftreten (Bagnis, 1969; Bagnis, 1970), wobei die Autoren nichts über das toxische Agens sagen.

Das Gift Domoinsäure, wird von der Kieselalge *Nitzschia pungens forma multiseriis* gebildet, von *Cancer magister* aufgenommen und ruft zerebrale Krampfanfälle bis zur Bewußtlosigkeit hervor (Wekell et al., 1994).

Aufgrund der Massenhaltung in Aquakulturen werden Antibiotika nicht mehr nur therapeutisch sondern vielmehr prophylaktisch eingesetzt. Hier übersteigen die Dosierungen meist die der therapeutischen. Mit dem Einsatz von Antibiotika steigt das Risiko von Antibiotikarückständen in Krebstieren. 2001 wurde durch die Entscheidung 2001/699/EG eine Untersuchungspflicht für Krebstiere aus China, Indonesien und Vietnam auf Chloramphenicol erlassen. Die Anwendung von Chloramphenicol ist durch den Anhang der Verordnung 2377/90 (EWG) des Rates zur Anwendung bei lebensmittelliefernden Tieren verboten (EG, 1990). Die Entscheidung 2001/699/EG wurde durch die Entscheidung 2002/994/EG aufgehoben (EG, 2002). 2004 wurden in 30 importierten Garnelen Nitrofurane nachgewiesen. Die Tiere kamen aus Indien und Indonesien. Auch Nitrofurane sind in der EU bei lebensmittelliefernden Tieren verboten, da sie mutagen und kanzerogen wirken.

Produkte zur Wasserbehandlung, Desinfektionsmittel und Pestizide werden in Aquakulturen häufig eingesetzt. Graslund und Mitarbeiter (2003) dokumentierten in einer die Verwendung von chemischen und auch biologischen Produkten in 76 Shrimpsaquakulturen in Thailand. Durchschnittlich wurden bis zu 13 verschiedene Chemikalien und auch andere Stoffe pro Zuchtanlage verwendet. Dies waren Desinfektionsmittel, Pestizide, Wasseraufbereiter und Antibiotika. In einer 2002 durchgeführten Studie in Mexiko konnten in Garnelen über den Grenz-

werten liegende Konzentrationen von Lindan, Endosulphan, Endrin, Chlordan und Isodrin festgestellt werden (Osuna-Flores und Riva, 2002).

Schwermetallanreicherungen finden sich vor allem in Buchten industriell-besiedelter Gebiete. Häufig finden sich in der näheren Umgebung auch Aquakulturen, die den direkten Zugang zu Frischwasser nutzen. Wong und Mitarbeiter (1992) untersuchten den Cadmiumgehalt in Brackwasserbecken, die für die Garnelenzucht Verwendung fanden und stellten sehr hohe Cadmiumwerte fest, die ihren Ursprung in öffentlichen Abwässern besaßen.

Petersen und Mortensen (1994) dagegen untersuchten Garnelen aus Dänemark und konnten keinerlei Überschreitungen der Konzentrationen von Arsen, Blei, Cadmium, Chrom, Quecksilber und Selen feststellen.

11.3.5. Krebstiere als Allergene

Aufgrund der steigenden Beliebtheit von sogenanntem „Seafood“ oder „Meeresfrüchten“ treten allergische Reaktionen bei den Verbrauchern, aber auch bei verarbeitendem Personal immer häufiger auf. Erst in den letzten Jahren konnte geklärt werden, was das auslösende Agens solcher Reaktionen ist. Laut einer Umfrage der „American Academy of Allergy“ im Jahre 2004 treten bei 2,3% der US-Amerikanischen Bevölkerung Immunreaktionen nach Konsum von Meeresfrüchten, wie Shrimps, Hummer und anderen Krustentieren, auf (Sicherer et al., 2004).

Auslöser solcher Allergien sind Tropomyosine der Krustentiere. Diese Muskelproteine besitzen fünf Bindungsregionen mit acht Epitopen, die spezifisch an Immunglobuline der Klasse E, IgE, binden. Eine Mutation dieser Epitope führt zu reduzierter Seafoodallergenkompetenz (Lehrer et al., 2003; Leung et al., 1999). Diese allergenen Tropomyosine werden als „Shrimp-Tropomyosine“ bezeichnet, da sie vornehmlich in Shrimps zu finden sind. Das Shrimp-Tropomyosin „Pen a I“ besitzt 5 IgE-Bindestellen aus je 15-38 Aminosäuren (Ayuso et al., 2002). Die Bindestellen treten in einem regelmäßigen Abstand von 42 Aminosäuren auf. Eine Homologie mit anderen Invertebratentropomyosinen weist auf eine Kreuzreaktivität der Allergene hin (Santos et al., 1999). Daul und Mitarbeiter (1994) und Shanti und Mitarbeiter (1993) konnten eine phylogenetische Verwandtschaft von „Pen a I“ mit dem Tropomyosin von *Drosophila melanogaster* zeigen. In *Parapenaeus fissurus* wurde neben „Pen a I“ ein zusätzliches allergenes Tropomyosin mit der Bezeichnung „Par f I“ gefunden. Beim Hummer ist ein 34 kDa großes Protein verantwortlich für Unverträglichkeitsreaktionen, so die Autoren Leung und Mitarbeiter (1998) und Lin und Mitarbeiter in ihrer Studie (1993b).

2003 wurde bei *Penaeus monodon* ein weiteres Shrimpallergen entdeckt. Dieses aus 365 Aminosäuren bestehende Protein „Pen m II“ ist homolog zur Aminosäuresequenz der Argininki-

nase der Crustaceen. „Pen m II“ besitzt ebenfalls Argininkinaseaktivität und reagiert mit IgE. Es induziert nach dem Verzehr flächige Hautrötungen (Yu et al., 2003).

Neben den Tropomyosinen können auch andere Shrimpproteine Allergien auslösen. Lin und Mitarbeiter entdeckten in einer durchgeführten Studie (1993b) 6 weitere Shrimpallergene mit Molekulargewichten von 39-86 kDa, die als Allergieauslöser fungieren. Tropomyosin besitzt jedoch mit 70% die größte IgE-Bindefähigkeit, so die Autoren.

Die Konzentration der Allergene in den Krustentieren ist jedoch nicht konstant. Jeoung und Mitarbeiter (1997) untersuchten mittels einer immunchemischen Nachweismethode kommerziell erhältliche Shrimps auf ihren allergenen Tropomyosingehalt. Es konnten Konzentrationen von 4 bis 125 ng/ml Shrimppextrakt gefunden werden. In vier Extrakten konnten bis zu 40fache Konzentrationsunterschiede (24-920 microg/ml) festgestellt werden.

Nach dem Verzehr von Krustentieren kann es bei Allergikern zu Urtikaria, gastrointestinalen Symptomen oder Anaphylaxie kommen (Schmid und Wüthrich, 1997).

Nicht nur nach dem Verzehr, auch nach Hautkontakt oder Inhalation in verarbeitenden Betrieben und beim Fang können allergische Reaktionen auftreten. Im Aerosol reicht eine Allergenkonzentration von 0,001 bis 5,061 $\mu\text{g}/\text{m}^3$ Luft aus, Allergien auszulösen. Auch bei hoher Automatisierung in Verarbeitungsbetrieben kann durch schlechte Belüftung eine hohe Aerosolbelastung entstehen. Proteinkontaktdermatitiden treten nach direktem Kontakt verletzter Haut mit den Krustentieren auf. Ein Bericht über die Verarbeitung von *Gammarus*-Arten zu Tierfutter verdeutlicht dies. Es traten IgE-vermittelte Asthmaanfälle und Rhinitiden nach dem Kontakt auf (Fontan et al., 2005). Die Prävalenz von seafoodinduziertem Asthma in der Industrie liegt bei 7-36%, die der Proteinkontaktdermatitis bei 3-11% (Jeebhay et al., 2001).

11.4. Bestrahlung

Die Bestrahlung mit Gamma-Strahlung mit einer Dosis von 0,35 kGy eliminiert effektiv *Vibrio parahaemolyticus* in frischen und tiefgefrorenen Tieren (Grodner und Land, 1991). Dagegen schreiben Rashid und Mitarbeiter (1992), dass die benötigte Strahlung 3 kGy betragen muss, um Vibriolen abzutöten.

Der Einsatz von Elektronen-, Gamma- und Röntgenstrahlen (Bestrahlung) ist in Deutschland nach geltendem Recht (Lebensmittelbestrahlungsverordnung, LMBestV von 2001) nur bei getrockneten aromatischen Kräutern und Gewürzen zulässig, bei Krebstieren und Erzeugnissen daraus ist die Anwendung von Bestrahlung verboten. Jedoch ist der Einsatz solcher Haltbarmachungsmaßnahmen in anderen EG-Staaten, beispielsweise Frankreich, erlaubt. Derart behandelte Produkte aus solchen EG-Staaten sind auch in Deutschland verkehrsfähig, wenn die angewendete Bestrahlung auf der Umverpackung kenntlich gemacht wird (LMBestV, 2001).

11.5. Mikrobiologische Anforderungen an Krustentiere als Lebensmittel

Mikrobiologische Anforderungen /Kriterien legen die Verkehrsfähigkeit eines Lebensmittels anhand der Präsenz oder des Fehlens von Mikroorganismen oder deren Anzahl und deren Toxine fest. Ein solches Kriterium basiert auf fünf Punkten: Festlegung des relevanten Keims, Nachweisverfahren, Stichprobenplan, mikrobiologische Grenzwerte und Anzahl der Stichproben, die unterhalb eines Grenzwertes liegen müssen (Baumgart, 1999; Sinell, 2004).

Der Warnwert „**M**“ entspricht dem gesetzlich festgelegten Höchstkeimgehalt. Wird dieser überschritten, werden lebensmittelrechtliche Maßnahmen ergriffen, da man davon ausgehen kann, dass die Möglichkeit einer Gesundheitsgefährdung des Verbrauchers besteht. Das Lebensmittel ist somit nicht zum Verzehr geeignet. Der Warnwert entspricht dem Grenzwert in der Schweizer Hygieneverordnung (2005).

„**m**“, Richtwert, ist der Wert, dessen Überschreitung nicht empfohlen wird. Er besitzt keinen rechtsgültigen Charakter, vielmehr ist er als ein Hinweisgeber oder als Orientierungshilfe für den Produzenten anzusehen. Wird der Wert überschritten, so ist das Lebensmittel als „nicht-zufriedenstellend“ im Zwei-Klassenplan oder als „annehmbar“ im Drei-Klassenplan einzustufen. Der Richtwert entspricht dem Toleranzwert in der Schweizer Hygieneverordnung (2005).

Probenpläne enthalten alle Kriterien, die ein Lebensmittel erfüllen müssen. Sie geben an, welche Analyseverfahren durchzuführen sind, die Anzahl der zu untersuchenden Proben, die relevanten Mikroorganismen, auf die hin untersucht werden soll und schließlich setzen sie die Grenzwerte fest. Der Zwei-Klassenplan gibt durch „**n**“ an, wieviele Stichproben einer Charge gezogen werden müssen. Durch die Annahmezahl „**c**“ wird festgelegt, wieviele Proben dieser Charge über dem Grenzwert „**m**“ liegen dürfen. Beim Drei-Klassenplan werden die Stichproben auf zwei mikrobiologische Limits hin überprüft. „**c**“ gibt die Zahl der Stichproben an, die zwischen „**m**“ und „**M**“ liegen dürfen. Im Keimbereich von **0** bis „**m**“ herrscht eine befriedigende Qualität vor; als noch akzeptabel gilt der Bereich von „**m**“ bis „**M**“; als unbefriedigend gilt das Lebensmittel, wenn „**M**“ überschritten wird oder mehr Proben als angegeben über „**m**“ liegen (Baumgart, 1999; Sinell, 2004).

Für rohe Krustentiere gibt es in den deutschen und europäischen Rechtsvorschriften keine Hinweise bezüglich der Anforderungen der mikrobiologischen Beschaffenheit. Die Verordnung 2073/2005 liefert nur mikrobiologische Normen für gekochte Krebs- und Weichtiere (Tab. 9, 10 und 11).

Tabelle 9: *Lebensmittelsicherheitskriterium für gekochte Krebs- und Weichtiere nach VO (EG) 2073/2005, (Eisgruber und Bülte, 2006).*

Mikroorganismen	n	c	Grenzwert	Stufe
<i>Salmonella spp.</i>	5	0	n.n. in 25g	Kriterium gilt am Ende des Herstellungsprozesses und für Erzeugnisse, die sich im Verkehr befinden

Tabelle 10: *Lebensmittelsicherheitskriterien (KbE/g oder ml) nach VO (EG) 2073/2005 für *Listeria (L.) monocytogenes* bei verzehrfertigen Krebstiererzeugnissen, die*
a) die Vermehrung begünstigen können bzw.
b) die Vermehrung nicht begünstigen können
(Eisgruber und Bülte, 2006).

Mikroorganismus	Lebensmittelkategorie	n	c	Grenzwerte	Stufe
<i>L. monocytogenes</i>	a)	5	0	100 ⁴⁾	B ⁷⁾
		5	0	n.n. in 25g ⁵⁾	A
<i>L. monocytogenes</i>	b) ⁶⁾	5	0	100	B ⁷⁾

A: bevor das Lebensmittel die unmittelbare Kontrolle des Lebensmittelunternehmers, der es hergestellt hat, verlassen hat

B: in Verkehr gebrachte Erzeugnisse während der Haltbarkeit

4) dieses Kriterium gilt, sofern der Hersteller zur Zufriedenheit der zuständigen Behörde nachweisen kann, dass das Erzeugnis während der gesamten Haltbarkeitsdauer den Wert 100 KbE/g nicht übersteigt. Der Unternehmer kann Zwischengrenzwerte während des Verfahrens festlegen, die niedrig genug sein sollten, um zu garantieren, dass der Grenzwert von 100 KbE/g am Ende der Haltbarkeitsdauer nicht überschritten wird.

- 5) Dieses Kriterium gilt für Erzeugnisse, bevor sie aus der unmittelbaren Kontrolle des Lebensmittelunternehmers, der sie hergestellt hat, gelangt sind, wenn er der zuständigen Behörde nicht zufriedenstellend nachweisen kann, dass das Erzeugnis den Grenzwert von 100 KbE/g während der gesamten Haltbarkeitsdauer nicht überschreitet.
- 6) Erzeugnisse mit einem pH-Wert von $\leq 4,4$ oder $a_w \leq 0,92$, Erzeugnisse mit einem pH-Wert $\leq 5,0$ und $a_w \leq 0,94$; Erzeugnisse mit einer Haltbarkeitsdauer von weniger als 5 Tagen werden automatisch in dieser Kategorie zugeordnet. Andere Lebensmittelkategorien können vorbehaltlich einer wissenschaftlichen Begründung ebenfalls zu dieser Kategorie zählen.

Eine regelmäßige Untersuchung anhand des Kriteriums ist unter normalen Umständen bei folgenden verzehrfertigen Lebensmitteln nicht sinnvoll:

- Lebensmittel, die einer Wärmebehandlung oder einer anderen Behandlung unterzogen wurden, durch die *L. monocytogenes* abgetötet werden, wenn eine erneute Kontamination nach der Behandlung nicht möglich ist (z.B. bei in der Endverpackung wärmebehandelten Erzeugnissen)
 - frisches, nicht zerkleinertes und nicht verarbeitetes Obst und Gemüse, ausgenommen Keimlinge
 - Brot, Kekse sowie ähnliche Erzeugnisse
 - in Flaschen abgefülltes oder abgepacktes Wasser, alkoholfreie Getränke, Bier, Apfelwein, Wein, Spirituosen und ähnliche Erzeugnisse
 - Zucker, Honig und Süßwaren einschließlich Kakao- und Schokoladenerzeugnisse
 - lebende Muscheln
- 7) 1 ml Inokulum wird auf 1 Petrischale (140 mm Durchmesser) oder auf 3 Petrischalen (je 90 mm Durchmesser) aufgebracht.
-

Tabelle 11: Prozeßhygienekriterium (KbE/g) für Erzeugnisse von gekochten Krebs- und Weichtieren ohne Panzer bzw. Schale (VO (EG) 2073/2005)), (Eisgruber and Bülte, 2006).

Mikroorganismen	n	c	m	M	Stufe
<i>Escherichia coli</i>	5	2	10 ⁰	10 ¹	C
Koagulase-positive Staphylokokken	5	2	10 ²	10 ³	C

C: Ende des Herstellungsprozesses

Zusätzlich ist die Einhaltung der Grenz- bzw. Toleranzwerte für verschiedene Mikroorganismen bei genussfertigen bzw. nicht genussfertigen Lebensmitteln nach Schweizer Hygieneverordnung (2005) zu berücksichtigen (Tab. 12 und 13):

Grenz- bzw. Toleranzwerte (KbE/g) für verschiedene Mikroorganismen nach Schweizer Hygieneverordnung (2005) bei genussfertigen bzw. nicht genussfertigen Lebensmitteln

Tabelle 12: Grenzwerte für potentiell pathogene/toxinogene Mikroorganismen.

Mikroorganismen	Produktgruppen	Grenzwert
<i>Bacillus cereus</i>	nicht genussfertige Lebensmittel	10 ⁵
	genussfertige Lebensmittel (außer Gewürze)	10 ⁴
Thermotolerante <i>Campylobacter spp.</i>	genussfertige Lebensmittel	n.n. pro 25g

<i>Clostridium perfringens</i>	nicht genussfertige Lebensmittel genussfertige Lebensmittel	10^5 10^4
<i>Listeria monocytogenes</i>	genussfertige Lebensmittel	10^2
<i>Salmonella spp.</i>	genussfertige Lebensmittel	n.n. in 25g
Koagulase-positive Staphylokokken	nicht genussfertige Lebensmittel genussfertige Lebensmittel	10^5 10^4

Tabelle 13: Toleranzwerte (KbE/g) für verschiedene Mikroorganismen.

Mikroorganismen	Produktgruppen	Toleranzwerte ⁸⁾
a) <i>Escherichia coli</i> Koagulase-positive Staphylokokken	genussfertige Lebensmittel ⁹⁾ genussfertige Lebensmittel ⁹⁾	10^1 10^2
b) Aerobe mesophile Keimzahl Enterobacteriaceae Koagulase-positive Staphylokokken <i>Bacillus cereus</i>	hitzebehandelte, kalt oder aufgewärmt genussfertige Lebensmittel ¹⁰⁾	10^6 10^2 10^2 10^3
c) Aerobe mesophile Keimzahl <i>Escherichia coli</i>	genussfertige Lebensmittel, außer a) und b) (Mischprodukte) ¹¹⁾	10^7 10^1

Koagulase-positive Staphylokokken		10²
d) Schimmelpilze	genussfertige Lebensmittel, ausgenommen Schimmelpilzgereifte Lebensmittel	von bloßem Auge nicht erkennbar

- 8) Diese Toleranzwerte für Produktgruppen kommen nicht zur Anwendung, wenn produktbezogen andere spezifische Werte festgelegt sind.
- 9) naturbelassen genussfertige und rohe, in den genussfertigen Zustand gebrachte Lebensmittel (durch Reinigen, Waschen, Schälen, Lufttrocknen, Zerkleinern, Ansäuern, Gären, Reifen oder weitere biologische, chemische oder physikalische Behandlung, ohne dass sie eine abschließende Hitzebehandlung erfahren haben).
- 10) durch eine Hitzebehandlung (s. Art 27 der Schweizer Hygieneverordnung, 2005) oder eine Behandlung wie Kochen, Braten, Backen, Frittieren, In-kochend-heißer-Flüssigkeit-Lösen genussfertig gemacht.
- 11) Auf Produkte mit fermentierten Zutaten kann der Wert für aerobe mesophile Keime nicht angewendet werden.

12. Eigene Auswertung

Obwohl Krebstiere immer beliebter werden, sind diese Tiere bezüglich ihrer Haltungsbedingungen, ihrer Anforderungen an Futter und hinsichtlich der Krankheitstherapien zwar in wissenschaftlichen Artikeln besonders in den letzten Jahren immer wieder beschrieben worden, praktische Anleitungen zur Fütterung oder zur Therapie bei Krankheiten sind zumeist aber rar. Durch Erstellung eines Fragebogens und Zusendung an verschiedene crustaceenhaltende Systeme, wie Aquarien in zoologischen Gärten, Hummer- und Edelkrebszuchtanlagen oder wissenschaftliche Einrichtungen, die mit oder an diesen Tieren forschen, sollten praxisnahe Antworten zu den Fragen der Fütterung, der artspezifischen Haltung und der Therapie von Krankheiten erhalten werden. Interessant waren dabei einerseits Betriebe, die Tiere zum Verzehr erzeugen und von denen damit dann auch die Frage der Anwendung von Medikamenten zu beantworten war und andererseits Betriebe, die Crustaceen als zoologisch interessante Individuen halten.

Befragt wurden 40 Betriebe weltweit, die einen Fragebogen per E-Mail zugesandt bekamen und diesen ausgefüllt zurückschicken sollten. Besonders interessant wären in diesem Zusammenhang Shrimpszuchtanlagen bezüglich der Frage der Anwendung von Antibiotika gewesen, da sich diese jedoch zumeist in Mangrovegebieten befinden und fernab von E-Mail und Telefon sind, musste man auf diese Gruppe leider verzichten.

Trotz intensiver, auch mehrmaliger Versendung der Fragebögen, wurden nur 11 Bögen (27,5 %) beantwortet. Die restlichen 29 Betriebe wurden noch mehrmals angeschrieben - auf eine Antwort musste ich leider verzichten.

Der Fragebogen bestand aus 6 Fragen, die einleitend klären sollten, welche Arten decapoder Crustaceen gehalten werden. Fragen zur Haltung, Haltungsform und -einheit, zum Wasser und dessen Beschaffenheit, zum Futter und dessen Zusammensetzung und schließlich zu Krankheiten, deren Symptome, Diagnose und Therapie folgten. Es wurde darauf hingewiesen, dass die Auswertung anonym geschieht und ausgewertet wird.

Der Fragebogen wurde auf deutsch und auf englisch verschickt:

Sehr geehrte Damen und Herren,

Dieser Fragebogen wurde in Zusammenarbeit mit Prof.Dr.W.Clauss, Institut für Tierphysiologie der Justus-Liebig-Universität, Wartweg 95, 35392 Giessen:

www.uni-giessen.de/biologie/tierphysio/ erarbeitet und dient der Erstellung einer Doktorarbeit im Bereich der Haltung und Erkrankungen von Crustaceen.

Die von Ihnen gemachten Daten werden anonym behandelt und werden ausschließlich für den Zweck der oben erwähnten Arbeit benötigt.

Wir sind dankbar um jede Antwort, auch wenn es auch nur einige Stichpunktangaben sind. Wir bitten Sie daher, im Sinne einer Vervollständigung dieser Dissertation, den Fragebogen dann entweder an das Institut für Tierphysiologie, Justus-Liebig-Universität, Wartweg 95, 35392 Giessen oder an meine E-mail-Adresse:

walther.marc@freenet.de zu senden.

Vielen Dank und mit freundlichen Grüßen,

M.Walther, Doktorand

Prof.Dr.Wolfgang Clauss,
Institut für Tierphysiologie

Fragebogen:

Adresse des Institutes/Aquariums/Zuchtanlage,...

Datum:

1. **a) Welche Crustaceen/Krebstiere werden im Allgemeinen gehalten?**
b) Welche Arten von decapoden Crustaceen/Zehnfußkrebse werden im Speziellen gehalten?

2. **Angaben zur Haltung:**

- 2.1. Welche Haltungsformen gibt es?
- 2.2. Welche Arten werden zusammen gehalten?

3. **Angaben zur Haltungseinheit bei wasserlebenden Arten:**

- 3.1. Größe der Haltungseinheit (m³):
- 3.2. Wieviele Tiere werden pro Haltungseinheit gehalten?:
- 3.3. Wasser:
 - 3.3.1. ph-Wert:
 - 3.3.2. Temperatur (°C):
 - 3.3.3. Salzgehalt (ppt):
 - 3.3.4. Sauerstoffgehalt (mg/l):
- 3.4. Beleuchtung: Beleuchtungsdauer, Lichtstärke, oder nur Tageslicht?:

4. Angaben zur Haltungseinheit bei landlebenden Crustaceen:

- 4.1. Größe der Haltungseinheit (m²):
- 4.2. Wieviele Tiere werden pro Haltungseinheit gehalten?:
- 4.3. Bewuchs:
- 4.4. Temperatur:
- 4.5. Beleuchtung:
- 4.6. Luftfeuchtigkeit (%):

5. Angaben zum Futter:

- 5.1. Art des Futters und seine Zusammensetzung
 - 5.1.1. XP (%):
 - 5.1.2. XL (%):
 - 5.1.3. XF (%):
 - 5.1.4. TM (%):
- 5.2. Menge des Futters (g/kgKM/Tag):
- 5.3. Wie oft werden die Tiere gefüttert?
- 5.4. Wann werden die Tiere gefüttert?

6. Angaben zu Krankheiten:

- 6.1. Welche Krankheiten werden bei welcher Art festgestellt? Auslösendes Agens? Wann tritt Krankheit auf (nach Stress, ...)?
- 6.2. Wie häufig wird Krankheit festgestellt?
- 6.3. Symptome?
- 6.4. Wie diagnostiziert?
- 6.5. Wie werden die Tiere behandelt?
 - 6.5.1. Medikamente:
 - 6.5.2. Dosierung (mg/kg/Tag):
 - 6.5.3. Dauer der Behandlung:

- 6.5.4. Art der Behandlung (Einzeltier- oder Bestandsbehandlung; Medikament ins Wasser oder Injektion,...)?:
- 6.5.5. Prophylaxe:

Dear Sir/Madame,

We are contacting you for the purpose of a scientific project which aims to collect information about the biology, the management and the diseases of crustaceans species worldwide.

I am a doctoral student and veterinarian of the Institute for Animal Physiology at the University Giessen in Germany: www.uni-giessen.de/biologie/tierphysio/

This questionnaire has been worked out in cooperation with my supervisor Professor Dr. Wolfgang Clauss, and will be used only for establishing a doctoral thesis and a scientific publication.

The data will be presented anonymously and their origin related to any institution will not be disclosed. We ask for your kind cooperation and would be very glad if you would pass this letter to the person in charge of crustaceans at your institution.

If it is not possible for you to answer every question please fill out as much as you can. We will be glad for every response.

With our best regards

Sincerely,

Marc Walther, DVM

Prof. Dr. Wolfgang Clauss,
Chairman and Director

Please return the answer to my e-mail adress, alternatively you can also use the following mail adress:

Adress for correspondence:

Marc Walther

Institute for Animal Physiology

Justus Liebig University Giessen

Wartweg 95

D-35392 Giessen, Germany

e-mail: walther.marc@freenet.de

Questionnaire

Name of Zoo/Aquarium/Institute:

Date:

1. a) What kind of Crustaceans do you keep in your zoological garden/aquarium/institution in general?
b) What kind of decapod crustaceans are these in special?
2. **Statements with regard to care of crustaceans:**
 - 2.1. What kind of keeping forms exist in your zoological garden/aquarium/institution?
 - 2.2. Which species are held together?
3. **Aquatic crustaceans:**
 - 3.1. Size of aquarium aquatic crustaceans are held in? (m³)
 - 3.2. How many animals/aquatic crustaceans are kept in one aquarium; animal/m³?
 - 3.3. Water quality:
 - 3.3.1. ph- value:
 - 3.3.2. temperature (°C):
 - 3.3.3. salinity (ppt):
 - 3.3.4. oxygen level (mg/l):
 - 3.3.5. ammonia (mg/l):
 - 3.4. lighting conditions (daylight or artificial light:[lux], dark-light cyclus (hours of darkness: hours of light):
4. **terrestrial crustaceans:**
 - 4.1. size of terrarium (m²):
 - 4.2. .number of animals/m²?:
 - 4.3. plants:
 - 4.4. temperature (°C):
 - 4.5. lighting conditions, dark-light cyclus:
 - 4.6. humidity (%):
5. **Food:**
 - 5.1. kind of food and its composition:
 - 5.1.1. % protein:
 - 5.1.2. % fat:
 - 5.1.3. % fibre:

- 5.1.4. dry mass:
- 5.2. quantity of food (g/kg body weight/day):
- 5.3. How often are the animals fed?:
- 5.4. Time of feeding: morning, evening, in darkness, in light:

6. Health control:

- 6.1. What kind of crustacean/crayfish diseases occur?
- 6.2. Causative agent?
- 6.3. Which clinical signs can be found?
- 6.4. Diagnostic methods?
- 6.5. Are these diseases species-specific or do they show an inter-species infection status?
- 6.6. How often can they be found?
- 6.7. When do they appear - are the diseases dependent on environmental stress?
- 6.8. Morbidity, Mortality rates?
- 6.9. Therapy:
 - 6.9.1. Medikaments (name, active substance):
 - 6.9.2. Dosage (mg/kg body weight/day):
 - 6.9.3. Duration of therapy:
 - 6.9.4. Modus of medical treatment: injection, per os, water-medication, individual treatment or group associated medication?:
- 6.10. Prophylactic treatment?

Aus den wenigen mehr oder weniger vollständig beantworteten Bögen wird im Folgenden versucht, eine Übersicht über Haltungsanforderungen, Fütterung und Krankheitsprophylaxe/-therapie praxisnah zusammenzutragen.

Folgende Betriebe beantworteten den Fragebogen:

1. 2 Zuchtanlagen für den Europäischen Edelkrebs, *Astacus astacus*:

Haltungsform	:	in Folienteichen/Naturteichen, 100-200 Tiere pro m³
Wasser	:	erforderlicher pH-Wert: 7,5 erforderliche Temperatur: zwischen 5 und 25°C (der Jahreszeit entsprechend) Sauerstoffgehalt : keine Angaben Beleuchtung : Tageslicht
Futter	:	im Teich befindliche Algen, Fisch: 1-3 x pro Woche
Krankheiten	:	<u>Branchiobdellose</u>, Krebsegel: 200g Branntkalk, CaO, auf 10 Liter Wasser, maximal eine Minute einwirken lassen, danach Tiere in frisches Wasser umsetzen.

2. Edelkrebszucht, *Astacus astacus*:

Haltungsform	:	Naturteiche; 700-4000/m²
Wasser	:	erforderlicher pH-Wert: 6-7 erforderliche Temperatur: der Jahreszeit entsprechend; im Sommer: 20-22°C Sauerstoffgehalt: keine Angaben Beleuchtung: Tageslicht
Futter	:	im Teich befindliche Algen; keine Zufütterung
Krankheiten	:	<u>Porzellankrankheit</u>; erkennbar an weiß-durchschimmerndem Schwanzfleisch Therapie: keine, Vernichtung erkrankter Individuen Prophylaxe: extensiver Besatz

3. Hummerzuchtanlage für den europäischen Hummer, *Homarus gammarus*:

Haltungsform	:	Becken verschiedener Größe: von 200 ml Fassungsvermögen für Jungtiere bis 1000 Liter für Adulte. Die Beckentiefe beträgt 15-30 cm, glatte Beckenoberfläche, Sauerstoffpumpe und Filtersystem.
---------------------	----------	--

Wasser	:	erforderlicher pH-Wert: 8,1 Wassertemperatur: 12-22°C Salzgehalt: 35 ppt Sauerstoffgehalt: 7 mg/l Ammoniakgehalt: 0 mg/l
Beleuchtung	:	24 Stunden Beleuchtung im Larvenbereich, 12 Stunden Beleuchtung in der Aufzuchtphase (Hatchery-Bereich)
Futter	:	Artemialarven für Jungtiere, Muscheln für Adulte. Die Futtermenge beträgt im Larvenstadium etwa 4 Nauplien/ml Wasser; keine Angaben über Futtermenge bei Adulten.
Krankheiten	:	<u>Vibriose</u>, diagnostiziert durch lichtmikroskopische Untersuchungen. Erhöhte Mortalitäten, verminderte Futteraufnahme und Diskolorationen treten auf. Vermutet wird ein Einschleppen des Erregers mit den Artemialarven. Therapie: Chloramin T, 20 ppm; die Tiere sollten für eine Stunde in einem Becken mit Chloramin T gebadet werden. Prophylaxe: Verwendung von Immunstimulantien und Desinfektion des Artemiafutters.

4. Aquarium, USA: Haltung diverser Crustaceen in großen Schauaquarien:

Alpheus heterochaelis, Pistolenkrebs
Atya molluccensis, Fächergarnele
Cancer borealis, Jonah-Krabbe
Clibanarius tricolor, blauer Einsiedlerkrebs
Clibanarius diguti, roter Einsiedlerkrebs
Enoplometopus occidentalis, roter Riffhummer
Homarus americanus, Amerikanischer Hummer
Lysmata wurdemanni, Wurdemanns Garnele
Mithraculus sculptus, grüne Spinnenkrabbe
Pandalus platycerus, Spot Shrimp
Stenopus hispidus, gebänderte Scherengarnele

Haltungsform: 80 Liter bis 2500 Liter-Aquarien, wobei die aufgeführten Spezies getrennt voneinander gehalten werden.

Wasser	:	<p>erforderlicher pH-Wert: 7,8-8,3 Wassertemperatur: von 7,5°C (<i>Homarus americanus</i>) bis 25,5°C (<i>Clibanarius spp.</i> und restliche Arten) Salzgehalt: 32 ppt Sauerstoffgehalt: 90%ige Sauerstoffsättigung Ammoniakgehalt: 0 mg/l</p>
Beleuchtung	:	nicht unbedingt erforderlich; Beleuchtung nur zu Schauzwecken
Futter	:	Fisch, Shrimpsstücke; keine Aufschlüsselung der Nährwerte
Krankheiten	:	<u>Black Gill Disease</u> (Fusariuminfektion)
Therapie	:	verschiedene Fungizide wurden ausprobiert, jedoch mit wenig Erfolg. Prophylaxe über Aussondern von Erkrankten und Überprüfung der Wasserqualität.

5. Institut für Meeresbiologie, USA, Forschung an Hummern, *Homarus americanus*, Langusten, *Panulirus*-Arten und *Callinectes sapidus*

Haltungsform	:	abhängig von der Größe des Tieres und der Studie, meist Becken zwischen 1000 und 3800 Liter
Wasser	:	<p>erforderlicher pH-Wert: 7-7,5 Temperatur: 23°C für <i>Callinectes sapidus</i> und <i>Panulirus spp.</i>, 12-23°C für <i>Homarus americanus</i> Salzgehalt: 35 ppt für <i>Homarus americanus</i>, 23-27 ppt für andere Spezies Sauerstoffgehalt: 100%ige Sättigung Ammoniakgehalt: unter 1 mg/l, <u>nie</u> über 2 mg/l</p>
Futter	:	Tintenfisch, Makrele, Shrimps, pelletierte Shrimps: 2-3 mal pro Tag, vor allem in den Abendstunden

6. Aquarium, England: Haltung diverser Crustaceen in Schauaquarien:

Cancer pagurus, Taschenkrebs
Carcinus maenas, Strandkrabbe
Eupagurus bernhardus, Einsiedlerkrebs
Galathea strigosa, blauroter Furchenkrebs
Homarus gammarus, europäischer Hummer
Hyas araneus, Seespinne

Leander serratus, Sägearnele

Macropipus puber, gemeine Schwimmkrabbe

Maia squinado, Meeresspinne

Palinurus vulgaris, Languste

Haltungsform	:	die aufgeführten Arten werden alle getrennt voneinander gehalten. Je nach Größe stehen Becken von 5 bis 1000 Liter zur Verfügung.
Wasser	:	pH-Wert: 8,0-8,3 Temperatur: 4,5°C (<i>Homarus gammarus</i> , <i>Carcinus maenas</i>) bis 19°C (<i>Eupagurus bernhardus</i> , <i>Leander serratus</i> und restliche Arten) Salzgehalt: 32-36 ppt Sauerstoffgehalt: 100%ige Sättigung Ammoniakgehalt: 0 mg/l
Beleuchtung	:	künstliche Beleuchtung für 8 Stunden
Futter	:	Krill, Artemialarven, Muschelfleisch, Krabbenstückchen, Tintenfisch. Futtermenge nach Bedarf, keine Mengenangaben, keine Nährwertangaben
Krankheiten	:	keine Angaben

7. Meeresmuseum, Deutschland: Haltung von Hummern, Langusten, diverser Garnelen, verschiedene tropische und subtropische Einsiedlerkrebse, Schwimmkrabben, Pistolenkrebse

Haltungsform	:	Gesellschaftsbecken als „Ebbe-Flut-Aquarium“: Sechseckbecken; Grundfläche von 2,10 m ² , 4420 Liter. Die Anlage besteht aus dem Aquarium und einem gleichgroßen Auffangbecken. Bei der Simulation von Ebbe und Flut wird der Wasserkörper in das jeweils andere Becken umgepumpt. Die Rückwände des Aquariums und die zentrale Mittelwand sind als Felsmotiv gestaltet, das der bretonischen Küste ähnelt. Zwei Ebbetümpel stoßen bis vorne an die Sichtscheibe. In ihnen bleibt bei Ebbe ein bestimmter Wasserstand erhalten und zeigt die dort vorkommenden typischen Bewohner und den
---------------------	---	---

		Bewuchs. Algen besiedeln die Flächen, der Bodengrund besteht aus groben Geröll und einigen wenigen Sandflächen.
Wasser	:	pH-Wert: 8,0 Temperatur: 14°C Salzgehalt: 32 ppt Sauerstoffgehalt: 8 mg/l
Beleuchtung	:	von 6.30 Uhr bis 18.15 Uhr mit 2 x 150 Watt und 1 x 250 Watt
Futter	:	im Wechsel werden Sandaal, Hering, Kalmar, Plötz angeboten; pro Tier werden etwa 12 g zweimal wöchentlich gefüttert
Krankheiten	:	<u>Brandfleckenkrankheit</u>, vor allem bei Taschenkreb- sen; schwarze Herde an diversen Carapaxstellen, die teilweise tief ulzierend ins Weichteilgewebe reichen. Therapie: Griseofulvin (20 mg/kg), Clotrimazol (1mg/Behandlung), Tetracyclin (20 mg/kg). Die Medi- kamente werden laut Aquarium lokal als Dauerbe- handlung angewendet. Prophylaxe: Dauerbad mit Griseofulvin in einem Qua- rantänebecken.

8. Aquazoo, Deutschland: diverse Krebse und Garnelen in Gesellschaftsbecken:

Alphaeus-Arten, *Atya*-Arten, *Carcinus maenas*, *Homarus americanus* und *gammarus*,
Stenopus-Arten, *Procambarus clarkii*

Haltung	:	Aquarien von 50 Liter bis 23000 Liter
Wasser	:	pH-Wert: 8,2 Temperatur: 25°C Salzgehalt und Sauerstoffgehalt: keine Angaben
Beleuchtung	:	Mischung aus Tageslicht und Halogenlichtquelle, 12 Stunden/Tag
Futter	:	keine Angaben
Krankheiten	:	laut Kurator des Aquariums: keine Aussage möglich, da kranke Tiere schon vor Erscheinen etwaiger Sym- ptome auf natürliche Weise von ihren Fressfeinden entsorgt werden und somit die Angaben zur Therapie ebenfalls entfallen.

9. Universität USA, Forschung an marinen decapoden Crustaceen und Süßwasserarten mit dem Schwerpunkt der Reproduktionsbiologie: Einsiedlerkrebse, Süßwassercrustaceen

Haltung	:	alle Arten werden separat voneinander in Becken mit einer Größe von 30 Litern (Süßwassercrustaceen) bis 500 Liter (Einsiedlerkrebse) gehalten.
Wasser	:	keine Angaben
Beleuchtung	:	Süßwasserkrebse: Tageslicht; Einsiedlerkrebse: künstliche Beleuchtung mit 12-stündiger Hellphase
Futter	:	tägliche Fütterung kommerziell erhältlicher, getrockneter Shrimps
Krankheiten	:	keine Angaben

10. Aquarium, USA : einheimische Krabben und Shrimps, Hummer

Haltung	:	alle Arten werden getrennt voneinander gehalten in Becken von 4 bis 12000 Liter Fassungsvermögen
Wasser	:	pH-Wert: 7,8-8,2 Temperatur: 8-12°C Salzgehalt: 28 ppt Sauerstoffgehalt: 7-8 mg/l Ammoniakgehalt: < 0,03 mg/l
Beleuchtung	:	12 Stunden/Tag
Futter	:	Krill, Fischstücke; einmal täglich
Krankheiten	:	leider keine Angaben

Aufgrund der wenigen beantworteten Fragebögen ist eine detaillierte Auswertung hinsichtlich Haltungsbedingungen, Fütterung, respektive Futterzusammensetzung, Nährwerte und Futtermenge für die aufgeführten Spezies nicht möglich. Die hier beschriebenen Einzelfälle können allerdings exemplarisch als Informationsquelle dienen. Auch die hier beschriebenen Krankheiten und deren Therapien können leider nicht als Basis für eine statistische Erhebung bezüglich Medikamentenauswahl, Dosierung und Therapieerfolg genutzt werden. Allerdings wurden von den befragten Einrichtungen praxisnahe Therapievorschlage beschrieben, die im Folgenden nochmals kurz aufgefuhrt werden und mit Angaben aus der Literatur verglichen werden (Tab. 14).

Tabelle 14: Vergleich der in den Fragebögen angegebenen Krankheitstherapien mit Therapievorschlügen aus wissenschaftlicher Literatur.

<u>Erkrankung</u>	<u>Therapieverschlág aus dem Fragebogen</u>	<u>Therapieverschlág aus der Literatur</u>
Black Gill Disease	Diverse Fungizide, nicht sehr erfolgreich	Keine Therapie bekannt
Brandfleckenkrankheit	Griseofulvin: 20 mg/kg; Clotrimazol : 1mg/Behandlung Tetracyclin: 20 mg/kg	Oxolinsäure (El-Gamal et al., 1986); leider keine Angabe über die Dosierung
Branchiobdellose	200 g Branntkalk auf 10 Liter Wasser, eine Minute wirken lassen	Bad in verdünntem Ammoniakwasser und Proflavin für 4-6 Minuten bei einer Wassertemperatur von 18°C (Lohnisky, 1979).
Vibriose	Chloramin T, 20 ppm, 1 Stunde einwirken lassen; Prophylaxe mittels Immunstimulantien	Chloramphenicol: 75 µg /ml Ciprofloxacin: 0,39 µg /ml Erythromycin: 75,00 µg /ml Furazolidon: 100,00 µg /ml Gentamycin: 12,50 µg /ml Nalixidinsäure: 6,25 µg /ml Neomycin: 50,00 µg /ml Oxytetracyclin: 6,25 µg /ml Prefuran: 50,00 µg /ml Polymyxin B: 25,00 µg /ml Streptomycin: 100,00 µg /ml Sulfadiazin: >100,00 µg /ml Trimethoprim: >100µg /ml (Abraham, 2004; Oanh et al., 2000). Probiotika zur Immunstimulanz und Prophylaxe: (Abraham, 2004; Moriarty, 1999; Rengpipat et al., 1998; Vaseeharan und Ramasamy, 2003). β-1,3-Glucan zur Immun-

		stärkung: (Burgents et al., 2004; Chang et al., 2000; Chang et al., 2003; Song et al., 1997; Sritunyalucksana et al., 2002; Sung et al., 1994; Sung et al., 1996; Vetricka und Sima, 2004).
Porzellankrankheit/ Thelohaniasis	Vernichtung befallener Individuen; Prophylaxe durch extensiven Besatz	Ausmerzen befallener Tiere (Bower et al., 1994).

Schlussbemerkung:

Aus veterinärmedizinischer Sicht wurde Crustaceen erst in den letzten Jahren eine steigende Aufmerksamkeit gewidmet. Dies wird nicht nur allein an der erhöhten Nachfrage an Crustaceen im Lebensmittelsektor deutlich, sondern auch an Krebstieren als Zootierobjekte, als interessante Wesen im Heimaquarium und als Forschungsobjekte.

Die Bekämpfung von Erkrankungen, sei es im Heimaquarium oder in großen Aquakulturen, steckt allerdings noch in den Kinderschuhen. Zwar geben einige Veröffentlichungen Informationen über mögliche Therapien, so besteht jedoch zur Zeit in den meisten Fällen noch Uneinigkeit über Dosierungen, Wahl der richtigen Medikamente und entsprechende Erfolge. Besonders deutlich wird dies im Bereich der Aquakulturen, die häufig mit Massensterben infolge nicht-therapierbarer Viruserkrankungen zu kämpfen haben - nicht zuletzt aufgrund sich schnell entwickelnder neuer Virusvarianten.

Das Ergebnis dieses Teils der Arbeit spiegelt den jetzigen Standpunkt dieses noch relativ „jungen“ Zweiges der Wissenschaft wider, indem Fragebögen entweder gar nicht beantwortet (werden konnten) oder nur vage Aussagen aufgrund fehlenden (wissenschaftlichen) Basiswissens getätigt wurden. Einige wenige Angaben konnten allerdings verwertet werden und geben vielleicht Anlass dazu, auf diesem Gebiet weiter zu forschen und Ergebnisse derart zu sammeln, dass sie in späteren (Literatur-)Arbeiten Verwendung finden und dem Leser von Nutzen sind.

13. Zusammenfassung

Crustaceen stellen nicht nur eine biologisch interessante Tiergruppe dar, sondern erlangen aufgrund ihrer Haltung in Zoos und durch ihre Nutzung als wichtige Lebensmittelquelle ein immer größer werdendes Interesse. Gerade in den letzten Jahren gab es eine enorme Informationsflut über Erkrankungen bei Crustaceen. Dies wurde als Anlass genommen, das heutige Wissen in einer Abhandlung zusammenzufassen.

Die Literaturstudie wird durch eine systematische zoologische und lebensmittlerelevante Einteilung der Gruppe der Crustacea eingeleitet.

Anschließend werden anatomische und physiologische Besonderheiten erarbeitet und innerhalb der Gruppe der decapoden Crustacea verglichen. Besonderes Augenmerk verdienten hierbei die vergleichende Atmungsphysiologie und die Physiologie der Osmoregulation bei Krebsen, die im Süßwasser, im Salzwasser und an Land leben.

Der folgende Abschnitt der Arbeit befasst sich mit der Immunologie bei Crustaceen und geht speziell auf das Prophenoloxidasystem ein.

Das Kapitel Erkrankungen der Crustacea liefert einen Überblick über die wichtigsten Mikroorganismen, wie Bakterien, Viren, Pilze und Algen, und über metazoische Parasiten, die sowohl bei Süß- als auch bei Salzwasser crustaceen vorkommen. Wichtige diagnostische Verfahren und prophylaktische und/oder therapeutische Methoden werden erwähnt.

Bakterielle Infektionen scheinen in den meisten Fällen opportunistischer Art zu sein, die durch Stresseinwirkung aus einer Latenzphase in eine klinische Phase übergehen. Meist handelt es sich dabei nicht nur um einen einzelnen Erregertypus, sondern um ein multifaktorielles Geschehen, das den Organismus schädigt.

Eine größere Bedeutung kommt jedoch mittlerweile den viralen Erkrankungen zu. Aufgrund der in den letzten Jahren gestiegenen Nachfrage nach Produkten aus dem „Seafood“-Bereich kam es zu einer intensiven Haltung von Crustaceen in Aquakulturen, die von Viruserkrankungen nicht verschont blieben. Gerade in den letzten Jahren wurden immer neue durch Viren bedingte Erkrankungen bei Krebstieren beschrieben, die nicht zuletzt massive Einbußen in kommerziellen Anlagen verursachten. Oft sind Therapien bei viralen Erkrankungen nutzlos, so dass auf prophylaktische Maßnahmen zurückgegriffen werden muss.

Mykosen sind vor allem durch die Krebspest bekannt geworden. Den Pilzkrankungen wird daher ein eigener Abschnitt gewidmet, in dem die Ätiologie, Verbreitung, Klinik, Pathogenese, Diagnose und Therapie der jeweiligen Mykose behandelt werden. Neben *Aphanomyces astaci*, dem Erreger der Krebspest, werden Schimmelpilzkrankungen, die Brandfleckenerkrankung und Infektionen mit *Saprolegnia*-Arten beschrieben.

Bei den protozealen Erkrankungen werden Infektionen mit Mikrosporidien, Flagellaten und Ciliaten erwähnt, wobei die bedeutendste Erkrankung wohl die Porzellankrankheit durch *Thelohania contejani* zu sein scheint, da sie neben dem Edelkrebs auch Shrimps befällt.

Metazoische Parasitosen werden durch Plathelminthen (Turbellarien, Trematoden, Cestoden), Nematelminthen und Anneliden verkörpert, die jedoch bis auf wenige Ausnahmen als Kommensalen auftreten. Arthropoden treten in Form von Muschelkrebsen auf, die den Kiemenkammern aufsitzen und so durch Störung der Kiemenfunktion Schaden anrichten können. Nebenbei dienen sie ebenfalls als Vektor für digene Trematoden.

Der Abschnitt „Decapoda“ befasst sich mit einzelnen decapoden Spezies, die sowohl als Lebensmittel Verwendung finden (*Callinectes sapidus*, *Homarus*-Arten, *Macrobrachium rosenbergii*, *Shrimps*), als auch als Schädlinge vorkommen (*Eriocheir sinensis*, *Carcinus maenas*) oder von besonderem biologischen Interesse sind (*Birgus latro*). Ihre spezielle Biologie, ihr Vorkommen und ihre Ansprüche an Haltung und Vermehrung werden beschrieben, so dass dieses Kapitel im Zusammenhang mit den Teilen Physiologie und Anatomie des ersten Kapitels, in dem die hier erwähnten Decapoden bereits hinsichtlich ihrer anatomischen und physiologischen Besonderheiten dargestellt wurden, steht.

In einem gesonderten Kapitel, „Lebensmittelkundliche und -hygienische Aspekte bei der Verwendung von Krebstieren als Lebensmittel“, werden zunächst gesundheitliche Gefahren, die beim Verzehr von Krustentieren entstehen können, beschrieben. Zu diesen Gefahren zählen in erster Linie Erreger mit zoonotischem Potential, die sich bei den Bakterien (beispielsweise *Escherichia coli*, Salmonellen, Vibrionen und andere Bakterien), bei den Viren (beispielsweise Noroviren) oder bei den Parasiten (beispielsweise *Paragonimus westermani*) wiederfinden. Zudem wird auf Rückstände in Form von Antibiotika, Pestizide und Schwermetalle hingewiesen. Toxine in Krebsen, die sich durch Aufnahme im Krebskörper akkumulieren und so Bedeutung für den Konsumenten erlangen können, werden kurz abgehandelt. Mikrobiologische Anforderungen an Krebstiere, die als Lebensmittel verwendet werden, werden tabellarisch aufgelistet.

Im Kapitel „Eigene Auswertung“ werden an crustaceenhaltende Einrichtungen versendete Fragebögen mit Fragen zur Haltung, Fütterung und Krankheiten ausgewertet und Vorschläge zu Therapien von Krankheiten den Angaben aus der wissenschaftlichen Literatur gegenübergestellt.

Summary

Crustaceans are not only an interesting group of arthropodes for themselves, they gain a growing interest in seafood industry and in zoos. In recent years there was an extensive increase in new information on crustacean diseases, which was taken as an occasion to summarize in a literature review.

This literature review starts with a taxonomy of crustaceans, followed by anatomical and physiological pieces of information. Within the group of decapoda, anatomical and physiological features are compared with remarks on comparing respiratory and osmoregulation systems in terrestrial, marine and freshwater decapods. The next part describes the crustacean immunological defense system and emphasizes on the prophenoloxidase activating system.

The next chapter deals with crustacean diseases and describes important microorganisms (like bacteria, viruses, fungi and algae), protozoan and metazoan parasites that can lead to important infections in freshwater and marine crustaceans. Possible methods of prophylactic procedures, diagnostic and therapeutic measures are mentioned after each description.

Bacterial infections are primarily opportunistic ones as a result of different stressors. They shift from subclinical to clinical appearance and can damage their host. Therefore bacterial infections seem to be multifactorial and are characterized by mechanical damage of the epicuticular layer in a first step, followed by bacterial invasion in a second step.

Today viruses seem to be of greater importance. Intensive increase in aquaculture systems as a result of growing demand for crustacea in seafood industry led to mass production followed by disastrous viral infections. In recent years new types of viruses were described causing mass mortalities and high financial costs. In most cases viral infections cannot be treated successfully – prophylactic measures are the only way to prevent disastrous outbreaks.

The most important fungal infection seems to be predominantly the crayfish plague caused by *Aphanomyces astaci*. The main part of this section is concerned with *Aphanomyces astaci*'s aetiology, distribution, clinical signs, pathogenesis, diagnosis and therapy. Burn Spot Disease caused by *Ramularia astaci* or *Didymaria cambari* is mentioned, fungal infections with *Fusarium ssp.* and *Saprolegnia spp.* are described.

Within the group of protozoan parasites of crustacea *Thelohania contejani* (Porcellain Disease) seemed to be of great significance. *Thelohania contejani* can have disastrous effects on European crayfish (*Astacus astacus*) and on several shrimp species. Controlling Porcellain Disease can only be made by eradication of infected stocks, wherefore this agent can lead to high financial losses in commercial systems. Infections caused by *Vavraia spp.*, *Psorospermium haeckeli*, Ciliates and Flagellates are described in shorter term.

Metazoan infestations are caused by plathelminthes (turbellaria, trematoda, cestoda), nemathelminthes or annelids. In most cases they can be regarded as commensales.

Ostracoda are the only known arthropods infesting crustacea. Ostracoda are located in branchial chamber and on gill filaments and interfere with respiration. Moreover Ostracoda can deal as vector for trematoda.

Crustaceans are highly allergenic food sources. Recent years have seen an increase in the production and consumption of seafood-products, leading to more frequent reports of allergic reactions after consumption and in occupational seafood industry. Persons concerned with seafood-induced immediate allergic responses can develop several symptoms affecting the skin, respiratory, cardiovascular or gastrointestinal tract. The causative agents are IgE-reactive tropomyosines like Pen a I, Pen m II or Par f I which are characterized biochemically.

The next part describes several decapod crustaceans. Beside species of interest for commercial seafood-productions (*Callinectes sapidus*, *Homarus spp.*, *Macrobrachium rosenbergii*, *Shrimps*) there are crustaceans that are seen as aquatic nuisance species (*Carcinus maenas*, *Eriocheir sinensis*) or some of biological interest (*Birgus latro*). Their biology, distribution and their requirements with regard to keeping and reproduction are discussed.

The following chapter deals with crustaceans used as seafood. Health risks, such as viral, bacterial or parasitic agents with a zoonotic potential are discussed. Chemical health risks like antibiotic residues, heavy metals, pesticides or biological toxins accumulated in crustaceans are briefly mentioned. The microbiological requirements of crustaceans used as seafood are tabularly presented.

The last part is an interpretation of the questionnaire mailed to several aquariums, hatcheries and institutions working with crustaceans. Questions towards crustacean husbandry, feeding and crustacean diseases and therapy are discussed. Therapeutical suggestions made by the asked institutions are compared with literature comments on diseases dealt with in the questionnaire.

14. Literaturverzeichnis

- Abdu, U., Takac, P., Laufer, H. und Sagi, A.** (1998). Effect of methyl farnesoate on late larval development and metamorphosis in the prawn *Macrobrachium rosenbergii* (Decapoda, Palaemonidae): a juvenoid-like effect? *The Biological Bulletin* **195**, 112-119.
- Abello, P., Warman, C. G. und Naylor, E.** (1997). Circatidal moulting rhythm in the shore crab *Carcinus maenas*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **77**, 277-279.
- Abello, P., Warman, C. G., Reid, D. G. und Naylor, E.** (1994). Chela loss in the shore crab *Carcinus maenas* (Crustacea: Brachyura) and its effect on mating success. *Marine Biology (Historical Archive)* **121**, 247-252.
- Abraham, T. J.** (2004). Antibacterial marine bacterium deter luminous vibriosis in shrimp larvae. *Naga. The ICLARM Quarterly* **27**, 28-31.
- Abrahamse, S. L., Kallen, J. L. und van Herp, F.** (1990). Circadian rhythmicity of the crustacean hyperglycemic hormone (CHH) in the hemolymph of the crayfish. *The Biological Bulletin* **179**, 351-357.
- Ache, B. W. und Zhainazarow, A.** (1995). Dual second-messenger pathways in olfactory transduction. *Current Opinion in Neurobiology* **5**, 461-466.
- Adams, A.** (1991). Response of penaeid shrimp to *Vibrio* species. *Fish and Shellfish Immunology* **1**, 59-70.
- Aguirre-Guzman, G., Vazquez-Juarez, R. und Ascencio, F.** (2001). Differences in the susceptibility of American white shrimp larval substages (*Litopenaeus vannamei*) to four *Vibrio* species. *Journal of Invertebrate Pathology* **78**, 215-219.
- Ahearn, G., Zhuang, Z., Duerr, J. und Pennington, V.** (1994). Role of the invertebrate electronic $2\text{Na}^+/1\text{H}^+$ antiporter in monovalent and divalent cation transport. *Journal of Experimental Biology* **196**, 319-335.
- Ahne, W. und Halder, M.** (1988). *Astacus astacus* identified as IPNV-vector. *Freshwater crayfish* **7**, 303-308.
- Aiken, D. E. und Waddy, S. L.** (1986). Environmental influence on recruitment of the American lobster, *Homarus americanus*: a perspective. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **43**, 2258-2270.
- Alapide-Tendencia, E. V. und Dureza, L. A.** (1997). Isolation of *Vibrio* spp. from *Penaeus monodon* (Fabricius) with red disease syndrome. *Aquaculture* **154**, 105-112.
- Alcala, A. C., Alcala, L. C., Garth, J. S., Yasumura, D. und Yasumoto, T.** (1988). Human fatality due to ingestion of the crab *Demania reynaudii* that contained a palytoxin-like toxin. *Toxicon* **26**, 105-107.
- Alday-Sanz, V., Roque, A. und Turnbull, J. F.** (2002). Clearing mechanisms of *Vibrio vulnificus* biotype I in the black tiger shrimp *Penaeus monodon*. *Diseases of Aquatic Organisms* **48**, 91-99.
- Alderman, D. J.** (1996). Geographical spread of bacterial and fungal diseases of crustaceans. *Revue Scientifique et Technique* **15**, 603-632.
- Alderman, D. J., Feist, S. W. und Polglase, J. L.** (1986). Possible nocardiosis of crayfish, *Austropotamobius pallipes*. *Journal of Fish Diseases* **9**, 345-347.
- Alderman, D. J., Holdich, D. und Reeve, I.** (2003). Signal crayfish as vectors in crayfish plague in Britain. *Aquaculture* **86**, 3-6.
-

- Alderman, D. J. und Polglase, J. L.** (1985). *Fusarium tabacinum* (Beyma) Gams as a gill parasite in the crayfish, *Austropotamobius pallipes* Lereboullet. *Journal of Fish Diseases* **8**, 249-252.
- Alderman, D. J., Polglase, J. L. und Frayling, M.** (1987). *Aphanomyces astaci* pathogenicity under laboratory and field conditions. *Journal of Fish Diseases* **9**, 385-393.
- Alfaro, J., Lawrence, A. L. und Lewis, D. H.** (1993). Interaction of bacteria and male reproductive system blackening disease of captive *Penaeus setiferus*. *Aquaculture* **117**, 1-8.
- Alford, N., Boynton, A., Combs, C., Dvornak, M. und Henry, P.** (1992). Behavioral regulation of hemolymph osmolarity through selective drinking in land crabs, *Birgus latro* and *Gecarcoidea lalandii*. *The Biological Bulletin* **182**, 416-423.
- Al-Harbi, A. H.** (2003). Bacterial flora of freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii* (de Man), cultured in concrete tanks in Saudi Arabia. *Journal of Applied Aquaculture* **14**, 113-124.
- Allan, G. L. und Maguire, G. B.** (1992). Effects of pH and salinity on survival, growth and osmoregulation in *Penaeus monodon* Fabricius. *Aquaculture* **107**, 33-47.
- Amato, J. F. R., Amato, S. B. und Daudt, L. C. C.** (2003). New species of *Temnocephala* Blanchard (Plathelminthes, Temnocephalida) ectosymbiont on *Aegla serrana* Buckup & Rossi (Crustacea, Anomura) from southern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologica* **20**, 493-500.
- Anda, P., Segura del Pozo, J., Diaz Garcia, J. M., Escudero, R., Garcia Pena, F. J., Lopez Velasco, M. C., Sellek, R. E., Jimenez Chillaron, M. R., Sanchez Serrano, L. P. und Martinez Navarro, J. F.** (2001). Waterborne outbreak of tularemia associated with crayfish fishing. *Emerging Infectious Diseases* **7**, 575-82.
- Andersen, L. E., Norton, J. H. und Levy, N. H.** (2000). A new shell disease in the mud crab *Scylla serrata* from Port Curtis, Queensland (Australia). *Diseases of Aquatic Organisms* **43**, 233-239.
- Anderson, I. G. und Prior, H. C.** (1992). *Baculovirus* infections in the Mud crab, *Scylla serrata*, and a freshwater crayfish, *Cherax quadricarinatus*, from Australia. *Journal of Invertebrate Pathology* **60**, 265-273.
- Andersson, M. G. und Cerenius, L.** (2002). Analysis of chitinase expression in the crayfish plague fungus *Aphanomyces astaci*. *Diseases of Aquatic Organisms* **51**, 139-147.
- Anger, K.** (1991). Effects of temperature and salinity on the larval development of the Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* (Decapoda: Grapsidae). *Marine Ecology Progress Series* **72**, 103-110.
- Anger, K., Gebauer, P. und Paschke, K.** (2003). Delayed metamorphosis in decapod crustaceans: evidence and consequences. *Revista Chilena de Historia Natural* **76**, 169-175.
- Anger, K., Spivak, E. und Luppi, T.** (1998). Effects of reduced salinities on development and bioenergetics of early larval shore crab, *Carcinus maenas*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **220**, 287-304.
- Anger, K., Storch, V. und Capuzzo, J. M.** (1985). Effects of starvation on moult cycle and hepatopancreas of stage1 lobster (*Homarus americanus*) larvae. *Helgoland Marine Research* **39**, 107-116.
- Arkarajamon, A.** (1991). Histology of Tiger Shrimp (*Penaeus monodon* Fabricius). Dissertation, 168 Seiten. Kasetsart University, Bangkok.
- Arnold, W. S.** (1984). The effects of prey size, predator size, and sediment composition on the rate of predation of the blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun, on the hard clam, *Mercernaria mercernaria* (Linne). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **80**, 207-219.
- Arumugaswamy, R. K., Ali, G. R. und Abd Hamid, S. N.** (1994). Prevalence of *Listeria monocytogenes* in foods in Malaysia. *International Journal of Food Microbiology* **23**, 117-21.
-

- Asselbourg, V., Trausch, G., Gilles, R. und Devos, P. (1991). Protein kinase C and ion transport in the posterior gills of the Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis*. *Marine Biology* **109**, 115-119.
- Atar, H. H. und Yildiz, H. Y. (2002). Haemocyte classification and differential counts in the freshwater crab, *Potamon fluvialis*. *Turkish Journal of Veterinary and Animal Sciences* **26**, 403-406.
- Atema, J. und Cowan, D. F. (1986). Sex-identifying urine and molt signals in lobster (*Homarus americanus*). *Journal of Chemical Ecology* **12**, 2065-2080.
- Atema, J. und Engstrom, D. G. (1971). Sex pheromone in the lobster, *Homarus americanus*. *Nature* **232**, 261-263.
- Atema, J., Voigt, R. und Factor, J. R. (1995). Biology of the Lobster *Homarus americanus*. New York: Academic Press.
- Attrill, M. J. und Thomas, R. M. (1996). Long-term distribution patterns of mobile estuarine invertebrates (Ctenophora, Cnidaria, Crustacea: Decapoda) in relation to hydrological parameters. *Marine Ecology Progress Series* **143**, 25-36.
- Audet, D., Davis, D. S., Miron, G., Moriyasu, M., Benhalima, K. und Campbell, R. (2003). Geographical expansion of a nonindigenous crab, *Carcinus maenas* (L.), along the nova Scotian shore into the southeastern gulf of St. Lawrence, Canada. *Journal of Shellfish Research* **22**, 255-262.
- Avenant-Oldewage, A. (1993). Occurrence of *Temnocephala chaeropsis* on *Cherax tenuimanus* imported into South Africa, and notes on its infestation of an indigenous crab. *South African Journal of Science* **89**, 427-428.
- Ayuso, R., Lehrer, S. B. und Reese, G. (2002). Identification of continuous, allergenic regions of the major shrimp allergen Pen a 1 (tropomyosin). *International Archives of Allergy and Immunology* **127**, 27-37.
- Azevedo, C. (2001). Ultrastructural aspects of a new species, *Vavraia mediterranea* (Microsporidia, Pleistophoridae), parasite of the French Mediterranean shrimp, *Crangon crangon* (Crustacea, Decapoda). *Journal of Invertebrate Pathology* **78**, 194-200.
- Bachere, E., Bulet, P., Destoumieux-Garzon, D., Garnier, J., Jouffrey, C. und Saulnier, D. (2001). Crustacean immunity. *The Journal of Biological Chemistry* **276**, 47070-47077.
- Bagnis, R. (1969). On poisoning by a coconut crab. *Medecine Tropicale (Mars)* **29**, 624-626.
- Bagnis, R. (1970). A case of coconut crab poisoning. *Clinical Toxicology* **3**, 585-588.
- Bailey-Brock, J. H. und Moss, S. M. (1992). Penaeid taxonomy, biology and zoogeography. *Developments in Aquaculture and Fisheries Science* **23**, 9-27.
- Baldwin, J. D., Bass, A. L., Bowen, B. W. und Clark, W. H. (1998). Molecular phylogeny and biogeography of the marine shrimp *Penaeus*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **10**, 399-407.
- Bamber, S. D. und Naylor, E. (1996). Mating behaviour of male *Carcinus maenas* in relation to a putative sex pheromone: behavioural changes in response to antennule restriction. *Marine Biology (Historical Archive)* **125**, 483-488.
- Bangyeekhun, E. (2002). Parasite on crayfish, characterisation of their pathogens, host interactions and diversity. Dissertation. 46 Seiten. Uppsala University.
- Bangyeekhun, E., Rynanen, H. J., Henttonen, P., Huner, J. V., Cerenius, L. und Söderhäll, K. (2001). Sequence analysis of the ribosomal internal transcribed spacer DNA of the crayfish parasite *Psorospermium haeckeli*. *Diseases of Aquatic Organisms* **46**, 217-222.
- Barra, J. A., Pequeux, A. und Humbert, W. (1983). A morphological study on gills of a crab acclimated to fresh water. *Cell and Tissue Research* **15**, 583-596.
-

- Barracco, M. A., Duvic, B. und Söderhäll, K.** (1991). The β -1,3-glucan-binding protein from the crayfish *Pacifastacus leniusculus*, when related with a β -1,3-glucan, induces spreading and degranulation of crayfish granular cells. *Cell and Tissue Research* **266**, 491-497.
- Bassler, B. L., Yu, C., Lee, Y. C. und Roseman, S.** (1991). Chitin utilization by marine bacteria. Degradation and catabolism of chitin oligosaccharides by *Vibrio furnissii*. *Journal of Biological Chemistry* **266**, 24276-24286.
- Battison, A. L., Cawthorn, R. J. und Horney, B.** (2004). Response of American lobsters *Homarus americanus* to infection with a field isolate of *Aerococcus viridans* var. *homari* (Gaffkemia): survival and haematology. *Diseases of Aquatic Organisms* **61**, 263-268.
- Bauer, R. T. und Min, L. J.** (1993). Spermatophores and plug substance of the marine shrimp *Trachypenaeus similis* (Crustacea: Decapoda: Penaeidea): Formation in the male reproductive tract and disposition in the inseminated female. *The Biological Bulletin* **185**, 174-185.
- Baumgart, J.** (1999). Mikrobiologische Untersuchung von Lebensmitteln.: Behr's Verlag, Hamburg, 1999.
- Bean, N. H., Maloney, E. K., Potter, M. E., Korazemo, P., Ray, B., Taylor, J. P., Seigler, S. und Snowden, J.** (1998). Crayfish: a newly recognized vehicle for *vibrio* infections. *Epidemiology and Infection* **121**, 269-273.
- Beard, T. W. und McGregor, D.** (2004). Storage and care of live lobsters. *Laboratory leaflet* **66**, 26.
- Becker, G. L., Chen, C. H., Greenawalt, J. W. und Lehninger, A. L.** (1974). Calcium phosphate granules in the hepatopancreas of the blue crab *Callinectes sapidus*. *The Journal of Cell Biology* **61**, 316-326.
- Beckers, H. J., Van Leusden, F. M. und Tips, P. D.** (1985). Growth and enterotoxin production of *Staphylococcus aureus* in shrimp. *Journal of Hygiene (London)* **95**, 685-693.
- Beckers, H. J., van Schothorst, M., van Spreekens, K. J. und Oosterhuis, J. J.** (1981). Microbiological quality of frozen precooked and peeled shrimp from South-East Asia and from the North Sea. *Zentralbl. Bakteriol. Mikrobiol. Hyg. [B]* **172**, 401-10.
- Belcher, C. R. und Young, P. R.** (1998). Colourimetric PCR-based detection of *Monodon Baculovirus* in whole *Penaeus monodon* postlarvae. *Journal of Virological Methods* **74**, 21-29.
- Bell, T. A. und Lightner, D.** (1990). A biopsy procedure for the nondestructive determination of *Infectious Hypodermal and Hematopoietic Necrosis Virus (IHHNV)* infection in *Penaeus vannamei*. *Journal of Aquatic Animal Health* **2**, 151-153.
- Berrill, M. und Arsenault, M.** (1982). Mating behaviour of the green shore crab *Carcinus maenas*. *Bulletin of Marine Science* **32**, 632-638.
- Beutling, D., Fehlhaber, K., Fink, H. G., Janetschke, P., Jungnitz, H. A., Krüger, G., Scheer, J., Schiffner, E., Schüppel, H., Seifert, A. et al.** (1992). Veterinärmedizinische Lebensmittelhygiene. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag Jena.
- Bhaskar, N., Setty, T. M. R., Reddy, G. V. S., Manoj, Y. B., Anantha, C. S., Ranghunath, B. S. und Antony, J. M.** (1995). Incidence of *Salmonella* in cultured shrimp *Penaeus monodon*. *Aquaculture* **138**, 257-266.
- Bianchini, A. und Gilles, R.** (1990). Cyclic AMP as a modulator of NaCl transport in gills of the euryhaline Chinese crab *Eriocheir sinensis*. *Marine Biology* **104**, 191-195.
- Bijkerk, H. und van Os, M.** (1984). Bacillaire dysenterie (*Shigella flexneri* type 2) door garnalen. *Nederlandsch. Tijdschr. voor Geneesk* **128**, 431-432.
- Bioinformatics Center, N. I. o. O.** (1998a). Life cycle, mating habits, ovulation, cleavage and development of eggs in prawns. Council of Scientific and Industrial Research.
-

- Bioinformatics Center, N. I. o. O.** (1998b). Reproductive System. Council of Scientific and Industrial Research.
- Bjerregaard, P. und Vislie, T.** (1986). Effect of copper on ion- and osmoregulation in the shore crab *Carcinus maenas*. *Marine Biology (Historical Archive)* **91**, 69-76.
- Blair, D., Xu, Z. B. und Agatsuma, T.** (1999). Paragonimiasis and the genus *Paragonimus*. *Advances in Parasitology* **42**, 113-222.
- Blundon, J. A. und Kennedy, V. S.** (1982a). Mechanical and behavioral aspects of blue crab, *Callinectes sapidus* (Rathbun), predation on Chesapeake Bay bivalves. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **65**, 47-66.
- Blundon, J. A. und Kennedy, V. S.** (1982b). Refuges for infaunal bivalves from blue crab, *Callinectes sapidus* (Rathbun), predation in Chesapeake Bay. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **65**, 67-82.
- Bobkov, Y. V. und Ache, B. W.** (2005). Pharmacological properties and functional role of a TRP-related ion channel in lobster olfactory receptor neurons. *Journal of Neurophysiology* **93**, 1372-1380.
- Bonami, J. R., Aubert, H., Mari, J., Poulos, B. T. und Lightner, D. V.** (1997a). The polyhedra of the occluded baculoviruses of marine decapod crustacea: a unique structure, crystal organization, and proposed model. *Journal of Structural Biology* **120**, 134-145.
- Bonami, J. R., Hasson, K. W., Mari, J., Poulos, B. T. und Lightner, D. V.** (1997b). Taura syndrome of marine penaeid shrimp: characterization of the viral agent. *Journal of General Virology* **78**, 313-319.
- Bonami, J. R., Shi, Z., Qian, D. und Sri Widada, J.** (2005). White tail disease of the giant freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii*: separation of the associated virions and characterization of *MrNV* as a new type of nodavirus. *Journal of Fish Diseases* **28**, 23-31.
- Bonami, J. R., Trumper, B., Mari, J., Brehelin, M. und Lightner, D. V.** (1990). Purification and characterization of the *Infectious Hypodermal and Haematopoietic Necrosis Virus* of penaeid shrimps. *Journal of General Virology* **71**, 2657-64.
- Bonami, J. R. und Vago, C.** (1971). A virus of a new type pathogenic to crustacea. *Experientia* **27**, 1363-4.
- Bondad-Reantaso, M. G., McGladdery, S. E., East, I. J. und Subasinghe, R. P.** (2001). Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases. FAO Fisheries technical papers 402/2. Rome, Italy.
- Borroto, R. J.** (1997). Ecology of *Vibrio cholerae* serogroup 01 in aquatic environments. *Revista Panamericana de Salud Publica* **1**, 3-8.
- Borst, D. W., Laufer, H., Landau, M., Chang, E. S. und Hertz, W. A.** (1987). Methyl farnesoate and its role in crustacean reproduction and development. *Insect biochemistry* **17**, 1123-1127.
- Bosch, A., Sanchez, G., Le Guyader, F., Vanaclocha, H., Haugarreau, L. und Pinto, R. M.** (2001). Human enteric viruses in *Coquina clams* associated with a large Hepatitis A outbreak. *Water Science and Technology* **43**, 61-65.
- Botero, L. und Atema, J.** (1982). Behaviour and substrate selection during larval settling in the lobster *Homarus americanus*. *Journal of Crustacean Biology* **2**, 59-69.
- Bouaricha, N., Charmantier-Daures, M., Thuet, P., Trilles, J. P. und Charmantier, G.** (1994). Ontogeny of osmoregulatory structures in the shrimp *Penaeus japonicus* (Crustacea, Decapoda). *The Biological Bulletin* **186**, 29-40.
- Bouckenooghe, A. R. und Marino, B. J.** (2001). *Psorospermium haeckelii*: a cause of pseudoparasitosis. *Southern Medical Journal* **94**, 233-234.
-

- Bourke, A. T., Cossins, Y. N., Gray, B. R., Lunney, T. J., Rostron, N. A., Holmes, R. V., Griggs, E. R., Larsen, D. J. und Kelk, V. R.** (1986). Investigation of cholera acquired from the riverine environment in Queensland. *The Medical Journal of Australia* **144**, 229-234.
- Bowater, R. O., Wingfield, M., Fisk, A., Condon, K. M., Reid, A., Prior, H. und Kulpa, E. C.** (2002). A *Parvo-like Virus* in cultured redclaw crayfish *Cherax quadricarinatus* from Queensland, Australia. *Diseases of Aquatic Organisms* **50**, 79-86.
- Bower, S. M. und McGladdery, S. E.** (2003). Synopsis of infectious diseases and parasites of commercially exploited shellfish: gaffkemia of lobsters. *Annual Review of fish diseases* **4**, 1-99.
- Bower, S. M., McGladdery, S. E. und Price, I. M.** (1994). Synopsis of infectious diseases and parasites of commercially exploited shellfish. *Annual Review of fish diseases* **4**, 1-199.
- Bower, S. M., Meyer, G. R. und Boutilier, J. A.** (1996). Stained prawn disease (SPD) of *Pandalus platyceros* in British Columbia, Canada, caused by a rickettsial infection. *Diseases of Aquatic Organisms* **24**, 41-54.
- Boxman, I. L., Tilburg, J. J., Te Loeke, N. A., Vennema, H., Jonker, K., de Boer, E. und Koopmans, M.** (2006). Detection of noroviruses in shellfish in the Netherlands. *International Journal of Food Microbiology* **108**, 391-396.
- Bradbury, P. C. und Goyal, V.** (1976). The fine structure of a parasitic ciliate *Terebrospira* during ingestion of the exoskeleton of a shrimp *Palaemonetes*. *Cell and Tissue Research* **8**, 573-582.
- Bradshaw, J. G., Francis, D. W. und Twedt, R. M.** (1974). Survival of *Vibrio parahaemolyticus* in cooked seafood at refrigeration temperatures. *Journal of Applied Microbiology* **27**, 657-661.
- Branford, J. R.** (1978). Incubation period for the lobster *Homarus gammarus* at various temperatures. *Marine Biology* **47**, 363-368.
- Brante, A. und Hughes, R. N.** (2001). Effect of hypoxia on the prey-handling behaviour of *Carcinus maenas* feeding on *Mytilus edulis*. *Marine Ecology Progress Series* **209**, 301-305.
- Bray, W. A., Lawrence, A. L. und Leung-Trujillo, J. R.** (1994). The effects of salinity on growth and survival of *Penaeus vannamei*, with observations on the interactions of *IHHN-Virus* and salinity. *Aquaculture* **122**, 133-146.
- Breed, G. M. und Olson, R. E.** (1977). Biology of the microsporidian parasite *Pleistophora crangoni* n.sp. in three species of crangonid sand shrimps. *Journal of Invertebrate Pathology* **30**, 387-405.
- Breithaupt, T., Lindstrom, D. P. und Atema, J.** (1999). Urine release in freely moving catheterised lobsters (*Homarus americanus*) with reference to feeding and social activities. *Journal of Experimental Biology* **202**, 837-844.
- Brinez, B., Aranguren, F. und Salazar, M.** (2003). Fecal samples as DNA source for the diagnosis of necrotizing hepatopancreatitis (NHP) in *Penaeus vannamei* broodstock. *Diseases of Aquatic Organisms* **55**, 69-72.
- Brock, J. A., Nakagawa, L. K., Hayashi, T., Teruya, S. und Van Campen, H.** (1986). Hepatopancreatic rickettsial infection of the penaeid shrimp, *Penaeus marginatus* (Randall), from Hawaii. *Journal of Fish Diseases* **9**, 73-77.
- Burgents, J. E., Burnett, K. G. und Burnett, L. E.** (2004). Disease resistance of pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei*, following the dietary administration of a yeast culture food supplement. *Aquaculture* **231**, 1-8.
- Burggren, W. W. und McMahon, B.** (1981). Oxygen uptake during environmental temperature change in hermit crabs. Adaptions to subtidal, intertidal, and supratidal habitats. *Physiological Zoology* **54**, 325-333.
-

- Burmester, T.** (1999). Identification, molecular cloning, and phylogenetic analysis of a non-respiratory pseudo-hemocyanin of *Homarus americanus*. *Journal of Biological Chemistry* **274**, 13217-13222.
- Burton, R. S.** (1992). Proline synthesis during osmotic stress in megalopa stage larvae of the blue crab, *Callinectes sapidus*. *The Biological Bulletin* **182**, 409-415.
- Bushmann, P. J. und Atema, J.** (1997). Shelter sharing and chemical courtship signals in the lobster *Homarus americanus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**, 647-654.
- Cadman, L. R. und Weinstein, M. P.** (1988). Effects of temperature and salinity on the growth of laboratory-reared juvenile blue crabs *Callinectes sapidus* Rathbun. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **121**, 193-207.
- Cain, T. A.** (2001). Changes in total hemocyte and differential counts in dungeness crabs infected with *Mesanoophrys pugettensis*, a marine facultative parasitic ciliate. *Journal of Aquatic Animal Health* **13**, 310-319.
- Camien, M. N., Sarlet, H., Duchateau, G. und Florkin, M.** (1951). Non-protein amino acids in muscle and blood of marine and fresh water Crustacea. *Journal of Biological Chemistry* **193**, 881-885.
- Campbell, A., Noakes, D. J. und Elnor, R. W.** (1991). Temperature and lobster, *Homarus americanus*, yield relationships. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **48**, 2073-2082.
- Campbell, A. und Robinson, D. G.** (1983). Reproductive potential of three American lobster (*Homarus americanus*) stocks in the Canadian Maritimes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **40**, 1958-1967.
- Cannon, L. R. G.** (1991). Temnocephalan symbionts of the freshwater crayfish *Cherax quadricarinatus* from northern Australia. *Hydrobiologia (Historical Archive)* **227**, 341-347.
- Cannon, L. R. G. und Jennings, J. B.** (1987). Occurrence and nutritional relationships of four ectosymbionts of the freshwater crayfishes *Cherax dispar* Riek and *Cherax punctatus* Clark (Crustacea: Decapoda) in Queensland. *Australian Journal of Marine Freshwater Research* **38**, 419-427.
- Cantrell, S. A. und Betancourt, C.** (1995). *Fusarium spp.* in rearing ponds of the prawn *Macrobrachium rosenbergii* in Puerto Rico: water and air sampling. *Caribbean Journal of Science* **31**, 230-236.
- Carlton, J. T. und Cohen, A. N.** (2003). Episodic global dispersal in shallow water organisms: the case history of the European shore crabs *Carcinus maenas* and *C. aestuarii*. *Journal of Biogeography* **30**, 1809-1820.
- Carney, J. P. und Brooks, D. R.** (1991). Phylogenetic analysis of *Alloglossidium Simer*, 1929 (Digenea: Plagiorchiiformes: Macroderoididae) with discussion of the origin of truncated life cycle patterns in the genus. *Journal of Parasitology* **77**, 890-900.
- Cascorbi, A.** (2004). Farm-raised shrimp Worldwide overview. Monterey Bay Aquarium. 26 Seiten.
- Castro-Rosas, J. und Escartin, E. F.** (2002). Adhesion and colonization of *Vibrio cholerae* O1 on shrimp and crab carapaces. *Journal of Food Protection* **65**, 492-498.
- Cavalli, R. O., Batista, F. M. M., Lavens, P., Sorgeloos, P., Nelis, H. J. und DeLeenheer, A. P.** (2003). Effect of dietary supplementation of vitamins C and E on maternal performance and larval quality of the prawn *Macrobrachium rosenbergii*. *Aquaculture* **227**, 131-146.
-

- Cerenius, L., Bangyeekhun, E., Keyser, P., Söderhäll, I. und Söderhäll, K.** (2003). Host prophenoloxidase expression in freshwater crayfish is linked to increased resistance to the crayfish plague fungus, *Aphanomyces astaci*. *Cellular Microbiology* **5**, 353-357.
- Cerenius, L., Henttonen, P., Lindquist, O. V. und Söderhäll, K.** (1991). The crayfish pathogen *Psorospermium haeckeli* activates the prophenoloxidase activating system of freshwater crayfish in vitro. *Aquaculture* **99**, 225-233.
- Cerenius, L., Rufelt, S. und Söderhäll, K.** (1992). Effects of ampropylfos (RS)-1 aminopropylphosphonic acid) on zoospore formation, repeated zoospore emergence and oospore formation in *Aphanomyces* spp. *Pesticide Science* **36**, 189-194.
- Chai, J. Y., Sohn, W. M., Huh, S., Choi, M. H. und Lee, S. H.** (1996). Redescription of *Macroorchis spinulosus* Ando, 1918 (Digenea: Nanophyetidae) encysted in the fresh water crayfish, *Cambaroides similis*. *Korean Journal of Parasitology* **34**, 1-6.
- Chang, C. F., Chen, H. Y., Su, M. S. und Liao, I. C.** (2000). Immunomodulation by dietary beta-1, 3-glucan in the brooders of the black tiger shrimp *Penaeus monodon*. *Fish and Shellfish Immunology* **10**, 505-514.
- Chang, C. F., Su, M. S., Chen, C. H. und Liao, I. C.** (2003). Dietary beta-1,3-glucan effectively improves immunity and survival of *Penaeus monodon* challenged with *White Spot Syndrome Virus*. *Fish and Shellfish Immunology* **15**, 297-310.
- Chang, E. S.** (1985). Hormonal control of molting in decapod crustacea. *American Zoologist* **1**, 179-185.
- Chang, E. S.** (1993). Comparative endocrinology of molting and reproduction: insects and crustaceans. *Annu Rev Entomol* **38**, 161-80.
- Chang, E. S., Bruce, M. J. und Tamone, S. L.** (1993). Regulation of Crustacean Molting: A Multi-Hormonal System. *American Zoologist* **33**, 324-329.
- Chang, P. S., Chen, L. J. und Wang, Y. C.** (1998). The effect of ultraviolet irradiation, heat, pH, ozone, salinity and chemical disinfectants on the infectivity of white spot syndrome baculovirus. *Aquaculture* **166**, 1-17.
- Chapman, R. W., Browdy, C. L., Savin, S., Prior, S. und Wenner, E.** (2004). Sampling and evaluation of *White Spot Syndrome Virus* in commercially important Atlantic penaeid shrimp stocks. *Diseases of Aquatic Organisms* **59**, 179-185.
- Charmantier, G. und Charmantier-Daures, M.** (2001). Ontogeny of osmoregulation in crustaceans: the embryonic phase. *American Zoologist* **41**, 1078-1089.
- Charmantier, G., Charmantier-Daures, M., Bouaricha, N., Thuet, P., Aiken, D. E. und Trilles, J. P.** (1988). Ontogeny of osmoregulation and salinity tolerance in two decapod crustaceans: *Homarus americanus* and *Penaeus japonicus*. *The Biological Bulletin* **175**, 102-110.
- Chatton, E. und Poisson, R.** (1931). Sur l'existence, dans le sand des Crabes, de Peridiniens parasites: *Haematodinium perezii* n.g., n.sp. (Syndinidae). *C. R. Seances Soc. Biol., Paris* **105**, 553-557.
- Chayaburakul, K., Flegel, T. W., Lightner, D., Sobhon, P. und Boonsaeng, V.** (2004). Infection by *Infectious Hypodermal and Hematopoietic Necrosis Virus* in the black tiger shrimp *Penaeus monodon*. Dissertation. 173 Seiten, Mahidol University, Thailand.
- Cheftel, E., Spiegel, A., Bornert, G., Morell, E., Michel, A. und Buisson, Y.** (1997). Toxic food infection caused by *Shigella flexneri* in a military unit. *Sante* **7**, 295-299.
- Chen, C. H., Greenawalt, J. W. und Lehninger, A. L.** (1974). Biochemical and ultrastructural aspects of Ca²⁺ transport by mitochondria of the hepatopancreas of the blue crab *Callinectes sapidus*. *The Journal of Cell Biology* **61**, 301-315.
-

- Chen, J. C. und Kou, Y.-Z.** (1992). Effects of ammonia on growth and molting of *Penaeus japonicus* juveniles. *Aquaculture* **104**, 249-260.
- Chen, J. C. und Lai, S. H.** (1993). Effects of temperature and salinity on oxygen consumption and ammonia-N excretion of juvenile *Penaeus japonicus* Bate. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **165**, 161-170.
- Chen, S. M. und Chen, J. C.** (2003). Effects of pH on survival, growth, molting and feeding of giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii*. *Aquaculture* **218**, 613-623.
- Cheng, W. und Chen, C. H.** (1998). Isolation and characterization of an *Enterococcus*-like bacterium causing muscle necrosis and mortality in *Macrobrachium rosenbergii* in Taiwan. *Diseases of Aquatic Organisms* **34**, 93-101.
- Chinain, M. und Vey, A.** (1987a). Comparative studies on strains of *Fusarium solani* parasitic for crayfish or isolated from other hosts. *Freshwater crayfish* **7**, 179-186.
- Chinain, M. und Vey, A.** (1987b). Infection caused by *Fusarium solani* in crayfish *Astacus leptodactylus*. *Freshwater crayfish* **7**, 195-202.
- Cho, S. Y., Kang, S. Y., Kong, Y. und Yang, H. J.** (1991). Metacercarial infection of *Paragonimus westermani* in freshwater crabs sold in markets in Seoul. *Korean Journal of Parasitology* **29**, 189-191.
- Choi, D. W.** (1990). *Paragonimus* and paragonimiasis in Korea. *Korean Journal of Parasitology* **28**, 79-102.
- Choi, J. H. und Hong, Y. S.** (2001). Larval development of the kishi velvet shrimp, *Metapenaeopsis dalei* (Rathbun) (Decapoda: Penaeidae) reared in the laboratory. *Fishery Bulletin* **99**, 275-291.
- Chou, H. Y., Huang, C. Y., Wang, C. H., Chiang, H. C. und Lo, C. F.** (1995). Pathogenicity of a *Baculovirus* infection causing white spot syndrome in cultured penaeid shrimp in Taiwan. *Diseases of Aquatic Organisms* **23**, 165-173.
- Chowdhury, M. A., Miyoshi, S., Yamanaka, H. und Shinoda, S.** (1992). Ecology and distribution of toxigenic *Vibrio cholerae* in aquatic environments of a temperate region. *Microbios.* **72**, 203-13.
- Christensen, A. M.** (1981). The geographical and bathymetrical distribution of the Fecampiidae (Turbellaria, Rhabdocoela). *Hydrobiologia* **84**, 13-16.
- Christy, J. H.** (1989). Rapid development of megalopae of the fiddler crab *Uca pugilator* reared over sediment: implications for models of larval recruitment. *Marine Ecology progress series* **57**, 259-265.
- Chu, K. H., Ho, H. Y., Li, C. P. und Chan, T. Y.** (2002). Molecular phylogenetics of the mitten crab species in *Eriocheir sensu lato* (Brachyura: Grapsidae). *Journal of Crustacean Biology* **23**, 738-746.
- Chung, J. S., Dirckse, H., Phlippen, M. K. und Webster, S. G.** (2000). Ecdysis of decapod crustacean is associated with a dramatic release of crustacean cardioactive peptide into the haemolymph. *Journal of Experimental Biology* **203**, 521-536.
- Chung, J. S. und Webster, S. G.** (2003). Moulting cycle-related changes in biological activity of moulting-inhibiting hormone (MIH) and crustacean hyperglycaemic hormone (CHH) in the crab, *Carcinus maenas*. From target to transcript. *European Journal of Biochemistry* **270**, 3280-3288.
- Cieluch, U., Anger, K., Aujoulat, F., Buchholz, F., Charmantier-Daures, M. und Charmantier, G.** (2004). Ontogeny of osmoregulatory structures and functions in the green crab *Carcinus maenas* (Crustacea, Decapoda). *Journal of Experimental Biology* **207**, 325-36.
-

- Clamp, J. C.** (2005). Redescription of *Lagenophrys maxillaris* (Jankowski, 1993) (Ciliophora, Peritrichia, Lagenophryidae), an ectosymbiont of marine amphipods. *Journal of Eukaryotic Microbiology* **52**, 38-43.
- Clamp, J. C. und Kane, J. R.** (2003). Redescription of four species of lagenophryid peritrichs (Ciliophora) from Australia and New Guinea, with description of two new species. *Records of the Australian Museum* **55**, 153-168.
- Clark, M. E., Wolcott, T. G., Wolcott, D. L. und Hines, A. H.** (1999). Intraspecific interference among foraging blue crabs *Callinectes sapidus*: interactive effects of predator density and prey patch distribution. *Marine Ecology Progress Series* **178**, 69-78.
- Clauss, W. und Clauss, C.** (2005). Zoologie für Tiermediziner: Enke Verlag. Stuttgart. 222 Seiten.
- Clauss, W. G.** (2001). Epithelial transport and osmoregulation in annelids. *Canadian Journal of Zoology* **79**, 192-203.
- Cobb, J. S., Wang, D. und Campbell, D. B.** (1989). Timing of settlement by postlarval lobsters (*Homarus americanus*): field and laboratory evidence. *Journal of Crustacean Biology* **9**, 60-66.
- Coe, W. R.** (1902). The nemertean parasites of crabs. *American Naturalist* **36**, 431-450.
- Cohen, A. N.** (1997). Have claw, will travel. *Aquatic Nuisance Species Digest* **2**.
- Cohen, A. N. und Carlton, J. T.** (1997). Transoceanic transport mechanisms: Introduction of the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis*, to California. *Pacific Science* **51**, 1-11.
- Cohen, A. N., Carlton, J. T. und Fountain, M. C.** (1995). Introduction, dispersal and potential impacts of the green crab *Carcinus maenas* in San Francisco Bay, California. *Marine Biology, Heidelberg* **122**, 225-237.
- Coloni, A.** (1989). Fusariosis in the shrimp *Penaeus semisulcatus* cultured in Israel. *Mycopathologia* **108**, 145-147.
- Colwell, R. R., Kaper, J. und Joseph, S. W.** (1977). *Vibrio cholerae*, *Vibrio parahaemolyticus*, and other vibrios: occurrence and distribution in Chesapeake Bay. *Science* **198**, 394-396.
- Colwell, R. R., Seidler, R. J., Kaper, J., Joseph, S. W., Garges, S., Lockman, H., Maneval, D., Bradford, H., Roberts, N., Remmers, E. et al.** (1981). Occurrence of *Vibrio cholerae* serotype O1 in Maryland and Louisiana estuaries. *Applied and Environmental Microbiology* **41**, 555-558.
- Cossins, A. R.** (1973). *Thelohania contejani* Henneguy, microsporidian parasite of *Austropotamobius pallipes* Lereboullet: an histological and ultrastructural study. *Crayfish* **1**, 151-164.
- Cossins, A. R. und Bowler, K.** (1974). An histological and ultrastructural study of *Thelohania contejani* Henneguy, 1892 (Nosematidae), microsporidian parasite of the crayfish *Austropotamobius pallipes* Lereboullet. *Parasitology* **68**, 181-191.
- Cowan, D. F. und Atema, J.** (1990). Moults staggering and serial monogamy in American lobsters, *Homarus americanus*. *Animal Behaviour* **39**, 1199-1206.
- Cowley, J. A., Dimmock, C. M., Spann, K. M. und Walker, P. J.** (2000a). Detection of Australian Gill-Associated Virus (GAV) and Lymphoid Organ Virus (LOV) of *Penaeus monodon* by RT-nested PCR. *Diseases of Aquatic Organisms* **39**, 159-167.
- Cowley, J. A., Dimmock, C. M., Spann, K. M. und Walker, P. J.** (2000b). Gill-Associated Virus of *Penaeus monodon* prawns: an invertebrate virus with ORF1a and ORF1b genes related to Arteri- and Coronaviruses. *Journal of General Virology* **81**, 1473-1484.
- Cowley, J. A., Dimmock, C. M., Wongteerasupaya, C., Boonsaeng, V., Panyim, S. und Walker, P. J.** (1999). Yellow Head Virus from Thailand and Gill-Associated Virus from
-

- Australia are closely related but distinct prawn viruses. *Diseases of Aquatic Organisms* **36**, 153-157.
- Cowley, J. A., Hall, M. R., Cadogan, L. C., Spann, K. M. und Walker, P. J.** (2002). Vertical transmission of *Gill-Associated Virus* (GAV) in the black tiger prawn *Penaeus monodon*. *Diseases of Aquatic Organisms* **50**, 95-104.
- Crossin, G., Al-Ayoub, S., Jury, S. und Howell, W.** (1998). Behavioral thermoregulation in the American lobster *Homarus americanus*. *Journal of Experimental Biology* **201**, 365-374.
- Cuculescu, M., Hyde, D. und Bowler, K.** (1998). Thermal tolerance of two species of marine crab, *Cancer pagurus* and *Carcinus maenas*. *Journal of Thermal Biology* **23**, 107-110.
- Dalsgaard, A., Echeverria, P., Larsen, J. L., Siebeling, R., Serichantalergs, O. und Huss, H. H.** (1995a). Application of ribotyping for differentiating *Vibrio cholerae* non-O1 isolated from shrimp farms in Thailand. *Applied and Environmental Microbiology* **61**, 245-251.
- Dalsgaard, A., Huss, H. H., H. Kittikun, A. und Larsen, J. L.** (1995b). Prevalence of *Vibrio cholerae* and *salmonella* in a major shrimp production area in Thailand. *International Journal of Food Microbiology* **28**, 101-113.
- Daul, C. B., Slattery, M., Reese, G. und Lehrer, S. B.** (1994). Identification of the major brown shrimp (*Penaeus aztecus*) allergen as the muscle protein tropomyosin. *International Archives of Allergy and Immunology* **105**, 49-55.
- Davis, J. W. und Sizemore, R. K.** (1982). Incidence of *Vibrio* species associated with blue crabs (*Callinectes sapidus*) collected from Galveston Bay, Texas. *Applied and Environmental Microbiology* **43**, 1092-1097.
- Dawirs, R. R.** (1985). Temperature and larval development of *Carcinus maenas* (Decapoda) in the laboratory: Predictions of larval dynamics in the sea. *Marine Ecology Progress Series* **24**, 297-302.
- de Vries, M. C., Wolcott, D. L. und Holliday, C. W.** (1994). High ammonia and low pH in the urine of the Ghost Crab, *Ocypode quadrata*. *The Biological Bulletin* **186**, 342-348.
- deBarros, H. P. und Valenti, W. C.** (2003). Food intake of *Macrobrachium rosenbergii* during larval development. *Aquaculture* **216**, 165-176.
- deBruyn, M., Wilson, J. A. und Mather, P. B.** (2004). Huxley's line demarcates extensive genetic divergence between eastern and western forms of the giant freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **30**, 251-257.
- Decker, H., Holde, K. E. und Miller, K. I.** (2001a). Hemocyanins and invertebrate evolution. *Journal of Biological Chemistry* **276**, 15563-15566.
- Decker, H., Jaenicke, E., Ryan, M. und Terwilliger, N.** (2001b). SDS-induced phenoloxidase activity of hemocyanins from *Limulus polyphemus*, *Eurypelma californicum*, and *Cancer magister*. *Journal of Biological Chemistry* **276**, 17796-17799.
- Decker, H. und Rimke, T.** (1998). Tarantula hemocyanin shows phenoloxidase activity. *Journal of Biological Chemistry* **273**, 2589-2592.
- Dela-Cruz, J. und Morris, S.** (1997). Water and ion balance and nitrogenous excretion as limitations to terrestrial excursions in the Christmas Island blue crab *Cardisoma hirtipes* (Dana). *Journal of Experimental Zoology* **279**, 537-548.
- Depledge, M. H.** (1984). Disruption of circulatory and respiratory activity in shore crabs (*Carcinus maenas* (L.)) exposed to heavy metal pollution. *Comparative Biochemistry and Physiology* **78**, 445-459.
- deReviera, C. E., Jivoff, P. R., Hines, A. C. und Ruiz, G. M.** (2003). Invasion limitation by biotic versus physical factors: does *Callinectes sapidus* limit *Carcinus maenas* population size
-

and distribution in Eastern North America. Third International Conference on Marine Bioinvasions, Smithsonian Environmental Research Center; La Jolla, California.

Dezfuli, B. S. und Scholz, T. (1995). *Cyathocephalus truncatus* (Cestoda: Spathebothridea) in its intermediate host *Echinogammarus stammeri* (Amphipoda) from the River Brenta, northern Italy. *Parasitologia* **37**, 59-62.

Dieguez-Uribeondo, J. und Cerenius, L. (1998). The inhibition of extracellular proteinases from *Aphanomyces* spp. by the three different proteinase inhibitors from crayfish blood. *Mycological Research* **102**, 820-824.

Dieguez-Uribeondo, J., Cerenius, L. und Söderhäll, K. (1994). *Saprolegnia parasitica* and its virulence on three different species of freshwater crayfish. *Aquaculture* **120**, 219-228.

Diggles, B. K. (1999). Diseases of spiny lobster in New Zealand. International Symposium on Lobster Health Management; Adelaide.

Diggles, B. K., Moss, G. A., Carson, J. und Anderson, C. D. (2000). Luminous vibriosis in rock lobster *Jasus verreauxi* (Decapoda: Palinuridae) phyllosoma larvae associated with infection by *Vibrio harveyi*. *Diseases of Aquatic Organisms* **43**, 127-137.

Dillaman, R. M., Greenaway, P. und Linton, S. M. (1999). Role of the midgut gland in purine excretion in the robber crab, *Birgus latro* (Anomura: Coenobitidae). *Journal of Morphology* **241**, 227-235.

do Nascimento, S. M., dos Fernandes Vieira, R. H., Theophilo, G. N., Dos Prazeres Rodrigues, D. und Vieira, G. H. (2001). *Vibrio vulnificus* as a health hazard for shrimp consumers. *Rev. Inst. Med. Trop. Sao Paulo* **43**, 263-266.

Doyle, E. (2003). Foodborne parasites. A review of the scientific literature. *Food research Institute Briefings*, 1-29.

Dries, M. und Adelung, D. (1976). Neue Ergebnisse über die Aufzucht von *Carcinus maenas* im Laboratorium. *Marine Biology* **38**, 17-24.

Dries, M. und Adelung, D. (1982). The Schlei as a model for the distribution of the green shore crab *Carcinus maenas*. *Helgolaender Meeresuntersuchungen. Hamburg* **35**, 65-77.

Drinkwater, K. F., Harding, G. C., Mann, K. H. und Tanner, N. (1996). Temperature as a possible factor in the increased abundance of American lobster, *Homarus americanus*, during the 1980s and early 1990s. *Fisheries Oceanography* **5**, 176-193.

Duchene, J. C. und Queiroga, H. (2001). Use of an intelligent CCD camera for the study of endogenous vertical migration rhythms in first zoea of the crab *Carcinus maenas*. *Marine Biology* **139**, 901-909.

Duerr, J. und Ahearn, G. (1996). Characterization of a basolateral electroneutral Na⁺/H⁺ antiporter in Atlantic lobster (*Homarus americanus*) hepatopancreatic epithelial vesicles. *Journal of Experimental Biology* **199**, 643-651.

Dufort, C. G., Jury, S. H., Newcomb, J. M., O'Grady, D. F. und Watson, W. H. (2001). Detection of salinity by the lobster, *Homarus americanus*. *Biol Bull* **201**, 424-34.

Dugan, J. (2002). Evaluating the health risk posed by the invasive Chinese Mitten Crab. California Sea Grant College Program, Marine Science Institute, University of California, Santa Barbara; 2 Seiten.

Eaves, L. E. und Ketterer, P. J. (1994). Mortalities in red claw crayfish *Cherax quadricarinatus* associated with systemic *Vibrio mimicus* infection. *Diseases of Aquatic Organisms* **19**, 233-237.

Edgerton, B. F. (2004). Susceptibility of the Australian freshwater crayfish *Cherax destructor albidus* to White Spot Syndrome Virus (WSSV). *Diseases of Aquatic Organisms* **59**, 187-193.

- Edgerton, B. F., O'Donoghue, P., Wingfield, M. und Owens, L.** (1996). Systemic infection of freshwater crayfish *Cherax quadricarinatus* by hymenostome ciliates of the *Tetrahymena pyriformis* complex. *Diseases of Aquatic Organisms* **27**, 123-129.
- Edgerton, B. F., Owens, L., Glasson, B. und De Beer, S.** (1994). Description of a small dsRNA virus from freshwater crayfish. *Diseases of Aquatic Organisms* **18**, 63-69.
- Edgerton, F. B.** (1996). A new *Bacilliform Virus* in Australian *Cherax destructor* (Decapoda:Parastacidea) with notes on *Cherax quadricarinatus Bacilliform Virus (Cherax baculovirus)*. *Diseases of Aquatic Organisms* **27**, 43-52.
- Edgerton, F. B. und Prior, H.** (1999). Description of a hepatopancreatic *Rickettsia*-like organism in the redclaw crayfish *Cherax quadricarinatus*. *Diseases of Aquatic Organisms* **36**, 77-80.
- Edgerton, F. B., Webb, R. und Wingfield, M.** (1997). A systemic *Parvo-like Virus* in the freshwater crayfish *Cherax destructor*. *Diseases of Aquatic Organisms* **29**, 73-78.
- Eggleston, D. B.** (1990). Foraging behaviour of the blue crab, *Callinectes sapidus*, on juvenile oysters, *Crassostrea virginica*: effects of prey density and size. *Bulletin of Marine Science* **46**, 62-82.
- Eisgruber, H. und Bülte, M.** (2006). Mikrobiologische Kriterien und Mykotoxin Höchstgehalte für Lebensmittel: Rechtsvorschriften, Referenzverfahren und Empfehlungen in der EU und der Schweiz. Hamburg: Behr's Verlag; 1. Auflage, 98 Seiten.
- Ekerholm, M. und Hallberg, E.** (2005). Primer and short-range releaser pheromone properties of premolt female urine from the shore crab *Carcinus maenas*. *Journal of Chemical Ecology* **31**, 1845-1864.
- El-Gamal, A., Alderman, D. J., Polglase, J. L. und Macintosh, D. J.** (1986). A scanning electromicroscopic study of oxilinic acid treatment of burn spot lesions on *Macrobrachium rosenbergii*. *Aquaculture* **52**, 157-171.
- Elhadi, N., Radu, S., Chen, C. H. und Nishibuchi, M.** (2004). Prevalence of potentially pathogenic *Vibrio* species in the seafood marketed in Malaysia. *Journal of Food Protection* **67**, 1469-1475.
- Elnor, R. W.** (1978). The mechanics of predation by the shore crab, *Carcinus maenas* (L.), on the edible mussel, *Mytilus edulis* L. *Oecologica (Historical Archive)* **36**, 333-344.
- Ennis, G. P.** (1984). Territorial behaviour of the American lobster *Homarus americanus*. *Transactions of the American Fisheries Society* **113**, 330-335.
- Epifanio, C. E.** (1995). Transport of blue crab (*Callinectes sapidus*) larvae in the waters off Mid-Atlantic states. *Bulletin of Marine Science* **57**, 713-725.
- Erickson, H. S., Poulos, B. T., Tang, K. F., Bradley-Dunlop, D. und Lightner, D. V.** (2005). *Taura Syndrome Virus* from Belize represents a unique variant. *Diseases of Aquatic Organisms* **64**, 91-98.
- Escamilla-Chimal, E. G., van Herp, F. und Fanjul-Moles, M.-L.** (2001). Daily variations in crustacean hyperglycaemic hormone and serotonin immunoreactivity during the development of crayfish. *Journal of Experimental Biology* **204**, 1073-1081.
- Evans, L. H., Edgerton, B. F., Stephens, F. J. und Overstreet, R. M.** (2002a). Review of freshwater crayfish diseases and commensal organisms. *Aquaculture. Annual review of fish diseases*. **206**, 57-135.
- Evans, L. H., Edgerton, B. F., Stephens, F. J. und Overstreet, R. M.** (2002b). Review of freshwater crayfish diseases and commensal organisms. *Aquaculture* **206**, 57-135.
-

- Factor, J. R.** (2005). Development and metamorphosis of the digestive system of larval lobsters, *Homarus americanus* (Decapoda: Nephropidae). *Journal of Morphology* **169**, 225-242.
- FAO.** (2000). The state of World Fisheries and Aquaculture. Food and Agriculture organization of the Nations. <http://www.fao.org/DOCREP/003/X8002E/x8002e00.htm>.
- Farrelly, C. und Greenaway, P.** (1992). Morphology and ultrastructure of the gills of terrestrial crabs (Crustacea, Gecarcinidae, Grapsidae): Adaptions for air-breathing. *Zoomorphology* **112**, 39-49.
- Farrelly, C. und Greenaway, P.** (1994). Gas exchange through the lungs and gills in air-breathing crabs. *Journal of Experimental Biology* **187**, 113-130.
- Farrelly, C. und Greenaway, P.** (2005). The morphology and vasculature of the respiratory organs of terrestrial hermit crab (*Coenobita* and *Birgus*): gills, branchiostegal lungs and abdominal lungs. *Arthropod Structure and Development* **34**, 63-87.
- Federici, B. A., Hazard, E. I. und Anthony, D. W.** (1974). *Rickettsia*-like organism causing disease in a crangonid amphipod from Florida. *Applied and Environmental Microbiology* **28**, 885-886.
- Fernandez-Leborans, G.** (2001). A review of the species of protozoan epibionts on crustaceans. III. Chonotrich Ciliates. *Crustaceana* **74**, 581-607.
- Fernandez-Leborans, G.** (2003). Ciliate-decapode epibiosis in two areas of the north-west Mediterranean coast. *Journal of Natural History* **37**, 1655-1678.
- Fernandez-Leborans, G.** (2004). Protozoan epibionts on *Mysis relicta* Loven, 1862 (Crustacea, Mysidacea) from Lake Lüsiai (Lithuania). *Acta Zoologica* **85**, 101-112.
- Field, R. H. und Appleton, P. L.** (1995). A *Hematodinium*-like dinoflagellate infection of the Norway lobster *Nephrops norvegicus*: observations on pathology and progression of infection. *Diseases of Aquatic Organisms* **22**, 115-128.
- Fielder, D. R., Lavery, S. und Moritz, C.** (1996). Genetic patterns suggest exponential population growth in a declining species. *Molecular Biology and Evolution* **13**, 1106-1113.
- Fielding, N. J., MacNeil, C., Robinson, N., Dick, J. T., Elwood, R. W., Terry, R. S., Ruiz, Z. und Dunn, A. M.** (2005). Ecological impacts of the microsporidian parasite *Pleistophora mulleri* on its freshwater amphipod host *Gammarus duebeni celticus*. *Parasitology* **131**, 331-336.
- Finelli, L., Swerdlow, D., Mertz, K., Ragazzoni, H. und Spitalny, K.** (1992). Outbreak of cholera associated with crab brought from an area with epidemic disease. *Journal of Infectious Diseases* **166**, 1433-1435.
- Flik, G. und Haond, C.** (2000). Na⁺ and Ca²⁺ pumps in the gills, epipodites and branchiostegites of the european lobster *Homarus gammarus*: effects of dilute sea water. *Journal of Experimental Biology* **203**, 213-220.
- Florida Fish and Wildlife Conservation Commission, F. a. W. R. I.** (2005). Blue crab, *Callinectes sapidus*. http://www.floridamarine.org/engine/download_redirection_process.asp?file=Blue_crab.pdf&objid=4927&dltype=article.
- Fogarty, M. J. und Idoine, J. S.** (1986). Recruitment dynamics in an American lobster (*Homarus americanus*) population. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **43**, 2368-2376.
- Fontan, M., Anibarro, B., Postigo, I. und Martinez, J.** (2005). Allergy to freshwater shrimp (*Gammarus*). *J. Investig. Allergol. Clin. Immunol.* **15**, 150-152.
-

- Forth, W., Henschler, D., Rummel, W. und Starke, K. (1998). Allgemeine und spezielle Pharmakologie und Toxikologie. Heidelberg; Berlin.
- Forward, R. B., DeVries, M. C., Rittschof, D., Frankel, D. A. Z., Bischoff, J. P., Fisher, C. M. und Welch, J. M. (1996). Effects of environmental cues on metamorphosis of the blue crab *Callinectes sapidus*. *Marine Ecology Progress Series* **131**, 165-177.
- Forward, R. B., Frankel, D. A. Z. und Rittschof, D. (1994). Molting of megalopae from the blue crab *Callinectes sapidus*: effects of offshore and estuarine cues. *Marine Ecology Progress Series* **113**, 55-59.
- Forward, R. B., Swanson, J., Tankersley, R. A. und Welch, J. M. (1997a). Endogenous swimming rhythms of blue crab, *Callinectes sapidus* megalopae: effects of offshore and estuarine cues. *Marine Biology* **127**, 621-628.
- Forward, R. B., Tankersley, R. A., Blondel, D. und Rittschof, D. (1997b). Metamorphosis of the blue crab *Callinectes sapidus*: effects of humic acids and ammonium. *Marine Ecology Progress Series* **157**, 277-286.
- Forward, R. B., Tankersley, R. A. und Welch, J. M. (2003). Selective tidal-stream transport of the blue crab *Callinectes sapidus*: an overview. *Bulletin of Marine Science* **72**, 347-365.
- Fotheringham, N. (1976). Effects of shell stress on the growth of hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **23**, 570-578.
- France, R. L. und Graham, L. (1985). Increased microsporidian parasitism of the crayfish *Oronectes virilis* in an experimentally acidified lake. *Water Air and Soil Pollution* **26**, 129-136.
- Fraser, C. A. und Owens, L. (1996). Spawner-isolated Mortality Virus from Australian *Penaeus monodon*. *Diseases of Aquatic Organisms* **27**, 141-148.
- Frelier, P. F., Sis, R. F., Bell, T. A. und Lewis, D. H. (1992). Microscopic and ultrastructural studies of necrotizing hepatopancreatitis in pacific white shrimp (*Penaeus vannamei*) cultured in Texas. *Veterinary Pathology* **29**, 269-277.
- Gabrion, C. und MacDonald, G. (1980). *Artemia* sp. (Crustacea, Anostracea) as intermediate host of *Eurycestus avoceti* Clark, 1954 (Cestoda, Cyclophyllidea). *Ann. Parasitol. Hum. Comp.* **55**, 327-331.
- Gang, J., Zhong-jie, L. und Ping, X. (2000). Effects of fishes on the growth and survival of chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis*. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology* **18**, 355-359.
- Garm, A., Derby, C. D. und Hoeg, J. T. (2004). Mechanosensory neurons with bend- and osmo-sensitivity in mouthpart setae from the spiny lobster *Panulirus argus*. *The Biological Bulletin* **207**, 195-208.
- Garzka, J. R., Hasson, K. W., Poulos, B. T., Redman, R. M., White, B. L. und Lightner, D. V. (1997). Demonstration of infectious *Taura Syndrome Virus* in the feces of seagulls collected during an epizootic in texas. *Journal of Aquatic Animal Health* **9**, 156-159.
- Gavrilov, P. (2004). How economic incentives can help the Maine Lobster Industry. <http://economics.about.com/cs/moffattentries/a/lobster.htm>.
- Gebauer, P., Paschke, K. und Anger, K. (1998). Effects of substratum and conspecific adults on the metamorphosis of *Chasmagnathus granulata* (Dana) (Decapoda: Grapsidae) megalopae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **223**, 185-198.
- Gebauer, P., Paschke, K. und Anger, K. (2002). Metamorphosis in a semiterrestrial crab, *Sesarma curacaoense*: intra- and interspecific settlement cues from adult odors. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **268**, 1-12.
- Gehring, W. und Wehner, R. (1995). Zoologie. Stuttgart, New York. 23. Auflage, 861 Seiten.
-

- Gelder, S. R.** (1999). Zoogeography of branchiobdellidans (Annelida) and temnocephalidans (Plathelminthes) ectosymbiotic on freshwater crustaceans, and their reactions to one another in vitro. *Hydrobiologia* **406**, 21-31.
- Gelder, S. R., Carter, H. C. und Lausier, D. N.** (2001). Distribution of crayfish worms or Branchiobdellidans (Annelida: Clitellata) in New England. *Northeastern Naturalist* **8**, 79-92.
- Gelder, S. R., Delmastro, G. B. und Rayburn, J. N.** (1999). Distribution of native and exotic branchiobdellidans (Annelida: Clitellata) on their crayfish hosts in Northern Italy, with the first record of native *Branchiobdella* species on an exotic North American crayfish. *Journal of Limnology* **58**, 20-24.
- Georgiev, B. B., Sanchez, M. I., Green, A. J., Nikolov, P. N., Vasileva, G. P. und Mavrodieva, R. S.** (2005). Cestodes from *Artemia parthenogenetica* (Crustacea, Branchiopoda) in the Odiel Marshes, Spain: A systemic survey of cysticeroids. *Acta Parasitologica* **50**, 105-117.
- GESAMP, IMO/FAO/UNESCO-IOC/WMO/WHO/IAEA/UN/UNEP and Joint group of experts on the scientific aspects of marine environmental protection (GESAMP)** (1997). Towards safe and effective use of chemicals in coastal aquaculture. Rep. Stud. (GESAMP), Volume 65, 40 Seiten; <http://www.fao.org/docrep/meeting/003/w6435e.htm>.
- Gillespie, I. A., Adak, G. K., O'Brien, S. J., Brett, M. M. und Bolton, F. J.** (2001). General outbreaks of infectious intestinal disease associated with fish and shellfish, England and Wales, 1992-1999. *Commun. Dis. Public Health* **4**, 117-123.
- Gil-Turnes, S. M. und Fenical, W.** (1992). Embryos of *Homarus americanus* are protected by epibiotic bacteria. *The Biological Bulletin* **182**, 105-108.
- Glenner, H.** (2001). Cypris metamorphosis, injection and earliest internal development of the rhizocephalan *Loxothylacus panopaei* (Gissler). Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala: Sacculinidae. *Journal of Morphology* **249**, 43-75.
- Glenner, H. und Werner, M.** (1998). Increased susceptibility of recently moulted *Carcinus maenas* (L.) to attack by the parasitic barnacle *Sacculina carcini* Thompson 1836. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **228**, 29-33.
- Goarant, C., Herlin, J., Brizard, R., Marteau, A. L., Martin, C. und Martin, B.** (2000). Toxic factors of *Vibrio* strains pathogenic to shrimp. *Diseases of Aquatic Organisms* **40**, 101-107.
- Goarant, C., Regnier, F., Brizard, R. und Marteau, A. L.** (1998). Acquisition of susceptibility to *Vibrio penaeicida* in *Penaeus stylirostris* postlarvae and juveniles. *Aquaculture* **169**, 291-296.
- Goddard, J., Torchin, M., Kuris, A. M. und Lafferty, K. D.** (2005). Host specificity of *Sacculina carcini*, a potential biological control agent of the introduced European green crab *Carcinus maenas* in California. *Biological Invasions* **7**, 895-912.
- Goggin, L.** (1997). Parasites (excluding *Sacculina*) which could regulate populations of the European green crab, *Carcinus maenas*. In *Proceedings of the first international workshop on the demography, impacts and management of introduced populations of the European green crab, Carcinus maenas*, 105 Seiten; CSIRO Marine Laboratories, Hobart.
- Gollasch, S.** (Persönliche Mitteilung). *Eriocheir sinensis*. Financial impacts in Germany.
- Gopal, S., Otta, S. K., Kumar, S., Karunasagar, I. und Nishibuchi, M.** (2005). The occurrence of *Vibrio* species in tropical shrimp culture environments; implications for food safety. *International Journal of Food Microbiology* **102**, 151-159.
- Graham, L. und France, R. C.** (1986). Attempts to transmit experimentally the microsporidian *Thelohania contejani* in freshwater crayfish (*Oronectes virilis*). *Crustaceana* **51**, 208-211.
-

- Graslund, S., Holmstrom, K. und Wahlstrom, A.** (2003). A field survey of chemicals and biological products used in shrimp farming. *Mar. Pollut. Bull.* **46**, 81-90.
- Graziani, C., Moreno, C., Villarroel, E., Orta, T., Lodeiros, C. und DeDonato, M.** (2003). Hybridization between the freshwater prawns *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) and *M. carcinus* (L.). *Aquaculture* **217**, 81-91.
- Greenaway, P.** (1989). Adaptions to a terrestrial existence by the robber crab, *Birgus latro* L. III. Nitrogenous excretions. *Journal of Experimental Biology* **143**, 333-346.
- Greenaway, P.** (1990). Nitrogenous excretion in aquatic and terrestrial crustacean. *Memoirs of the Queensland Museum* **31**, 215-227.
- Greenaway, P.** (1993). Calcium and magnesium balance during molting in land crabs. *Journal of Crustacean Biology* **13**, 191-197.
- Greenaway, P.** (1994). Salt and water balance in field populations of the terrestrial crab *Gecarcoidea natalis*. *Journal of Crustacean Biology* **14**, 438-453.
- Greenaway, P.** (1998). Physiological diversity and the colonization of land. In *Proceedings of the fourth international crustacean congress, 1998*, (ed.
- Greenaway, P.** (2001). Sodium and water balance in free-ranging robber crabs, *Birgus latro* (Anomura: Coenobitidae). *Journal of Crustacean Biology* **21(1)**, 416-423.
- Greenaway, P.** (2003). Terrestrial adaptions in the anomura (Crustacea: Decapoda). *Memoirs of Museum Victoria* **60**, 13-26.
- Greenaway, P., Dillaman, R. M. und Roer, R. D.** (1995). Quercitin-dependant ATPase activity in the hypodermal tissue of *Callinectes sapidus* during the moult cycle. *Comparative Biochemistry and Physiology* **111A**, 303-312.
- Greenaway, P., Linton, S. M. und Wilde, J. E.** (2005). Excretory and storage purines in the anomuran land crab *Birgus latro*; guanine and uric acid. *Journal of Crustacean Biology* **25**, 100-104.
- Greenaway, P., McMahon, B. und Morris, S.** (1988). Oxygen and carbon dioxide transport by the haemocyanin of an amphibious crab, *Holthusiana transversa*. *Journal of Comparative Physiology B* **157**, 873-882.
- Greenaway, P. und Morris, S.** (1989). Adaptions to a terrestrial existence in the robber crab, *Birgus latro* L.IV. L-lactate dehydrogenase function and L-lactate accumulation during exercise. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* **1**, 59-64.
- Greenaway, P., Morris, S. und McMahon, B.** (1985). Adaptions to a terrestrial existence by the robber crab *Birgus latro*. II. In vivo respiratory gas exchange and transport. *Journal of Experimental Biology* **140**, 493-509.
- Greenaway, P., Morris, S. und Taylor, H. H.** (1990). Adaptions to a terrestrial existence by the robber crab *Birgus latro* L.VI. the role of the excretory system in fluid balance. *Journal of Experimental Biology* **152**, 505-519.
- Greenaway, P. und Raghaven, S.** (1998). Digestive strategies in two species of leaf-eating crabs (Brachyura: Gecarcinidae) in a rain forest. *Physiological Zoology* **71**, 36-44.
- Greenaway, P. und Taylor, H. H.** (1993). Adaptions to a terrestrial existence by the robber crab *Birgus latro* L. VIII. Osmotic and ionic regulation on freshwater and saline drinking regimes. *Journal of Experimental Biology* **179**, 93-113.
- Greenaway, P. und Wheatly, M. G.** (1995). Calcium regulation: mechanisms and control in crustaceans and lower vertebrates - an introduction. *Physiological Zoology* **69**, 340-342.
- Greenpeace.** (2001). Antibiotika in der industriellen Meeresfrüchte-Produktion. 10 Seiten.
- Greenpeace.** (2003a). Die Entwicklung der Shrimp-Industrie und ihre Folgen. 5 Seiten.
-

- Greenpeace.** (2003b). Was sind Shrimps? Ein Überblick über Systematik, Herkunft und Biologie verschiedener Krebsarten. 5 Seiten.
- Greenwood, M. H., Coetzee, E. F., Ford, B. M., Gill, P., Hooper, W. L., Matthews, S. C. und Patrick, S.** (1985). The microbiology of cooked prawns and shrimps on retail sale. *Journal of Hygiene (London)* **94**, 319-326.
- Grodner, R. M. und Land, M. A.** (1991). Low dose gamma irradiation of *Vibrio parahaemolyticus* in crayfish tail meat. Proceedings of the 16th annual tropical and subtropical fisheries technological conference of the Americas.
- Grosholz, E. D. und Ruiz, G. M.** (1995). Spread and potential impact of the recently introduced European green crab, *Carcinus maenas*, in central California. *Marine Biology* **122**, 239-247.
- Grosholz, E. D. und Ruiz, G. M.** (1996). Predicting the impact of introduced marine species: lessons from the multiple invasions of the European green crab *Carcinus maenas*. *Biological Conservation* **78**, 59-66.
- Grosholz, E. D. und Ruiz, G. M.** (2002). Management plan for the European green crab submitted to the Aquatic Nuisance Species Task Force.
- Grosholz, E. D., Ruiz, G. M., Dean, C. A., Shirley, K. A., Maron, J. L. und Connors, P. G.** (2000). The impacts of a nonindigenous marine predator in a Californian Bay. *Ecology* **81**, 1206-1224.
- Guerin, J. L. und Stickle, W. B.** (1992). Effects of salinity gradients on the tolerance and bioenergetics of juvenile blue crabs (*Callinectes sapidus*) from waters of different environmental salinities. *Marine Biology* **114**, 391-396.
- Guirguis, M. S. und Wilkens, J.** (1995). The role of the cardioregulatory nerves in mediating heart rate responses to locomotion, reduced stroke volume, and neurohormones in *Homarus americanus*. *The Biological Bulletin* **188**, 179-185.
- Gulf of Maine Aquarium.** (2000). Lobstering History.
- Guoxing, Z., Yalin, S., Kai, Z. und Zhi, C.** (1997). *Bacilliform virus* infection in culture Chinese shrimp, *Penaeus orientalis*, in China. *Journal of Marine Biotechnology* **5**, 113-118.
- Haeckel, E.** (1875). Über die Gewebe des Flußkrebse. *Arch. Anat. Physiol. Med.* **24**, 561-562.
- Hall, L. und Unestam, T.** (1980). The effect of fungicides on survival of the crayfish plague fungus, *Aphanomyces astaci*, Oomycetes, growing on fish scales. *Mycopathologia* **72**, 131-134.
- Hammer, H. S., Stuck, K. C. und Overstreet, R. M.** (1998). Infectivity and pathogenicity of *Baculovirus penaei* (BP) in cultured larval and postlarval Pacific white shrimp, *Penaeus vannamei*, related to the stage of viral development. *Journal of Invertebrate Pathology* **72**, 38-43.
- Haond, C., Flik, G. und Charmantier, G.** (1998). Confocal laser scanning and electron microscopical studies on osmoregulatory epithelia in the branchial cavity of the lobster *Homarus gammarus*. *Journal of Experimental Biology* **201**, 1817-1833.
- Hardege, J. D., Jennings, A., Hayden, D., Müller, C. T., Pascoe, D., Bentley, M. G. und Clare, A. S.** (2002). Novel behavioural assay and partial purification of a female-derived sex pheromone in *Carcinus maenas*. *Marine Ecology Progress Series* **244**, 179-189.
- Harlioglu, M. M.** (1999). The first record of *Epistylis niagarae* on *Astacus leptodactylus* in a crayfish rearing unit, cip. *Turkish Journal of Zoology* **23**, 13-15.
- Harms, J.** (1992). Larval development and delayed metamorphosis in the hermit crab *Clibanarius erythropus* (Latreille) (Crustacea, Diogenidae). *Marine Biology and Ecology* **156**, 151-160.
- Harris, L. und Owens, L.** (1999). Production of exotoxins by two luminous *Vibrio harveyi* strains known to be primary pathogens of *Penaeus monodon* larvae. *Diseases of Aquatic Organisms* **38**, 11-22.
-

- Harrison, M. A., Garren, D. M., Huang, Y. W. und Gates, K. W.** (1996). Risk of *Clostridium botulinum* type E toxin production in blue crab meat packaged in four commercial-type containers. *Journal of Food Protection* **59**, 257-260.
- Harvey, A. W.** (1992). Costs and benefits of delayed metamorphosis in the hermit crab *Clibanarius longitarsus*. *American Zoologist* **32**, 114.
- Harvey, A. W.** (1996). Delayed metamorphosis in Florida hermit crabs: multiple cues constraints (Crustacea: Decapoda: Paguridae and Diogenidae). *Marine Ecology progress series* **141**, 27-36.
- Hasson, K. W., Lightner, D. V., Mohny, L. L., Redman, R. M., Poulos, B. T. und White, B. M.** (1999a). *Taura Syndrome Virus (TSV)* lesion development and the disease cycle in the pacific white shrimp *Penaeus vannamei*. *Diseases of Aquatic Organisms* **36**, 81-93.
- Hasson, K. W., Lightner, D. V., Mohny, L. L., Redman, R. M. und White, B. W.** (1999b). Role of lymphoid organ spheroids in chronic *Taura Syndrome Virus (TSV)* in *Penaeus vannamei*. *Diseases of Aquatic Organisms* **38**, 93-105.
- Hatt, H. und Ache, B. W.** (1994). Cyclic nucleotide- and inositol phosphate-gated ion channels in lobster olfactory receptor neurons. *Proceedings - National Academy of Sciences USA* **91**, 6264-6268.
- Hauck, L., Yamada, S. B. und Mahaffy, S.** (2001). Where does the green crab fit into the hierarchy of native crab predators? *Journal of Shellfish Research* **20**, 1197.
- Havens, K. J. und McConaughy, J. R.** (1990). Molting in the mature female blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun. *Bulletin of Marine Science* **46**, 37-47.
- Hedgecoco, D., Neslon, K., Simons, J. und Shleser, R.** (1977). Genic similarity of American and European species of the lobster *Homarus*. *The Biological Bulletin* **152**, 41-50.
- Helfmann, G. S.** (1977). Copulatory behaviour of the coconut or robber crab *Birgus latro* (L.) (Decapoda, Anomura, Paguridea, Coenobitidae). *Crustaceana* **33**, 198-202.
- Helluy, S. M. und Beltz, B. S.** (1991). Embryonic development of the American lobster (*Homarus americanus*): quantitative staging and characterization of an embryonic molt cycle. *The Biological Bulletin* **180**, 355-371.
- Henry, P. und Cameron, J. N.** (1982). Acid-base balance in *Callinectes sapidus* during acclimation from high to low salinity. *Journal of Experimental Biology* **101**, 255-264.
- Henry, R. P.** (1987). Membrane-associated carbonic anhydrase in gills of the blue crab, *Callinectes sapidus*. *American Journal of Physiology* **252**, 966-971.
- Henttonen, P., Huner, J. V. und Lindquist, O. V.** (1993). Occurrence of *Psorospermium* sp. in several North American crayfish species, with comparative notes on *Psorospermium haeckeli* in the European crayfish, *Astacus astacus*. *Aquaculture* **120**, 209-218.
- Herbert, B.** (1987). Notes on diseases and epibionts of *Cherax quadricarinatus* and *C. tenuimanus* (Decapoda:Parastacidea). *Aquaculture* **64**, 165-173.
- Herborg, L. M., Bentley, M. G. und Clare, A. S.** (2002). First confirmed record of the Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) from the River Thyne, United Kingdom. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **82**, 921-922.
- Herborg, L. M., Rushton, M. E., Clare, A. S. und Bentley, M. G.** (2003a). Spread of the Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards) in Continental Europe: analysis of a historical data set. *Hydrobiologia* **503**, 21-28.
- Herborg, L. M., Rushton, S. P., Clare, A. S. und Bentley, M. G.** (2003b). The spread of the Chinese Mitten Crab (*Eriocheir sinensis*) in Europe: does the past explain the present? Third International Conference on Marine Bioinvasions, University of Newcastle, La Jolle, California. 61 Seiten.
-

- Hieb, K.** (1997). Chinese mitten crabs in the Delta. *IEP Newsletter* **10**, 14-15.
- Hill, A. D., Taylor, A. C. und Strang, R. H. C.** (1991). Physiological and metabolic responses of the shore crab *Carcinus maenas* (L.) during environmental anoxia and subsequent recovery. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **150**, 31-50.
- Hitchcock, G., Teck, N. S., Lipski, D., Steves, B., deRivera, C. und Ruiz, G. M.** (2003). Predicting European Green Crab, *Carcinus maenas*, Invasion in Alaska. Third International Conference on Marine Bioinvasions, Smithsonian Environmental Research Center, La Jolla, California. 46 Seiten.
- Ho, H., Amin, H. und Lee, H.** (2001). *Vibrio* infections. eMedicine Journal, Volume 2, www.emedicine.com/med/topic2375.htm.
- Hoeg, J., Glenner, H. und Werner, M.** (1997a). The epicaridean parasite *Portunium moenadis* as a biological control agent on *Carcinus maenas* (Ronald E. Tresher). Proceedings of the first international workshop on the demography, impacts and management of introduced populations of the first European crab, *Carcinus maenas*. CSIRO Marine Laboratories, Hobart.
- Hoeg, J., Werner, M. und Glenner, H.** (1997b). The parasitic castrator *Sacculina carcini* as a biological control agent of *Carcinus maenas*: background and results of preliminary work (Ronald E. Tresher). Proceedings of the first international workshop on the demography, impacts and management of introduced populations of the european crab, *Carcinus maenas*. CSIRO Marine Laboratories, Hobart.
- Holmes, A. und Osmondson, J.** (1998). The second annual IEP monitoring survey of the Chinese mitten crab in the Sacramento-San Joaquin Delta and Suisun Marsh. *IEP Newsletter* **12**, 24-27.
- Hong, Y. A., Joo, C. Y. und Pyun, Y. S.** (1986). Infestation status of *Paragonimus westermani* metacercariae in the second intermediate host in Ulchin county, Kyungpook Province. *Ki-saengchunghak Chapchi* **24**, 194-200.
- Howgate.** (1998). Review of the public health safety of products from aquaculture. *International Journal of Food Science and Technology* **33**, 99-125.
- Hu, X. und Song, W.** (2001). Description of *Zoothamnium chlamydis* sp.n.(Protozoa: Ciliophora: Peritrichida), an ectocommensal peritrichous ciliate from cultured scallop in North China. *Acta Protozoologica* **40**, 215-220.
- Huang, T. S., Cerenius, L. und Söderhäll, K.** (1994). Analysis of genetic diversity in the crayfish plague fungus, *Aphanomyces astaci*, by random amplification of polymorphic DNA. *Aquaculture* **126**, 1-9.
- Huber, R. und Kravitz, E. A.** (1995). A quantitative analysis of agonistic behaviour in juvenile American lobsters (*Homarus americanus* L.). *Brain, Behaviour and Evolution* **46**, 72-83.
- Hudon, C. und Lamarche, G.** (1989). Niche segregation between American lobster *Homarus americanus* and rock crab *Cancer irroratus*. *Marine Ecology Progress Series* **52**, 155-168.
- Hughes, R. N. und O'Brien, N.** (2001). Shore crabs are able to transfer learned handling skills to novel prey. *Animal Behaviour* **61**, 711-714.
- Hughes, R. N. und Seed, R.** (1981). Size selection of mussels by the blue crab *Callinectes sapidus*: energy maximizer or time minimizer. *Marine Ecology Progress Series* **6**, 83-89.
- Hunt, C., Yamada, S. B. und Richmond, N.** (1998). The arrival of the European green crab, *Carcinus maenas*, in Oregon estuaries. *Journal of Shellfish Research* **17**.
- Huong, D. T. T. und Wilder, M. N.** (2001). Studies on Osmoregulation in the giant freshwater prawn (*Macrobrachium rosenbergii*). *Technology development for aquaculture production. Research topics for aquaculture production in 2001.*, 1-12.
-

- Huq, A., Huq, S. A., Grimes, D. J., O'Brien, M., Chu, K. H., Capuzzo, J. M. und Colwell, R. R. (1986). Colonization of the gut of the blue crab (*Callinectes sapidus*) by *Vibrio cholerae*. *Applied and Environmental Microbiology* **52**, 586-588.
- Incze, L. S. und Wahle, R. A. (1991). Recruitment from pelagic to early benthic phase in lobsters *Homarus americanus*. *Marine Ecology Progress Series* **79**, 77-87.
- Itami, T., Asano, M., Tokushige, K., Kubono, K., Nakagawa, A., Takeno, N., Nishimura, H., Maeda, M., Kondo, M. und Takahashi, Y. (1998). Enhancement of disease resistance of kuruma shrimp, *Penaeus japonicus*, after oral administration of peptidoglycan derived from *Bifidobacterium thermophilum*. *Aquaculture* **164**, 277-288.
- Iwanaga, S. und Kawabata, S. (1998). Evolution and phylogeny of defense molecules associated with innate immunity in horseshoe crab. *Frontiers in Bioscience* **3**, 973-984.
- Jackson, J. K., Murphree, R. L. und Tamplin, M. L. (1997). Evidence that mortality from *Vibrio vulnificus* infection results from single strains among heterogeneous populations in shellfish. *Journal of Clinical Microbiology* **35**, 2098-2101.
- Jamieson, G. S., Grosholz, E. D., Armstrong, D. A. und Elnor, R. W. (1998). Potential ecological implications from the introduction of the green crab, *Carcinus maenas* (Linnaeus), to British Columbia, Canada, and Washington, USA. *Journal of Natural History* **32**, 1587-1589.
- Jayakumar, R. und Ramasamy, P. (1999). Bacterial and protozoan (Ciliate) diseases of prawn *Penaeus indicus* (Decapoda: Crustacea). *Indian Journal of Marine Science* **28**, 285-296.
- Jayasree, L., Janakiram, P. und Madhavi, R. (2001). Epibionts and parasites of *Macrobrachium rosenbergii* and *Metapenaeus dobsoni* from Gosthani estuary. *Journal of Natural History* **35**, 157-167.
- Jeebhay, M. F., Robins, T. G., Lehrer, S. B. und Lopata, A. L. (2001). Occupational seafood allergy: a review. *Journal of Occupational and Environmental Medicine* **58**, 553-562.
- Jennings, J. B., Cannon, L. R. G. und Hick, A. J. (1992). The nature and origin of the epidermal scales of *Notodactylus handschini* - an unusual temnocephalid turbellarian ectosymbiont on crayfish from Northern Queensland. *The Biological Bulletin* **182**, 117-128.
- Jensen, G. C., McDonald, P. S. und Armstrong, D. A. (2002). East meets west: competitive interactions between green crab *Carcinus maenas*, and native and introduced shore crab *Hemigrapsus spp.* *Marine Ecology Progress Series* **225**, 251-262.
- Jeoung, B. J., Reese, G., Hauck, P., Oliver, J. B., Daul, C. B. und Lehrer, S. B. (1997). Quantification of the major brown shrimp allergen Pen a 1 (tropomyosin) by a monoclonal antibody-based sandwich ELISA. *Journal of Allergy and Clinical Immunology* **100**, 229-234.
- Jeyasekaran, G., Karunasagar, I. und Karunasagar, I. (2002). Effect of chilling and freezing on the survival of *Listeria monocytogenes* in shrimps. *Journal of Food Science and Technology - Mysore* **39**, 191.
- Ji, D., Song, W. und Al-Rasheid, K. A. (2003). Description of a marine peritrichous ciliate, *Pseudovorticella sinensis* n. sp. (Ciliophora, Peritrichia) from China. *Journal of Eukaryotic Microbiology* **50**, 360-365.
- Ji, D., Song, W., Al-Rasheid, K. A. und Li, L. (2005). Taxonomic characterization of two marine peritrichous ciliates, *Pseudovorticella clampi* n. sp. and *Zoothamnium parabuscula* n. sp. (Ciliophora: Peritrichia), from North China. *Journal of Eukaryotic Microbiology* **52**, 159-169.
- Jimenez Chillaron, M. R., Barniol, R., de Barniol, L. und Machuca, M. (1999). Infection of *IHHN-Virus* in two species of cultured penaeoid shrimp *Litopenaeus vannamei* (Boone) and *Litopenaeus stylirostris* (Stimpson) in Ecuador during El Nino 1997/8. *Aquaculture Research* **30**, 695.
-

- Jiravanichpaisal, P.** (2005). *White Spot Syndrome Virus* interaction with a freshwater crayfish. Dissertation. Uppsala Universität. 56 Seiten.
- Jiravanichpaisal, P., Miyazaki, T. und Limsuwan, C.** (1994). Histopathology, biochemistry and pathogenicity of *Vibrio harveyi* in black tiger prawn *Penaeus monodon*. *Journal of Aquatic Animal Health* **6**, 27-35.
- Jiravanichpaisal, P., Söderhäll, K. und Söderhäll, I.** (2004). Effect of water temperature on the immune response and infectivity pattern of *White Spot Syndrome Virus* (WSSV) in freshwater crayfish. *Fish and Shellfish Immunology* **17**, 265-275.
- Jivoff, P.** (1997a). The relative role of predation and sperm competition on the duration of the post-copulatory association between the sexes in the blue crab, *Callinectes sapidus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **40**, 175-185.
- Jivoff, P.** (1997b). Sexual competition among male blue crab, *Callinectes sapidus*. *The Biological Bulletin* **193**, 368-380.
- Jivoff, P. und Hines, A. H.** (1998). Female behaviour, sexual competition and mate guarding in the blue crab, *Callinectes sapidus*. *Animal Behaviour* **55**, 589-603.
- Johnson, P. T.** (1984). A rickettsia of the blue king crab, *Paralithodes platypus*. *Journal of Invertebrate Pathology* **44**, 112-113.
- Johnston, L. B., Vernick, S. H. und Sprague, V.** (1978). Light and electron microscope study of a new species of *Thelohania* (Microsporidia) in the shrimp *Pandalus jordani*. *Journal of Invertebrate Pathology* **32**, 278-290.
- Jones, B. und Buller, N.** (2000). Crayfish Plague. *Australia and New Zealand Standard Diagnostic Procedures*.
- Jones, J. B. und Lawrence, C. S.** (2001). Diseases of yabbies (*Cherax albidus*) in Western Australia. *Aquaculture* **194**, 221-232.
- Jorstad, K. E., Bergh, O. und Andersen, K.** (1999). Health aspects in Norwegian lobster stock enhancement. Proceedings, International Symposium on Lobster Health Management, Adelaide.
- Jory, D. E.** (1997). Necrotizing hepatopancreatitis and its management in shrimp ponds. *Aquaculture Magazine* **23**, 98-101.
- Kamat, A. S. und Kumta, U. S.** (1974). Predominance of *Bacillus* in radurized tropical shrimps. *Lebensmittel-Wissenschaft und Technologie* **7**, 279-284.
- Kanchanaphum, P., Wongteerasupaya, C., Sitidilokratana, N., Boonsaeng, V., Panyim, S., Tassanakajon, A., Withyachumnarnkul, B. und Flegel, T. W.** (1998). Experimental transmission of *White Spot Syndrome Virus* (WSSV) from crabs to shrimp *Penaeus monodon*. *Diseases of Aquatic Organisms* **34**, 1-7.
- Kaneko, T. und Colwell, R. R.** (1973). Ecology of *Vibrio parahaemolyticus* in Chesapeake Bay. *Journal of Bacteriology* **113**, 24-32.
- Kaneko, T. und Colwell, R. R.** (1975). Incidence of *Vibrio parahaemolyticus* in Chesapeake Bay. *Applied Microbiology* **30**, 251-257.
- Kaper, J., Lockman, H., Colwell, R. R. und Joseph, S. W.** (1979). Ecology, serology, and enterotoxin production of *Vibrio cholerae* in Chesapeake Bay. *Applied and Environmental Microbiology* **37**, 91-103.
- Karekar, S., Jayan, S., Sreepada, R. A., Kulkarni, S., Chandramohan, D., Verlecar, X. N. und Bharathi.** (2004). Temporal abundance and diversity of vibrios in brackish water aquaculture ponds growing *P. monodon*. Conference on Microbiology of the tropical seas, National Institute of Oceanography, India.
-

- Karnofsky, E. B. und Price, H. J.** (1989). Dominance, territoriality and mating in the lobster, *Homarus americanus*: a mesocosm study. *Journal for Marine Behaviour and Physiology* **15**, 101-121.
- Karunasagar, I. und Otta, S. K.** (1998). *Monodon Baculovirus (MBV)* and bacterial septicaemia associated with mass mortality of cultivated shrimp (*Penaeus monodon*) from the east coast of India. *Indian Journal of Virology* **14**, 27-30.
- Kawabata, S. und Nagai, T.** (2000). A link between blood coagulation and prophenol oxidase activation in arthropod host defense. *The Journal of Biological Chemistry* **275**, 29264-29267.
- Kelly, J. F.** (1979). Tissue specificities of *Thelohania duorara*, *Agmasoma penaei* and *Pleistophora sp.*, microsporidian parasites of pink shrimp, *Penaeus duorarum*. *Journal of Invertebrate Pathology* **33**, 331-339.
- Kendall, M. S., Wolcott, D. L., Wolcott, T. G. und Hines, A. H.** (2002). Influence of male size and mating history on sperm content of ejaculates of the blue crab *Callinectes sapidus*. *Marine Ecology Progress Series* **230**, 235-240.
- Kendall, M. S. und Wolcott, T. G.** (1999). The influence of male mating history on male-male competition and female choice in mating associations in the blue crab, *Callinectes sapidus* (Rathbun). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **239**, 23-32.
- Keyhani, N. O. und Roseman, S.** (1996). The chitin catabolic cascade in the marine bacterium *Vibrio furnissii*. Molecular cloning, isolation, and characterization of a periplasmic chitodextrinase. *Journal of Biological Chemistry* **271**, 33414-33424.
- Khoa, L. V., Hatai, K. und Aoki, T.** (2004). *Fusarium incarnatum* isolated from black tiger shrimp, *Penaeus monodon* Fabricius, with black gill disease cultured in Vietnam. *Journal of Fish Diseases* **27**, 507-515.
- Kiriratnikom, S., Ruangsri, J., Wanadet, M., Songpradit, A., Suanyuk, N., Thapuksorn, W. und Supamattaya, K.** (2000). The abiotic factors influencing the growth of luminescent bacteria, *Vibrio harveyi* in seawater. *Journal of Science and Technology* **22**, 697-706.
- Klarberg, D. P., Henttonen, P. und Huner, J. V.** (2000). Occurrence of the enigmatic, unicellular *Psorospermium* organism in several cultured, sympatric populations of the freshwater crayfishes *Procambarus clarkii* and *Procambarus zonangulus*. *Journal of the World Aquaculture Society* **31**, 264-273.
- Kölliker, A.** (1845). *Lineola, Chloriane, Polycystis*, neue Wurm-gattungen und neue Arten von *Nemertes*. *Verh. Schweiz. Naturf. Ges.*
- Kotaki, Y., Oshima, Y. und Yasumoto, T.** (1985). Bacterial transformation of paralytic shellfish toxins in coral reef crabs and a marine snail. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fisheries* **51**, 1005.
- Kothary, M. H. und Kreger, A. S.** (1985). Purification and characterization of an extracellular cytolysin produced by *Vibrio damsela*. *Infection and Immunity* **49**, 25-31.
- Kotlyar, S., Weihrauch, D., Paulsen, R. S. und Towle, D. W.** (2000). Expression of arginine kinase enzymatic activity and mRNA in gills of the euryhaline crabs *Carcinus maenas* and *Callinectes sapidus*. *Journal of Experimental Biology* **203**, 2395-2404.
- Krabsetsve, K., Cullen, B. R. und Owens, L.** (2004). Rediscovery of the Australian strain of *Infectious Hypodermal and Haematopoietic Necrosis Virus*. *Diseases of Aquatic Organisms* **61**, 153-158.
- Kuntz, R. E.** (1969). Biology of *Paragonimus westermani* (Kerbert, 1878) Braun, 1899: Infection in the crab host (*Eriocheir japonicus* de Haan) on Taiwan. *Transactions of the American Microscopical Society* **88**, 118-126.
- Kuris, A. M.** (1997). Nemertean egg predators as potential biocontrol agents for *Carcinus maenas* (Ronald E. Tresher), Proceedings of the first international workshop on the de-
-

mography, impacts and management of introduced populations of the European crab, *Carcinus maenas*; CSIRO Marine Laboratories, 105 Seiten.

Kuris, A. M., Blau, S. F., Shields, J. D. und Wickham, D. E. (1991). Infestation by brood symbionts and their impact on egg mortality of the red king crab, *Paralithodes camtschatica*, in Alaska. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **48**, 559-568.

Kuris, A. M., Lafferty, K. D. und Torchin, M. (2005). Biological control of the European green crab, *Carcinus maenas*: natural enemy evaluation and analysis of host specificity, Second International Symposium on Biological Control of Arthropods, Davos, Switzerland; Seiten 102-115.

Kuris, A. M., Torchin, M. und Lafferty, K. D. (2002). *Fecampia erythrocephala* rediscovered: prevalence and distribution of a parasitoid of the European shore crab, *Carcinus maenas*. *Journal of Marine Biology* **82**, 955-960.

Lafferty, K. D. und Kuris, A. M. (1996). Biological control of marine pests. *Ecology* **77**, 1989-2000.

Lalitha, K. V. und Gopakumar, K. (1997). Occurrence of *Clostridium botulinum* in farmed fish and shrimp in India. *Asia Pacific Fishery Commission*, 43-54.

Lalitha, K. V. und Gopakumar, K. (2001). Growth and toxin production by *Clostridium botulinum* in fish (*Mugil cephalus*) and shrimp (*Penaeus indicus*) homogenates stored under vacuum. *Food Microbiology* **18**, 651-657.

Lalitha, K. V. und Surendran, P. K. (2004). Bacterial microflora associated with farmed freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) and the aquaculture environment. *Aquaculture Research* **35**, 629-635.

Landgraf, M., Leme, K. B. P. und Garcia-Morena, M. L. (1996). Occurrence of emerging pathogenic *Vibrio spp.* in seafood consumed in Sao Paulo City, Brazil. *Revista de Microbiologia* **27**, 126-130.

Langdon, J. S. (1991). Description of *Vavraia parastacidae* sp.nov. (Microspora: Pleistophoridae) from Marron, *Cherax tenuimanus* S. (Decapoda: Parastacidae). *Journal of Fish Diseases* **14**, 619-629.

Langdon, J. S. und Thorne, T. (1992). Experimental transmission per os of microsporidiosis due to *Vavraia parastacida* in the marron *Cherax tenuimanus* (Smith) and yabby *Cherax albidus* Clark. *Journal of Fish Diseases* **15**, 315-322.

Lantz, K. E. (1974). Acanthocephalan occurrence in cultured red crafish. *Proceedings of the 27th Ann. Conf. of the Southeastern Assoc. of Game and Fish Comm.* Seiten 735-738.

Latrouite, D., Morizur, Y., Noel, P., Chagot, D. und Wilhelm, G. (1988). Mortalite du torteau *Cancer pagurus* provoquee par le dinoflagelle parasite: *Hematodinium sp.* *Con. Int. Expl. Mer, Ser. CM* **32**, 1-10.

Laughlin, R. A. (1982). Feeding habits of the blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun, in the Apalachicola Estuary, Florida. *Bulletin of Marine Science* **32**, 807-822.

Lavallee, J. (2002). All about lobster health, Gaffkemia, (ed. Charlottetown: Atlantic Veterinary College, lobster Science centre, University of Prince Edward Island.

Lavery, S., Chan, T. Y., Tam, Y. K. und Chu, K. H. (2004). Phylogenetic relationships and evolutionary history of the shrimp genus *Penaeus* s.l. derived from mitochondrial DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **31**, 39-49.

Lawton, P. (1987). Diel activity and foraging behaviour of juvenile American lobster, *Homarus americanus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **44**, 1195-1205.

- Le Guyader, F., Dubois, E., Menard, D. und Pommepuy, M.** (1994). Detection of *Hepatitis A-Virus*, *Rotavirus*, and *Enterovirus* in naturally contaminated shellfish and sediment by reverse transcription-semi-nested PCR. *Applied and Environmental Microbiology* **60**, 3665-3671.
- LeBlanc, B. D. und Overstreet, R. M.** (1991). Efficacy of calcium hypochlorite as a disinfectant against the shrimp virus *Baculovirus penaei*. *Journal of Aquatic Animal Health* **3**, 141-145.
- Lee, B. K., Lee, S. Y. und Söderhäll, K.** (2003). Processing of an antibacterial peptide from hemocyanin of the freshwater crayfish *Pacifastacus leniusculus*. *The Journal of Biological Chemistry* **278**, 7927-7933.
- Lee, K. K., Yu, S. R., Chen, F. R., Yang, T. I. und Liu, P. C.** (1996). Virulence of *Vibrio alginolyticus* isolated from diseased tiger prawn, *Penaeus monodon*. *Current Microbiology* **32**, 229-231.
- Lehrer, S. B., Ayuso, R. und Reese, G.** (2003). Seafood allergy and allergens: a review. *Marine Biotechnology (NY)* **5**, 339-348.
- Leung, P. S., Chen, Y. C. and Chu, K. H.** (1999). Seafood allergy: tropomyosins and beyond. *The Journal of Microbiology, Immunology and Infection* **32**, 143-154.
- Leung, P. S., Chen, Y. C., Mykles, D. L., Chow, W. K., Li, C. P. und Chu, K. H.** (1998). Molecular identification of the lobster muscle protein tropomyosin as a seafood allergen. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* **7**, 12-20.
- Li, G., Shen, Q. und Xu, Z.** (1993). Morphometric and biochemical genetic variation of the mitten crab, *Eriocheir*, in Southern China. *Aquaculture* **111**, 103-115.
- Lightner, D., Redman, R. M., Bell, T. A. und Brock, J. A.** (1983). Detection of *IHHN-Virus* in *Penaeus stylirostris* and *vannamei* imported into Hawaii. *J. World Macricult. Soc.* **14**, 212-225.
- Lightner, D., Redman, R. M. und Bonami, J. R.** (1992). Morphological evidence for a single bacterial etiology in Texas necrotizing hepatopancreatitis in *Penaeus vannamei* (Crustacea: Decapoda). *Diseases of Aquatic Organisms* **13**, 235-239.
- Lightner, D. V.** (1996). Epizootiology, distribution and the impact on international trade of two penaeid shrimp viruses in the Americas. *Revue Scientifique et Technique* **15**, 579-601.
- Lightner, D. V., Durand, S., Redman, R. M. und Bonami, J. R.** (1997a). Ultrastructure and morphogenesis of *White Spot Syndrome Baculovirus* (WSSV). *Diseases of Aquatic Organisms* **29**, 205-211.
- Lightner, D. V. und Redman, R. M.** (1994). An epizootic of necrotizing hepatopancreatitis in cultured penaeid shrimp (Crustacea: Decapoda) in Northwestern Peru. *Aquaculture* **122**, 9-18.
- Lightner, D. V., Redman, R. M., Hasson, K. W. und Pantoja, C. R.** (1995). Taura syndrome in *Penaeus vannamei* (Crustacea: Decapoda): gross signs, histopathology and ultrastructure. *Diseases of Aquatic Organisms* **21**, 53-59.
- Lightner, D. V., Redman, R. M., Poulos, B. T., Nunan, L. M., Mari, J. L. und Hasson, K. W.** (1997b). Risk of spread of penaeid shrimp viruses in the Americas by the international movement of live and frozen shrimp. *Revue Scientifique et Technique* **16**, 146-160.
- Lignot, J. H. und Charmantier, G.** (2001). Immunolocalization of Na^+ , K^+ -ATPase in the branchial cavity during the early development of the European lobster *Homarus gammarus* (Crustacea, Decapoda). *Journal of the Histochemistry and Cytochemistry* **49**, 1013-1023.
- Lignot, J. H., Charmantier-Daures, M. und Charmantier, G.** (1999). Immunolocalization of Na^+/K^+ -ATPase in the organs of the branchial cavity of the European lobster *Homarus gammarus* (Crustacea, Decapoda). *Cell and Tissue Research* **296**, 417-426.
-

- Lilley, J. H. und Inglis, V.** (1997). Comparative effects of various antibiotics, fungicides and disinfectants on *Aphanomyces invaderis* and other saprolegniaceous fungi. *Aquaculture Research* **28**, 461-469.
- Lilley, J. H. und Roberts, R. J.** (1997). Pathogenicity and culture studies comparing the *Aphanomyces* involved in epizootic ulcerative syndrome (EUS) with other similar fungi. *Journal of Fish Diseases* **20**, 125-144.
- Lin, H. P., Thuet, P., Trilles, J. P., Mounet-Guillaume, R. und Charmantier, G.** (1993a). Effects of ammonia on survival and osmoregulation of various development stages of the shrimp *Penaeus japonicus*. *Marine Biology* **117**, 591-598.
- Lin, R. Y., Shen, H. D. und Han, S. H.** (1993b). Identification and characterization of a 30 kd major allergen from *Parapenaeus fissurus*. *Journal of Allergy and Clinical Immunology* **92**, 837-845.
- Lin, X. und Song, W.** (2004). A new marine ciliate, *Erniella wilberti* sp.n. (Ciliophora: Hypotrichida), from shrimp culturing waters in North China. *Acta Protozoologica* **43**, 55-60.
- Lin, X., Song, W. und Warren, A.** (2004). Redescription of the rare marine ciliate, *Prodiscocephalus borrori* (Wicklow, 1982) from shrimp-culturing waters near Qingdao, China, with redefinitions of the genera *Discocephalus*, *Prodiscocephalus* and *Marginotricha* (Ciliophora, Hypotrichida, Discocephalidae). *European Journal of Protistology*, 137-146.
- Lipicus, R. N. und Herrnkind, W. F.** (1982). Molt cycle alterations in behaviour, feeding and diel rhythms of a decapod crustacean, the spiny lobster *Panulirus argus*. *Marine Biology* **68**, 241-252.
- Liu, C. H., Cheng, W. und Chen, J. C.** (2005). The peroxinectin of white shrimp *Litopenaeus vannamei* is synthesised in the semi-granular and granular cells, and its transcription is up-regulated with *Vibrio alginolyticus* infection. *Fish and Shellfish Immunology* **18**, 431-444.
- Liu, P. C., Lee, K. K., Yii, K. C., Kou, G. H. und Chen, S. N.** (1996). Isolation of *Vibrio harveyi* from diseased kuruma prawns *Penaeus japonicus*. *Current Microbiology* **33**, 129-132.
- Lo, C. F., Peng, S. E., Chen, C. H., Hsu, H. C., Chiu, Y. L., Chang, C. F., Liu, K. F., Su, M. S., Wang, C. H. und Kou, G. H.** (1996). White Spot Syndrome Baculovirus (WSBV) detected in cultured and captured shrimp, crabs and other arthropods. *Diseases of Aquatic Organisms* **27**, 215-225.
- Logan, D. T. und Epifanio, C. E.** (1978). A laboratory energy balance for the larvae and juveniles of the American lobster *Homarus americanus*. *Marine Biology* **47**, 381-389.
- Loh, I. K., Kim, J. J., Hyun, J. J. und Namgoong, T.** (1969). Experimental observations on water contamination by the second intermediate host infected with *Paragonimus westermani*. *Korean Journal of Parasitology* **7**, 1-5.
- Loh, P. C., Lu, Y. und Brock, J. A.** (1990). Growth of the penaeid shrimp virus *Infectious Hypodermal and Hematopoietic Necrosis Virus* in a fish cell line. *Journal of Virological Methods* **28**, 273-280.
- Lohnisky, K.** (1979). A new method of therapy for branchiobdellosis in crayfish. *Vet. Med. (Praha)* **24**, 121-127.
- Lohrer, A. M. und Whitlatch, R. B.** (2002). Relative impacts of two exotic brachyuran species on blue mussel populations in Long Island Sound. *Marine Ecology Progress Series* **227**, 135-144.
- Lohrmann, D. M. und Kamemoto, F. I.** (1987). The effect of dibutyryl cAMP on sodium uptake by isolated perfused gills of *Callinectes sapidus*. *General and Comparative Endocrinology* **65**, 300-305.
-

- Lotz, J. M.** (1997). Effect of host size on virulence of *Taura Virus* to the marine shrimp *Penaeus vannamei* (Crustacea: Penaeidae). *Diseases of Aquatic Organisms* **30**, 45-51.
- Lotz, J. M., Anton, L. S. und Soto, M. A.** (2005). Effect of chronic *Taura Syndrome Virus* infection on salinity tolerance of *Litopenaeus vannamei*. *Diseases of Aquatic Organisms* **65**, 75-78.
- Love, M., Teebken-Fischer, D., Hose, J. E., Farmer, J. J., Hickmann, F. W. und Fanning, G. R.** (1981). *Vibrio damsela*, a marine bacterium, causes skin ulcers on the damselfish *Chromis punctipinnis*. *Science (Washington)* **214**, 1139-1140.
- Lowry, P. W., Pavia, A. T., McFarland, L. M., Peltier, B. H., Barrett, T. J., Bradford, H. B., Quan, J. M., Lynch, J., Mathison, J. B. und Gunn, R.** (1989). Cholera in Louisiana. Widening spectrum of seafood vehicles. *Archives of Internal Medicine* **149**, 2079-2084.
- Loy, J. K., Dewhirst, F. E., Weber, W., Frelier, P. F., Garbar, T. L., Tasca, S. I. und Templeton, J. W.** (1996a). Molecular phylogeny and in situ detection of the etiologic agent of necrotizing hepatopancreatitis in shrimp. *Applied and Environmental Microbiology* **62**, 3439-3445.
- Loy, J. K., Frelier, P. F., Varner, P. und Templeton, J. W.** (1996b). Detection of the etiologic agent of necrotizing hepatopancreatitis in cultured *Penaeus vannamei* from Texas and Peru by polymerase chain reaction. *Diseases of Aquatic Organisms* **25**, 117-122.
- Lu, Y., Tapay, L. M., Loh, P. C., Brock, J. A. und Gose, R. B.** (1995). Distribution of *Yellow-Head Virus* in selected tissues and organs of penaeid shrimp *Penaeus vannamei*. *Diseases of Aquatic Organisms* **23**, 67-70.
- Luckenbach, M. W. und Orth, R. J.** (1992). Swimming velocities and behaviour of blue crab (*Callinectes sapidus* Rathbun) megalopae in still and flowing water. *Estuaries* **15**, 186-192.
- Lucu, C. und Devescovi, M.** (1999). Osmoregulation and branchial Na^+/K^+ -ATPase in the lobster *Homarus gammarus* acclimated to dilute seawater. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **234**, 291-304.
- Lucu, C. und Flik, G.** (1999). Na^+/K^+ -ATPase and $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$ exchange activities in gills of hyperregulating *Carcinus maenas*. *American Journal of Physiology* **276**, 490-499.
- Macintosh, D. J. und Phillips, M. J.** (1992). Environmental issues in shrimp farming. *Infofish, Kuala Lumpur (Malaysia)*, 118-145.
- MacNeil, C., Dick, J. T., Hatcher, M. J., Fielding, N. J., Hume, K. D. und Dunn, A. M.** (2003a). Parasite transmission and cannibalism in an amphipod (Crustacea). *International Journal of Parasitology* **33**, 795-798.
- MacNeil, C., Dick, J. T., Hatcher, M. J., Terry, R. S., Smith, J. E. und Dunn, A. M.** (2003b). Parasite-mediated predation between native and invasive amphipods. *Proceedings of Biological Sciences* **270**, 1309-1314.
- Maestracci, V. und Vey, A.** (1987). Fungal infections of gills in crayfish: histological, cytological and physiopathological aspects of the disease. *Freshwater crayfish* **7**, 187-194.
- Magbanua, F. O., Natividad, K. T., Migo, V. P., Alfafara, C. G., de la Pena, F. O., Miranda, R. O., Albaladejo, J. D., Nadala, E. C., Jr., Loh, P. C. und Mahilum-Tapay, L.** (2000). *White Spot Syndrome Virus* (WSSV) in cultured *Penaeus monodon* in the Philippines. *Diseases of Aquatic Organisms* **42**, 77-82.
- Main, K. L. und Laramore, R.** (1999). Shrimp health management. Harbor Branch Oceanographic Institution, Florida. Seiten 163-177.
- Maniscalco, A. M. und Shields, J. D.** (2006). Histopathology of idiopathic lesions in the eyes of *Homarus americanus* from Long Island Sound. *Journal of Invertebrate Pathology* **91**, 88-97.
-

- Manjula, P. L., Rahman, K. und Abraham, T. J.** (1997). Haematocyte classification and differential counts in the Indian spiny lobster, *Panulirus homarus* (Linnaeus). *Journal of Aquaculture in the Tropics* **12**, 113-121.
- Mann, H. und Pieplow, U.** (1938). Die Brandfleckenkrankheit bei Krebsen und ihre Erreger. *Z. Fisch. Hilfswiss.* **38**, 225-240.
- Mari, J., Bonami, J. R. und Lightner, D.** (1993). Partial cloning of the genome of *Infectious Hypodermal and Haematopoietic Necrosis Virus*, an unusual parvovirus pathogenic for penaeid shrimps; diagnosis of the disease using a specific probe. *Journal of General Virology* **74**, 2637-2643.
- Mari, J., Poulos, B. T., Lightner, D. V. und Bonami, J. R.** (2002). Shrimp *Taura Syndrome Virus*: genomic characterization and similarity with members of the genus *Cricket Paralysis-like Viruses*. *Journal of General Virology* **83**, 915-926.
- Martin, G. G., Rubin, N. und Swanson, E.** (2004). *Vibrio parahaemolyticus* and *V. harveyi* cause detachment of the epithelium from the midgut trunk of the penaeid shrimp *Sicyonia ingentis*. *Diseases of Aquatic Organisms* **60**, 21-29.
- Martinez, A. M., Vivares, C. P., Rocha, R. M., Fonseca, A. C., Andral, B. und Bouix, G.** (1992). Microsporidiosis on *Artemia* (Crustacea, Anostraca): light and electron microscopy of *Vavraia anostraca* sp.nov. (Microsporidia, Pleistophoridae) in the Brazilian solar salterns. *Aquaculture* **107**, 229-237.
- Mascaro, M. und Seed, R.** (2000). Foraging behaviour of *Carcinus maenas* (L.): Comparisons of size-selective predation on four species of bivalve prey. *Journal of Shellfish Research* **19**, 283-291.
- Matthews, M. und Reynolds, J. D.** (1990). Laboratory investigations of the pathogenicity of *Aphanomyces astaci* for irish freshwater crayfish. *Hydrobiologia* **203**, 121-126.
- Mattson, M. P. und Spaziani, E.** (1986). Regulation of Y-organ ecdysteroidogenesis by molt-inhibiting hormone in crabs: involvement of cyclic AMP-mediated protein synthesis. *General and Comparative Endocrinology* **63**, 414-423.
- Mattson, M. P. und Spaziani, E.** (1987). Demonstration of protein kinase C activity in crustacean Y-organs, and partial definition of its role in regulation of ecdysteroidogenesis. *Molecular and Cellular Endocrinology* **49**, 159-171.
- Mayen-Estrada, R. und Aladro-Lubel, M. A.** (2000). Epibiont peritrichids (Ciliophora: Peritrichida: Epistylididae) on the crayfish *Cambarellus patzcuarensis* in Lake Patzcuaro, Michoacan, Mexico. *Journal of Crustacean Biology* **21**, 426-434.
- Mayen-Estrada, R. und Aladro-Lubel, M. A.** (2001). Distribution and prevalence of 15 species of epibiont peritrich ciliates on the crayfish *Cambarellus patzcuarensis* Villalobos, 1943 in Lake Patzcuaro, Michoacan, Mexico. *Crustaceana* **74**, 1213-1224.
- McCharty, S. A.** (1992). Attachment of *Listeria monocytogenes* to chitin and resistance to biocides. *Food Technology* **46**, 84-87.
- McDonald, P. S., Jensen, G. C. und Armstrong, D. A.** (2001). The competitive and predatory impacts of the nonindigenous crab *Carcinus maenas* (L.) on early benthic phase Dungeness crab *Cancer magister* Dana. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **258**, 39-54.
- McGaw, I. J. und Naylor, E.** (1992). Salinity preference of the shore crab *Carcinus maenas* in relation to coloration during intermoult and to prior acclimation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **155**, 145-159.
- McGaw, I. J. und Reiber, C. L.** (2000). Integrated physiological responses to feeding in the blue crab *Callinectes sapidus*. *Journal of Experimental Biology* **203**, 359-368.
-

- McGaw, I. J. und Reiber, C. L.** (2002). Cardiovascular system of the blue crab *Callinectes sapidus*. *Journal of Morphology* **251**, 1-21.
- McKnight, A., Mathews, L. M., Avery, R. und Lee, K. T.** (2000). Distribution is correlated with color phase in green crabs, *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758) in Southern New England. *Crustaceana* **73**, 763-768.
- McLay, C. C.** (1985). Moulting and growth in *Pagurus traversi* and *P. novizealandiae* (Decapoda: Anomura: Paguridae): the effects of neighbours. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **19**, 327-337.
- McMahon, B. R.** (2001). Control of cardiovascular function and its evolution in Crustacea. *Journal of Experimental Biology* **204**, 923-932.
- Mehlhorn, H. und Piekarski, G.** (1998). Grundriß der Parasitenkunde. Stuttgart, Jena, Lübeck, Ulm: Gustav Fischer Verlag, 516 Seiten.
- Mehrtens, F., Stolpmann, M., Buchholz, F., Hagen, W. und Saborowski, R.** (2005). Locomotory activity and exploration behaviour of juvenile European lobster (*Homarus gammarus*) in the laboratory. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* **38**, 105-116.
- Messick, G. A. und Casey, J.** (2004). Status of blue crab, *Callinectes sapidus*, populations in the Maryland Coastal Bays.
<http://www.dnr.state.md.us/coastalbays/publications/Chapter8.6.pdf>.
- Messick, G. A. und Shields, J. D.** (2000). Epizootiology of the parasitic dinoflagellate *Hematodinium sp.* in the American blue crab *Callinectes sapidus*. *Diseases of Aquatic Organisms* **43**, 139-152.
- Miller, C. J., Drasar, B. S., Feachem, R. G. und Hayes, R. J.** (1986). The impact of physico-chemical stress on the toxigenicity of *Vibrio cholerae*. *Journal of Hygiene (London)* **96**, 49-57.
- Minchin, D.** (1997). The influence of the parasitic cirripede *Sacculina carcini* on its brachyuran host *Carcinus maenas* within its home range (Ronald E. Tresher). Proceedings of the first international workshop on the demography, impacts and management of introduced populations of the european crab, *Carcinus maenas*. CSIRO Marine Laboratories, Hobart. 105 Seiten.
- Mitra, G., Chattopadhyay, D. N. und Mukhopadhyay, P. K.** (2005). Nutrition and feeding in freshwater prawn (*Macrobrachium rosenbergii*) farming. *Aqua Feeds: Formulation & Beyond* **2**, 17-19.
- Mohamed Hatha, A. A., Magbool, T. K. und Suresh Kumar, S.** (2003). Microbial quality of shrimp products of export trade produced from aquacultured shrimp. *International Journal of Food Microbiology* **82**, 213-221.
- Mohamedeen, H. und Hartnoll, R. G.** (1990). Larval and postlarval growth of individually reared specimens of the common shore crab *Carcinus maenas* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **134**, 1-24.
- Mohney, L. L., Lightner, D. und Bell, T. A.** (1994). An epizootic of vibriosis in Ecuadorian pond-reared *Penaeus vannamei* Boone. *Journal of the World Aquaculture Society* **25**, 116-125.
- Moksnes, P.-O., Pihl, L. und van Montfrans, J.** (1998). Predation on postlarvae and juveniles of the shore crab *Carcinus maenas*: importance of shelter, size and cannibalism. *Marine Ecology Progress Series* **166**, 211-225.
- Montgomery, M. T. und Kirchman, D. L.** (1994). Induction of chitin-binding proteins during the specific attachment of the marine bacterium *Vibrio harveyi* to chitin. *Applied and Environmental Microbiology* **60**, 4284-4288.
- Montoya, J. A.** (2001). Controlled reproduction of penaeid shrimp: a contribution to its improvement. Dissertation. Department of Animal Sciences. Wageningen, NL.
-

- Moodie, E. G., Le Jambre, L. F. und Katz, M. E.** (2003a). *Thelohania montirivulorum* sp. nov. (Microspora: Thelohaniidae), a parasite of the Australian freshwater crayfish, *Cherax destructor* (Decapoda: Parastacidae): fine ultrastructure, molecular characteristics and phylogenetic relationships. *Parasitological Research* **91**, 215-228.
- Moodie, E. G., Le Jambre, L. F. und Katz, M. E.** (2003b). *Thelohania parastaci* sp. nov. (Microspora: Thelohaniidae), a parasite of the Australian freshwater crayfish, *Cherax destructor* (Decapoda: Parastacidae). *Parasitological Research* **91**, 151-165.
- Moore, D. A. J., McCroddan, J., Dekumyoy, P. und Chiodini, P. L.** (2003). Gnathostomiasis: An emerging imported disease. *Emerging Infectious Diseases* **9**, 647-650.
- Morado, J. F. und Small, E. B.** (1995). Ciliate parasites and related diseases of Crustacea: a review. *Reviews in Fisheries Science* **4**, 275-354.
- Morgan, S. G., Zimmer-Faust, R. K., Heck, K. L. und Coen, L. D.** (1996). Population regulation of blue crabs *Callinectes sapidus* in the northern Gulf of Mexico: postlarval supply. *Marine Ecology Progress Series* **133**, 73-88.
- Mori, M., Pretoni, Y., Salvidio, S. und Balduzzi, A.** (2001). Branchiobdellid size - crayfish size: a possible relationship. *Journal of Limnology* **60**, 208-210.
- Mori, M. und Salvidio, S.** (2000). The occurrence of *Thelohania contejani* Henneguy, a microsporidian parasite of the crayfish *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet), in Liguria Region (NW-Italy). *Journal of Limnology* **59**, 167-169.
- Moriarty, D. J. W.** (1999). Disease control in shrimp aquaculture with probiotic bacteria. 8th International Symposium on Microbial Ecology, Halifax, Canada.
- Morris, J. G., Jr., Greenaway, P. und McMahan, B.** (1988). Adaptions to a terrestrial existence by the robber crab *Birgus latro*. I: An in vitro investigation of blood gas transport. *Journal of Experimental Biology* **140**, 477-491.
- Morris, J. G., Jr., Miller, H. G., Wilson, R., Tacket, C. O., Hollis, D. G., Hickman, F. W., Weaver, R. E. und Blake, P. A.** (1982). Illness caused by *Vibrio damsela* and *Vibrio hollisae*. *Lancet* **1**, 1294-1297.
- Morris, S.** (2001). Neuroendocrine regulation of osmoregulation and the evolution of air-breathing in decapod crustaceans. *Journal of Experimental Biology* **204**, 979-989.
- Morris, S., Greenaway, P., Adamczewska, A. M. und Ahern, M. D.** (2000). Adaptations to a terrestrial existence in the robber crab *Birgus latro* L. IX. Hormonal control of post-renal urine reprocessing and salt balance in the branchial chamber. *Journal of Experimental Biology* **203**, 389-396.
- Munger, S. D., Gleeson, R. A., Aldrich, H. C., Rust, N. C., Ache, B. W. und Greenberg, R. M.** (2000). Characterization of a phosphoinositide-mediated odor transduction pathway reveals plasma membrane localization of an inositol 1, 4, 5-trisphosphate receptor in lobster olfactory receptor neurons. *Journal of Biological Chemistry* **275**, 20450-20457.
- Munns, R. K., Holland, D. C., Roybal, J. E., Storey, J. M., Long, A. R., Stehly, G. R. und Plakas, S. M.** (1994). Gas chromatographic determination of chloramphenicol residues in shrimp: interlaboratory study. *The Journal of AOAC International* **77**, 596-601.
- Murphy, N. E. und Goggin, L.** (2000). Genetic discrimination of sacculinid parasites (Cirripedia, Rhizocephala): implications for control of introduced green crabs (*Carcinus maenas*). *Journal of Crustacean Biology* **20**, 153-157.
- Nadala, E. C., Jr., Tapay, L. M. und Loh, P. C.** (1998). Characterization of a non-occluded baculovirus-like agent pathogenic to penaeid shrimp. *Diseases of Aquatic Organisms* **33**, 221-229.
-

- Nagaraj, M.** (1993). Combined effects of temperature and salinity on the zoeal development of the green crab, *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1785) (Decapoda: Portunidae). *Scientia Marina (Barcelona)* **57**, 1-8.
- Nalin, D. R., Daya, V., Reid, A., Levine, M. M. und Cisneros, L.** (1979). Adsorption and growth of *Vibrio cholerae* on chitin. *Infection and Immunity* **25**, 768-770.
- Nascimento, D. R., Vieira, R. H., Almeida, H. B., Patel, T. R. und Iaria, S. T.** (1998). Survival of *Vibrio cholerae* O1 strains in shrimp subjected to freezing and boiling. *Journal of Food Protection* **61**, 1317-1320.
- Nash, G., Arkarjamon, A. und Withyachumnarnkul, B.** (1993). Rapid diagnosis of yellow-head disease in black tiger shrimp. *The Aquatic Animal Health Research Newsletter Article* **2**.
- Naya, Y. und Ikeda, M.** (1993). Comprehensive survey of endogenous regulators of crustacean moulting. *Pure & Appl. Chem.* **65**, 1265-1270.
- Naya, Y., Ohnishi, M., Ikeda, M., Miki, W. und Nakanishi, K.** (1989). What is molt-inhibiting hormone? The role of an ecdysteroidogenesis inhibitor in the crustacean molting cycle. *Vol. Natl. Acad. Sci. USA* **86**, 6826-6829.
- Naylor, E.** (1958). Tidal and diurnal rhythms of locomotory activity in *Carcinus maenas*. *Journal of Experimental Biology* **35**, 602-610.
- Nayyarahamed, I. und Karunasagar, I.** (1995). Microbiology of cultured shrimps in India. *FAO FISH. REP.* **514**.
- Nepszy, S. J. und Leach, J. H.** (1973). First record of the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis*, (Crustacea: Brachyura) from North America. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **30**, 1909-1910.
- Neufeld, D. und Cameron, J.** (1994a). Effect of the external concentration of calcium on the postmoult uptake of calcium in blue crabs (*Callinectes sapidus*). *Journal of Experimental Biology* **188**, 1-9.
- Neufeld, D. und Cameron, J.** (1994b). Mechanism of the net uptake of water in moulting blue crabs (*Callinectes sapidus*) acclimated to high and low salinities. *Journal of Experimental Biology* **188**, 11-23.
- Noga, E. J., Engel, D. P., Arroll, T. W., McKenna, S. und Davidian, M.** (1994). Low serum antibacterial activity coincides with increased prevalence of shell disease in blue crabs *Callinectes sapidus*. *Diseases of Aquatic Organisms* **19**, 121-128.
- Noguchi, T., Jeon, J. K., Arakawa, O., Sugita, H., Deguchi, Y., Shida, Y. und Hashimoto, K.** (1986). Occurrence of tetrodotoxin and anhydrotetrodotoxin in *Vibrio sp.* isolated from the intestines of a xanthid crab, *Atergatis floridus*. *Journal of Biochemistry* **99**, 311-314.
- Nonnotte, L., Boitel, F. und Truchot, J. P.** (1993). Waterborne copper causes gill damage and hemolymph hypoxia in the shore crab *Carcinus maenas*. *Canadian Journal of Zoology* **71**, 1569-1576.
- Normant, M., Chrobak, M. und Skora, K.** (2002). The Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* - an immigrant from Asia in the Gulf of Gdansk. *Oecologia* **44**, 123-125.
- Normant, M., Wiszniewska, A. und Szaniawska, A.** (2000). The Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* (Decapoda: Grapsidae) from Polish waters. *Oceanologia* **42**, 375-383.
- Novoseltcev, G. E., Pepelyaev, I. B. und Henttonen, P.** (1995). Occurrence of the pathogen *Psorospermium haeckeli* in Kareli. *Biological resources of the White Sea and inland waters of the European North. Petrozovodsk.*
- Nunan, L. M., Noble, B., Le Groumellec, M. und Lightner, D. V.** (2003a). Experimental infection of *Penaeus vannamei* by a rickettsia-like bacterium (RLB) originating from *P. monodon*. *Diseases of Aquatic Organisms* **54**, 43-48.
-

- Nunan, L. M., Poulos, B. T. und Lightner, D. V. (1998). Reverse transcription polymerase chain reaction (RT-PCR) used for the detection of *Taura Syndrome Virus (TSV)* in experimentally infected shrimp. *Diseases of Aquatic Organisms* **34**, 87-91.
- Nunan, L. M., Poulos, B. T. und Lightner, D. V. (2000). Use of Polymerase Chain Reaction for the Detection of *Infectious Hypodermal and Hematopoietic Necrosis Virus* in Penaeid Shrimp. *Marine Biotechnology (NY)* **2**, 319-328.
- Nunan, L. M., Poulos, B. T., Redman, R. M., Groumellec, M. L. und Lightner, D. V. (2003b). Molecular detection methods developed for a systemic rickettsia-like bacterium (RLB) in *Penaeus monodon* (Decapoda:Crustacea). *Diseases of Aquatic Organisms* **53**, 15-23.
- O'Connor, N. (1991). Flexibility in timing of metamorphic molt by fiddler crab megalopae *Uca pugilator*. *Marine Ecology progress series* **68**, 243-247.
- Oanh, D. T. H., Hoa, T. T. T. und Phuong, N. T. (2000). Characterization and pathogenicity studies on vibrio bacteria isolated from freshwater prawn (*Macrobrachium rosenbergii*) hatcheries. In *Proceedings of the 2000 annual workshop of JIRCAS Mekong Delta Project*
- Office International des Epizooties, P., France. (2003). Diagnostic manual for aquatic animal diseases.
- Ohtaka, A., Gelder, S. R., Kawai, T., Nakata, K. und Nishino, M. (2005). New records and distributions of two North American branchiobdellidan species (Annelida:Clitellata) from introduced signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in Japan. *Biological Invasions* **7**, 149-156.
- Oidtman, B., Bausewein, S., Holzle, L., Hoffmann, R. und Wittenbrink, M. (2002a). Identification of the crayfish plague fungus *Aphanomyces astaci* by polymerase chain reaction and restriction enzyme analysis. *Veterinary Microbiology* **85**, 183-194.
- Oidtman, B., Cerenius, L., Schmid, I., Hoffmann, R. und Söderhäll, K. (1999). Crayfish plague epizootics in Germany - classification of two german isolates of the crayfish plague fungus *Aphanomyces astaci* by random amplification of polymorphic DNA. *Diseases of Aquatic Organisms* **35**, 235-238.
- Oidtman, B., Heitz, E., Rogers, D. und Hoffmann, R. W. (2002b). Transmission of crayfish plague. *Diseases of Aquatic Organisms* **52**, 159-167.
- Olmi, E. J. (1994). Vertical migration of blue crab *Callinectes sapidus* megalopae: implications for transport in estuaries. *Marine Ecology Progress Series* **113**, 39-54.
- Olmi, E. J. und Lipcius, R. N. (1991). Predation on postlarvae of the blue crab *Callinectes sapidus* Rathbun by sand shrimp *Crangon septemspinosa* Say and grass shrimp *Palaemonetes pugio* Holthuis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **151**, 169-183.
- Olson, R. und Lannan, C. N. (1984). Prevalence of microsporidian infection in commercially caught pink shrimp, *Pandalus jordani*. *Journal of Invertebrate Pathology* **43**, 407-413.
- Onken, H. (1996). Active and electrogenic absorption of Na⁺ and Cl⁻ across posterior gills of *Eriocheir sinensis*: influence of short-term osmotic variations. *Journal of Experimental Biology* **199**, 901-910.
- Onken, H. und Putzenlechner, M. (1995). A V-ATPase drives active, electrogenic and Na⁺-independent Cl⁻ absorption across the gills of *Eriocheir sinensis*. *Journal of Experimental Biology* **198**, 767-774.
- Onken, H., Schobel, A., Kraft, J. und Putzenlechner, M. (2000). Active NaCl absorption across split lamellae of posterior gills of the chinese crab *Eriocheir sinensis*: stimulation by eyestalk extract. *Journal of Experimental Biology* **203**, 1373-1381.
- Orth, R. J. und van Montfrans, J. (1990). Utilization of marsh and seagrass habitats by early stages of *Callinectes sapidus*: a latitudinal perspective. *Bulletin of Marine Science* **46**, 126-144.
-

- Osuna-Flores, I. und Riva, M. C.** (2002). Organochlorine pesticide residue concentrations in shrimps, sediments, and surface water from Bay of Ohuira, Topolobampo, Sinaloa, Mexico. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* **68**, 532-539.
- Owens, L., Haqshenas, G., McElnea, C. und Coelen, R.** (1998). Putative *Spawner-isolated Mortality Virus* associated with mid-crop mortality syndrome in farmed *Penaeus monodon* from northern Australia. *Diseases of Aquatic Organisms* **34**, 177-185.
- Owens, L. und McElnea, C.** (2000). Natural infection of the redclaw crayfish *Cherax quadricarinatus* with presumptive *Spawner-isolated Mortality Virus*. *Diseases of Aquatic Organisms* **40**, 219-223.
- Owens, L., McElnea, C., Snape, N., Harris, L. und Smith, M.** (2003). Prevalence and effect of *Spawner-isolated Mortality Virus* on the hatchery phases of *Penaeus monodon* and *P. merguensis* in Australia. *Diseases of Aquatic Organisms* **53**, 101-106.
- Paixotto, S. S., Finne, G., Hanna, M. O. und Vanderzant, C.** (1979). Vorkommen, Wachstum und Überleben von *Yersinia enterocolitica* in Austern, Garnelen und Krabben. *Journal of Food Protection* **42**, 974-981.
- Palacios, K. und Ferraro, S. P.** (2003). Green crab (*Carcinus maenas* Linnaeus) consumption rates on and prey preferences among four bivalve prey species. *Journal of Shellfish Research* **22**, 865-871.
- Palacios, K., Yamada, S. B., Hauck, L., Kalin, A. und Hunt, C.** (2000). 1999 Oregon State University studies conducted on the European green crab, *Carcinus maenas*, supported by Oregon Sea Grant. *Journal of Shellfish Research* **19**, 665.
- Palma, A. T., Wahle, R. A. und Steneck, R. S.** (1998). Different early post-settlement strategies between American lobsters *Homarus americanus* and rock crabs *Cancer irroratus* in the Gulf of Maine. *Marine Ecology Progress Series* **162**, 215-225.
- Pantoja, C. R., Lightner, D. und Holtschmit.** (1999). Prevalence and geographic distribution of *Infectious Hypodermal and hematopoietic Necrosis Virus (IHHNV)* in wild blue shrip *Penaeus stylirostris* from the Gulf of California, Mexico. *Journal of Aquatic Animal Health* **11**, 23-24.
- Pantoja, C. R. und Lightner, D. V.** (2000). A non-destructive method based on the polymerase chain reaction for detection of *Hepatopancreatic Parvovirus (HPV)* of penaeid shrimp. *Diseases of Aquatic Organisms* **39**, 177-182.
- Pantoja, C. R., Navarro, S. A., Naranjo, J., Lightner, D. V. und Gerba, C. P.** (2004). Non-susceptibility of primate cells to *Taura Syndrome Virus*. *Emerging Infectious Diseases* **10**, 2106-2112.
- Papadopoulou, C., Economou, E., Zakas, G., Salamoura, C., Dontorou, C. und Apostolou, J.** (2007). Microbial and pathogenic contaminations of seafood in Greece. *Journal of Food Quality* **30**, 28-42.
- Park, J. H., Seok, S. H., Cho, S., Baek, M. W., Lee, H., Kim, D. J., Kim, H. Y., Chang, S. O. und Park, J. H.** (2004). Safety and protective effect of a disinfectant (STEL water) for white spot syndrome viral infection in shrimp. *Diseases of Aquatic Organisms* **60**, 253-257.
- Paunovic, M., Cakic, P., Hegedis, A., Kolarevic, J. und Lenhard, M.** (2004). A report of *Eriocheir sinensis* (H.Milne Edwards, 1854) (Crustacea: Brachyura: Grapsidae) from the Serbian part of the Danube River. *Hydrobiologia* **529**, 275-277.
- Pavicic-Hamer, D., Devescovi, M. und Lucu, C.** (2003). Activation of carbonic anhydrase in branchial cavity tissues of lobsters (*Homarus gammarus*) by dilute seawater exposure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **287**, 79-92.
-

- Pequeux, A.** (1992). Calmodulin as a modulator of NaCl transport in the posterior salttransporting gills of the Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis*. *Marine Biology* **113**, 65-69.
- Perkins, H. C.** (1972). Developmental rates at various temperatures of embryos of the Northern lobster (*Homarus americanus* Milne-Edwards). *Fishery Bulletin* **70**, 95-99.
- Perkins-Visser, E., Wolcott, T. G. und Wolcott, D. L.** (1996). Nursery role of seagrass beds: enhanced growth of juvenile blue crabs (*Callinectes sapidus* Rathbun). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **198**, 155-173.
- Persson, M., Cerenius, L. und Söderhäll, K.** (1987). The influence of haematocyte number on the resistance of the freshwater crayfish, *Pacifastacus leniusculus* D., to the parasitic fungus *Aphanomyces astaci*. *Journal of Fish Diseases* **10**, 471-477.
- Pestal, G. P., Taylor, D. M., Hoenig, J. M., Shields, J. D. und Pickavance, R.** (2003). Monitoring the prevalence of the parasitic dinoflagellate *Hematodinium sp.* in snow crabs *Chionoecetes opilio* from Conception Bay, Newfoundland. *Diseases of Aquatic Organisms* **53**, 67-75.
- Petersen, A. und Mortensen, G. K.** (1994). Trace elements in shellfish on the Danish market. *Food Additives and Contaminants* **11**, 365-373.
- Piller, S., Henry, R., Doeller, J. und Kraus, D.** (1995). A comparison of the gill physiology of two euryhaline crab species, *Callinectes sapidus* and *Callinectes similis*: energy production, transport-related enzymes and osmoregulation as a function of acclimation salinity. *Journal of Experimental Biology* **198**, 349-358.
- Powell, J. L.** (1999). *Vibrio species*. *Clin. Lab. Med.* **19**, 537-552.
- Prato, R., Lopalco, P. L., Chironna, M., Barbuti, G., Germinario, C. und Quarto, M.** (2004). *Norovirus* gastroenteritis general outbreak associated with raw shellfish consumption in south Italy. *BMC Infectious Diseases* **4**, 37.
- Primavera, J. H. und Qunitio, E. T.** (2000). Runt-deformity syndrome in cultured giant tiger prawn *Penaeus monodon*. *Journal of Crustacean Biology* **20**, 769-802.
- Provenzano, A. J., McConaughy, J. R., Philips, K. B., Johnson, D. F. und Clark, J.** (1983). Vertical distribution of first stage larvae of the blue crab, *Callinectes sapidus*, at the mouth of Chesapeake Bay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **16**, 489-499.
- Pruzzo, C., Crippa, A., Bertone, S., Pane, L. und Carli, A.** (1996). Attachment of *Vibrio alginolyticus* to chitin mediated by chitin-binding proteins. *Microbiology* **142**, 2181-2186.
- Queiroga, H., Costlow, J. D. und Moreira, M. H.** (1994). Larval abundance patterns of *Carcinus maenas* (Decapoda, Brachyura) in Canal de Mira (Ria de Aveiro, Portugal). *Marine Ecology Progress Series* **111**, 63-72.
- Queiroga, H., Costlow, J. D. und Moreira, M. H.** (1997). Vertical migration of the crab *Carcinus maenas* first zoea in an estuary: implications for tidal stream transport. *Marine Ecology Progress Series* **149**, 121-132.
- Ra'Anan, Z., Sagi, A., Wax, Y., Karplus, I., Hulata, G. und Kuris, A. M.** (1991). Growth, size rank, and maturation of the freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii*: analysis of marked prawns in an experimental population. *The Biological Bulletin* **181**, 379-386.
- Racotta, I. S. und Hernandez-Herrera, R.** (2000). Metabolic responses of the white shrimp, *Penaeus vannamei*, to ambient ammonia. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* **125**, 437-443.
- Ragan, M. A., Goggin, C. L., Cawthorn, R. J., Cerenius, L., Jamieson, A. V., Plourde, S. M., Rand, T. G., Söderhäll, K. und Gutell, R. R.** (1996). A novel clade of protistan parasites near the animal-fungal divergence. *Proceedings - National Academy of Sciences USA* **93**, 11907-11912.
-

- Rainer, J. und Brouwer, M.** (1993). Hemocyanin synthesis in the blue crab *Callinectes sapidus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry & Molecular Biology* **104**, 69-73.
- Ranjeet, K. und Kurup, B. M.** (2002). Heterogenous individual growth of *Macrobrachium rosenbergii* male morphotypes. *NAGA, The ICLARM Quaterly* **25**, 13-18.
- Rantamäki, J., Cerenius, L. and Söderhäll, K.** (1992). Prevention of transmission of the crayfish plague fungus (*Aphanomyces astaci*) to the freshwater crayfish *Astacus astacus* by treatment with MgCl₂. *Aquaculture* **104**, 11-18.
- Rashid, H. O., Ito, H. und Ishigaki, I.** (1992). Distribution of pathogenic vibrios and other bacteria in imported frozen shrimps and their decontamination by gamma-irradiation. *World Journal of Microbiology and Biotechnology* **8**, 494-499.
- Reid, D. G., Abello, P., Kaiser, M. J. und Warman, C. G.** (1997). Carapace colour, intermoult duration and the behavioural and physiological ecology of the shore crab *Carcinus maenas*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*.
- Reid, D. G., Abello, P., Warman, C. G. und Naylor, E.** (1994). Size-related mating success in the shore crab *Carcinus maenas* (Crustacea: Brachyura). *Journal of Zoology* **232**, 397-407.
- Reilly, A. und Käferstein, F.** (1997). Food safety hazards and the application of the principles of the hazard analysis and critical control point (HACCP) system for their control in aquaculture production. *Aquaculture Research* **28**, 735-752.
- Reilly, P. J. und Twiddy, D. R.** (1992). *Salmonella* and *Vibrio cholerae* in brackishwater cultured tropical prawns. *International Journal of Food Microbiology* **16**, 293-301.
- Rengpipat, S., Phianphak, W., Piyatiratitivorakul, S. und Menasveta, P.** (1998). Effects of a probiotic bacterium on black tiger shrimp *Penaeus monodon* survival and growth. *Aquaculture* **167**, 301-313.
- Rengpipat, S., Tunyanun, A., Fast, A. W., Piyatiratitivorakul, S. und Menasveta, P.** (2003). Enhanced growth and resistance to *Vibrio* challenge in pond-reared black tiger shrimp *Penaeus monodon* fed a *Bacillus* probiotic. *Diseases of Aquatic Organisms* **55**, 169-173.
- Reynolds, J. D.** (1988). Crayfish extinctions and crayfish plague in central Ireland. *Biological Conservation* **45**, 279-285.
- Riestenpatt, S., Onken, H. und Siebers, D.** (1996). Active absorption of Na⁺ and Cl⁻ across the gill epithelium of the shore crab *Carcinus maenas*: voltage-clamp and ion-flux studies. *Journal of Experimental Biology* **199**, 1545-1554.
- Riestenpatt, S., Zeiske, W. und Onken, H.** (1994). Cyclic AMP stimulation of electrogenic uptake of Na⁺ and Cl⁻ across the gill epithelium of the chinese crab *Eriocheir sinensis*. *Journal of Experimental Biology* **188**, 159-174.
- Ripabelli, G., Sammarco, M. L., Fanelli, I. und Grasso, G. M.** (2004). Detection of *Salmonella*, *Listeria spp.*, *Vibrio spp.*, and *Yersinia enterocolitica* in frozen seafood and comparison with enumeration for faecal indicators: implication for public health. *Annali di Igiene* **16**, 531-539.
- RKI.** (2000a). Erkrankungen durch *Norwalk-like Viren*. *The Biological Bulletin* **4**, 29-31.
- RKI.** (2000b). Erkrankungen durch *Staphylococcus aureus* unter besonderer Berücksichtigung der MRSA. *The Biological Bulletin* **8**, 61-65.
- RKI.** (2001). Ratgeber Infektionskrankheiten 26. Folge: Shigellose. *The Biological Bulletin* **32**, 243-246.
- RKI.** (2002). Hepatitis A und E in Deutschland 2001. *The Biological Bulletin* **47**, 393-395.
-

- RKI.** (2006). Ratgeber Infektionskrankheiten - Merkblätter für Ärzte: Listeriose. März 2003 aktualisierte Fassung der Erstveröffentlichung im Epid. Bull. 16/2000. *The Biological Bulletin* **49**, 435-442.
- RKI.** (2007a). Aktuelle Statistik meldepflichtiger Infektionskrankheiten. *The Biological Bulletin* **50**, 482.
- RKI.** (2007b). Fragen und Antworten zur Möglichkeit einer Impfung gegen Rotaviruserkrankungen. *The Biological Bulletin* **2**, 9-11.
- Robertson, P. A. W., Calderon, J., Carrera, L., Stark, J. R., Zherdmant, M. und Austin, B.** (1998). Experimental *Vibrio harveyi* infections in *Penaeus vannamei* larvae. *Diseases of Aquatic Organisms* **32**, 151-155.
- Rodriguez, J., Bayot, B., Amano, Y., Panchana, F., de Blas, I., Alday, V. und Calderon, J.** (2003). White Spot Syndrome Virus infection in cultured *Penaeus vannamei* (Boone) in Ecuador with emphasis on histopathology and ultrastructure. *Journal of Fish Diseases* **26**, 439-450.
- Rodriguez, J. und Le Moullac, G.** (2000). State of the art of immunological tools and health control of penaeid shrimp. *Aquaculture* **191**, 109-119.
- Roekring, S., Nielsen, L., Owens, L., Pattanakitsakul, S. N., Malasit, P. und Flegel, T. W.** (2002). Comparison of penaeid shrimp and insect parvoviruses suggests that viral transfers may occur between two distantly related arthropod groups. *Virus Research* **87**, 79-87.
- Rogers, L.** (2000). The feeding ecology of the invasive Chinese Mitten Crab, *Eriocheir sinensis*: Implications for California's freshwater community. *Environmental Sciences*, 18.
- Rohde, K. und Georgi, M.** (1983). Structure and development of *Austramphilina elongata* J. (Cestodaria: Amphilinidea). *International Journal of Parasitology* **13**, 273-287.
- Rolle, M. und Mayr, A.** (2007). Medizinische Mikrobiologie, Infektions- und Seuchenlehre, 8. Auflage. München.
- Roman, J. und Palumbi, S. R.** (2004). A global invader at home: population structure of the green crab, *Carcinus maenas*, in Europe. *Molecular Ecology* **13**, 2891-2898.
- Romero, X., Turnbull, J. F. und Jimenez, R.** (2000). Ultrastructure and cytopathology of a rickettsia-like organism causing systemic infection in the redclaw crayfish, *Cherax quadricarinatus* (Crustacea: decapoda), in Ecuador. *Journal of Invertebrate Pathology* **76**, 95-104.
- Rommel, M., Eckert, J., Kutzer, E. E., Körting, W. und Schnieder, T.** (2000). Veterinärmedizinische Parasitologie. Berlin: Parey.
- Rorvik, L. M. und Yndestad, M.** (1991). *Listeria monocytogenes* in foods in Norway. *International Journal of Food Microbiology* **13**, 97-104.
- Rosenberry, B.** (1991). World shrimp farming 199. *Aquaculture Digest*. San Diego, California, USA.
- Ruangpan, L.** (1995). Studies on marine *Vibrio* isolated from cultured shrimp (*Penaeus monodon*) in Thailand. Dissertation. Kagoshima University, Thailand. 132 Seiten.
- Ruangpan, L. und Kitao, T.** (1991). *Vibrio* bacteria isolated from black tiger shrimp *Penaeus monodon* Fabritius. *Journal of Fish Diseases* **14**, 383-388.
- Ruangpan, L., Tabkaew, R. und Sangrungruang, K.** (1995). Bacterial flora of ponds with different stocking densities of black tiger shrimp, *Penaeus monodon*. 550 Seiten. Manila: Fish Health Section, Asian Fisheries Society.
- Ruangpan, L., Tanasomwang, V. und Sangrungruang, K.** (1997). Bacteria flora of intensively cultured black tiger shrimp (*Penaeus monodon*). 35th Kasetsart University annual conference. Seiten 3-10.
- Ruangsrri, J. und Supamattaya, K.** (1987). Studies of pathogenesis and virulence of *Vibrio harveyi* in black tiger shrimp (*Penaeus monodon*). Prince of Songkla University. 26 Seiten.
-

- Rudnick, D. A., Hieb, K., Grimmer, K. F. und Resh, V. H. (2003). Patterns and process of biological invasions: the Chinese mitten crab in San Francisco Bay. *Basic and Applied Ecology* **4**, 249-262.
- Rudnick, D. A. und Resh, V. H. (2003). Trophic ecology of the chinese mitten crab in the San Francisco Estuary: Implications for aquatic food webs. Third International Conference on Marine Bioinvasions. University of California at Berkeley, La Jolla, California. 109 Seiten.
- Rudnick, D. A., Veldhuizen, T., Tullis, R., Culver, C., Hieb, K. und Tsukimura, B. (2005). A life history model for the San Francisco Estuary population of the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis* (Decapoda: Grapsoidea). *Biological Invasions* **7**, 333-350.
- Sae-oui, D., Tansutapanit, A. und Ruangpan, L. (1987). *Vibrio harveyi* a causative agent of white shrimp nauplii, *Penaeus merguensis*. *Thai Fishery Gazette* **2**, 177-182
- Sandifer, P. A. und Smith, T. I. J. (1979). Possible significance of variation in the larval development of palaemonid shrimp. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **39**, 55-64.
- Sangamaheswaran, A. P. und Jeyaseelan, M. J. P. (2001). White spot viral disease in penaeid shrimp - a review. *Naga. The ICLARM Quarterly* **24**, 16-22.
- Santos, A. B., Chapman, M. D., Aalberse, R. C., Vailes, L. D., Ferriani, V. P., Oliver, C., Rizzo, M. C., Naspitz, C. K. und Arruda, L. K. (1999). Cockroach allergens and asthma in Brazil: identification of tropomyosin as a major allergen with potential cross-reactivity with mite and shrimp allergens. *The Journal of Allergy and Clinical Immunology* **104**, 329-337.
- Santos, C. und Bueno, S. L. (2001). Prevalence and mean intensity of infestation by *Carcinonemertes carcinophila imminuta* (Nemertea: Carcinonemertidae) in the gills of *Callinectes danae* and *Callinectes ornatus* (Decapoda:Portunidae) from Sao Sebastiao, Brazil. *Hydrobiologia* **456**, 65-71.
- Saulnier, D., Avarre, J. C., Le Moullac, G., Ansquer, D., Levy, P. und Vonau, V. (2000). Rapid and sensitive PCR detection of *Vibrio penaeicida*, the putative etiological agent of syndrome 93 in New Caledonia. *Diseases of Aquatic Organisms* **40**, 109-115.
- Schäperclaus, W. (1927). Krebssterben und Krebskrankheiten in der Mark. *Mitt. Fischerei-Vereins Prov. Brandenburg* **19**, 316-328.
- Schiller, C. (1992). Assessment of the coconut crab *Birgus latro* on Niue Island with recommendations regarding an appropriate resource management strategy. Zoology Department, The University of Queensland, Australia.
- Schmid, M. H. und Wüthrich, B. (1997). Allergy to shrimp. A contribution to reactions after ingestion of seafood and fishes. *Hautarzt* **48**, 541-546.
- Schnapp, D., Kemp, G. und Smith, V. J. (1996). Purification and characterization of a proline-rich antibacterial peptide, with sequence similarity to bactenecin-7, from the haemocytes of the shore crab, *Carcinus maenas*. *FEBS Journal* **240**, 532-539.
- Scholz, U., Diaz, G. G., Ricque, D., Cruz Suarez, L. E. C., Albores, F. V. und Latchford, J. (1999). Enhancement of vibriosis resistance in juvenile *Penaeus vannamei* by supplementation of diets with different yeast products. *Aquaculture* **176**, 271-283.
- Scott, J. und Thune, R. L. (1986). Bacterial flora of hemolymph from red swamp crawfish, *Procambarus clarkii* G. from commercial ponds. *Aquaculture* **58**, 161-165.
- Segner, W. P. (1992). Spoilage of pasteurized crabmeat by a non-toxigenic psychrotrophic anaerobic sporeformer. *Journal of Food Protection* **55**, 176-181.
- Sekkelsten, G. I. (1988). Effect of handicap on mating success in male shore crabs *Carcinus maenas*. *Oikos* **51**, 131-134.
-

- Selvin, J. und Lipton, A. P.** (2003). *Vibrio alginolyticus* associated with white spot disease of *Penaeus monodon*. *Diseases of Aquatic Organisms* **57**, 147-150.
- Shanti, K. N., Martin, B. M., Nagpal, S., Metcalfe, D. D. und Rao, P. V.** (1993). Identification of tropomyosin as the major shrimp allergen and characterization of its IgE-binding epitopes. *The Journal of Immunology* **151**, 5354-5363.
- Sharov, A. F., Volstad, J. H., Davis, G. R., Davis, B. K., Lipcius, R. N. und Montane, M. M.** (2003). Abundance and exploitation rate of the blue crab (*Callinectes sapidus*) in Chesapeake Bay. *Bulletin of Marine Science* **72**, 543-565.
- Shaw, J.** (1961). Sodium balance in *Eriocheir sinensis* (M.Edw.). The adaptation of the crustacea to fresh water. *Journal of Experimental Biology* **38**, 153-162.
- Shetlar, R. E. und Towle, D. W.** (1989). Electrogenic sodium-proton exchange in membrane vesicles from crab (*Carcinus maenas*) gill. *American Journal of Physiology* **257**, 924-931.
- Shi, Z., Wang, H., Zhang, J., Xie, Y., Li, L., Chen, X., Edgerton, B. F. und Bonami, J. R.** (2005). Response of crayfish, *Procambarus clarkii*, haemocytes infected by White Spot Syndrome Virus. *Journal of Fish Diseases* **28**, 151-156.
- Shields, J. D.** (1994). The parasitic dinoflagellates of marine crustaceans. *Annual Review of Fish Diseases* **4**, 241-271.
- Shields, J. D. und Squyars, C. M.** (1999). Mortality and hematology of blue crabs, *Callinectes sapidus*, experimentally infected with the dinoflagellate *Hematodinium perezii*. *Fishery Bulletin* **98**, 139-152.
- Shields, J. D., Taylor, D. M., Sutton, S. G., O'Keefe, P. G., Ings, D. W. und Pardy, A. L.** (2005). Epidemiology of bitter crab disease (*Hematodinium* sp.) in snow crabs *Chionoecetes opilio* from Newfoundland, Canada. *Diseases of Aquatic Organisms* **64**, 253-264.
- Shin, M. H. und Min, D. Y.** (1999). Infection status of *Paragonimus westermani* metacercariae in crayfish (*Cambaroides similis*) collected from Bogildo (Islet), Wando-gun, Chollanam-do, Korea. *Korean Journal of Parasitology* **37**, 55-57.
- Sicherer, S. H., Munoz-Furlong, A. und Sampson, H. A.** (2004). Prevalence of seafood allergy in the United States determined by a random telephone survey. *Journal of Allergy and Clinical Immunology* **114**, 159-165.
- Siebers, D., Leweck, K., Markus, H. und Winkler, A.** (1982). Sodium regulation in the shore crab *Carcinus maenas* as related to ambient salinity. *Marine Biology (Historical Archive)* **69**, 37-43.
- Sinell, H. J.** (2004). Einführung in die Lebensmittelhygiene: Parey, Berlin und Hamburg, 4. Auflage.
- Singh, B. R. und Kulshreshtha, S. B.** (1992). Preliminary examinations on the enterotoxigenicity of isolates of *Klebsiella pneumoniae* from seafoods. *International Journal of Food Microbiology* **16**, 349-352.
- Sizemore, R. K., Colwell, R. R., Tubiash, H. S. und Lovelace, T. E.** (1975). Bacterial flora of the hemolymph of the blue crab, *Callinectes sapidus*: numerical taxonomy. *Applied Microbiology* **29**, 393-399.
- Skurdal, J., Qvenild, T., Taugboel, T. und Fjeld, E.** (1990). A 6-year study of *Thelohania contejani* parasitism of the noble crayfish, *Astacus astacus* L., in Lake Steinsforden, S.E. Norway. *Journal of Fish Diseases* **13**, 411-415.
- Skurdal, J., Taugboel, T., Fjeld, E. und Hesse, D. O.** (1988). *Thelohania contejani* Henneguy parasitizing the noble crayfish, *Astacus astacus* L., in Norway. *Journal of Fish Diseases* **11**, 433-435.
-

- Slifko, T. R., Smith, H. V. und Rose, J. B.** (2000). Emerging parasite zoonoses associated with water and food. *International Journal for Parasitology* **30**, 1379-1393.
- Smith, L. D.** (1990). Patterns of limb loss in the blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun, and the effects of autotomy on growth. *Bulletin of Marine Science* **46**, 23-36.
- Smith, L. D.** (1992). The impact of limb autotomy on mate competition in blue crabs *Callinectes sapidus* Rathbun. *Oecologia* **89**, 494-501.
- Smith, L. D. und Hines, A. H.** (1991). Autotomy in the blue crab (*Callinectes sapidus* Rathbun) populations: geographic, temporal, and ontogenetic variation. *The Biological Bulletin* **180**, 416-431.
- Smith, P. T.** (2000). Diseases of the eye of farmed shrimp *Penaeus monodon*. *Diseases of Aquatic Organisms* **43**, 159-173.
- Smolowitz, R. M., Bullis, R. A. und Abt, D. A.** (1992). Pathologic cuticular changes of winter impoundment shell disease preceding and during intermoult in the American lobster, *Homarus americanus*. *The Biological Bulletin* **183**, 99-112.
- Smythe, A. B. und Font, W. F.** (2001). Phylogenetic analysis of Alloglossidium (Digenea: Macroderoididae) and related genera: life-cycle evolution and taxonomic revision. *Journal of Parasitology* **87**, 386-391.
- Sneddon, L. U., Huntingford, F. A. und Taylor, A. C.** (1997). Weapon size versus body size as a predictor of winning in fights between shore crabs, *Carcinus maenas* (L.). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **41**, 237-242.
- Sneddon, L. U., Huntingford, F. A., Taylor, A. C. und Clare, A. S.** (2003). Female sex pheromone-mediated effects on behavior and consequences of male competition in the shore crab (*Carcinus maenas*). *Journal of Chemical Ecology* **29**, 55-70.
- Sneddon, L. U., Huntingford, F. A., Taylor, A. C. und Orr, J. F.** (2000). Weapon strength and competitive success in the fights of shore crabs (*Carcinus maenas*). *Journal of Zoology* **250**, 397-403.
- Söderhäll, K., Dick, M. W., Clark, G., Fürst, M. und Constantinescu, O.** (1991). Isolation of *Saprolegnia parasitica* from the crayfish *Astacus leptodactylus*. *Aquaculture* **92**, 121-125.
- Söderhäll, K., Rantamäki, J. und Constantinescu, O.** (1993). Isolation of *Trichosporon beigeli* from the freshwater crayfish *Astacus astacus*. *Aquaculture* **116**, 25-31.
- Song, Y. L., Cheng, W. und Wang, C. H.** (1993). Isolation and characterization of *Vibrio damsela* infectious for cultured shrimp in Taiwan. *Journal of Invertebrate Pathology* **61**, 24-31.
- Song, Y. L., Liu, J. J., Chan, L. C. und Sung, H. H.** (1997). Glucan-induced disease resistance in tiger shrimp (*Penaeus monodon*). *Developments in Biological Standardization* **90**, 413-421.
- Soto, M. A., Shervette, V. R. und Lotz, J. M.** (2001). Transmission of White Spot Syndrome Virus (WSSV) to *Litopenaeus vannamei* from infected cephalothorax, abdomen, or whole shrimp cadaver. *Diseases of Aquatic Organisms* **45**, 81-87.
- Sousa, L. G. und Petriella, A. M.** (2000). Histology of the hepatopancreas of the freshwater prawn *Palaemonetes argentinus* (Crustacea, Carida). *Biocell* **24**, 189-195.
- Sousa, L. G. und Petriella, A. M.** (2001). Changes in the hepatopancreatic histology of *Palaemonetes argentinus* (Crustacea, Carida) during moult. *Biocell* **25**, 275-281.
- Spann, K. M., Cowley, J. A., Walker, P. J. und Lester, R. J. G.** (1997). A Yellow-Head-like Virus from *Penaeus monodon* cultured in Australia. *Diseases of Aquatic Organisms* **31**, 169-179.
-

- Spann, K. M., Donaldson, R. A., Cowley, J. A. und Walker, P. J.** (2000). Differences in the susceptibility of some penaeid prawn species to *Gill-Associated Virus* (GAV) infection. *Diseases of Aquatic Organisms* **42**, 221-225.
- Spann, K. M. und Lester, R. J. G.** (1996). *Baculovirus* of *Metapenaeus bennettiae* from the Moreton Bay region of Australia. *Diseases of Aquatic Organisms* **27**, 53-58.
- Spann, K. M. und Lester, R. J. G.** (1997). Viral diseases of penaeid shrimp with particular reference to four viruses recently found in shrimp from Queensland. *World Journal of Microbiology and Biotechnology* **13**, 419-426.
- Spann, K. M., McCulloch, R. J., Cowley, J. A., East, I. J. und Walker, P. J.** (2003). Detection of *Gill-Associated virus* (GAV) by in situ hybridization during acute and chronic infections of *Penaeus monodon* and *P. esculentus*. *Diseases of Aquatic Organisms* **56**, 1-10.
- Spann, K. M., Vickers, J. E. und Lester, R. J. G.** (1995). *Lymphoid-Organ Virus* of *Penaeus monodon* from Australia. *Diseases of Aquatic Organisms* **23**, 127-134.
- Spaziani, E., Jegla, T. C., Wang, W. L., Booth, J. A., Conolly, S. M., Conrad, C. C., Dewall, M. J., Sarno, C. M., Stone, D. K. und Montgomery, R.** (2001). Further studies on signalling pathways for ecdysteroidogenesis in crustacean y-organs. *American Zoologist* **41**, 418-429.
- Spotts, D.** (1981). Introducing *Macrobrachium rosenbergii*. *Freshwater and Marine Aquarium* **4**(7), 32-34 & 74-75.
- Sritunyalucksana, K., Lee, S. Y. und Söderhäll, K.** (2002). A beta-1,3-glucan binding protein from the black tiger shrimp, *Penaeus monodon*. *Developmental and Comparative Immunology* **26**, 237-245.
- Stangier, J., Hilbich, C., Beyreuther, K. und Keller, R.** (1987). Unusual cardioactive peptide (CCAP) from pericardial organs of the shore crab *Carcinus maenas*. *Proceedings - National Academy of Sciences USA* **84**, 575-579.
- Staples, D. J. und Heales, D. S.** (1991). Temperature and salinity optima for growth and survival of juvenile banana prawns *Penaeus merguensis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **154**, 251-274.
- Stensmyr, M. C., Erland, S., Hallberg, E., Wallen, R., Greenaway, P. und Hansson, B. S.** (2005). Insect-like olfactory adaptations in the terrestrial giant robber crab. *Current Biology* **15**, 116-121.
- Stentiford, G. D., Bateman, K. und Feist, S. W.** (2004). Pathology and ultrastructure of an *Intranuclear Bacilliform Virus* (IBV) infecting brown shrimp *Crangon crangon* (Decapoda: Crangonidae). *Diseases of Aquatic Organisms* **58**, 89-97.
- Stentiford, G. D. und Shields, J. D.** (2005). A review of the parasitic dinoflagellates *Hematodinium* species and *Hematodinium*-like infections in marine crustaceans. *Diseases of Aquatic Organisms* **66**, 47-70.
- Stepanyan, R., Hollins, B., Brock, S. E. und McClintock, T. S.** (2004). Primary culture of lobster (*Homarus americanus*) olfactory sensory neurons. *Chemical Senses* **29**, 179-187.
- Stewart, J. E., Arie, B. und Marks, L. J.** (2004a). Induced resistance to infection of lobsters *Homarus americanus* by *Aerococcus viridans* (var.) *homari*, the bacterium causing gaffkemia. *Diseases of Aquatic Organisms* **62**, 197-204.
- Stewart, J. E., Cornick, J. W., Zwicker, B. M. und Arie, B.** (2004b). Studies on the virulence of *Aerococcus viridans* (var.) *homari*, the causative agent of gaffkemia, a fatal disease of homarid lobsters. *Diseases of Aquatic Organisms* **60**, 149-155.
- Storch, V. und Welsch, U.** (2003). Systematische Zoologie: Spektrum Akadem. Verlag; 6. Auflage 2003, 853 Seiten.
-

- Storch, V. und Welsch, U.** (2005). Kurzes Lehrbuch der Zoologie: Spektrum Akadem. Verlag; 8. Auflage 2005, 672 Seiten.
- Street, D. A. und Sprague, V.** (1974). A new species of *Pleistophora* (Microsporida: Pleistophoridae) parasitic in the shrimp *Palaemonetes pugio*. *Journal of Invertebrate Pathology* **23**, 153-156.
- Stuck, K. C., Stuck, L. M., Overstreet, R. M. und Wang, S. Y.** (1996). Relationship between BP (*Baculovirus penaei*) and energy reserves in larval and postlarval Pacific white shrimp *Penaeus vannamei*. *Diseases of Aquatic Organisms* **24**, 191-198.
- Styrishave, B., Aagaard, A. und Andersen, O.** (1999). In situ studies on physiology and behaviour in two colour forms of the shore crab *Carcinus maenas* in relation to season. *Marine Ecology Progress Series* **189**, 221-231.
- Styrishave, B., Petersen, M. F. und Andersen, O.** (2000). Influence of cadmium accumulation and dietary status on fatty acid composition in two colour forms of shore crabs, *Carcinus maenas*. *Marine Biology* **137**, 423-433.
- Styrishave, B., Rewitz, K. und Andersen, O.** (2004). Frequency of moulting by shore crabs *Carcinus maenas* (L.) changes their colour and their success in mating and physiological performance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **313**, 317-336.
- Sudha, P. M., Mohan, Shankar, K. M. und Hedge, A.** (1998). Relationship between *White Spot Syndrome Virus* infection and clinical manifestation in Indian cultured penaeid shrimps. *Aquaculture* **167**, 95-101.
- Sulkin, S. D. und Van Heukelem, W. F.** (1986). Variability in the length of the megalopal stage and its consequence to dispersal and recruitment in the portunid crab *Callinectes sapidus* Rathbun. *Bulletin of Marine Science*.
- Sumner, J. und Ross, T.** (2002). A semi-quantitative seafood safety risk assessment. *International Journal of Food Microbiology* **77**, 55-59.
- Sung, H. H., Hsu, F., Chen, C. K., Ting, Y. Y. und Chao, W. L.** (2001). Relationships between disease outbreak in cultured tiger shrimp (*Penaeus monodon*) and the composition of *Vibrio* communities in pond water and shrimp hepatopancreas during cultivation. *Aquaculture* **192**, 101-110.
- Sung, H. H., Kou, G. H. und Song, Y. L.** (1994). Vibriosis resistance induced by glucan treatment in tiger shrimp (*Penaeus monodon*). *Fish Pathology* **29**, 11-17.
- Sung, H. H. und Song, Y. L.** (1996). Tissue location of *Vibrio* antigen delivered by immersion to tiger shrimp (*Penaeus monodon*). *Aquaculture* **145**, 41-54.
- Sung, H. H., Yang, Y. L. und Song, Y. L.** (1996). Enhancement of microbicidal activity in the tiger shrimp *Penaeus monodon* via immunostimulation. *Journal of Crustacean Biology* **16**, 278-284.
- Tamm, G. R. und Cobb, J. S.** (1976). Diel ecdysis rhythms in juvenile lobsters *Homarus americanus*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **33**, 819-821.
- Tang, K. F. und Lightner, D. V.** (2001). Detection and quantification of *Infectious Hypodermal and Hematopoietic Necrosis Virus* in penaeid shrimp by real-time PCR. *Diseases of Aquatic Organisms* **44**, 79-85.
- Tang, K. F. und Lightner, D. V.** (2002). Low sequence variation among isolates of *Infectious Hypodermal and Hematopoietic Necrosis Virus* (IHHNV) originating from Hawaii and the Americas. *Diseases of Aquatic Organisms* **49**, 93-97.
- Tang, K. F. und Lightner, D. V.** (2005). Phylogenetic analysis of *Taura syndrome Virus* isolates collected between 1993 and 2004 and virulence comparison between two isolates representing different genetic variants. *Virus Research* **112**, 69-76.
-

- Tang, K. F., Poulos, B. T., Wang, J., Redman, R. M., Shih, H. H. und Lightner, D. V.** (2003). Geographic variations among *Infectious Hypodermal and Hematopoietic Necrosis Virus (IHHNV)* isolates and characteristics of their infection. *Diseases of Aquatic Organisms* **53**, 91-99.
- Tankersley, R. A., Bullock, T. M., Forward, R. B. und Rittschof, D.** (2002). Larval release behaviors in the blue crab *Callinectes sapidus*: role of chemical cues. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **273**, 1-14.
- Tankersley, R. A., Wieber, M. G., Sigala, M. A. und Kachurak, K. A.** (1998). Migratory behaviour of ovigerous blue crabs *Callinectes sapidus*: evidence for selective tidal-stream transport. *The Biological Bulletin* **195**, 168-173.
- Tapay, L. M., Nadala, E. C., Jr. und Loh, P. C.** (1997). *Yellow Head Virus*: a rhabdovirus-like pathogen of penaeid shrimp. *Diseases of Aquatic Organisms* **31**, 141-146.
- Tapay, L. M., Nadala, E. C., Jr. und Loh, P. C.** (1999). A polymerase chain reaction protocol for the detection of various geographical isolates of *White Spot Virus*. *The Journal of Virological Methods* **82**, 39-43.
- Tarsi, R. und Pruzzo, C.** (1999). Role of surface proteins in *Vibrio cholerae* attachment to chitin. *Applied and Environmental Microbiology* **65**, 1348-1351.
- Taylor, A. C.** (1976). The respiratory responses of *Carcinus maenas* to declining oxygen tension. *Journal of Experimental Biology* **65**, 309-322.
- Taylor, A. C., Field, R. H. und Parslow-Williams, P. J.** (1996). The effects of *Hematodinium sp.*-infection on aspects of the respiratory physiology of the Norway lobster, *Nephrops norvegicus* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **207**, 217-228.
- Taylor, H. H. und Greenaway, P.** (2002). Osmoregulation in the terrestrial Christmas Island red crab *Gecarcoidea natalis* (Brachyura: Gecarcinidae): modulation of branchial chloride uptake from the urine. *Journal of Experimental Biology* **205**, 3251-3260.
- Terwilliger, N. B., Dangott, L. und Ryan, M.** (1999). Cryptocyanin, a crustacean molting protein: evolutionary link with arthropod hemocyanins and insect hexamerins. *Proceedings - National Academy of Sciences USA* **96**, 2013-2018.
- Terwilliger, N. B., Ryan, M. C. und Towle, D.** (2005). Evolution of novel functions: cryptocyanin helps build new exoskeleton in *Cancer magister*. *Journal of Experimental Biology* **208**, 2467-2474.
- Thompson, A. B.** (1985). Analysis of *Profilicollis botulus* (Acanthocephala: Echinorhynchidae) burdens in the shore crab, *Carcinus maenas*. *Journal of Animal Ecology* **54**, 595-604.
- Thompson, J. R., Randa, M. A., Marcelino, L. A., Tomita-Mitchell, A., Lim, E. und Polz, M. F.** (2004). Diversity and dynamics of a north atlantic coastal *Vibrio* community. *Applied and Environmental Microbiology* **70**, 4103-4110.
- Thörnquist, P. O. und Söderhäll, K.** (1993). *Psorospermium haeckeli* and its interaction with the crayfish defence system. *Aquaculture* **117**, 205-213.
- Thune, R. L., Hawke, J. P. und Siebeling, R. J.** (1991). Vibriosis in the red swamp crawfish. *Journal of Aquatic Animal Health* **3**, 188-191.
- Thurberg, F. P., Dawson, M. A. und Collier, R. S.** (1973). Effects of copper and cadmium on osmoregulation and oxygen consumption in two species of estuarine crabs. *Marine Biology* **23**, 171-175.
- Tidwell, J. H., Coyle, S. D., Bright, L. A., van Arnum, A. und Weibel, C.** (2003). The effects of size grading and length of nursery period on growth and population structure of freshwater prawns stocked in temperate zone ponds with added substrates. *Aquaculture* **218**, 209-218.
-

- Tidwell, J. H., D'Abramo, L. R., Coyle, S. D. und Yasharian, D.** (2005). Overview of recent research and development in temperate culture of the freshwater prawn (*Macrobrachium rosenbergii* De Man) in the South Central United States. *Aquaculture Research* **36**, 264-277.
- Tkach, V. V.** (1994). Description of cysticeroid of *Coronacanthus vassilevi* Genov, 1980 (Cestoda: Hymenolepididae). *Parasite* **1**, 161-165.
- Thusty, M. und Hyland, C.** (2005). Astaxanthin deposition in the cuticle of juvenile American lobster (*Homarus americanus*): implications for phenotypic and genotypic coloration. *Marine Biology* **147**, 113-119.
- Tonguthai, K.** (1997). Diseases of the freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii*. *AAHRI Newsletter Article*, 1-8.
- Tookwinas, S. und Keeratviriyaporn.** (2004). HACCP in shrimp farming. *Aquaculture Asia* **9**, 29-48.
- Toubiana, M., Guelorget, O., Bouchereau, J. L., Lucien-Brun, H. und Marques, A.** (2004). Microsporidians in penaeid shrimp along the west coast of Madagascar. *Diseases of Aquatic Organisms* **58**, 79-82.
- Toumanoff, C.** (1966). Infections bacteriennes chez les ecrevisses. Deuxieme note: *Citrobacter*, *Enterobacter*. *Bull. Fr. Piscic.* **221**, 117-133.
- Towle, D. und Weihrauch, D.** (2001). Osmoregulation by gills of euryhaline crabs: molecular analysis of transporters. *American Zoologist* **41**, 770-780.
- Towle, D. W., Paulsen, R. S., Weihrauch, D., Kordylewski, M., Salvador, C., Lignot, J. H. und Spanings-Pierrot, C.** (2001). Na⁺/K⁺-ATPase in gills of the blue crab *Callinectes sapidus*: cDNA sequencing and salinity-related expression of alpha-subunit mRNA and protein. *Journal of Experimental Biology* **204**, 4005-4012.
- Towle, D. W., Rushton, M. E., Heidysch, D., Magnani, J. J., Rose, M. J., Amstutz, A., Jordan, M. K., Shearer, D. W. und Wu, W. S.** (1997). Sodium/proton antiporter in the euryhaline crab *Carcinus maenas*: molecular cloning, expression and tissue distribution. *Journal of Experimental Biology* **200**, 1003-1014.
- Tresher, R. E., Werner, M., Hoeg, J., Svane, I., Glenner, H., Murphy, N. E. und Wittwer, C.** (2000). Developing the options for managing marine pests: specificity trials on the parasitic castrator, *Sacculina carcini*, against the European crab, *Carcinus maenas*, and related species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **254**, 37-51.
- Trussel, G. C.** (2000). Predator-induced plasticity and morphological trade-offs in latitudinally separated populations of *Littorina obtusata*. *Evolutionary Ecology Research* **2**, 803-822.
- Tu, C., Huang, H. T., Chuang, S. H., Hsu, J. P., Kuo, S. T., Li, N. J., Hs, T. L., Li, M. C. und Lin, S. Y.** (1999). Taura syndrome in Pacific white shrimp *Penaeus vannamei* cultured in Taiwan. *Diseases of Aquatic Organisms* **38**, 159-161.
- Tudge, C. C.** (1991). Spermatophore diversity within and among the hermit crab families, Coenobitidae, Diogenidae, and Paguridae (Paguroidea, Anomura, Decapoda). *The Biological Bulletin* **181**, 238-247.
- Tudge, C. C.** (1997). Phylogeny of the Anomura (Decapoda, Crustacea). Spermatozoa and spermatophore morphological evidence. *Contributions to Zoology* **67**, 125-141.
- Tudge, C. C.** (1999). Ultrastructure of the spermatophore lateral ridge in hermit crabs (Decapoda, Anomura, Paguroidea). *Crustaceana* **72**, 77-84.
- Turner, H. M.** (1985). Pathogenesis of *Alloglossoides caridicola* (Trematoda) infection in the antennal glands of the crayfish *Procambarus acutus*. *Journal of Wildlife Diseases* **21**, 459-61.
- Ulrich, I.** (1998). Populationsgenetische und verhaltensbiologische Untersuchungen am Helgoländer Hummer, *Homarus gammarus* (L.). *Alfred Wegner Institut*, 176.
-

- Unestam, T.** (1972). On the host range and origin of the crayfish plague fungus. Report Institute of the Freshwater Research Drottningholm 52, 192-198
- Unestam, T.** (1976). Defence reactions in and susceptibility of Australian and New Guinean freshwater crayfish to European-crayfish-plague fungus. *Australian Journal for Experimental Biology and Medical Science* **53**, 349-359.
- Unestam, T. und Weiss, D. W.** (1970). The host-parasite relationship between freshwater crayfish and the crayfish disease fungus *Aphanomyces astaci*: responses to infection by a susceptible and a resistant species. *Journal for General Microbiology* **60**, 77-90.
- Utz, L. R. und Coats, D. W.** (2005). Spatial and temporal patterns in the occurrence of peritrich ciliates as epibionts on calanoid copepods in the Chesapeake Bay, USA. *Journal of Eukaryotic Microbiology* **52**, 236-244.
- Valdimarsson, G., Einarsson, H., Gudbjornsdottir, B. und Magnusson, H.** (1998). Microbiological quality of Icelandic cooked-peeled shrimp (*Pandalus borealis*). *International Journal of Food Microbiology* **45**, 157-161.
- van de Braak, C. B., Botterblom, M. H., Taverne, N., van Muiswinkel, W. B., Rombout, J. H. und van der Knaap, W. P.** (2002). The roles of haemocytes and the lymphoid organ in the clearance of injected *Vibrio* bacteria in *Penaeus monodon* shrimp. *Fish and Shellfish Immunology* **13**, 293-309.
- van Gool, T. und Dankert, J.** (1995). Human microsporidiosis: Clinical, diagnostic and therapeutic aspects of an increasing infection. *Clinical Microbiology and Infection* **1**, 75-85.
- van Spreekens, K. J. A.** (1985). Determination of *Shigella flexneri* in Asian shrimp. *Antonie van Leeuwenhoek* **51**, 529.
- Varley, D. und Greenaway, P.** (1994). Nitrogenous excretion in the terrestrial carnivorous crab *Geograpsus grayi*: site and mechanism of excretion. *Journal of Experimental Biology* **190**, 179-193.
- Vaseeharan, B. und Ramasamy, P.** (2003). Control of pathogenic *Vibrio* spp. by *Bacillus subtilis* BT23, a possible probiotic treatment for black tiger shrimp *Penaeus monodon*. *Letters in Applied Microbiology* **36**, 83-87.
- Vavra, J., Barker, R. J. und Vivares, C. P.** (1981). A scanning electron microscope study of a microsporidian with a pansporoblast: *Thelohania maenadis*. *Journal of Invertebrate Pathology* **37**, 47-53.
- Veldhuizen, T.** (1997). First annual IEP monitoring survey of the Chinese mitten crab in the Delta and Suisun Marsh. *IEP Newsletter* **10**, 21-22.
- Veldhuizen, T. und Hieb, K.** (1998a). What differences can one crab species make? The ongoing tale of the Chinese mitten crab and the San Francisco Estuary. *Outdoor California* **59**, 19-21.
- Veldhuizen, T. und Hieb, K.** (1998b). What's new on the mitten crab front? *IEP Newsletter* **11**, 43.
- Veldhuizen, T. und Stanish, S.** (1999). Overview of the life history, distribution, abundance, and impacts of the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis*. California Dept. of Water Resources, Environmental Studies Office, California, Sacramento.
- Vennerström, P., Söderhäll, K. und Cerenius, L.** (1998). The origin of two crayfish plague (*Aphanomyces astaci*) epizootics in Finland on noble crayfish, *Astacus astacus*. *Annales Zoologici Fennici* **35**, 43-46.
- Vetvicka, V. und Sima, P.** (2004). β -Glucan in invertebrates. *Invertebrate Survival Journal* **1**, 60-65.
-

- Vey, A. (1986). Disease problems during aquaculture of freshwater crustacea. *Freshwater crayfish* **6**, 212-222.
- Vickers, J. E., Webb, R. und Young, P. R. (2000). *Monodon Baculovirus* from Australia: ultrastructural observations. *Diseases of Aquatic Organisms* **39**, 169-176.
- Vidal-Martinez, V. M., Jimenez-Cueto, A. M. und Sima-Alvarez, R. (2002). Parasites and symbionts of native and cultured shrimps from Yucatan, Mexico. *Journal of Aquatic Animal Health* **14**, 57-64.
- Vincent, A. G., Breland, V. M. und Lotz, J. M. (2004). Experimental infection of pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei* with necrotizing hepatopancreatitis (NHP) bacterium by per os exposure. *Diseases of Aquatic Organisms* **61**, 227-233.
- Vivares, C. P. und Cuq, J. L. (1981). Physiological and metabolic variations in *Carcinus mediterraneus* (Crustacea:Decapoda) parasitized by *Thelohania maenadis* (Microspora: Microsporidia): An ecophysiological approach. *Journal of Invertebrate Pathology* **37**, 38-46.
- Vogan, C. L., Costa-Ramos, C. und Rowley, A. F. (2002). Shell disease syndrome in the edible crab, *Cancer pagurus* - isolation, characterization and pathogenicity of chitinolytic bacteria. *Microbiology* **148**, 743-754.
- Vogt, G. (1996). Cytopathology of Bay of Piran Shrimp Virus (BPSV), a new crustacean virus from the Mediterranean Sea. *Journal of Invertebrate Pathology* **68**, 239-245.
- Vogt, G. und Rug, M. (1995). Microscopy anatomy and histochemistry of the crayfish parasite *Psorospermium haeckeli*. *Diseases of Aquatic Organisms* **21**, 79-90.
- Vogt, G. und Rug, M. (1999). Life stages and tentative life cycle of *Psorospermium haeckeli*, a species of the novel DRIPs clade from the animal-fungal dichotomy. *Journal of Experimental Zoology* **283**, 31-42.
- Voloch, C. M., Freire, P. R. und Russo, C. A. (2005). Molecular phylogeny of penaeid shrimps inferred from two mitochondrial markers. *Genetics and Molecular Research* **4**, 668-674.
- Vranckx, R. und Durliat, M. (1981). Encapsulation of *Psorospermium haeckeli* by the haemocytes of *Astacus leptodactylus*. *Cellular and Molecular Life Science* **37**, 40-42.
- Wachter, B. und McMahan, B. (1996). Haemolymph flow distribution, cardiac performance and ventilation during moderate walking activity in *Cancer magister* (Dana) (Decapoda, Crustacea). *Journal of Experimental Biology* **199**, 627-633.
- Wachter, B., Sartoris, F. J., Ouml und Rtner, H. O. (1997). The anaerobic endproduct lactate has a behavioural and metabolic signalling function in the shore crab. *Journal of Experimental Biology* **200**, 1015-1024.
- Wahle, R. A. und Steneck, R. S. (1991). Recruitment habitats and nursery grounds of the American lobster *Homarus americanus*: a demographic bottleneck? *Marine Ecology Progress Series* **69**, 231-243.
- Wallace, J. C. (1973). Feeding, starvation and metabolic rate in the shore crab *Carcinus maenas*. *Marine Biology (Historical Archive)* **20**, 277-281.
- Wang, C. H., Lo, C. F., Leu, J. H., Chou, C. M., Yeh, P. Y., Chou, H. Y., Tung, M. C., Chang, C. F., Su, M. S. und Kou, G. H. (1995). Purification and genomic analysis of *Baculovirus* associated with White Spot Syndrome (WSBV) of *Penaeus monodon*. *Diseases of Aquatic Organisms* **23**, 239-242.
- Wang, C. H., Lotz, J. M. und Hong, C. (1996). Development of a PCR procedure for the detection of *Baculovirus penaei* in shrimp. *Diseases of Aquatic Organisms* **25**, 123-131.
-

- Wang, L. U. und Chen, J. C.** (2005). The immune response of white shrimp *Litopenaeus vannamei* and its susceptibility to *Vibrio alginolyticus* at different salinity levels. *Fish and Shellfish Immunology* **18**, 269-278.
- Wang, Q., Nunan, L. M. und Lightner, D. V.** (2000a). Identification of genomic variations among geographic isolates of *White Spot Syndrome Virus* using restriction analysis and southern blot hybridization. *Diseases of Aquatic Organisms* **43**, 175-181.
- Wang, W. und Gu, Z.** (2002). Rickettsia-like organism associated with tremor disease and mortality of the Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis*. *Diseases of Aquatic Organisms* **48**, 149-153.
- Wang, W., Wen, B., Gasparich, G. E., Zhu, N., Rong, L., Chen, J. und Xu, Z.** (2004). A *spiroplasma* associated with tremor disease in the Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*). *Microbiology* **150**, 3035-3040.
- Wang, Y. G., Lee, K. L., Najiah, M., Shariff, M. und Hassan, M. D.** (2000b). A new bacterial white spot syndrome (BWSS) in cultured tiger shrimp *Penaeus monodon* and its comparison with white spot syndrome (WSS) caused by virus. *Diseases of Aquatic Organisms* **41**, 9-18.
- Wang, Y. T., Liu, W., Seah, J. N., Lam, C. S., Xiang, J. H., Korzh, V. und Kwang, J.** (2002). *White Spot Syndrome Virus* (WSSV) infects specific hemocytes of the shrimp *Penaeus merguensis*. *Diseases of Aquatic Organisms* **52**, 249-259.
- Weihrauch, D., Morris, S. und Towle, D. W.** (2004). Ammonia excretion in aquatic and terrestrial crabs. *Journal of Experimental Biology* **207**, 4491-4504.
- Weihrauch, D., Ziegler, A., Siebers, D. und Towle, D. W.** (2002). Active ammonia excretion across the gills of the green shore crab *Carcinus maenas*: participation of Na⁺/K⁺-ATPase, V-type H⁺-ATPase and functional microtubules. *Journal of Experimental Biology* **205**, 2765-2775.
- Weiss, L. M.** (2001). Microsporidia: emerging pathogenic protists. *Acta Tropica* **78**, 89-102.
- Wekell, J. C., Gauglitz, E. J., Barnett, H. J., Hatfield, C. L. und Eklund, M.** (1994). The occurrence of domoic acid in razor clams (*Siliqua patula*), Dungeness crab (*Cancer magister*), and anchovies (*Engraulis mordax*). *Journal of Shellfish Research* **13**, 587-593.
- Welch, J. M. und Forward, R. B.** (2001). Flood tide transport of blue crab, *Callinectes sapidus*, postlarvae: behavioral responses to salinity and turbulence. *Marine Biology* **139**, 911-918.
- Wheatly, M. G., McMahon, B., Burggren, W. W. und Pinder, A. W.** (1986). Haemolymph acid-base, electrolyte and gas status during sustained voluntary activity in the land hermit crab (*Coenobita compressus*). *Journal of Experimental Biology* **125**, 225-243.
- Whipp, M. J., Davis, J. M., Lum, G., de Boer, J., Zhou, Y., Bearden, S. W., Petersen, J. M., Chu, M. C. und Hogg, G.** (2003). Characterization of a novicida-like subspecies of *Francisella tularensis* isolated in Australia. *Journal of Medical Microbiology* **52**, 839-842.
- Wickham, D. E.** (1979). Predation by the nemertean *Carcinonemertes errans* on eggs of the Dungeness crab *Cancer magister*. *Marine Biology* **55**, 45-53.
- Wilde, J. E., Linton, S. M. und Greenaway, P.** (2004). Dietary assimilation and the digestive strategy of the omnivorous anomuran land crab *Birgus latro* (Coenobitidae). *Journal of Comparative Physiology B - Biochemistry* **174**, 299-308.
- Wilder, M. N., Yang, W. J., Huong, D. T. T. und Maeda, M.** (1999). Reproductive mechanisms in the giant freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii*, and cooperative research to improve seed production technology in the Mekong Delta region of Vietnam. *U. S. - Japan Cooperative Program in Natural Resources*, 149-156.
-

- Wilkins, J.** (1997). Possible mechanisms of control of vascular resistance in the lobster *Homarus americanus*. *Journal of Experimental Biology* **200**, 487-493.
- Wilkins, J., Davidson, G. und Cavey, M.** (1997). Vascular peripheral resistance and compliance in the lobster *Homarus americanus*. *Journal of Experimental Biology* **200**, 477-485.
- Willis, C., Booth, H., Westacott, S. und Hawtin, P.** (1999). Detection of antibacterial agents in warm water prawns. *Commun. Dis. Public Health* **2**, 210-214.
- Wilson, K. A., Heck, K. L. und Able, K. W.** (1987). Juvenile blue crab, *Callinectes sapidus*, survival: an evaluation of eelgrass, *Zostera marina*, as refuge. *Fishery Bulletin* **85**, 53-58.
- Wolcott, D. L. und DeVries, M. C.** (1994). Offshore megalopae of *Callinectes sapidus*: depths of collection, molt stage and response to estuarine cues. *Marine Ecology Progress Series* **109**, 157-163.
- Wolcott, T. G.** (1992). Water and solute balance in the transition of land. *American Zoologist* **32**, 428-437.
- Wolf, F.** (1998). Red and green colour formes in the common shore crab *Carcinus maenas* (L.) (Crustacea: Brachyura: Portunidae): Theoretical predictions and empirical data. *Journal of Natural History* **32**, 1807-1812.
- Wong, H. C., Chen, M. C., Liu, S. H. und Liu, D. P.** (1999). Incidence of highly genetically diversified *Vibrio parahaemolyticus* in seafood imported from Asian countries. *International Journal of Food Microbiology* **52**, 181-188.
- Wong, P. K., Cheng, W. W., Wai, C. H. und Wong, C. N.** (1992). Comparative studies of water quality in two brackish ponds for shrimp cultivation in a salt marsh. *Environ. Pollution* **77**, 87-92.
- Wongteerasupaya, C., Sriurairatana, S., Vickers, J. E., Akrajarn, A., Boonsaeng, V., Panyim, S., Tassanakajon, A., Withyachumnarnkul, B. und Flegel, T. W.** (1995a). Yellow Head Virus of *Penaeus monodon* is an RNA -Virus. *Diseases of Aquatic Organisms* **22**, 45-50.
- Wongteerasupaya, C., Vickers, J. E., Sriurairatana, S., Nash, G., Akarajarn, A., Boonsaeng, V., Panyim, S., Tassanakajon, A., Withyachumnarnkul, B. und Flegel, T. W.** (1995b). A non-occluded, systemic *Baculovirus* that occurs in cells of ectodermal and mesodermal origin and causes high mortality in the black tiger prawn *Penaeus monodon*. *Diseases of Aquatic Organisms* **21**, 69-77.
- Wright, A. C., Hill, R. T., Johnson, J. A., Roghman, M. C., Colwell, R. R. und Morris, J. G., Jr.** (1996). Distribution of *Vibrio vulnificus* in the Chesapeake Bay. *Applied and Environmental Microbiology* **62**, 717-724.
- Xu, F. und McClintock, T. S.** (1999). A lobster phospholipase c-beta that associates with g-proteins in response to odorants. *Journal of Neuroscience* **19**, 4881-4888.
- Yamada, S. B.** (2001). Global invader: the european green crab: Corvallis, Oregon Sea Grant, Oregon State University.
- Yamada, S. B. und Becklund, M.** (2004). Status of the european green crab invasion. *Journal of Shellfish Research* **23**, 651.
- Yano, I., Kanna, R. A., Oyama, R. N. und Wyban, J. A.** (1988). Mating behaviour in the penaeid shrimp *Penaeus vannamei*. *Marine Biology* **97**, 171-175.
- Yu, C. J., Lin, Y. F., Chiang, B. L. und Chow, L. P.** (2003). Proteomics and immunological analysis of a novel shrimp allergen, Pen m 2. *The Journal of Immunology* **170**, 445-453.
- Zeng, C.** (1996). Synchronization of endogenous tidal vertical migration rhythms in laboratory-hatched larvae of the crab *Carcinus maenas*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **198**, 269-289.
-

- Zeng, C., Abello, P. und Naylor, E.** (1999). Endogenous tidal and semilunar moulting rhythms in early juvenile shore crabs *Carcinus maenas*. Implications for adapting to a high intertidal habitat. *Marine Ecology Progress Series* **191**, 257-266.
- Zeng, C. und Naylor, E.** (1996a). Endogenous tidal rhythms of vertical migration in field collected zoea-1 larvae of the shore crab *Carcinus maenas*: Implications for ebb tide offshore dispersal. *Marine Ecology Progress Series* **132**, 71-82.
- Zeng, C. und Naylor, E.** (1996b). Heritability of circatidal vertical migration rhythms in zoea larvae of the crab *Carcinus maenas* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **202**, 239-257.
- Zeng, C. und Naylor, E.** (1996c). Occurrence in coastal waters and endogenous tidal swimming rhythms of late megalopae of the shore crab *Carcinus maenas*: Implications for onshore recruitment. *Marine Ecology Progress Series* **136**, 69-79.
- Zeng, C., Naylor, E. und Abello, P.** (1997). Endogenous control of timing of metamorphosis in megalopae of the shore crab *Carcinus maenas*. *Marine Biology* **128**, 299-305.
- Zhainazarov, A. B. und Ache, B. W.** (1998). Na⁺-gated nonselective cation channel from lobster olfactory projection neurons. *Journal of Neurophysiology* **80**, 3387-3391.
- Zhainazarov, A. B., Doolin, R. E. und Ache, B. W.** (1998). Sodium-gated cation channel implicated in the activation of lobster olfactory receptor neurons. *Journal of Neurophysiology* **79**, 1349-1359.
- Zhang, T., Zhong-jie, L. und Cui, Y.** (2001). Survival, growth, sex ratio, and maturity of the Chinese Mitten Crab (*Eriocheir sinensis*) reared in a chinese pond. *Journal of Freshwater Ecology* **16**, 633-640.
- Zhuang, Z. und Ahearn, G. A.** (1998). Energized Ca²⁺ transport by hepatopancreatic basolateral plasma membranes of *Homarus americanus*. *Journal of Experimental Biology* **201**, 211-220.
-

15. Zitierte Rechtsmaterie

Verordnung (EWG) Nr. 2377/90

des Rates vom 26. Juni 1990 zur Schaffung eines Gemeinschaftsverfahrens für die Festsetzung von Höchstmengen für Tierarzneimittelrückstände in Nahrungsmitteln tierischen Ursprungs.

Amtsbl. der EG Nr. L224/1

Verordnung über die Behandlung von Lebensmitteln mit Elektronen-, Gamma-, und Röntgenstrahlen, Neutronen oder ultravioletten Strahlen (Lebensmittelbestrahlungsverordnung – LMBestrV) vom 14. Dezember 2000.

BGBl. I S. 2407

Entscheidung 2001/699/EG

der Kommission vom 19. September 2001 über Schutzmaßnahmen betreffend bestimmte für den menschlichen Verzehr bestimmte Fischerei- und Aquakulturerzeugnisse mit Ursprung in China und Vietnam.

Amtsbl. der EG Nr. L 251/11

Entscheidung 2002/994/EG

der Kommission vom 20. Dezember 2002 über Schutzmaßnahmen betreffend aus China eingeführte Erzeugnisse tierischen Ursprungs.

Amtsbl. der EG Nr. L 348/154

Verordnung (EG) Nr. 2073/2005

der Kommission vom 15. November 2005 über mikrobiologische Kriterien für Lebensmittel.

Amtsbl. der EG Nr. L 338/1

16. Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Osmoregulation bei terrestrischen Coenobiten. Aus: „Terrestrial adaptations in the anomura“, Peter Greenaway; Memoirs of the Museum of Victoria 60(1), 13-26, 2003.

Tabelle 2: Typ und Lokalisation der einzelnen Ionentransporter bei verschiedenen Crustaceen. Aus: „Ammonia excretion in aquatic and terrestrial crabs“, Weihrauch, D., Morris, S., Towle, D.W.; Journal of Experimental Biology 207, 4491-4504, 2004.

Tabelle 3: Konzentration von Ammoniak in der Haemolymphe bei ausgesuchten Crustaceenspezies. Aus: „Ammonia excretion in aquatic and terrestrial crabs“, Weihrauch, D., Morris, S., Towle, D.W.; Journal of Experimental Biology 207, 4491-4504, 2004.

Tabelle 4: Histologie der Cuticula während eines Häutungszyklus beim Hummer. Verändert und übersetzt, aus: "Pathologic cuticular changes of winter impoundment shell disease preceding and during intermoult in the American lobster, *Homarus americanus*." Smolowitz, R. M., R. A. Bullis, et al.; The Biological Bulletin 183, 1992: 99-112. Mit freundlicher Genehmigung von „Marine Biological Laboratory“, Woods Hole, Massachusetts.

Tabelle 5: Tabellarische Übersicht über die bei verschiedenen Crustaceenarten auslösenden Metamorphosestimuli. Verändert und übersetzt aus: „Delayed metamorphosis in decapod crustaceans: evidence and consequences.“ Anger, K., Gebauer, P., Paschke, K.; Revista Chilena de Historia Natural, 76, 2003: 169-175.

Tabelle 6: Minimale Hemmkonzentrationen verschiedener antibiotisch wirksamer Substanzen, die bei Vibrioinfektionen verwendet werden. Aus: Abraham: „Antibacterial marine bacterium deter luminous vibriosis in shrimp larvae“, Naga. The ICLARM Quaterly 27, 2004: 28-31.

Tabelle 7: Übersicht über digene Trematoden, die bei Crustaceen vorkommen können, deren geographische Verbreitung, Wirtsspezifität und Organtropismus. Verändert und übersetzt aus: Evans et al.: Aquaculture. Annual review of fish diseases. Volume 206, 2002: 57-135.

Tabelle 8: Übersicht über Acantocephaliden bei Crustaceen. Verändert und übersetzt aus: Evans et al.: Aquaculture. Annual review of fish diseases. Volume 206, 2002: 57-135.

Tabelle 9: Lebensmittelsicherheitskriterium für gekochte Krebs- und Weichtiere nach VO (EG) 2073/2005, (Eisgruber und Bülte, 2006).

Tabelle 10: Lebensmittelsicherheitskriterien (KbE/g oder ml) nach VO (EG) 2073/2005 für *Listeria (L.) monocytogenes* bei verzehrsfertigen Krebstiererzeugnissen, die a) die Vermehrung begünstigen können bzw.

b) die Vermehrung nicht begünstigen können (Eisgruber und Bülte, 2006).

Tabelle 11: Prozeßhygienekriterium (KbE/g) für Erzeugnisse von gekochten Krebs- und Weichtieren ohne Panzer bzw. Schale (VO (EG) 2073/2005)), (Eisgruber und Bülte, 2006).

Tabelle 12: Grenzwerte für potentiell pathogene/toxinogene Mikroorganismen

Tabelle 13: Toleranzwerte (KbE/g) für verschiedene Mikroorganismen

Tabelle 14: Vergleich der in den Fragebögen angegebenen Krankheitstherapien mit Therapievorschlügen aus wissenschaftlicher Literatur.

17. Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Quelle: Internet: www.people.freenet.de/biologie-web/evolution/krebse.htm

Abbildung 2: Aufbau eines Spaltbeines.

Quelle: Internet: www.people.freenet.de/biologie-web/evolution/krebse.htm

Abbildung 3: Darstellung des Kreislaufsystemes bei Artemiaarten. Die Pfeile zeigen die Richtung der oxygenierten (rot) und der deoxygenierten Haemolymphe (blau) im Herzen und innerhalb eines jeden Segmentes an.

Abbildung aus McMahon, mit ergänzender Beschriftung: „Control of cardiovascular function and its evolution in Crustacea.“ *Journal of Experimental Biology* 204, 2001: 923-932. Mit freundlicher Genehmigung der „Company of Biologists Ltd“, Cambridge.

Abbildung 4: Darstellung des Kreislaufsystems von *Limulus polyphemus*. A: Anteriorarterie; AA: Anteriorarterien; AMA: Anteriormarginalring, vorderer Marginalring; BC: branchiocardiale Gefäße; FA: frontale Anteriorarterie; H: Herz; HA: hepatische Arterie; LA: Lateralarterie; O: Ostien; P: Perikardialsinus; PMA: Posteriormarginalarterie/-system; RVA: rechter venöser Sammelsinus; SAA: abdominale Superiorarterie; VO: vestigial Ostium: verkümmerte, frontale Ostien; NS: Nervensystem.

Abbildung aus McMahon: „Control of cardiovascular function and its evolution in Crustacea.“ *Journal of Experimental Biology* 204, 2001: 923-932. Mit freundlicher Genehmigung der „Company of Biologists Ltd“, Cambridge.

Abbildung 5: Darstellung des Kreislaufsystems von decapoden Arten.

Abbildung aus McMahon: „Control of cardiovascular function and its evolution in Crustacea.“ *Journal of Experimental Biology* 204, 2001: 923-932. Mit freundlicher Genehmigung der „Company of Biologists Ltd“, Cambridge.

Abbildung 6: Darstellung der Kiemenhöhle bei *Birgus latro*.

Abbildung aus Farrelly et al.: „The morphology and vasculature of the respiratory organs of terrestrial hermit crabs (*Coenobita* and *Birgus*): gills, branchiostegal lungs and abdominal lungs.“ *Arthropod Structure & Development* 34, 2005: 63-87. Mit freundlicher Genehmigung von „Elsevier Ltd“, Oxford.

Abbildung 7: Branchiostegales Zirkulationssystem bei *Birgus latro*; die Pfeile verdeutlichen den Hämolympfluss.

Abbildung aus Farrelly et al., mit ergänzender Beschriftung: „The morphology and vasculature of the respiratory organs of terrestrial hermit crabs (*Coenobita* and *Birgus*): gills, branchiostegal lungs and abdominal lungs.“

Arthropod Structure & Development 34, 2005: 63-87. Mit freundlicher Genehmigung von „Elsevier Ltd“, Oxford.

Abbildung 8: Branchiostegales Zirkulationssystem bei Brachyuren.

Abbildung aus Farrelly et al., mit ergänzender Beschriftung: „The morphology and vasculature of the respiratory organs of terrestrial hermit crabs (*Coenobita* and *Birgus*): gills, branchiostegal lungs and abdominal lungs.“ Arthropod Structure & Development 34, 2005: 63-87. Mit freundlicher Genehmigung von „Elsevier Ltd“, Oxford.

Abbildung 9: Darstellung der Kiemenlamellen.

Abbildung aus: Farelly et al., modifiziert, mit ergänzender Beschriftung: „Morphology and ultrastructure of the gills of terrestrial crabs (Crustacea, Gecarcinidae and Grapsidae): Adaptions for air-breathing.“ Zoomorphology 112, 1992: 39-49.

Abbildung 10: Darstellung einer Kiemenlamelle.

Abbildung aus: Farelly et al., modifiziert, mit ergänzender Beschriftung: „Morphology and ultrastructure of the gills of terrestrial crabs (Crustacea, Gecarcinidae and Grapsidae): Adaptions for air-breathing.“ Zoomorphology 112, 1992: 39-49.

Abbildung 11: Darstellung des großen afferenten Kiemengefäßes, das Haemolympe basal in jede Lamelle transportiert.

Abbildung aus: Farelly et al., modifiziert; „Morphology and ultrastructure of the gills of terrestrial crabs (Crustacea, Gecarcinidae and Grapsidae): Adaptions for air-breathing.“ Zoomorphology 112, 1992: 39-49.

Abbildung 12: Schematische Darstellung der Vaskularisation der Abdominallungen bei Coenobiten.

Abbildung aus Farrelly et al., modifiziert, mit ergänzender Beschriftung: „The morphology and vasculature of the respiratory organs of terrestrial hermit crabs (*Coenobita* and *Birgus*): gills, branchiostegal lungs and abdominal lungs.“

Arthropod Structure & Development 34, 2005: 63-87. Mit freundlicher Genehmigung von „Elsevier Ltd“, Oxford.

Abbildung 13: Schematische Darstellung eines Longitudinalschnittes der Abdominallungen im Bereich der afferenten Äste (AG), die efferente Anteile (EG) umgreifen.

Abbildung aus Farrelly et al., modifiziert, mit ergänzender Beschriftung: „The morphology and vasculature of the respiratory organs of terrestrial hermit crabs (*Coenobita* and *Birgus*): gills, branchiostegal lungs and abdominal lungs.“

Arthropod Structure & Development 34, 2005: 63-87. Mit freundlicher Genehmigung von „Elsevier Ltd“, Oxford.

Abbildung 14: Mitteldarmdrüse; E: E-Zellen, R: R-Zellen, B: B-Zellen, F-Zellen werden durch die weißen Pfeile dargestellt.

Abbildung: Dillaman et al., modifiziert: „Role of the midgut gland in purine excretion in the robber crab, *Birgus latro* (Anomura: Coenobitidae).“ Journal of Morphology 241, 1999: 227-235.

Abbildung 15: Schematische Darstellung einer Spermatophore von *Birgus latro*, Anomura, Coenobita, Decapoda.

Abbildung aus Tudge, mit ergänzender Beschriftung: „Spermatophore diversity within and among the hermit crab families, Coenobitidae, Diogenidae, and Paguridae (Paguroidea, Anomura, Decapoda).“ The Biological Bulletin 181, 1991: 238-247. Mit freundlicher Genehmigung vom „Marine Biological Laboratory“, Woods Hole, Massachusetts.

Abbildung 16: Schematische Darstellung einer Spermatophore von *Coenobita brevimanus*. Abbildung aus Tudge : „Spermatophore diversity within and among the hermit crab families, Coenobitidae, Diogenidae, and Paguridae (Paguroidea, Anomura, Decapoda).“ The Biological Bulletin 181, 1991: 238-247. Mit freundlicher Genehmigung vom „Marine Biological Laboratory“, Woods Hole, Massachusetts.

Abbildung 17: Schematische Darstellung einer Spermatophore von *Calcinus latens*, Diogenidae.

Abbildung aus Tudge: „Spermatophore diversity within and among the hermit crab families, Coenobitidae, Diogenidae, and Paguridae (Paguroidea, Anomura, Decapoda).“ The Biological Bulletin 181, 1991: 238-247. Mit freundlicher Genehmigung vom „Marine Biological Laboratory“, Woods Hole, Massachusetts.

Abbildung 18: Schematische Darstellung einer Spermatophore mit zweigeteilter Ampulle von *Dardanus lagopodes*, Diogenidae.

Abbildung aus Tudge: „Spermatophore diversity within and among the hermit crab families, Coenobitidae, Diogenidae, and Paguridae (Paguroidea, Anomura, Decapoda).“ The Biological Bulletin 181, 1991: 238-247. Mit freundlicher Genehmigung vom „Marine Biological Laboratory“, Woods Hole, Massachusetts.

Abbildung 19: Schematische Darstellung einer Spermatophore von *Pagurus hirtimanus*, Paguridae.

Abbildung aus Tudge, mit ergänzender Beschriftung: „Spermatophore diversity within and among the hermit crab families, Coenobitidae, Diogenidae, and Paguridae (Paguroidea, Anomura, Decapoda).“ The Biological

Bulletin 181, 1991: 238-247. Mit freundlicher Genehmigung vom „Marine Biological Laboratory“, Woods Hole, Massachusetts.

Abbildung 20: Schematische Darstellung einer Antennule.

Abbildung: Stensmyr et al., mit ergänzender Beschriftung: „Insect-like olfactory adaptations in the terrestrial Giant Robber Crab.“ *Current Biology* 15, 2005: 116-121. Mit freundlicher Genehmigung von „Elsevier Ltd“, Oxford.

Abbildung 21: Schematische Darstellung der Ventralseite des Flagellums.

Abbildung: Stensmyr et al., mit ergänzender Beschriftung: „Insect-like olfactory adaptations in the terrestrial Giant Robber Crab.“ *Current Biology* 15, 2005: 116-121. Mit freundlicher Genehmigung von „Elsevier Ltd“, Oxford.

Abbildung 22: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme der Unterseite des Flagellums.

Abbildung: Stensmyr et al., mit ergänzender Beschriftung: „Insect-like olfactory adaptations in the terrestrial Giant Robber Crab.“ *Current Biology* 15, 2005: 116-121. Mit freundlicher Genehmigung von „Elsevier Ltd“, Oxford.

Abbildung 23: Schematische Darstellung der Aesthetasken mit ihrer Innervation. A: Die Außenseite der Aesthetasken wird von einer dünnen, permeablen Cuticula bedeckt. Die des Flagellums zugewandte Seite ist mit einer dicken Cuticula versehen

B: Sensorische Nervenfasern, die von der Cuticula ausgehen, „outer dendritic segment“

C: Lymphraum, der als Rezeptor fungiert

D: Dendriten, die von den sensorischen Neuronen, „basal cell bodies“ ausgehen und als „inner dendritic segment“ bezeichnet werden

E: „basal cell bodies“, 30-50 Neuronen.

Abbildung: Stensmyr et al., mit ergänzender Beschriftung: „Insect-like olfactory adaptations in the terrestrial Giant Robber Crab.“ *Current Biology* 15, 2005: 116-121. Mit freundlicher Genehmigung von „Elsevier Ltd“, Oxford.

Abbildung 24: Ableitung im Elektroantennogramm nach Reizauslösung.

I: Initiale, schnelle Depolarisation; II: Rückkehr zu Basalwerten;

III: Hyperpolarisation; IV: Rückkehr zu Basalwerten.

Abbildung: Stensmyr et al.: „Insect-like olfactory adaptations in the terrestrial Giant Robber Crab.“ *Current Biology* 15, 2005: 116-121. Mit freundlicher Genehmigung von „Elsevier Ltd“, Oxford.

Abbildung 25: Schematische Darstellung des Aufbaus des Augenstiels.

Abbildung: Escamilla-Chimal et al., mit ergänzender Beschriftung: „Daily variations in crustacean hyperglycaemic hormone and serotonin immunoreactivity during the development of crayfish.“ *Journal of Experimental Biology* 204, 2001: 1073-1081. Mit freundlicher Genehmigung der „Company of Biologists Ltd“, Cambridge.

Abbildung 26: Schematische Darstellung eines Ommatidiums.

Abbildung verändert nach Storch, Welsch: „Kurzes Lehrbuch der Zoologie“, 8. Auflage, 2005.

Abbildung 27: Schematische Übersicht über die Abwehrmechanismen bei Crustaceen; verändert nach Bangyeekhun, E.: „Parasite on crayfish, characterisation of their pathogens, host interactions and diversity.“ Dissertation for the degree of doctor of philosophy in comparative physiology presented at Uppsala University, 2002, 46 pages.

Abbildung 28: Zusammenhang zwischen Glukose, Pyruvat und Laktat.

Abbildung 29: Modell einer osmoregulatorisch tätigen epithelialen Kiemenzelle einer marinen Krabbe und Basismodell für terrestrisch lebende Crustaceen marinen Ursprungs. Basismodell für die Osmoregulation bei *Birgus latro*.

Abbildung verändert nach Weihrauch et al.: „Ammonia excretion in aquatic and terrestrial crabs.“ *Journal of Experimental Biology* 207, 2004: 4491-4504.

Abbildung 30: Modell der Osmoregulation bei euryhalinen Krebsen.

Abbildung verändert nach Weihrauch et al.: „Ammonia excretion in aquatic and terrestrial crabs.“ *Journal of Experimental Biology* 207, 2004: 4491-4504.

Abbildung 31: Darstellung der Osmoregulation bei Süßwasserkrebsen mit Beteiligung der Antennendrüsen. A: Antennendrüse, B: epitheliale Kiemenzelle.

Abbildung verändert nach Weihrauch et al.: „Ammonia excretion in aquatic and terrestrial crabs.“ *Journal of Experimental Biology* 207, 2004: 4491-4504.

Abbildung 32: Kreislauf der Stickstoffauscheidung.

Abbildung 33: Schematische Darstellung der Ausscheidung bei Crustaceen.

Abbildung verändert nach Weihrauch et al.: „Ammonia excretion in aquatic and terrestrial crabs.“ *Journal of Experimental Biology* 207, 2004: 4491-4504.

Abbildung 34: Übersicht über die Herkunft der Atome des Purinringes.

Abbildung 35: Abbau der Purinbasen zu Urat und Urea.

Abbildung 36: Darstellung der Ammoniakausscheidung bei der terrestrisch lebenden Krabbe *Geograpsus grayi*.

Abbildung verändert nach Weihrauch et al.: „Ammonia excretion in aquatic and terrestrial crabs.“ *Journal of Experimental Biology* 207, 2004: 4491-4504.

Abbildung 37: Darstellung der Ammoniakausscheidung bei der terrestrischen *Ocypode quadrata*, „Ghost Crab“. Abbildung verändert nach Weihrauch et al.: „Ammonia excretion in aquatic and terrestrial crabs.“ *Journal of Experimental Biology* 207, 2004: 4491-4504.

Abbildung 38: Darstellung der Wasser- und Natriumbewegung bei *Birgus latro*.
Abbildung: Peter Greenaway: „Sodium and water balance in free ranging robber crabs, *Birgus latro* (Anomura: Coenobitidae).“ *Journal of Crustacean Biology*, 21(2), 2001: 317-327. Mit freundlicher Genehmigung von „Journal of Crustacean Biology“, Washington.

Abbildung 39: Cuticula eines Hummers im Stadium C₂/C₃.
A: Epicuticula; B: Exocuticula; C, D: Endocuticula; E: membranöse Schicht
Abbildung: Smolowitz, R. M., R. A. Bullis, et al.: "Pathologic cuticular changes of winterimpoundment shell disease preceding and during intermoult in the American lobster, *Homarus americanus*." *The Biological Bulletin* 183, 1992: 99-112. Mit freundlicher Genehmigung von „Marine Biological Laboratory“, Woods Hole, Massachusetts.

Abbildungen 40-51 aus: Choi und Hong: „Larval development of the kishi velvet shrimp, *Metapenaeus dalei* (Rathbun) (Decapoda: Penaeidae) reared in the laboratory“. *Fishery Bulletin* 99, 2001: 275-291. Mit freundlicher Genehmigung von „Fishery Bulletin“, Juneau, Alaska.

Abbildung 52: *Penaeus monodon* mit WSSV-Infektion.
Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001. Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

Abbildung 53: Carapax von *Penaeus monodon* mit WSSV-Infektion.
Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001. Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

Abbildung 54: Histologischer Schnitt durch das Kiemenepithel von *Penaeus chinensis* mit WSSV-Infektion. Infizierte Zellen zeigen sich entwickelnde und vollständig entwickelte intranukleäre Einschlusskörper (Pfeile); 900-fache Vergrößerung, HE-Färbung. Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001.
Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

Abbildung 55 a,b: Infektion des Hepatopankreas mit multiplen eosinophilen, tetrahydra- len Einschlusskörpern und hypertrophierten hepatopankrealen Zellkernen; 700-fache Vergrößerung (a), 1800-fache Vergrößerung (b), HE-Färbung. **Abbildung:** Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001.

Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

Abbildung 56: Schnitt durch das Hepatopankreas von *Penaeus plebejus*. Zu erkennen ist, dass verschiedene hepatopankreale Zellen intranukleäre Einschlusskörper aufweisen, 1700-fache Vergrößerung, HE-Färbung.

Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001.

Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

Abbildung 57 b,c: Schnitt durch das Hepatopankreas von *Penaeus japonicus*. Die hepatopankrealen Drüsen sind zerstört und das restliche Gewebe weist hypertrophierte Nuclei mit eosinophilen, irregulär geformten Einschlusskörpern auf. 1700-fache Vergrößerung (b), 1300-fache Vergrößerung (c), HE-Färbung.

Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001.

Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

Abbildung 58: Juveniler *Penaeus stylirostris* mit makroskopischen Veränderungen einer akuten IHHN-Infektion. Multifokale weissliche Läsionen im Cuticulaepithel und in der Subcutis fallen auf, sind jedoch nicht pathognomonisch für *IHHNV*.

Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001.

Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

Abbildung 59: Seitenansicht zweier *P. vannamei*. Das obere Tier zeigt das „Runt Deformity Syndrome“ mit Cuticuladeformität im Bereich des sechsten Abdominalsegmentes.

Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001.

Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

Abbildung 60: Schnitt durch das Cuticulaepithel und subcuticulären Bindegewebes direkt dorsocaudal des Herzens. Zahlreiche nekrotische Zellen mit Kernpyknosen und eosinophilen Einschlusskörperchen (Cowdry A) sind zu erkennen. HE-Färbung; 830-fache Vergrößerung.

Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001.

Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

Abbildung 61: Schnitt durch das Kiemenepithel. Der Pfeil deutet auf intranukleäre eosinophile Einschlusskörper. HE-Färbung; 1800-fache Vergrößerung. Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001.

Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

Abbildung 62: Links: erkrankte *Penaeus monodon*

Rechts: gesunde *Penaeus monodon*

Zu erkennen ist die Gelbfärbung, die durch eine *YHV*-Infektion verursacht wird.

Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001.

Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

Abbildung 63: Histologischer Schnitt durch das Kiemenepithel eines jungen mit *YHV* infizierten *Penaeus monodon*. Die Pfeile zeigen auf eine generalisierte Nekrose von Kiemenzellen mit pyknotischen Kernen; 1000-fache Vergrößerung, HE-Färbung.

Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001.

Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

Abbildung 64: Transmissionselektronenmikroskopische Aufnahme von *GAV*.

Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001.

Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

Abbildung 65: Moribunde juvenile Zuchtshrimps, *Penaeus vannamei*, in der akuten Erkrankungsphase. Die Tiere erscheinen lethargisch mit weicher Cuticula und roten Schwanzfächern.

Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001.

Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

Abbildung 66: Eine Nahaufnahme des Schwanzfächers lässt die rötliche Diskoloration, besonders an den Rändern, erkennen. Die Pfeile deuten auf fokale Nekrosen hin.

Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001.

Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

Abbildung 67: Juveniles Zuchttier mit fokalen Melanisationen infolge Taura-Syndrom induzierter Cuticulaepithelnekrosen.

Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001.

Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

Abbildung 68: Juvenile Zuchttiere mit fokalen Melanisationen infolge Taura-Syndrom induzierter Cuticulaepithelnekrosen.

Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001.

Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

Abbildung 69: Juveniles Zuchttier mit fokalen Melanisationen infolge Taura-Syndrom induzierter Cuticulaepithelnekrosen.

Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001.

Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

Abbildung 70: *Penaeus vannamei* mit atrophiertem Hepatopankreas.

Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001.

Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

Abbildung 71: Histologischer Schnitt durch den Magen eines juvenilen *P. vannamei*. Der dicke Pfeil zeigt auf Nekrosen im Cuticulaepithel des Magens, die sich in direkter Nachbarschaft intakten Epithels befinden (dünner Pfeil). HE Färbung; 300-fache Vergrößerung.

Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001. Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

Abbildung 72a,b: Haematocytäre Infiltrationen der intranukleären Bereiche (kleiner Pfeil) als Antwort auf Zytolyse und Nekrose. Der dicke Pfeil deutet auf ein Ablösen von hepatopankrealen Tubulusepithelzellen hin.

Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001.

Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

Abbildung 73: *Penaeus monodon* mit BWSS induzierten weißen Punkten.

Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001.

Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

Abbildung 74: BWSS induzierte Flecken erscheinen weniger dicht als WSSV induzierte Punkte. Einige BWSS-Flecken besitzen einen weißen Marginalring.

Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001.

Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

Abbildung 75: Mikroskopie infizierter Cuticula. Zu erkennen sind Sporen auf dem Exoskelett.

Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001.

Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

Abbildung 76: Infiziertes Tier mit weißlicher Muskulatur infolge Nekrose (Pfeil).

Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001.

Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

Abbildung 77: Infiziertes Tier mit Melanisation des Exoskeletts (Pfeil).

Abbildung: Asia diagnostic guide to aquatic animal diseases, FAO, Fisheries technical papers 402/2, 2001.

Mit freundlicher Genehmigung von Prof. D. Lightner, University of Arizona, USA.

Abbildung 78: Links: Fangmengen von *Penaeus vannamei* von 1970-1996.

Rechts: Entwicklung der Gesamtproduktion von *Penaeus vannamei* (Wildfänge und Zuchttiere).

Abbildung: Cascorbi (2004): „Farm-raised shrimp worldwide overview“; Seafood Watch, Seafood Report, Shrimp, Volume 3, 1-26, 5. April 2004.

Abbildung 79: Marktanteil von Crustaceen im Allgemeinen und marine Shrimps und Süßwassercrustaceen im Speziellen am „Seafood“-Markt im Jahr 2001.

Abbildung: Cascorbi (2004): „Farm-raised shrimp worldwide overview“; Seafood Watch, Seafood Report, Shrimp, Volume 3, 1-26, 5. April 2004.

Abbildung 80: *Birgus latro* ist die größte landlebende Arthropode. Ihr furchteinflößendes Aussehen ließ oft Mythen und Legenden entstehen. Obwohl die Illustration aus dem 19. Jahrhundert übertrieben erscheint, so beinhaltet sie doch ein Stückchen Wahrheit, die in der enormen Kraft des Tieres begründet liegt.

Abbildung: Stensmyr et al.: „Insect-like olfactory adaptations in the terrestrial Giant Robber Crab.“ *Current Biology* 15, 2005: 116-121. Mit freundlicher Genehmigung von „Elsevier Ltd“, Oxford.

Abbildung 81: *Birgus latro* auf Beutejagd. Abbildung: Stensmyr et al.: „Insect-like olfactory adaptations in the terrestrial Giant Robber Crab.“ *Current Biology* 15, 2005: 116-121. Mit freundlicher Genehmigung von „Elsevier Ltd“, Oxford.

18. Erklärung

Ich erkläre: Ich habe die vorgelegte Dissertation selbständig und ohne unerlaubte fremde Hilfe und nur mit den Hilfen angefertigt, die ich in der Dissertation angegeben habe. Alle Textstellen, die wörtlich oder sinngemäß aus veröffentlichten Schriften entnommen sind, und alle Angaben, die auf mündlichen Auskünften beruhen, sind als solche kenntlich gemacht. Bei den von mir durchgeführten und in der Dissertation erwähnten Untersuchungen habe ich die Grundsätze guter wissenschaftlicher Praxis, wie sie in der „Satzung der Justus-Liebig-Universität Gießen zur Sicherung guter wissenschaftlicher Praxis“ niedergelegt sind, eingehalten.

19. Danksagung

Mein besonderer Dank gilt all denen, die es mir ermöglicht haben, diese Arbeit anzufertigen:

Herrn Prof. Dr. Clauss für die freundliche Überlassung des Themas, für seine ständige Bereitschaft Probleme zu diskutieren und für ein immer offenes Ohr. Ebenfalls möchte ich Frau Cornelia Clauss danken, die ebenfalls durch Anregungen zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen hat.

Frau Eichelmann für die Engelsgeduld am Telefon, auch nach dem x-ten Telefonat.

Prof. Dr. D. Lightner, University of Arizona, USA, für die freundliche Überlassung diverser Bilder.

Dr. Christopher Tudge, American University, Washington DC, für diverse Informationen und Überlassung von Bildern.

Dr. Peter Haupt für die Rückendeckung in der Praxis und für freie Zeit, die es mir ermöglicht hat, diese Arbeit neben der Praxistätigkeit fertig zu stellen.

Ebenfalls möchte ich den Betrieben danken, die freundlicherweise den Fragebogen ausgefüllt haben und so eine Art „Ministatistik“ ermöglicht haben.

Mein von Herzen kommender Dank gilt meinen Eltern, die mir allzeit den Rücken gestärkt, mir dieses Studium ermöglicht und alle meine Träume verwirklicht haben. Stets haben sie mich tatkräftig unterstützt und standen mir in anstrengenden Zeiten immer zur Seite. Ich bin ihnen zutiefst dankbar. Ihnen und meiner Oma, die 2006 verstarb, soll diese Arbeit gewidmet sein.

Meinem Schatz Maren danke ich an dieser Stelle ganz besonders und ebenfalls von ganzem Herzen. Sie hat mich während der gesamten Zeit ertragen müssen, was neben der Praxistätigkeit, Pferdestall, Hausausbau, Stallbau und „Ochsenzungenziehen“, ... bestimmt nicht leicht gewesen ist. Ich hoffe, sie wird mich über diese Dissertation hinaus noch weiterhin ertragen.

Hans-Siegfried und Sabine Biesenbach, Daniel und Kristina Hahne danke ich für die Unterstützung bei Problemen mit dem PC und für ihre ständige Hilfsbereitschaft, die nicht selbstverständlich ist.

edition scientifique
VVB LAUFERSWEILER VERLAG

VVB LAUFERSWEILER VERLAG
STAUFENBERGRING 15
D-35396 GIESSEN

Tel: 0641-5599888 Fax: -5599890
redaktion@doktorverlag.de
www.doktorverlag.de

ISBN 3-8359-5288-9



9 1783835 1992881