Der Ernährungskomplex der Seespinne *Maja squinado*

ZDRAVKO ŠTEVČIĆ

Institut za biologiju mora, Rovinj, Jugoslavija

EXTRAIT: Le complexe de la nourriture de l'Araignée de mer *Maja squinado*. Pendant mes recherches sur l'Araignée de mer (*Maja squinado* HERBST) j'ai étudié les rapports alimentaires, ainsi, que la composition, la collecte et la manière de l'émission de la nourriture. La composition de la nutrition est recherchée au moyen de l'observation directe dans l'aquarium et aussi par le moyen de l'ouverture de l'estomac. Il est constaté que l'Araignée de mer se nourrit aux dépens de beaucoup d'organismes divers: plantes (algues) et animaux peu mobiles ou sessiles (Echinodermes, Mollusques, Crustacées etc.). Dans le choix de la nourriture elle est donc peu sélective et non spécialisée. L'organe collectant la nourriture – la pince – ressemble à une pincette et à la fonction de saisir. La pince est de même non spécialisée. La structure de l'estomac également montre des signes de simplicité, c'est à dire un «Ossiculum zygocardiacum» (pièce cardiaque latérosupérieure, d'après MILNE-EDWARDS) de forme simple, qui en général varie selon la composition de la nourriture. Il en résulte qu'entre ces trois anneaux de la chaîne de la nutrition il existe un enchaînement fonctionnel (coordination).

EINLEITUNG

Über die Ernährung der dekapoden Krebse liegen nur einzelne Angaben vor (BALSS 1926, 1940–1961, MARSHALL & ORR 1960), die zumeist wirtschaftlich bedeutsame Arten betreffen. Die Dekapoden sind im allgemeinen als Allesfresser zu betrachten, doch haben eingehende Untersuchungen von HARTNOLL (1963) gezeigt, daß die Zusammensetzung der Nahrung bei Dekapoden von Art zu Art variiert. Dem Mechanismus der Nahrungsaufnahme ist relativ wenig Aufmerksamkeit entgegengebracht worden. Diesen Aspekt hat besonders SCHÄFER (1954) durch eine funktionsmorphologische Analyse von Form und Funktion der Scheren in Beziehung zur Art der Nahrung bearbeitet. Desgleichen hat auch HARTNOLL (1963) die Beziehung zwischen dem Bau des Magens und der Nahrungsart untersucht. Einen Überblick über die Physiologie der Verdauung hat VONK (1960) gegeben, doch werden in dieser Zusammenfassung nur wenige funktionelle Gesichtspunkte berücksichtigt.

Mit der Ernährungsbiologie der Seespinne *Maja squinado* HERBST hat sich CARLISLE (1957) befaßt und festgestellt, daß sich die Seespinnen meist von Algen (*Enteromorpha*, *Corallina*, *Heteromorpha*, *Griffithsia*) ernähren, aber auch auf diesen lebende Epizoen, in erster Linie Bryozoen und Hydroiden, fressen. Er bezeichnet daher *Maja squinado* als Pflanzenfresser, doch schließt er eine karnivore Ernährung nicht aus, da die Tiere gelegentlich in Fischreusen mit Fleischködern gefangen werden. Meine Unter-

suchungen verfolgten das Ziel, die Zusammensetzung der Nahrung von Seespinnen aus dem Gebiet der nördlichen Adria zu erfassen sowie die Ernährungsweise, die Funktion der Scheren und die Art der Verdauung – wie auch die mechanische Zerkleinerung der Nahrung im Magen – zu klären.

ART DER NAHRUNG

Die Art der Nahrung wurde durch Beobachtungen im Biotop und durch Magenuntersuchungen ermittelt. Beobachtungen am Standort sind dadurch erschwert, da die Seespinne meist in tieferen Wasserzonen lebt. Durch sofortiges Öffnen des Magens aus dem Meer geborgener Tiere ließ sich feststellen, welche Organismen die Seespinne als Nahrung aufnimmt. Allerdings erwies sich die in den Magen gelangte Nahrung oft als so stark zerkleinert und verdaut, daß eine genaue Identifizierung nicht möglich war. Zumeist ließ sich nur die Zugehörigkeit der Nahrungsorganismen zu größeren systematischen Gruppen feststellen.

Im Aquarium wurden die Seespinnen regelmäßig mit kleinen Stücken verschiedener Fische und zeitweilig mit benthischen Wirbellosen gefüttert. Von den in das Aquarium gegebenen Organismen nahm die Seespinne folgende als Nahrung auf: Hydroidea: *Eudendrium ramosum*; Gastropoda: *Rissoa* spp., *Vermetus arenarius*; Bivalvia: *Mytilus galloprovincialis*, *Lima inflata*, *Modiolus barbatus*, *Arca noae*, *Pecten* spp.; Crinoidea: *Antedon mediterranea*; Echioidea: *Paracentrotus lividus*, *Sphaerechinus granularis*, *Psammechinus microtuberculatus*; Asteroidea: *Marthasterias glacialis*, *Astropecten aurantiacum*, *Echinaster sepositus*; Ophiuroidea: *Ophioderma longicauda*, *Ophiothrix quinquemaculata*, *O. fragilis*, *Ophiura albida*, *O. texturata*; fernerhin Pflanzen (mit den Phytal-Bewohnern): *Zostera marina*; *Cystoseira barbata*, *Cladophora prolifera*, *Cladophora* spp., *Dictyota dichotoma*, *Rhodymenia corallicola*, *Pterocladia capilacea*. Mitunter vertilgen Seespinnen auch getötete Artgenossen, und fast regelmäßig fressen die ♀♀ ihre eigenen Eier.

Beim Öffnen des Magens von Seespinnen, die im Biotop gefangen worden waren, konnten Reste von Seeigeln, Schnecken, Muscheln, Krebsen, erranten Polychaeten, Fischen und von Algen gefunden werden. Meist war der Magen jedoch ganz oder fast leer; von den untersuchten 126 Exemplaren enthielt der Magen nur noch bei 71 Tieren Nahrungsreste, und zwar Krebse (24mal), Muscheln (11mal), Schnecken (10mal), Seeigel (2mal), Polychaeten (2mal), Fischschuppen (1mal), Eier (25mal) sowie Algen (13mal), die mit folgenden Arten vertreten waren: *Cystoseira* spec., *Codium* sp., *Ectocarpus* sp., *Antithamnion cruciatum*, *Bryopsis* sp. und *Stictyosiphon adriaticus* (die drei letzten Arten bestimmte A. ŠPAN, Split).

NAHRUNGSERWERB

Form und Struktur der Scheren

Wenngleich bei den geschlechtsreifen Tieren ein deutlicher Geschlechtsdimorphismus in der Größe der Scheren besteht (Abb. 1), so sind sie doch im Prinzip gleichartig

gebaut. Die Scheren haben eine symmetrische Form, sie sind also homoichelisch (TEISSIER 1935). Die Palma ist abgeflacht, im Querschnitt oval. Beim ♀ verengt sich die Palma vom Gelenk Carpus/Propodus an, beim ♂ wird sie breiter. Die Scherenäste (Digitus fixus, Digitus mobilis) sind lang und dünn, im Querschnitt rund, und sie berühren sich fast auf der ganzen Länge. Auf der Berührungskante befinden sich Zähnnchen. An den Spitzen sind die Äste hornig, glatt und abgerundet. Proximal befindet sich an diesen Ästen eine nicht schließende Stelle ohne Zähnnchen; nur auf dem beweglichen Ast (Dactylus – Digitus mobilis) befindet sich beim ♂ ein schwacher papillenförmiger Zahn.

Abb. 1: Geschlechtsdimorphismus der Scheren

Die Scheren sind nicht auf der Verlängerung der Palma befestigt, sondern stehen stumpfwinklig zu derselben, und zwar mit 153° bei den männlichen und 160° bei den weiblichen Scheren. Der äußeren Form nach sind sie einer Pinzette ähnlich, wobei die Ähnlichkeit noch mehr an der Berührungskante hervortritt, wo die Zähnnchenform der von Pinzetten entspricht. Da der Zahn sehr schwach entwickelt ist, ist diese Schere fast adont. In Ruhestellung und bei Ortsbewegung sind die Enden der Scherenbeine meist unter den Körper eingeschlagen.

Funktion der Scheren

Der Gebrauch der Scherenbeine ist vor allem von der Nahrungsart abhängig. Kleinere Organismen, welche die Seespinne auf dem Boden findet, werden mit den Scheren direkt zum Mund geführt. Sehr oft kann man feststellen, daß die Seespinne am Grund mit den Scheren tastend kleinere Organismen sucht („gründelt“) und aufnimmt. Dies ist besonders oft im Aquarium bemerkbar während des Schlüpfens der Larven, wobei sie tote Larven und unreife Eier sammelt. Sie „äst“ bei der Aufnahme von Algen, indem sie Stück für Stück oder ganze Büschel der Pflanzen abreißt. Bei einer Beute mit harter Schale (Muscheln, Seeigel) zerbricht sie zuerst dieselbe mit Hilfe ihrer Scheren. Die zerbrochenen Schalen oder eine größere komplette Beute werden zerkleinert in die Mundöffnung eingeführt. Bei größeren Beutetieren, die leicht zerlegbar sind, benutzt sie eine oder beide Scheren; bei kompakter Beute hält sie dieselbe mit einer Schere fest, und mit der anderen reißt sie Stücke ab. Sehr oft behilft sie sich im letzteren Falle auch mit dem zweiten, sogar mit dem dritten Laufbein. In manchen Fällen hält sie die Beute mit den Mandibeln und zieht so lange mit den Scheren, bis sich ein Stück löst.

Bau und Funktion des Magens

Bei der mechanischen Zerkleinerung der Nahrung beteiligen sich außer den Scheren auch die Kiefernteile, in erster Linie die Mandibeln und die verkalkten Magenplatten oder Ossicula (PEARSON 1907). Nach den vergleichenden Untersuchungen von HARTNOLL (1963) variiert in bezug auf die Art der Nahrung das Ossiculum zygocardiacum am stärksten. Im Magen nimmt eine große Zahl von Ossicula, die in der Magenwand inseriert sind, indirekt an der Zerkleinerung teil. Direkt arbeiten nur die paarigen

Abb. 2: Ossiculum zygocardiacum

zygokardischen Ossicula, welche lateral stehen, sowie das unpaare Ossiculum urocardiacum, das sich von oben her zwischen jenen in der Längsachse bewegt.

Die Seespinne besitzt ein relativ großes zygokardisches Ossiculum (Abb. 2). Die Reibfläche in der Magenöhle, die der Nahrungszerkleinerung dient, hat die Form eines länglichen Plättchens von unregelmäßiger elliptischer Form. Der obere Rand ist fast gerade, der untere trilobate. Der äußere Zahnlobus, der in die Cardia-Höhle hineinragt, besitzt den dicksten Rand. Der mittlere und der kleinste Zahn sind schwächer entwickelt. Der letzte Lobus ist der größte, sein äußerer Rand ist dünn und in der Mitte sanft eingehöhlt. An diesem Ossiculum ist ein gewisser Geschlechtsdimorphismus feststellbar. Beim ♀ ist der mittlere Zahn gewöhnlich viel stärker entwickelt als bei den ♂♂, oft verläuft außerdem quer in der Mitte eine flache Aufwölbung. Am oberen Rand sind manchmal beim ♀ einige schwache Einhöhungen auf der Reibfläche sichtbar. Wie schon erwähnt, befinden sich auf der Reibfläche keine Kanten und Zähnchen, wie es bei anderen Krebsen der Fall ist.

DISKUSSION

Bei den Betrachtungen über die Nahrungswahl wurde ausgeführt, daß sich die Seespinne von einer großen Zahl meist wenig beweglicher oder sessiler Organismen verschiedener systematischer Herkunft ernährt. *Maja squinado* ist somit als ein Allesfresser zu betrachten. Dementsprechend sind auch die Organe des Nahrungserwerbes und der Nahrungsverarbeitung wenig spezialisiert. Die Scheren sind sehr beweglich, jedoch einfach gebaut und haben die Form einer Pinzette. Ebenso wie die Scheren ist auch der Bau der Ossicula zygocardiaca des Magens unspezialisiert. Die Ossicula der Seespinne

sind – verglichen mit denen der von HARTNOLL (1963) untersuchten 10 Brachyuren-Arten sowie von 15 bei Rovinj lebenden Arten (unveröffentlichte Untersuchungen) – am einfachsten gebaut. Arten, die eine Nahrungsspezialisierung aufweisen, besitzen Ossicula, deren Kanten und Loben nach Zahl und Form viel stärker variieren (HARTNOLL 1963). Allerdings ist die Morphologie des Magens im Hinblick auf die Nahrungsart nur von relativ wenigen Brachyuren-Arten bekannt, so daß erst weitere Untersuchungen eine Klärung dieser Beziehungen erbringen werden. Bei der Seespinne besteht also zwischen der Nahrungsart einerseits und dem Bau von Aufnahme- und

Abb. 3: Schema der ökologischen Koordination

Zerkleinerungsorgan andererseits eine unmittelbare Korrelation. Die Art der Nahrungswahl entspricht fernerhin auch der Lebensweise und Aktivität der Seespinne; sie ist nämlich ein sehr langsames und wenig aggressives Tier.

Wie SCHÄFER (1954) ausgeführt hat, stellen die Scheren der Brachyuren ein ekto-somatisches Organ dar. Ektosomatisch wurden von SEWERTZOFF (1939) Organe genannt, mit denen ein Tier in unmittelbare Beziehung zu seiner Umwelt tritt. Dementsprechend ist das Ossiculum zygomcardiacum als endosomatisches Organ zu bezeichnen. Beziehungen, wie sie beispielsweise zwischen der Nahrungsart und dem Bau der Scheren und des Magens bestehen, nennt SEWERTZOFF Koordinationen. Sie sind im Verlauf der Phylogenese entstanden. Koordinationen, die von der Umwelt beeinflusst werden, bezeichnet SCHMALHAUSEN (1946) als ökologische Koordinationen. Wie die Untersuchung des Nahrungskomplexes der Seespinne gezeigt hat, ist eine solche ökologische Koordination hier gegeben. Ihre funktionellen Verbindungen sind in schematischer Form in Abbildung 3 dargestellt. Damit ist ein Versuch unternommen worden, die Beziehungen, die zwischen Art der Nahrung und ekto- und endosomatischen Organen bestehen, am Beispiel von *Maja squinado* wiederzugeben.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Bevorzugte Nahrungsorganismen der Seespinne (*Maja squinado* HERBST) sind Algen, Weichtiere, Stachelhäuter, Krebse, Würmer, insbesondere langsam bewegliche oder sessile Organismen. Nach der Art der Nahrungswahl ist die Seespinne als ein Allesfresser einzustufen.
2. Die Schere als Organ zum Erfassen der Nahrung ist homoiochaelisch und fast adont. Sie hat die Form einer Pinzette und dient zum Greifen, seltener zum Zerbrechen.
3. Das Ossiculum zygomcardiacum dient der Zerkleinerung der Nahrung im Magen. Es ist sehr einfach und unspezialisiert gebaut.

4. Zwischen dem Bau der Schere (ektosomatisches Organ) und des Magens (endosomatisches Organ) besteht eine durch die Nahrung bedingte ökologische Koordination.
5. Die Art der Nahrungswahl steht ferner in Beziehung zur Lebensweise, insbesondere zu der geringen Aktivität der Seespinne.

ZITIERTE LITERATUR

- BALSS, H., 1926. Decapoda. In: Tierwelt der Nord- und Ostsee. Begr. von J. G. Grimpe & A. E. Wagler. Geest & Portig, Leipzig, **10** h 1–3, 1–117.
- 1940–61. Decapoda. *Bronn's Kl. Ordn. Tierreichs* Bd **5**. Abt. 1. Buch 7, 1285–1770 (Lfg. 10–13).
- CARLISLE, B. D., 1957. On the hormonal inhibition of molting in Decapod Crustacea. *J. mar. biol. Ass. U. K.* **36**, 291–307.
- HARTNOLL, R. G., 1963. The biology of Manx spider crabs. *Proc. zool. Soc. Lond.* **141** (3), 423–469.
- MARSHALL, S. M. & ORR, A. P., 1960. Feeding and nutrition. In: The physiology of crustacea. Ed. by T. H. Waterman. Acad. pr., New York, **1**, 227–258.
- SCHÄFER, W., 1954. Form und Funktion der Brachyuren-Schere. *Abh. senckenb. naturforsch. Ges.* **489**, 1–65.
- SEWERTZOFF, A. N., 1939. Morfologičeskie zakonomernosti evolucii (Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution). Akad. Nauk. SSSR, Moskva.
- SCHMALHAUSEN, I. I., 1946. Problemy darvinizma (Probleme des Darwinismus). Sovetskaja Nauka, Moskva.
- TEISSIER, G., 1935. Croissance des variants sexuelles chez *Maia squinado* L. *Trav. Stn biol. Roscoff* **13**, 93–130.
- VONK, H. J., 1960. Digestion and metabolism. In: The physiology of crustacea. Ed. by T. H. Waterman. Acad. pr., New York, **1**, 291–316.

Diskussion im Anschluß an den Vortrag ŠTEVČIĆ

ADELUNG: Gibt es bei *Maja* ein bestimmtes Verhältnis zwischen pflanzlicher und tierischer Nahrung?

ŠTEVČIĆ: Aus früher zitierten Angaben geht hervor, daß sich die Seespinne im Nord-Adriagebiet vorwiegend carnivor ernährt. Die Pflanzen (Algen) kommen in bedeutend geringerer Menge als die Tiere vor (Verhältnis 13:58).

ADELUNG: Gibt es bei der Nahrungswahl Unterschiede zwischen Tieren, die sich in einem unterschiedlichen häutungsphysiologischen Zustand befinden? Bevorzugen also beispielsweise Tiere kurz vor, zwischen zwei Häutungen oder nach einer Häutung eine unterschiedliche Nahrung?

ŠTEVČIĆ: Es ist doch bekannt, daß die geschlechtsreife *Maja* sich nicht mehr häutet (TEISSIER 1935). An der westistrischen Küste sind leider nur die geschlechtsreifen Exemplare gefangen worden. Alle Entwicklungsstadien von der 2. Zoëa bis zur Geschlechtsreife konnten wir trotz intensiver Bemühungen nicht finden. Daher war es nicht möglich, solche Beobachtungen durchzuführen.

HARTNOLL: I have found it possible to estimate the percentage composition of the diet in a variety of crabs by the points system. This has demonstrated a proportion of plant and animal remains in the diet, varying from species to species, and also for different populations of each species.

ŠTEVČIĆ: During my examinations I kept in mind your publication, but, as I said earlier, the stomach of spinous spider crab is more often empty than filled, and therefore it is very

difficult to express it by the points system. Later I applied your method successfully on the crab *Pilumnus hirtellus*, whose stomach is usually fuller than the one of *Maja squinado*.

KRISHNAMURTHY: Could you comment on factors controlling the distribution of *Maja*?

ŠTEVČIĆ: Spinous spider crab is a migratory species. Its migrations are connected with the breeding season, and the main factor influencing migrations, according to our results, is temperature. At the same time it is not restricted to a particular bottom, although it prefers harder ones. During its migrations from deeper to shallower waters it crosses over different communities. *Maja* (as it is an omnivorous species) easily adapts to any community.