

ZUM AUFTRETEN DER GESCHLECHTSZELLEN IM ONTOGENESE-VERLAUF DER KREBSE — MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DER CRUSTACEA MALACOSTRACA (1)

von

Pio Fioroni

Lehrstuhl für Vergleichende Zoologie der Universität Münster (Zoologisches Institut,
Hüfferstrasse 1, D-4400 Münster) und Station biologique Roscoff.

Résumé

Nos propres recherches et les résultats antérieurs permettent une description de la première apparition embryonnaire des cellules terminales (primordiales) qui concerne environ 90 espèces de Crustacés. Les cellules germinales se présentent — en nombre différent — chez certaines espèces d'Entomostracés dès les premiers stades de segmentation, mais, chez la plupart des espèces de Crustacés, pendant ou après la gastrulation. Les cellules primordiales parviennent après leur migration au niveau de la paroi ventrale du péricarde pour former la gonade. Au moment de l'éclosion, celle-ci n'est pas encore sexuellement différenciée.

Verzeichnis der Abkürzungen in den Abbildungen

Die horizontalen S triche entsprechen — sofern nicht anders **angegeben** — jeweils 50 µm.

Aa: Aorta anterior, Bd: Blastoderm, Bm: Bauchmark, Bp: Blastoporus (Urmund), BZ: Blutzelle, Cf: Carapaxfalte, Cg: Cerebralganglion, Cu: Cuticula, D: Hotter (Vitellus), deZe: degenerierende Zelle, Dg: Dottergranulum, Dr: Dotterrest, (e): eingestulpt, Ec: Ectoderm, Ed: Enddarm, Eh: Eihülle (Chorion), Entr: Entodermtrichter, Ep: Epidermis, fP: fädiges Plasma (Urkeimzelle), Gd: Gonodukt-Anlage, « Os »: Genitalstrang, He: Herz, ieDS: intraembryonaler Dottersack, Ke: Kern, Km: Kaumuskulatur, Kon: Konnektiv, KT: Kernteilung (Mitose), L: Blut-lakunensystem bzw. Mixocoel, Li: Lipidvakuole, Ma: Magen, Md: Mitteldarm, Mdr: Mitteldarmdrüse, Me: Mesoderm, MeEn: Mesentoderm, MeT: Mesoteloblast, Mu: Muskulatur, Nel: Nucleolus, Pw: Perikardwand, Sf: Segmenturche, SS: Stirnstachel, Sto: Stomodaeum (Vorderdarm-Anlage), tDs: tertiäre Dotterzelle, \ak: Vakuole, Vit: Vitellophage (primäre Dotterzelle), UZ: noch **undifferenzierte** Mesodermzelle der Genitalanlage (Follikelepithelzelle bzw. Keimzelle).

Auf die Lage der Urkeimzellen wird jeweils mit dicken Pfeilen hingewiesen.

Einleitung

Im Zusammenhang mit der Dotterresorption gewidmeten Untersuchungen ist uns das teilweise recht frühe Auftreten von Urkeimzellen bei verschiedenen Krebsarten aufgefallen. Da in den

(1) Durchgeführt mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

bisherigen zusammenfassenden Übersichten wie Dawydoff (1928), Korschelt-Heider (1936) und Anderson (1973) diesem Problem nur eine beschränkte Aufmerksamkeit geschenkt wird, wurde aufgrund von Literaturangaben und unseres eigenen reichhaltigen Crustaceenmaterials eine besonders die höheren Krebse berücksichtigende, 90 Arten erfassende Übersicht (vgl. Tab. 1) erarbeitet.

Diese berücksichtigt ausschließlich die embryonale Entwicklung und geht auf die beispielsweise bei Payen (1973), Becker-Carus (1966), Berreur-Bonnefant-Inagaki (1973) oder Hort et al., (1974) für einige Arten geschilderte postembryonale Entwicklung nicht ein. Damit entfällt meistens die Darstellung der oft erst postembryonal angelegten Gonodukte sowie die Schilderung der durchweg serst nach dem Schlüpfen erfolgenden Differenzierung in Ovar bzw. Hoden.

Die vorliegende Studie befaßt sich im weiteren ausschließlich mit histologisch erfaßbaren Merkmalen; die elektronenmikroskopische Analyse an ausgewählten Arten bleibt einer zweiten Arbeit vorbehalten. Im weiteren berücksichtigt die Bebilderung ausschließlich eigene Befunde und läßt die teilweise eindrücklichen Abbildungen aus der Literatur beiseite. Auch werden — entsprechend dem Titel — die vom Autor nicht nachuntersuchten Crustacea entomostraca nur am Rande anhand einiger weniger Beispiele exemplarisch erwähnt.

Trotz der teilweise schon sehr früh ausgebildeten cytologischen Charakteristika der Urkeimzellen (UKZ) erwies es sich andererseits **bei** vielen Arten als unmöglich, praegastrular eine eindeutige Diagnose dieses Zelltyps vorzunehmen (vgl. S. 401).

In diesem Zusammenhang sei betont, daß eine **gauze** Anzahl **von** sonst ausführlichen Arbeiten die UKZ (überhaupt nicht erwähnt. Dies gilt z.B. für Butschinsky (1900; *Nebalia*), Manning (1963) und Brooks-Herrick (1891; beide *Gonodactylus*), Nair (1941; *Squilla*), Bumpus (1891; *Homarus*), Weldon (1892; *Crangon*), Ishikawa (1885; *Atyephyra*), Brooks-Herrick (1891; *Alpheus*, *Stenopus*), Fioroni (1970a; *Galathea*), Lang-Fioroni (1971; *Macropodia*), Cano (1893) und Schlegel (1911; *Maja*), Bergh (1893; *Mysis flexuosa* und *neglecta*), Bobretzky (1874; *Oniscus*), Nair (1956; *Irona*), **Langenbeck** (1898; *Microdentopus*) u.a.

Mit Payen (1973) sei betont, daß hinsichtlich der Gonadenbildung als erste Phase stets die Segregation der UKZ zu gelten hat. Letztere besiedeln in einer zweiten Phase die mesodermal praeformierte Gonadenanlage.

Für technische Hilfe dankt der Autor G. Averteck, M. Jürgens, Ch. Mehli und E. Schütt. Ein besonderer Dank gilt dem Direktor der Station biologique in Roscoff, Herrn Prof. J. Bergerard, für seine seit Jahren immer wieder erneuerte Gastfreundschaft in seinem Institut.

Material und Methoden

Von den in Tab. 1 mit einem Kreuz vermerkten Arten wurden für alle entscheidenden Entwicklungsstadien, die mit wässrigem Bouin und den Fixationen nach Petrunkevitch und Smith (vgl. z.B. Fioroni 1970a) fixiert worden waren, längs, quer und frontal orientierte Schnittserien hergestellt. Als Einbettungsmittel diente Paraplast; an Färbungen wurden neben Haemalaun mit unterschiedlichen Gegen-

tarbungen auch die Methoden nach Prenant und Millot sowie Azan und PAS angewendet.

Die Zeichnungen wurden mittels des Reichert-Visopans, welches eine exakte Nachzeichnung der Zell- und Kernumrisse ermöglichte, gefertigt.

BEFUNDE

I. CRUSTACEA ENTOMOSTRACA

Bei einer Anzahl von mit keimbahnbegleitenden Körpern (sog. Ectosomen (= « AuBenkörnchen »)) dotierten Arten läßt sich die Deszendenz der UKZ mit Sicherheit bis in frühe Furchungsstadien verfolgen (vgl. Amma 1911, Fuchs 1914, Haecker 1897 u.a.). Dies gelingt bei *Cyclops viridis* bis zum 2. Zellstadium, womit auch für gewisse Krebse eine mit der bekannten, auf Chromatindiminution beruhenden, sehr frühen UKZ-Sonderung der Ascariden (Boveri u.a.) vergleichbare Situation besteht.

Auch bei Ruderfußkrebsen wie bei *Diaptomus denticornis* (Haeker 1903), *Megalocyclops viridis* (Fuchs 1914), *Thisbe furcata* (Witschi 1934), bei *Notopterophorus*- (Schimkewitsch 1896) und weiteren *Cyclops*-Arten (vgl. Amma 1911) sind im Verlauf der Furchung bereits die 2 UKZ auszumachen; der große blasige, mit peripher liegendem Chromalin ausgestattete Kern stellt dabei ein wesentliches Diagnose-Merkmal dar. Ebenfalls bei den Branchiopoden *Polyphemus pediculus* (Kühn 1913) und *Holopedium gibberum* (Baldass 1932) sind die UKZ auf die Makromere 2D zurückzuführen.

Bei anderen Entomoskraken können die UKZ erst im Verlauf der Gastrulation ausgemacht werden und zwar meist im Blastoporusgebiet. Dies gilt z.B. für die jeweils 4 UKZ der Copepoden *Lernaeocera branchialis* (Köhler 1976, Pedaschenko 1898) und *Pandarus sinuatus* (McClendon 1906) sowie den Branchiopoden *Moina rectirostris* (Grobben 1879). Köhler (1976) konnte für *Lernaeocera* zeigen, daß die ursprünglichen 4 UKZ später unter Zellvermehrung in die Nähe der dorsalen Längsmuskulatur verlagert werden und anschließend mit einer mesodermalen bindegewebigen Hülle ausgestattet werden.

Besonders genau bekannt sind die Verhältnisse bei *Artemia salina* (vgl. Benesch 1969, Claus 1873 ff., Fränsemeier (1939) u.a.). Die unter polarer Immigration in einer ersten Gastrulationsphase nach innen gelangenden, dann anhand ihrer großen Kerne in einer Zahl von 12-16 zu diagnostizierenden UKZ werden in der Folge dorso-caudad verschoben. Sie finden sich beim freien Nauplius im Mandibelsegment und beim Nauplius-Stadium 6 im Maxillenbereich. Später, an ihrem definitiven, weiter caudad gelegenen Bestimmungsort, erfolgt eine von einer Einhüllung durch das Bindegewebe begleitete Zellvermehrung.

Beim Muschelkrebs *Cyprideis littoralis* (Weygoldt 1960) lassen sich die während der Gastrulation ins Innere gelangenden 2, später

TAB. 1

Übersicht der wichtigsten Nachweise von Urkeimzellen bei Crustaceen

« ENTOMOSTRACA »	
Branchiopoda	
<i>Artemia salina</i>	Renesch 1969, Claus 1873ff., Fränsemeier 1939
<i>Holopedium gibberum</i>	Baldass 1937
<i>Limnadia stanleyana</i>	Anderson 1967, Benesch 1969
<i>Moina rectirostris</i>	Grobben 1879
<i>Polyphemus pediculus</i>	Kühn 1913
Ostracoda	
<i>Cyprideis litoralis</i>	Weygoldt 1960
Copepoda	
<i>Cyclops</i> -Arten (<i>brevicornis</i> , <i>viridis</i> u.a.)	Amma 1911, Haecker 1897, Fuchs 1914
<i>Diaptomus denticornis</i>	Haecker 1903
<i>Lernaeocera branchialis</i>	Kohier 1976, Pedaschenko 1898
<i>Megalocyclops viridis</i>	Fuchs 1914
<i>Notopterophorus gibbei</i>	Schimkewitsch 1896
<i>Notopterophorus papilio</i>	Schimkewitsch 1896
<i>Pandoras sinuatus</i>	Mc Clendon 1906
<i>Tisbe furcata</i>	Witschi 1934
CIRRIPIEDIA	
<i>Balanus amphitrite</i>	Doochin 1951, Bernard-Lane 1962
<i>Balanus balanoides</i>	Walley 1969
<i>Balanus improvisus</i>	Doochin 1951
MALACOSTRACA	
PHYLOCARIDA	
Leptostraca	
<i>Nebalia bipes</i>	Manton 1934
<i>Xebalia</i> spec.	Robinson 1906
HOPLOCARIDA	
Stomatopoda	
<i>Squilla oratorio</i>	Shiino 1942
SYNCARIDA	
Anaspidacea	
<i>Anaspides tasmaniae</i>	Hickman 1937
EUCARIDA	
Euphausiacea	
<i>Boreophausia rnschii</i>	Taube 1909, 1915
<i>Nyctiphanes norvegiens</i>	Taube 1909, 1915
Decapoda	
Macrura	
<i>Aegon</i> spec.	+
<i>Astacus</i> spec.	+
<i>Caridina laevis</i>	Nair 1949
<i>Crangon crangon</i>	+
<i>Gebia liloralis</i>	Butschinsky 1894
<i>Hippolyte varians</i>	+
<i>Homarus gammarus</i>	+
<i>Leander serratus</i>	Sollaud 1923
<i>Leander squilla</i>	Sollaud 1923
<i>Palaemonetes varians</i>	Weygoldt 1961
<i>Panulirus japonicus</i>	Terao 1828-29, Shiino 1950
<i>Panaeus trisulcatus</i>	Zilch 1978
<i>Polycheles typhlops</i>	+
<i>Pontastacua leptodactylus</i>	Payen 1973
Anomura	
<i>Eupagurus prideauxi</i>	Scheidegger 1976



<i>Galathea squamifera</i>	Fioroni 1970a+
<i>Galathea strigosa</i>	+
Pagurus bernhardus	+
<i>Pagurus cuanensis</i>	+
<i>Pisidia Inngicornis</i>	+
Polyonyx gibbesi	+
Brachyura	
<i>Herbstia spec.</i>	+
<i>Macropodia longirostris</i>	+
<i>Maja squinado</i>	Lang 1973+
<i>Pisa armata</i>	•r
<i>Pisa nodipes</i>	+
Pisa tetraodon	+
PANCARIDA	
Thermosbaenacea	
<i>Thermosbaena mirabilis</i>	Zilch 1974
PERACARIDA	
Mysidacea	
<i>Hemimysis lamornae</i>	Manton 1928
<i>Mesopodopsis orientalis</i>	Nair 1939
<i>Mysis chamaeleo</i>	Xusbaum 1887
Neomysis vulgaris	Wagner 1898, Needham 1937
Cumacea	
<i>Diastylis rathkei</i>	+
<i>Iphinoë maeotica</i>	Butschinsky 1893
<i>Pseudocuma pectinata</i>	Grschebin 1910
Tanaidacea	
<i>Heterotanais oerstedii</i>	Scholl 1963
Isopoda	
<i>Anilocra spec.</i>	+
<i>Armadillidium nasatum</i>	Goodrich 1939, Becker-Carus 1966
<i>Armadillidium peraccai</i> <i>kosswigi</i>	Goodrich 1939, Becker-Carus 1966
<i>Armndillidium vulgare</i>	Goodrich 1939, Beckcr-Carus 1966, Lane 1977
<i>Asellus aquaticus</i>	Lange 1958-59, Needham 1942, Weygoldt 1960a
<i>Bopuroides hippolytes</i>	Strömberg 1971
<i>Cyathura polita</i>	Strömberg 1972
<i>Cymothoa oestroides</i>	Gerstacker-Ortmann 1901
<i>Idotea granulosa</i>	Strömberg 1965
<i>Idotea neglecta</i>	Strömberg 1965
<i>Ligia itatica</i>	Berreur-Bonnefant-Inagaki 1973
<i>Ligia (Ligyda) exotica</i>	Terao-Cheng 1926
<i>Limnoria lignorum</i>	Strömberg 1967+
<i>Oniscus asellus</i>	Nusbaum 1886
<i>Oniscus murarius</i>	Xusbaum 1886
<i>Porcellio laevis</i>	Goodrich 1939
<i>Porcellionides pruinosus</i>	Lance 1977
Amphipoda	
<i>Amphitoë pieta</i>	Hossiiskaya-Koschewnikowa 1891
<i>Caprella acanthifera</i>	+
<i>Caprella ferox</i>	Pereyaslawzewa 1888a
<i>Chelura terebrans</i>	+
Gammarus poecilurus	Pereyaslawzewa 1888
<i>Gammarus pulex</i>	Weygoldt 1958
Marinogammarus spec.	+
<i>Melita palmata</i>	Wagner 1891
<i>Orchestia gammarella</i>	Hort-Legrand, Berreur-Bonnefant, Ginsburger-Vogel 1974
<i>Orchestia littorea</i>	Rossiiskaya 1888
<i>Stenothoides spec.</i>	+
<i>Sunamphitoë valida</i>	Rossiiskaya-Koschewnikowa 1890

4 UKZ beim jungen Nauplius erneut — in zwei Gruppen verlagert —, laterad der Wand des hinteren Darmabschnittes lokalisieren.

Dagegen sind beispielsweise beim Branchiopoden *Limnadia stanleyana* die UKZ erst beim älteren Keim in Form von zwei an den medianen Seiten der ersten Rumpfsegmente liegenden Portionen aufzufinden (vgl. Anderson 1967, Benesch 1969). Auch bei Cirripediern sind die UKZ meist erst spät diagnostizierbar, so bei *Alcippe lampas* (Kühnert 1934) im Metanauplius, bei *Baianus amphitrite* und *improvisus* in der Cypris und bei *Balanus balanoides* u.a. sogar erst nach der Cypris-Larve zu erkennen (vgl. Bernard-Lane 1962, Doochin 1951, Lane 1963, Walley 1969 u.a.).

II. CRUSTACEA MALACOSTRACA

1. Phyllocarida (Leptostraca)

Die durch Manton (1934) untersuchte *Nebalia hipes* weist — ähnlich wie *Anaspides* (vgl. unten) — in den Cölomkammerwänden jeweils ein Paar segmental angeordnete UKZ auf; diese zeichnen sich durch ihre schwache Anfärbung und durch ihre mit dichten Chromatingrana versehenen Kerne aus. Anlässlich der Obliteration der Cölokkammern wandern die UKZ an die ventrale Perikardwand und werden, strangartig angeordnet, dann von Mesodermzellen umhüllt.

Robinson (1906) bildet für eine unbestimmte *Nebalia*-Art bereits im Nauplius UKZ ab (ohne diese als solche zu erkennen). Im mit 16 Extremitäten ausgestatteten Embryo liegen in der Thoraxregion unterhalb der Mitteldarmdrüsenanlagen beidseitig je 3-4 UKZ.

2. Hoplocarida (Stomatopoda)

Bei Squilla-Arten (vgl. Shiino 1942) wandern nach Anderson (1973) die ursprünglich median liegenden UKZ in der Folge dorsad.

3. Syncarida (hier: Anaspidacea)

Nach Hickman (1937) besitzt *Anaspides tasmaniae* gegen Ende der Embryonalperiode ebenfalls segmentale, zuerst in den Cölokkammern des 1. und 2. Thoraxsegmentes liegende UKZ. Diese sind im Schlüpfmoment in identischer Weise in allen Thorax-Segmenten zu finden sowie postembryonal auch in sämtlichen 6 Abdominalsegmenten. Später entsteht aus diesen isolierten Anlagen eine zusammenhängende lange Gonade. Die Gonodukte erscheinen viel später.

4. Eucarida

A. Euphausiacea

Bei den durch Taube (1909, 1915) untersuchten *Boreophausia raschii* und *Nyctiphanes norvegicus* lassen sich die UKZ auf eine von einer Entodermzelle sich abspaltende Urogenitalzelle zurückführen, die sich in der Folge weiter teilt. Im Furcilia-Stadium liegt die Genitalanlage unterhalb der Herzregion.

B. Decapoda*a. Macrura*

Parallel zu ihrer holoblastischen determinativen Furchung zeigen die Penaeiden eine frühe Sonderung der UKZ. Zilch (1978) konnte bei *Penaeus trisulcatus* die erste, im Gegensatz zu vielen Crustaceen unpaar UKZ als Schwesterzelle der Urmesodermzelle am Dach der Invaginationsgastrula finden; diese UKZ teilt sich erst beim Nauplius weiter.

Die superfizielle bzw. « gemischte » Furchung (vgl. z.B. Fioroni 1971) der übrigen Decapoden stellt einer genauen Cell-Lineage praktisch unüberwindbare Schwierigkeiten entgegen, so daß sich die UKZ erst anläßlich der Ausbildung ihrer cytologischen Charakteristik a in postgastrulären Stadien einwandfrei erkennen lassen.

Bei *Crangon crangon* lassen sich im Immigrationsgebiet der dreiteiligen Keimanlage beidseitig je 1-2 UKZ auffinden (Abb. 1g). Diese sind groß und mit einem fädigen, hell angefärbten Plasma dotiert. — Im Schlüpfzustand liegt die paarige, nur eine bis höchstens wenige differenzierte UKZ enthaltende, sehr kleine, von undifferenzierten Mesodermzellen umhüllte Genitalanlage (Abb. 1h) in der ventralen Perikardwand relativ weit caudal und dorsal vom Mitteldarm. Das UKZ-Plasma ist jetzt hell und die Kernmembran auffallend dünn. Gelegentlich treten im UKZ-Plasma Dottergrana auf (Abb. 1h).

Leander-Arten (*squilla*, *serratus*; Sollaud 1923) lassen im Nauplius-Stadium aus den zwei Mesodermstreifen 2 UKZ hervorgehen.

Auch bei *Panulirus japonicus* (Shiino 1950) und ähnlich bei *Caridina laevis* (Nair 1943) sowie *Gebia littoralis* (Butschinsky 1894) sind UKZ ab dem Nauplius als paarige Anlagen mesodermaler Herkunft an der Basis der Caudalpapille zu diagnostizieren. Diese wandern anschließend aus dem 2. Maxillar-Segment zum ventralen Perikardboden des 1. Thoraxsegmentes; noch später gelangen sie ins 2. Maxillipedensegment, um dort am Perikardboden aufgehängt zu werden.

Die abweichenden Angaben Teraos (1928/29) beschreiben für *Panulirus* eine segmentale Anlage, indem die paarigen Cölomsäcke jedes Somiten in den Thoraxsegmenten dorsalwärts Herz, Perikardialsepten und longitudinale Muskulatur, ventrad dagegen die paarige Gonadenanlage aus sich hervorgehen lassen sollen; dabei werden die Cölomsäcke aufgelöst.

Bei *Palaemonetes varians* (Weygoldt 1961) sind die UKZ in Form von zwei, je aus 5-7 Zellen bestehenden Anlagen in der caudalen Krümmung postnaupliärer Stadien auszumachen. Später kommen sie unterhalb der Herzregion in den Bereich des Pericardialseptums zu liegen.

Embryonen mit großem Dotterrest der Tiefseegarneele *Polychaetes typhlops* weisen eine relativ kleine, im Durchschnitt jeweils 7 UKZ erfassende Genitalanlage an der ventralen Perikardwand auf; die großkernigen, aber plasmaarmen UKZ liegen den Vitellophagen des intraembryonalen Dottersackes direkt auf.

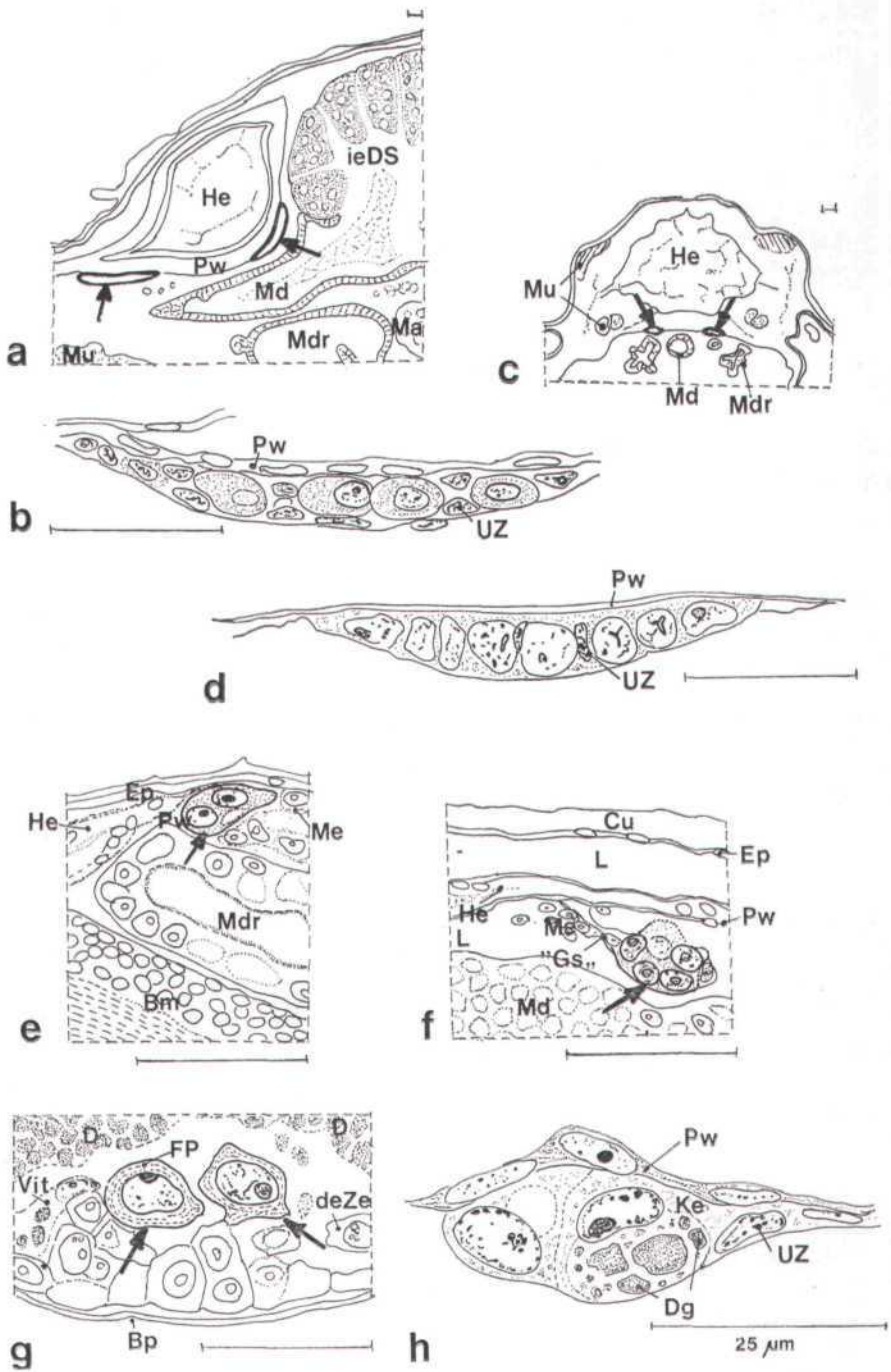


ABB. 1

Macrura

a und l): *Astacus* spec. (Schlüpfstadium; Sagittalschnitt); c und d: *Homarus gammarus* (Schlüpfstadium: Querschnitt); c: *Hippolyte variatissi* (Schlüpfstadium; Sagittalschnitt); f: *Aegon* spec. (weitgehend schlüpfreif; Sagittalschnitt); g und h: *Crangon crangon*: g: dreiteilige Keimanlage (Sagittalschnitt), h: Schlüpfstadium (Sagittalschnitt; Details der Genitalanlage).

Noch später — d.h. erst kurz vor dem Schlüpfen — sind nach der eingehenden Untersuchung Reichenbachs (1886) bei *Astacus* die Gonadenanlagen (vgl. unten) zu erkennen. Trotz großen Anstrengungen dieses Autors war eine Zurückverfolgung auf frühere Stadien nicht möglich. Payen (1973) konnte dagegen bei *Pontastacus leptodactylus* die Genitalanlagen zumindest 9 Tage vor dem Schlüpfen im 3. und 5. Thorakalsegment in Form von 2, jeweils aus 5-7 UKZ und 4-5 somatischen Zellen bestehenden Zellmassen entdecken.

Unsere Überprüfung der Schlüpfstadien verschiedener Macruren ergibt trotz prinzipiell übereinstimmender Lagerung an der ventralen Perikardwand — neben Größendifferenzen — verschiedene weitere Unterschiede: So weisen Gonadenanlagen von *Astacus* spec. (Abb. 1 a+b) und *Homarus gammarus* (Abb. 1 c+d) viele, von *Aegon* spec. 10 bis 14 (Abb. 1f), von *Hippolyte varions* (Abb. 1e) dagegen nur 2 bis maximal 5 UKZ auf. Zudem sind die Genitalanlagen von *Homarus* und *Astacus* durch das Auftreten zahlreicher noch undifferenzierter, ein « Keimepithel » bildender Mesodermzellen charakterisiert, die z.T. auch Übergangsstadien zur typischen UKZ-Struktur erkennen lassen.

Bei *Astacus*, *Homarus*, *Hippolyte* u.a. liegen die UKZ dem Perikardseptum dicht an, während sie bei *Aegon* durch einen cephal gerichteten Mesodermstrang von demselben etwas abgesetzt sind (Abb. 1f).

In cytologischer Hinsicht sind die UKZ von *Aegon* nur anhand ihrer etwas helleren Tingierung von den somatischen Zellen zu unterscheiden. Bei den übrigen Arten sind die UKZ großkernig, mit einer auffallend dünnen Kernmembran und oft hellen Nucleoli versehen und zeigen ein deutlich heller angefärbtes Plasma. Letzteres kann granuliert sein und — wie bei *Homarus* — gelegentlich auch Vakuolen und Dottergrana enthalten.

b. Anomura

Sowohl bei *Eupagurus prideauxi* (vgl. Scheidegger 1976) und *Eupagurus bernhardus*, als auch bei *Galattica (squamifera, strigosa)* lassen sich die UKZ ab der dreiteiligen Keimanlage erkennen. Bei der ersteren Art bilden sie einen caudad gerichteten, aus dem Immigrationsgebiet vorragenden Zapfen in Form von 6-8, cytologisch kaum differierenden Zellen (Abb. 3a). Bei den letzteren Arten treten sie in Form von nur 2-4, mit hellem granuliertem Plasma versehenen Zellen am « inneren » Immigrationsende (Abb. 2a) auf. Laut Scheidegger (1976) soll die « Entodermplatte » Krainskas (1936) in Realität den Urkeimzellen entsprechen.

Die UKZ gelangen beim älteren Nauplius übereinstimmend (Abb. 2b, 3 b+c) an das caudo-dorsale Ende der Caudalpapille, wo sie sich zwischen Ectoderm und Mitteldarmanlage einschieben.

Beim alten Nauplius oder Metanauplius erfolgt die Aufteilung in zwei, jetzt auch bei *Galathea* je zwischen 2-6 UKZ enthaltende Anlagen, die sich unterhalb der sich konstituierenden Perikardialwand zusammenfinden. Die cytologischen Charakteristika — wie ein deutlich vergrößertes, sehr helles Plasma, eine dünne Kernmembran, ein hell tingierter Nucleolus (gelegentlich auch mehrere Nucleoli) usw. — sind jetzt sehr deutlich ausgebildet (vgl. Abb. 2c). Bei *Eupa-*

gurus prideauxi sind im Plasma gelegentlich kleine Vakuolen sowie selten auch einzelne Dottergrana auszumachen (Abb. 3c). Bei *Pagurus cuanensis* fallen des öfteren die in UKZ-Nähe liegenden tertiären Dotterzellen (vgl. Fioroni 1970) auf. Im Zusammenhang mit der dorsocephalen Verschiebung des Herzkomplexes werden auch die Gonaden-

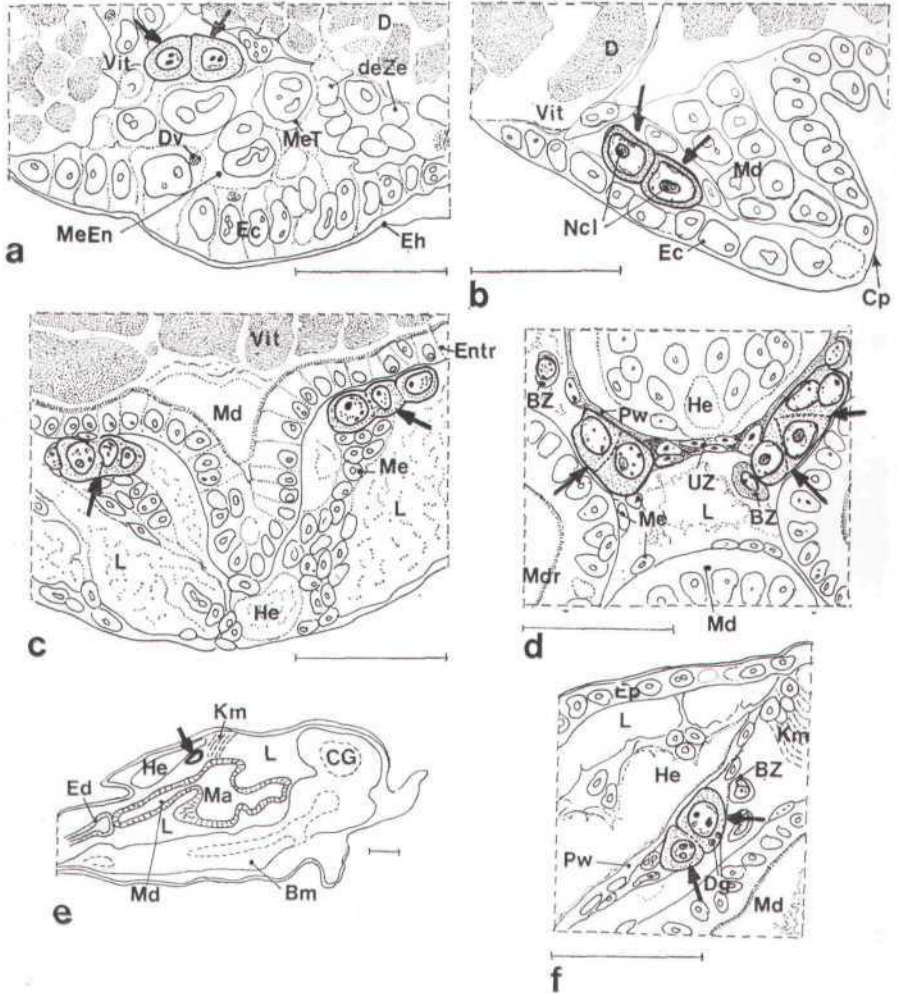


ABB. 2

Anomura 1: *Galathea squamifera*

a: dreiteilige Keimanlage (schräger Querschnitt); b: Nauplius (Sagittalschnitt); c: Metanauplius (Frontalschnitt); d: Stadium mit kleinem Dotterrest (Querschnitt); e und f: Schlüpf Stadium (Sagittalschnitt).

anlagen innerhalb des noch engen Mixocoels entsprechend verschoben. Infolge des bis zum Schlüpfmoment ablaufenden, dadurch das Lumen des Mixocoels vergrößernden Dotterabbaus liegen ab dem mit mittlerem Dotterrest versehenen Stadium die von undifferenzierten Mesodermzellen des « Keimepithels » ergänzten Genitalanlagen nicht mehr so dicht dem entodermalen Darmkomplex auf wie bisher (vgl. die Abb. 2d ff. bzw. 3d).

Im Schlüpfmoment variiert bei den untersuchten Anomuren die Zahl der ausdifferenzierten UKZ pro Anlage etwas: *Eupagurus bernhardus* (7-8)-12-16, *Eupagurus prideauxi* 6-8-10, *Pagurus cuanensis* 7-8-10, *Galathea squamifera* (4)-6-8-(20), *Galathea strigosa* 10-12, *Pisidia longicornis* 2-5 (selten mehr), *Polyonyx gibbesi* (4-6).

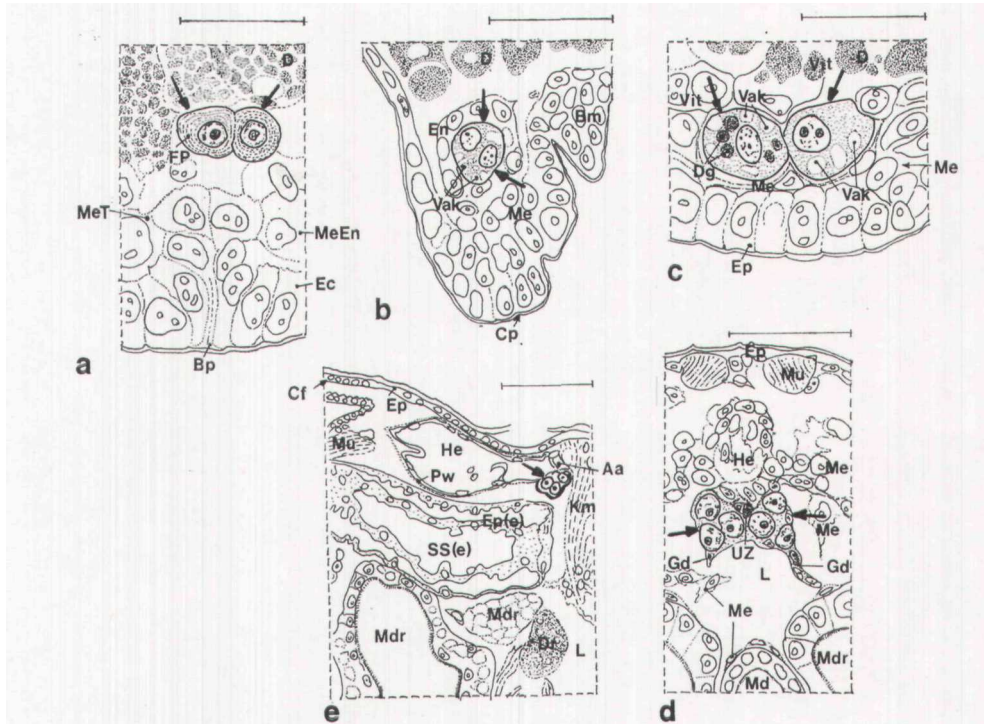


ABB. 3
Anomura 2

a: *Eupagurus prideauxi* (dreiteilige Keimanlage; Querschnitt); b: *Pagurus bernhardus* (Nauplius; Sagittalschnitt); c: *Eupagurus prideauxi* (Nauplius; Querschnitt); e: *Polyonyx gibbesi* (Schlüpfzustand; Sagittalschnitt); d: *Pagurus bernhardus* (Schlüpfzustand; Querschnitt).

Aus diesen Zahlen läßt sich auch eine unterschiedliche Größe der Gonadenanlage ablesen, wenn auch bei dieser Aufstellung die teilweise zahlreichen (z.B. *Polyonyx*) undifferenzierten Zellen des Keim-epithels nicht erfaßt sind. Die Genitalanlage findet sich meist hinter der Magenregion und der umfangreichen Kaumuskulatur über dem Mitteldarmabgang und wird seitlich durch die Mitteldarmdrüsen-Schläuche tangiert; bei *Pisidia longicornis* — wo die UKZ auffallend plasmaarm sind — liegen die Keimzellen etwas weiter caudal. Auch wird hier der Herz-Genital-Komplex infolge des vor dem Schlüpfmoment noch zwischen diesem und dem Darmtrakt eingestülpten Stirnstachels (vgl. Fioroni-Büchinger 1971) vom letzteren getrennt (Abb. 3e).

Im Prinzip sind die Genitalanlagen lateralwärts voneinander gelrennt, doch lassen sich bei *Pisidia longicornis*, *Pagurus bernhardus* (Abb. 3d), *Galathea strigosa* und gelegentlich bei *Galathea squa-*

mifera verbindende médiane Zellen aufzeigen. *Eupagmus bernhardus* zeigt als einzige Anomurenart im Schlüpfzustand bereits die Anlage der Gonodukte. Diese sind als zwei einheitliche, bis ans caudale Herzende reichende Zellstränge ausgebildet (Abb. 3d).

c. Brachyura

Die Krabben sind mit Ausnahme der präzisen Angaben (Langs (1973) zu *Maja squinado*, die anlässlich einer eigenen Nachuntersuchung voll bestätigt werden konnten, in der Literatur nicht oder kaum berücksichtigt.

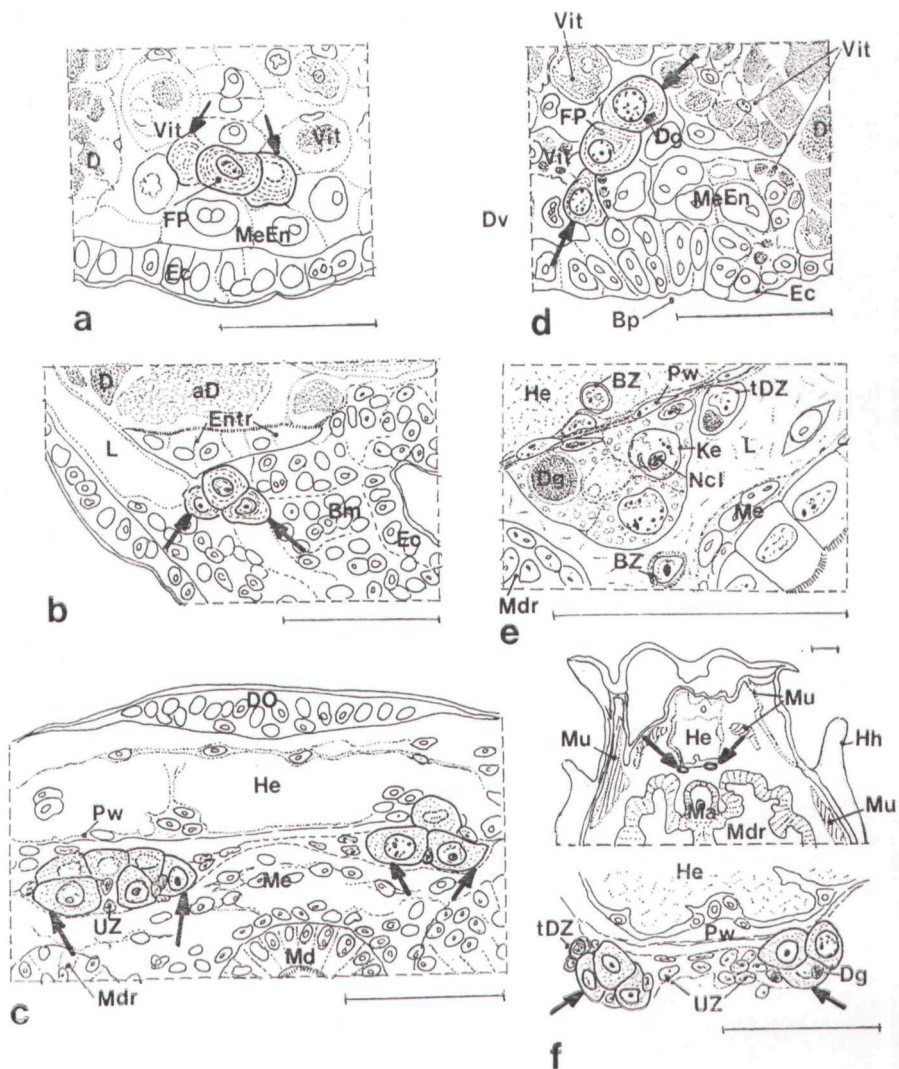


ABB. 4
Brachyura

a bis c: *Maja squinado*: a: dreiteilige Keimanlage (Sagittalschnitt), b: Metanauplius (Sagittalschnitt), c: Stadium mit großem Dotterrest (Querschnitt), d: *Pisa tetradon* (dreiteilige Keimanlage; Sagittalschnitt); e: *Pisa nodipes* (Stadium mit großem Dotterrest; Querschnitt); f: *Pisa armata* (Schlüpfzustand; Querschnitte).

Übereinstimmend für *Macropodia longirostris*, *Maja squinado* und *Pisa tetraodon* sind die UKZ in kleiner Anzahl (3, 2 bis mehrere resp. 5-8) erstmals bei der dreiteiligen Keimanlage festzustellen. Sie zeigen ein fädiges, gelegentlich auch stark granulöses helles, auf Orange G stark positiv ansprechendes Plasma (Abb. 4a, b+d). Sie liegen « dotterwärts » an der Spitze der mesentodermalen Immigration und sind speziell bei *Pisa tetraodon* gegen die Kopflappen zu gerichtet. — Diese Angaben dürften auch für *Pisa armata* und *nodipes* sowie *Herbstia spec.* gelten, von denen als jüngstes Stadium nur der Nauplius mit den sich bereits in der Caudalpapille befindlichen UKZ zur Verfügung stand.

Bei *Maja squinado* liegen die UKZ beim Nauplius leicht seitlich verschoben in der Sternalfurche (vgl. Abb. 4b); sie arrangieren sich beim Metanauplius seitlich der Mitteldarmanlage und sind schließlich beim Stadium mit großem und mittlerem Dotterrest — wie bei alien Decapoden — ventral vom Herz an die Perikardwand angelagert (Abb. 4c).

Wie bei den Anomuren werden auch hier in den älteren Entwicklungsladien die durch die üblichen cytologischen Charakteristika ausgezeichneten UKZ durch noch undifferenzierte Mesodermzellen ergiinz. Übergangsladien zwischen den beiden Zelltypen sind besonders bei *Maja* und *Macropodia* häufig. Die UKZ von *Macropodia* sind im Schlüpfmoment auffallend arm an Plasma. Bei *Pisa nodipes* lassen sich im Plasma der UKZ des Embryos mit großem Dotterrest bisweilen mehrere Dottergrana nachweisen (Abb. 4e). Zudem befinden sich in der Nähe der UKZ — identisch wie bei *Pisa armata* im Schliipmoment (Abb. 4f) — öfters tertiäre Dotterzellen.

Im Schlüpfmoment liegt die Genitalanlage — verglichen mit der Anomurensituation — meist cephaler dorsad vom hinteren Magenabschnitt am vorderen Herzrand bzw. der Abgangsstelle der vorderen Aorta; dies gilt besonders für *Macropodia* und *Maja*.

UKZ pro Gonadenanlage sind bei *Maja squinado* 6-7, *Macropodia longirostris* 6-9, *Pisa tetraodon* 5-8, *Pisa nodipes* 6-10, *Pisa armata* 8-12 und bei *Herbstia spec.* zwischen 8-10 vorhanden; die Gonadenanlage der Brachyura ist demnach relativ klein.

5. Pancarida (Thermosbaenacea)

Für *Thermosbaena mirabilis* (Zilch 1974) ist anzunehmen, daß die UKZ aus dem mesentodermalen Immigrationszentrum ins 1. Maxillensegment einwandern. Doch sind sie erst an ihrem definitiven Ort — im Kopfbereich ventral am Perikardialseptem — als solche zu identifizieren. Bei dieser Art liegen die adulten Gonaden extrem craniad noch vor der Ansatzstelle des Carapax beidseits der Aorta anterior.

6. Peraccirida

A. Mysidacea

Nusbaum (1887) leitet bei *Mysis chamaeleo* die durch ihre großen Kerne und ihr umfangreiches Plasma kenntlichen UKZ aus dem Ectoderm ab. Er findet sie in der Folge an der Spitze der Abdominalanlage

unterhalb der Entodermanlage in Form von einer bis mehreren UKZ wieder. Manton (1928) beschreibt dagegen bei *Hemimysis lamornae* erst bei der Gastrula eine unpaare, aus der vorderen Blastoporuslippe abzuleitende Genitalanlage. Bei beiden Arten erfolgt dann übereinstimmend eine Aufteilung der UKZ in zwei Haufen. Im Schlüpfmoment ist die dorsal des Mitteldarms zwischen den Säcken der Mitteldarmdrüse bzw. dorsal des Dottersackes liegende, an der Perikardialwand angeheftete Anlage wieder unpaar geworden. Diese Dorsalwanderung ist auch bei *Neomysis vulgaris* und einer weiteren unbestimmten *Neomysis*-Art (Needham 1937 bzw. Wagner 1898) nachgewiesen. Von Needham (1937) wird dabei eine zeitweilige kurzzeitige Metamerie — die Genitalanlage soll sich im 1. Thorakalsegment teilen und sich auch aufs Maxillarsegment erstrecken — angenommen.

Genauere Angaben liegen durch Nair (1939) auch für *Mesopodopsis orientalis* vor. Die bei der frühen Invagination direkt hinter den Ectoteloblasten dotterwärts liegenden UKZ besitzen eigenartigerweise kleine, stark angefärbte Kerne. Beim Nauplius noch im 1. und 2. Maxillarsegment liegend, werden die UKZ beim alten, bereits geschlüpften Nauplius (= Stadium IV) ins erste Thorax-Segment verlagert. Später finden sie sich im Stadium VI als unpaarer Strang in ihrer definitiven Lage unter dem Perikardialseptum.

B. Cumacea

Bei *Diastylis rathkei* liegen 4 bereits durch undifferenzierte Mesodermzellen begleitete UKZ in der ventralen Thoraxmitte des durch eine kurze Stomodaeum-Invagination ausgezeichneten Embryos (Abb. 5a). Sie besitzen einen mit einem blasigen Nucleolus dotierten Kern und oft PAS-positive Grana. Beim mit Dotterrest bestückten Embryo ist die Dorsalwanderung zur ventralen Perikardwand erfolgt (Abb. 5b). Die Gonaden-Anlage ist bei *Diastylis* relativ weit caudal mitten in der Mitteldarmdrüsenregion, und die auffallend großen UKZ liegen in dorsalen Eindellungen derselben; dieser dichte Kontakt dürfte auf eine trophische Rolle der Mitteldarmdrüsenzellen hinweisen.

Die wenigen Literaturangaben bestätigen die verhältnismäßig späte Gonadenanlage der Cumaceen; so wurde diese durch Butschinsky (1893) bei *Iphinoe pectinata* über der entodermalen Darmanlage gefunden, während Grschebin (1910) beim mit 11 Extremitätenpaaren versehenen Embryo von *Pseudocuma pectinata* trotz entsprechendem Suchen noch keine UKZ feststellen konnte.

C. Tanaidacea

Die durch Scholl (1963) untersuchte *Heterotanais oerstedii* zeigt im Höhepunkt der Gastrulation in der Blastoporusregion 4, durch ihre helle Anfärbung und das Fehlen von Nucleoli ausgezeichnete UKZ. Diese wandern im Zusammenhang mit dem cephalwärts gerichteten Auswachsen des Entoderms ins 1. Maxillen- und dann ins 2. Maxillen-Segment, wo sie auffallend großkernig werden. Später werden sie im Maxillipedensegment durch das dorsad auswachsende Rumpfmesoderm beidseitig des Entodermtrichters verfrachtet. Schließlich liegt die Genitalanlage im 3. Thoraxsegment ventral vom Perikardialseptum.

D. Isopoda

Übereinstimmend sind die UKZ der Asseln schon anlässlich der Gastrulation feststellbar. Eine Ausnahme macht *Cymothoa oestroides*, wo die UKZ erst kurz vor dem Schlüpfen beim mit 6 Thorakopoden dotierten Embryo in Erscheinung treten (Gerstacker-Ortmann 1901). Audi bei *Bopyroides hippolyte* können infolge ihrer späten morphologischen Differenzierung die 10-15 UKZ erst in ihrer lateralen der Mitteldarmdriese liegenden Position beschrieben werden (Strömberg 1971). Sie finden sich bei dieser Art im Schließmoment im 3. und 4. Thoraxsegment. — Wie die folgende Übersicht zeigt, ist das weitere Schicksal der UKZ innerhalb der Asseln relativ einheitlich.

Bei *Anilocra spec.* liegen die hellen, Z.T. vakuolösen und durch ein umfangreiches Plasma charakterisierten mehreren UKZ bei der Keimanlage dotterwärts über den Teloblasten. Gelegentlich sind Mitosen feststellbar.

Auch bei *A. rmadillidium*-Arten (*nasatum* (Goodrich 1939, Becker-Carus 1966, Lane 1977) sowie den ihnen sehr ähnlichen *Porcellio laevis* (Goodrich 1939) und *Porcellionides pruinosus* (Lane 1977) ist die **unpaare** Gonadenanlage anlässlich der Gastrulation zu lokalisieren. Sie umfaßt 4-6-18 heller angefarbte UKZ und wird in der Folge als paarig gewordener Komplex ins 3. postnaupliare Segment verlagert, wo sie zwischen das Mesoderm und den Dotter zu liegen kommt. Im Verlauf der anschließenden, dorsad und caudad gerichteten, entlang der Anlage der Mitteldarmdriese erfolgenden Wanderung in die hinteren Thorakalsegmente entstehen in der Region des Maxillen- bzw. des 2. bis zum 6. Thorakalsegmentes einreihige Schläuche. Letztere enthalten im Schließmoment als einwandige Rohren die Gonocyten. Die Tatsache, daß aber die Genitalanlage zwischen dem 3. und 6. Segment nur als feiner Strang nachzuweisen ist, läßt Becker-Carus (1966) an einen Metamerie-Rest denken.

Ähnliches wird von Terao-Cheng (1926) für *Ligia (Ligyda) exotica* behauptet. Die erst beim fast schlüpfreifen Embryo nachgewiesenen, großernigen, aber nur wenig Plasma aufweisenden UKZ liegen bei **dieser** Art in 3 Paaren im 7. Thorakal- sowie im 1. und 2. Abdominalsegment.

Bei *Idotea* Arten (*granulosa* und *neglecta*; Strömberg 1965) bilden die total 10, durch ihre typischen cytologischen Charakteristika hervorgehobenen UKZ bei der Gastrula das Zentrum des Mesentoderms. Sie teilen sich später in zwei, 10 bis 15 UKZ umfassende Haufen, die nach einer sukzessiven, zwischen Mesoderm und Dottersack erfolgenden Caudodorsal-Wanderung an die Ventralwand des Perikardialseptums gelangen, wo sie mit einer Mesodermhülle versehen werden.

Anlässlich der Gastrulation von *Limnoria lignorum* sind insgesamt 8, wiederum fröh cytologisch diagnostizierbare UKZ im hinteren medianen Teil der mesentodermalen Masse feststellbar (vgl. Strömberg 1967 sowie Abb. 5c). Diese frühe Anlage teilt sich später in zwei, 9-12 UKZ umfassende Hälften, die an ihre definitive, im 1. Thorakalsegment liegende Position wandern und von Mesodermzellen umhüllt werden. Hier gelangen sie mit dem auswachsenden Mesoderm nach dorsal und wiederum an die ventrale Seite des Perikardialseptums.

Eigene Untersuchungen bestätigen im Prinzip die Strömbergschen Befunde, können aber bei älteren, noch mit einem großen Dotterrest versehenen Embryonen neben den mit einem PASpositiven Plasma versehenen UKZ bereits die mesodermale einreihige Anlage von Gonodukten (Abb. 5d) feststellen.

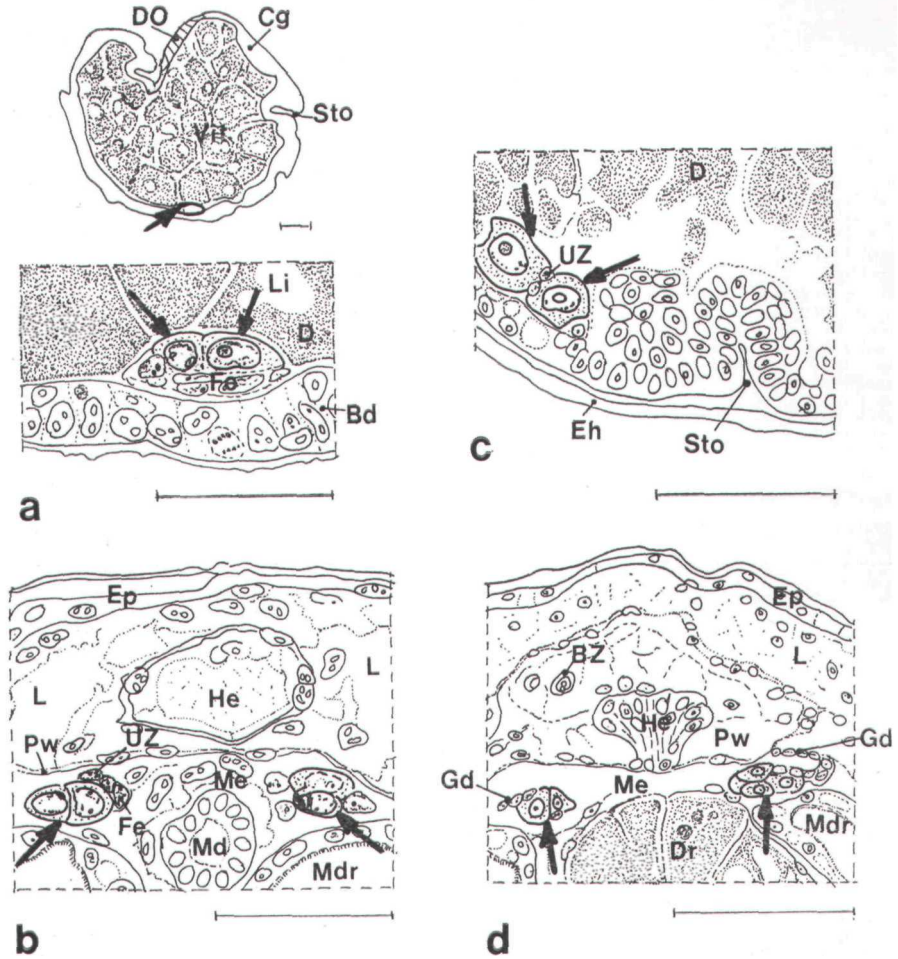


ABB. 5

Cumacea, Isopoda

a und b: *Diastylis rathkei*: a: jüngerer Embryo (Sagittalschnitt), b: Embryo mit Dotterrest (Querschnitt); c und d: *Limnoria lignorum*: c: Nauplius (Sagittalschnitt), d: weitgehend schlüpfreifer Embryo (Querschnitt).

Cyathura polita (Strömberg 1972) besitzt am Gastrulationsende 2 ventrale UKZ-Anlagen, die in der Folge an den Seiten der post-lateralen Mitteldarmdrüsenanlagen nach caudad ins 1. Thorakal- und schließlich dorsad ins 3. Thorakalsegment verfrachtet werden. Hier lagern sie sich von lateral her an die Aorta dorsalis an und machen anschließend die gleiche Entwicklung wie bei den anderen Isopoden durch.

Der durch Länge (1958/59), Needham (1942), Weygoldt (1960a) und andere untersuchte *Asellus aquaticus* zeigt im Keimstreif-Stadium anlässlich der Immigration des Praeantennenmesoderms nur je zwei auffallend große Zellen umfassende Primordien. Schließlich kann Nusbaum bei *Oniscus (asellus)* und ähnlich *murarius*) in der hinteren Embryohälfte ventral von den Extremitätsknospen große und « klare » UKZ beschreiben.

E. Amphipoda

Bei den im Vergleich zu den Isopoden literaturmäßig eher wenig erschlossenen Flohkrebse lassen sich die UKZ unterschiedlich weit zurückverfolgen.

Das von Pereyaslawzewa (1888a) für die schlüpfreife *Caprella ferox* behauptete Fehlen von UKZ erscheint uns als sehr fraglich. Bei *Caprella acanthifera* lassen sich die 4 UKZ nämlich bereits beim mit Kopflappen versehenen Stadium in zwei ventralen Gruppen feststellen (Abb. 6a). Diese dann je 4-6 Zellen umfassenden Anlagen bleiben bis zum Nauplius weitgehend unverändert.

Ähnliches gilt für *Chelura terebrans*, wo freilich nur je 1 UKZ (mit leicht fädigem, Orange G-positivem Plasma und einem großen hellen Kern) hinter der Mesentodermanlage sich zwischen Ectoderm und Dotter befindet (Abb. 6c). Auch können bei *Marinogammarus spec.* im Stadium der Keimanlage vier große, hell angefärbte, mit klaren Vakuolen versehene UKZ zwischen Dotter und Blastoderm ausgemacht werden (Abb. 6e).

Bei *Gammarus pulex* können die kleinen, aber hellen, mit einem ebenfalls hellen Kern versehenen UKZ dagegen erst beim mit 7 Metanaupliussegmenten ausgestatteten Embryo erkannt werden (Weygoldt 1958). Von hier aus wandern sie nach caudad ins 1. Pereiopoden-segment und dann weiter nach dorsad, wo sie sich schließlich, von einer Mesodermschicht umkleidet, beidseitig des Magens ventral vom Perikardialseptum zusammenfinden.

Bei der schlüpfreifen *Caprella acanthifera* sind die je ca. 16 UKZ, u.a. am umfangreichen, mit großen Nucleoli dotierten Kern erkenntlich und von einzelnen undifferenzierten Mesodermzellen begleitet. Sie haben das 4. Thorakalsegment am Vorderende des Herzens gleichfalls an der ventralen Perikardialwand besiedelt. Die langgestreckte, recht umfangreiche Gonadenanlage ist bereits mit einem freilich kurzen, blind endigenden Gonodukt versehen (Abb. 6b).

Chelura terebraos besitzt durch verschiedene Übergangszustände zwischen UKZ und Mesodermzellen charakterisierte, 'schlauchartige' Genitalanlagen aus je 16-20 UKZ. Diese befinden sich lateral des Mitteldarmes und dem auf gleicher Höhe liegenden Mitteldarmdrüsen-schlauch als paarige, auffallend weit voneinander getrennte Zellkomplexe (Abb. 6d). Trotz ihrer Größe fehlt ihnen die Gonoduktanlage.

Eine solche kommt dagegen als kurzer Anhang dem aus 6-10 UKZ bestehenden Genitalprimordium von *Stenothoides spec.* (Abb. 6f) zu. Die UKZ haben einen hellen Kern und Nucleolus und ein gleichfalls kaum angefärbtes Plasma und zeigen gelegentlich Dottergrana; sie sind durch viele Mesodermzellen begleitet. Gelegentlich finden sich

auch hier zwischen Mesoderm- und UKZ stehende Übergangsstadien. Die Genitalanlage liegt hier ventral der Perikardialwand in der hinteren Tierhälfte, also im Vergleich zu *Caprella* relativ weit caudalwärts.

Eine Anzahl von russischen Autoren wie Pereyaslawzewa (1888; *Gammarus poecilurus*), Rossiiskaya-Koschewnikowa (1890; *Sunamphitoe valida*, *Amphitoe picta*), Rossiiskaya (1888; *Orchestia littorea*) und Wagner (1891; *Melita palmata*) geben freilich bei den einzelnen

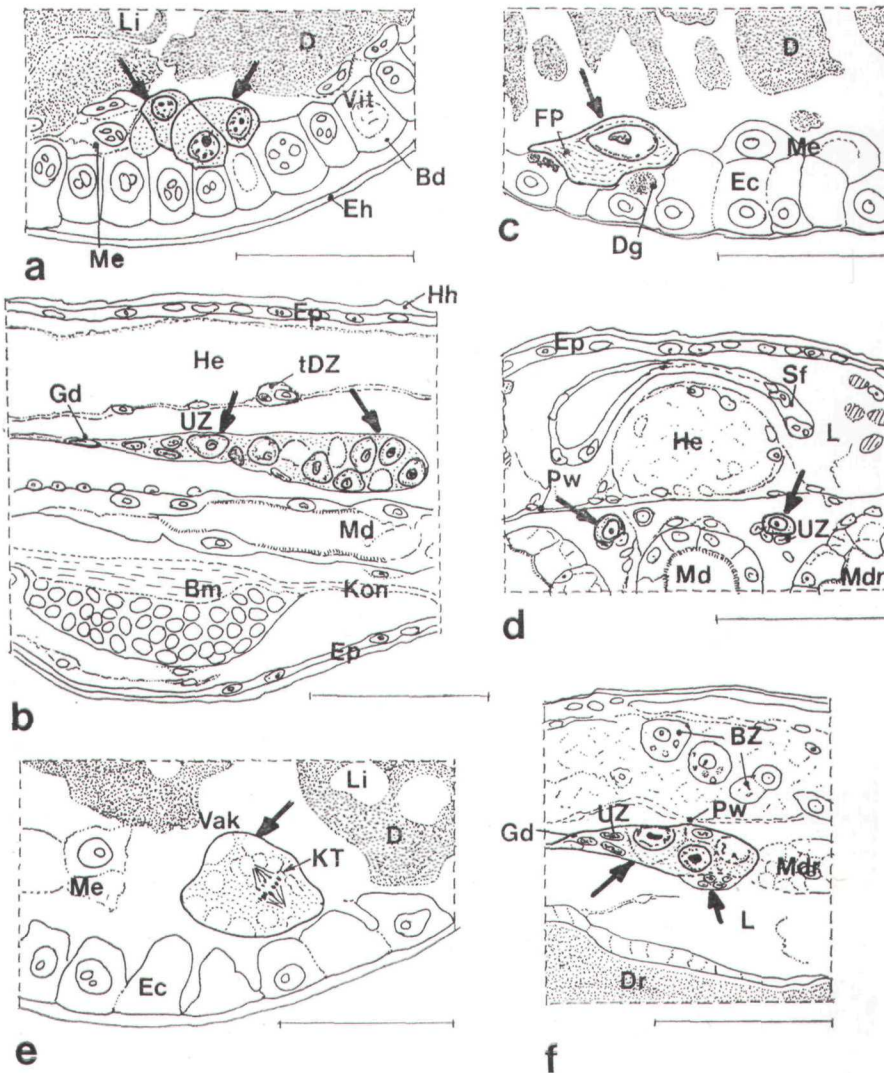


ABB. 6
Amphipoda

a und b: *Caprella acanthifera*: a: Embryo mit Caudalfaltenbildung (Sagittalschnitt), b: Schlüpfzustand (Sagittalschnitt); c und d: *Chelura terebrans*: c: Keimanlage (Sagittalschnitt), d: schlüpfreifer Embryo (Querschnitt); e: *Marinogammarus* spec: junge Keimanlage (Krontalschnitt); f: *Stenothoides* spec: Schlüpfzustand (Sagittalschnitt).

Arten weitgehend übereinstimmende, von den bisherigen Angaben divergierende Schilderungen. Die UKZ sollen sich relativ spätem-bryonal aus dem entodermalen Darmtrakt — meist an der Übergangsstelle zwischen Mitteldarm und Mitteldarmdrüse — sondern. Sie werden dann von Mesodermzellen umhüllt und in der Folge am Darm sowie dorsalwärts befestigt. Hinsichtlich der Anordnung der UKZ entlang der Körperlängsachse detachieren sich diese sukzessiv aus dem Entoderm.

DISKUSSION

Die vorliegenden, unsere Kenntnisse der ontogenetischen UKZ-Differenzierung zusammenfassende Darstellung ist etwas zu relativieren. So ist hinsichtlich des frühembryonalen Nachweises von UKZ zu betonen, daß manche, von anderen Fragestellungen ausgehende Untersucher das erste UKZ-Auftreten nicht sehr detailliert und deshalb zu spät bzw. überhaupt nicht gesehen haben.

Im weiteren sollten angesichts des phylogenetisch so bedeutsamen Nachweises metamerer Genitalanlagen Arten wie *Nebalia*, *Anaspides*, *Neomysis* und *Ligyda* nachuntersucht sowie die allen übrigen Decapoden-Befunden widersprechenden *Panulirus*-Resultate Teraos (1925) nochmals verifiziert werden. Im weiteren schiene eine Berücksichtigung weiterer Amphipoden- und Isopodenarten als dienlich.

Trotz diesen Lücken rechtfertigen u.E. die nunmehr von weit über 80 Arten bekannten Fakten die vorliegend getätigte Übersicht. Aus dieser geht hervor, daß zumindest innerhalb der höheren Krebse die Differenzen mit Ausnahme des Kriteriums der segmentalen bzw. nicht metameren Anlage relativ gering sind.

Wie schon erwähnt (S. 384), ist die Korrelation zwischen früher UKZ-Sonderung bei holoblastisch-determinativer bzw. zwischen späterer Differenzierung der Geschlechtszellen bei meroblastischer (superfiziell-gemischter) regulativer Entwicklung wohl eher methodisch als faktisch bedingt. Auch dürfte feststehen, daß bei der überwiegenden Mehrzahl der Krebsgruppen die UKZ-Ablösung spätestens im Verlauf der Gastrulation erfolgt. Freilich können innerhalb der einzelnen Gruppen — man vergleiche etwa die Cirripedier — durchaus Differenzen auftreten.

Die von unterschiedlichen Autoren schon vorweggenommene cyto- und histologische Charakterisierung der UKZ kann im Prinzip bestätigt werden, wobei — wie diese Arbeit an mehreren Stellen ausführt — einzelne Arten manchmal Ausnahmen von der Regel zeigen können. Im Verlaufe der Embryonalentwicklung verstärken sich die beim ersten Auftreten morphologisch fundierten Charakteristika der UKZ. Doch können diese — wie z.B. bei vielen Peracarida — auch anlässlich des ersten Auftretens schon sehr ausgeprägt sein.

Das Plasma der UKZ, z.T. als « klar » bezeichnet, bleibt durchgehend hell angefärbt und zeigt besonders bei Frühstadien eine stark

positive Reaktion auf Orange G. Es ist oft fein granuliert oder fädig, wobei diese Bestandteile des öfteren konzentrisch angeordnet sind. Vakuolen bzw. Dottereinschlüsse sind relativ selten. Meist ist das Plasma umfangreich; es kann aber auch dicht dem meist recht grossen UKZ-Kern sich anschmiegen. Dieser ist fast immer nur sehr schwach angefärbt, was zusammen mit dem hellen Plasma die sicherste Histodiagnose der UKZ ergibt. Der Kern ist relativ chromatinarm, oft mit einem, gelegentlich mehreren, gleichfalls schwach tingierten Nucleoli dotiert und durch eine färberisch meist nur als schwache Linie hervortretende Kernmembran charakterisiert.

Die in dieser Studie besonders betonte Topografie der Gonadenanlage im Schlüpfzustand wird natürlich durch den definitiven Status der Gonade mitbestimmt. Es fällt auf, daß praktisch immer eine Wanderung der ventral sich sondernden UKZ nach dorsad erfolgt, die meist im Zusammenhang mit dem ebenfalls rückenwärts gerichteten Auswachsen des Mesoderms steht.

Die Unabhängigkeit der eigentlichen UKZ von den übrigen Mesodermzellen der Genitalanlage wird von vielen Autoren stark betont (vgl. z.B. Payen 1973). Etwa Manton (1934) plädiert freilich für *Nebnelia bipes*, daß dort die UKZ an Ort und Stelle in den Wänden der Cölomkammern entstehen würden.

Das von uns beobachtete Vorkommen von histologischen Übergangsstadien zwischen undifferenzierten Mesodermzellen und UKZ (v.a. bei *Maja*, *Macropodia*, *Chelura* und *Stenothoides*) ist ein weiterer Hinweis auf UKZ-Entstehung « am Ort »; er muß freilich noch durch zusätzliche ultrastrukturelle Befunde erhärtet werden.

In diesem Zusammenhang sei auf die unterschiedliche Terminologie der neben den differenzierten UKZ liegenden Zellen hingewiesen. Diese werden oft als Keimepithel, als somatische Zellen (Payen 1973) oder Coeloblasten (Vandel (siehe auch Becker-Carus 1966)) bezeichnet. Wir ziehen in dieser Studie die neutrale Bezeichnung « Mesodermzellen » vor, da diese unabhängig von möglichen bzw. späteren Bildungsleistungen ist.

Auf die an sich interessante Frage der embryonalen Ernährung der UKZ, die der elektronenoptisch fundierten Abklärung bedarf, sei nochmals kurz hingewiesen. Wichtigster Nährstoffzubringer dürfte die Haemolymphe des Blutlakunensystems sein. Die oft auffällige Einbettung der Keimdrüsenanlagen in Einbuchtungen von Mitteldarmdrüsen-schläuchen (vgl. Abb. 2d, 5d), der in früheren Entwicklungsstadien intensive Kontakt mit den Basalplasmen der aus epithelialisierten Vitellophagen hervorgegangenen Dotterpyramiden sowie die öfters zu beobachtende Anlagerung von tertiären Dotterzellen (vgl. Fioroni 1970) (*Pagurus*, *Polyonyx*, *Pisa*, *Stenothoides*) lassen an zusätzliche Ernährungsmöglichkeiten denken. Es sei in diesem Zusammenhang gleichfalls an die Nachweise von Dottergrana im UKZ-Plasma bei *Homarus*, *Eupagurus* und *Pisa* erinnert.

Schließlich sei erwähnt, daß auch die Gonadenanlage der Krebse ein häufig bei bilateralsymmetrischen Organprimordien vorkommendes Phänomen zeigen, nämlich die anfänglich etwas ungleichmäßige Differenzierung auf beiden Körperseiten, die sich u.a. auch im bekannten « Links-Rechts-Problem » (vgl. Ludwig 1932) äußert.

Sie zeigt sich bei unserem Beispiel in der oft auf den einzelnen Körperseiten leicht differierenden Anzahl von ausdifferenzierten UKZ. Wir konnten dieses Phänomen v.a. ausgeprägt bei *Galathea*-, *Eupagurus*- und *Pisa*-Arten, ferner bei *Pagurus cuanensis*, *Polyonyx gibbesi*, *Pisidia longicornis*, *Herbstia spec.*, *Macropodia longirostris*, *Caprella acanthifera* und *Stenothoides spec.* beobachten.

Zusammenfassung

Aufgrund von eigenen Befunden sowie Literaturangaben wird für rund 90 Krebs-Arten das embryonale Auftreten der Urkeimzellen beschrieben. Diese lassen sich bei den Crustacea entomostraca teilweise bereits in frühen Furchungsstadien, bei den meisten Krebsen aber während oder nach der Gastrulation in unterschiedlicher Anzahl nachweisen. Die Urkeimzellen gelangen nach ihrer Wanderung an die ventrale Perikardwand, wo sie die im Schlüpfmoment morphologisch noch nicht sexuell differenzierte Gonaden-Anlage aufbauen.

Summary

Based on own research and on bibliographical data a description of the embryonic appearance of the (primordial) germ cells for about 90 species of Crustaceans is given. These cells arise—in different number—in some species of Crustacea entomostraca during early stages of segmentation, but in most species of Crustacea during or after gastrulation. The primordial cells reach after their migration the ventral pericardial wall where they form the early gonad which is not yet sexually differentiated at hatching.

Literatur

- AMMA, K., 1911. — Über die Differenzierung der Keimbahnzellen bei den Copepoden. *Arch. Zellforsch.* 6, pp. 497-576.
- ANDERSON, D.T., 1967. — Larval development and segment formation in the branchiopod Crustaceans *Limnadia stanleyana* King (Conchostraca) and *Artemia salina* (L.) (Anostraca). *Aust. J. Zool.* 15, pp. 47-91.
- ANDERSON, D.T., 1973. — Embryology and phylogeny in Annelids and Arthropods. Pergamon Press, Oxford.
- BALDASS, F.V., 1937. — Entwicklung von *Holopedium gibberum*. *Zool. Jb. Anat.* 63, pp. 399-454.
- BECKER-CARUS, C., 1966. — Zur geschlechtlichen Differenzierung der Keimdrüsen in der Gattung *Armadillidium* (Crust. Isop). *Zool. Anz.* 176, pp. 235-253.
- BENESCH, R., 1969. — Zur Ontogenie und Morphologie von *Artemia salina* L. *Zool. Jb. Anat.* 86, pp. 307-458.
- BERGH, R.S., 1893. — Beiträge zur Embryologie der Crustaceen. 1. Zur Bildungsgeschichte des Keimstreifens von *Mysis*. *Zool. Jb. Anat.* 6, pp. 491-526.
- BERREUR-BONNENFANT, J. et INAGAKI, H., 1973. — Développement post-embryonnaire de la gonade et de l'appendix masculina chez *Ligia ilalica* Fabr., Crustacé isopode. *Bull. Soc. Zool. France*, 98, pp. 533-542.
- BOBRETZKY, N., 1874. — Zur Embryologie des *Oniscus murarius*. *Z. wiss. Zool.* 24, pp. 179-303.
- BROOKS, W.K. and HERRICK, F.H., 1891. — The embryology and metamorphosis of the Macroura. *Mem. Nat. Acad. Sci. Washington* 5, pp. 325-576.
- BUMPUS, H.C., 1891. — The embryology of the american lobster. *J. Morph.* 5, pp. 215-262.
- BUTSCHINSKY, P., 1893. — Zur Embryologie der Cumaceen. *Zool. Anz.* 16, pp. 386-387.

- BUTSCHINSKY, p., 1894. — Zur Entwicklungsgeschichte von *Gebia litoralis*. *Zool. Anz.* 17, pp. 253-256.
- BUTSCHINSKY, p., 1900. — Zur Entwicklungsgeschichte von *Nebalia geoffreyi*. *Zool. Anz.* 23, pp. 493-495.
- CANO, G., 1893. — Sviluppo e morfologia degli Oxyrhinchi. *Mitt. Zool. Stat. Xea-pel* 10, pp. 527-583.
- CLAUS, C., 1873. — Zur Kenntnis des Baues and der Entwicklung von *Branchipus stagnalis* und *Apus cancriformis*. *Abh. Kg. Oes. Wiss. Göttingen* 18, pp. 93-136.
- CLAUS, C., 1886. — Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von *Branchipus* und *Artemia* nebst vergleichenden Bemerkungen über andere Phyllopoden. *Arb. Zool. Inst. Wien* 6, pp. 267-304.
- DAWYDOFF, c., 1928. — Traité (l'embryologie comparée des Invertébrés Masson, Paris.
- DOOCHIN, H.D., 1951. — The morphology of *Balanus improvisus* Darwin and *Balanus Amphitrite niveus* Darwin during initial attachment and metamorphosis. *Bull. Mar. Sri. Gulf Caribbean* 1, pp. 15-39.
- FIORONI, P., 1970. — Am Dotteraufschluß beteiligte Organe und Zelltypen bei höheren Krebsen; der Versuch einer einheitlichen Terminologie. *Zool. Jb. Anat.* 87, pp. 481-522.
- FIORONI, p., 1970 a. — Die organogenetische und transitorische Rolle der Vitellophagen in der Darmentwicklung von *Galathea* (Crustacea, Anomura). *Z. Morph. Tiere* 67, pp. 263-306.
- FIORONI, p., et BÄCHINGER, R., 1971. — Le développement des épines de la carapace des Porcellanidae (Crustacea, Decapoda, Anomura). *Bull. Sor. Zool. France* 96, pp. 531-533.
- FRÄNSEMEIER, L., 1939. — Zur Frage der Herkunft des metanauplialen Mesoderms und die Segmentbildung bei *Artemia salina* Leach. *Z. wiss. Zool.* 152, pp. 439-472.
- FUCHS, K., 1914. — Die Keimblätterentwicklung von *Cyclops viridis* Jurine. *Zool. Jb. Anat.*, 38, pp. 103-156.
- GERSTÄCKER, A. und ORIMANN, A.E., 1901. — 6. Ordnung: Isopoda. in: Die Klassen und Ordnungen der Arthropoden, 5. Bd., II. Abt. Crustacea (2. Hälfte; Malacostraca). CF. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig, pp. 1-278.
- GOODRICH, A.L., 1939. — The origin and fate of the entoderm elements in the embryogeny of *Porcellio laevis* Latr. and *Armadillidium nasutum* B.L. (Isopoda). *J. Morph.* 64, pp. 401-429.
- GROBBEN, C., 1879. — Die Entwicklungsgeschichte der *Moina rectirostris*. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Anatomie der Phyllopoden. *Arb. Zool. Inst. Wien* 2, pp. 1-66, 203-268.
- GRSCHEBIN, s., 1910. — Zur Embryologie von *Pseudocuma pccinala* Sowinsky. *Zool. Anz.* 35, pp. 808-813.
- HAECKER, v., 1897. — Die Keimbahn von *Cyclops*. *Arch. mikr. Anal.* 49, pp. 35-91.
- HAECKER, v., 1903. — Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. *Jen. Z. Naturw.* 37, pp. 297-400.
- HICKMANN, v.v., 1936. — The embryology of the syncarid crustacean *Anaspides lasmaniae*. *Pap. Roy. Soc. Tasmania*, pp. 1-36.
- HORT-LEGRAND, C., BERREUR-BONNEFANT, J. et GINSBURGER-VOGEL, T., 1974. — Etude anatomique et histologique comparée de la différenciation des gonades chez les mâles et les femelles d'*Orchestia gammarella* Pallas (Crustacé Amphipod) pendant la période postembryonnaire. *Bull. Soc. Zool. France* 99, pp. 521-524.
- ISHIKAWA, C., 1885. — On the development of a fresh water macrurus crustacean *Atephyra compressa*. *Quart. J. Micr. Sci. London* 25, pp. 391-428.
- KOHLER, H.-J., 1976. — Embryologische Untersuchungen an Copepoden: Die Entwicklung von *Iernaecera branchialis* L. 1767 (Crustacea, Copepoda, Lernaecoida, Lernaecidae). *Zool. Jb. Anat.* 95, pp. 448-504.
- KORSCHULT, E. und HEIDER, K., 1936. — Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere. 2 Bände. G. Fischer Verlag, Jena.
- KRAINSKA, M.K., 1936. — On the development of *Eupagurus prideauxi* Leach. *Extr. C.R. 12e Congr. Int. Zool. Lisbonne* 1935, pp. 554-566.
- KÜHN, A., 1913. — Die Sonderung der Keimesbezirke in der Entwicklung der Sommerer von *Polyphemus pediculus* de Geer. *Zool. Jb. Anat.* 35, pp. 243-340.
- KÜHNERT, L., 1934. — Beitr. zur Entwicklungsgeschichte von *Alcippe lampas* Hancock. Diss. Würzburg.

- LANE, R.L., 1977. — A developmental investigation of the reproductive systems of *Armadillidium vulgare* (Latreille) and *Porcellionides pruinosus* (Brandt) (Isopoda). *Crustaceana* 33, pp. 237-248.
- LANG, R., 1973. — Die Ontogenese von *Maja squinado* (Crustacea malacostraca, Decapoda, Brachyura), unter besonderer Berücksichtigung der embryonalen Ernährung und der Entwicklung des Darmtraktes. *Zool. Jb. Anat.* 90, pp. 289-449.
- LANG, R. UND FIOHONI, P., 1971. — Darmentwicklung und Dotteraufschluß bei *Macropodia* (Crustacea malacostraca, Decapoda, Brachyura). *Zool. Jb. Anat.* 88, pp. 84-137.
- LANGENBECK, C., 1898. — Formation of the germ layers in the amphipod *Microdeutopus gryllotalpa* Costa. *J. Morph.* 14, pp. 301-336.
- LANGE, H., 1958. — Bau und Entwicklung der blutbildenden Organe von *Asellus aquaticus* L. *Z. wiss. Zool.* 161, pp. 144-208.
- LUDWIG, W., 1970. — Das Rechts-Links-Problem im Tierreich und beim Menschen. 1932. Reprint: Springer, Berlin.
- MANNING, N.B., 1963. — Notes on the embryology of the stomatopod crustacean *Gonodactylus oerstedii* Hansen. *Bull. Mar. Sci. Gulf. Caribbean* 13, pp. 422-432.
- MANTON, S.M., 1928. — On the embryology of a mysid crustacean, *Hemimysis lamornae*. *Phil. Trans. Roy. Soc. London* 216, pp. 363-463.
- MANTON, S.M., 1934. — On the embryology of the crustacean *Xebalia bipes*. *Phil. Trans. Roy. Soc. London* 223, pp. 163-238.
- MC CLENDON, J.F., 1906. — On the development of parasitic copepods. *Biol. Bull. Woods Hole.*
- NAIR, B., 1939. — The reproduction, oogenesis and development of *Mesopodopsis orientalis* Tait. *Proc. Indian Acad. Sci. (B)* 9, pp. 175-223.
- NAIR, B., 1941. — On the embryology of *Squilla*. *Proc. Ind. Acad. Sci. (B)* 14, pp. 543-576.
- NAIR, B., 1949. — The embryology of *Caridina laevis* Heller. *Proc. Ind. Acad. Sci. (B)* 29, pp. 211-288.
- NAIR, S.G., 1956. — On the embryology of the isopod *Isona*. *J. Embr. exp. Morph.* 4, pp. 1-33.
- NEEDHAM, A.E., 1937. — Some points in the development of *Neomysis vulgaris*. *Quart. J. Micr. Sci.* 79, pp. 558-588.
- NEEDHAM, A.E., 1942. — The structure and development of the segmental excretory organs of *Asellus aquaticus* (Linné). *Quart. J. Micr. Sci.* 83, pp. 205-243.
- NUSBAUM, J., 1886. — L'embryologie de *Oniscus murarius*. *Zool. Anz.* 9, pp. 454-458.
- NUSBAUM, J., 1887. — L'embryologie de *Mygis chameleo* (Thompson). *Arch. Zool. Exp. gén.* 5, pp. 123-202.
- PAYEN, G., 1973. — Etude descriptive des principales étapes de la morphogenèse sexuelle chez un crustacé décapode à développement condensé, l'écrevisse *Ponfasticus leplodactylus leplodactylus* (Eschscholtz, 1823). *Ann. Embr. Morphogen.* 6, pp. 179-206.
- PEDASCHENKO, D.D., 1898. — Die Embryonalentwicklung und Metamorphose von *Lernaea branchialis* L. *Trav. Soc. Imp. Nat. St. Petersbourg* 36, pp. 1-306.
- PEREYASLAWZEWA, S., 1888. — Le développement de *Gommants poecilurus* Rathke. *Bull. Soc. Moscou* 2, pp. 187-219.
- PEREYASLAWZEWA, S., 1888a. — Le développement de *Caprella ferox* Chruw. *Bull. Soc. Moscou* 2, pp. 583-597.
- REICHENBACH, H., 1886. — Studien über Entwicklungsgeschichte des Flußkrebse. *Frankf. am Main. Abh. Senck. Ges.* 14, pp. 1-137.
- ROBINSON, M., 1906. — On the development of *Nebalia*. *Quart. J. Micr. Sci.* 50, pp. 383-438.
- ROSSUSKAYA, M., 1888. — Le développement de *Orchestia litoria* Spence Bate. *Bull. Soc. Moscou* 2, pp. 561-581.
- ROSSUSKAYA, M. und KOSCHEWNIKOWA, M., 1890. — Le développement de la *Sunamphitoë valida* Czerniawski, et de l'*Amphilhoë picta* Rathke. *Bull. Soc. Moscou* 4, pp. 82-103.
- SCHNEIDER, G., 1976. — Stadien der Embryonalentwicklung von *Eupagurus pri-deauvi* Leach (Crustacea, Decapoda, Anomura), unter besonderer Berücksichtigung der Larvenentwicklung und der am Dotterabbau beteiligten Zelltypen. *Zool. Jb. Anat.* 95, pp. 297-353.
- SCHIMKEWITSCH, W., 1896. — Studien über parasitische Copepoden. *Z. wiss. Zool.* 61, pp. 339-362.
- SCHLEGEL, C., 1911. — Anatomie sommaire de la première zoé de *Maja squinado* Latr. *Arch. Zool. exp. gén.* 8, N. et R. 2, pp. 29-40.

- SCHOLL, a., 1963. — Embryologische Untersuchungen an Tanaidaceen (*Heterotanais oerstedii* Kröyer). *Zool. Jb. Anat.* 80, pp. 500-554.
- SHIINO, SM., 1942. — Studies on the embryology of *Squilla oratoria* de Haan. *Mém. Coll. Sci. Kyoto Univ.* B 28, pp. 77-174.
- SOLLAUD, E., 1923. — Recherches sur l'embryologie des Crustacés décapodes de la sous-famille des « Palemoninae ». *Bull. Biol. France Belgique* V, pp. 1-234.
- STRÖMBERG, J.O., 1965. — On the embryology of the isopod *Irona*. *Ark. Zool.* 17 (5), pp. 421-473.
- STRÖMBERG, J.O., 1967. — Segmentation and organogenesis in *Limnoria lignorum* (Kathke) (Isopoda). *Ark. Zool.* 20, pp. 91-139.
- STRÖMBERG, J.O., 1971. — Contribution to the embryology of bopyrid isopods with special reference to *Bopyroides*, *Hemiarthrus* and *Pseudione* (Isopoda, Epicaridea). *Sarsia* 47, pp. 1-46.
- STRÖMBERG, J.O., 1972. — *Cyathura polita* (Crustacea, Isopoda): some embryological notes. *Bull. Mar. Sci.* 22, pp. 463-482.
- TAUBE, E., 1909. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Euphausiden. 1. Von der Furehung des Eies bis zur Gastrulation. *Z. wiss. Zool.* 92, pp. 427-464.
- TAUBE, E., 1915. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Euphausiden. 2. Von der Gastrula bis zum Furcilia-Stadium. *Z. wiss. Zool.* 114, pp. 577-656.
- TERAO, A., 1928-1929. — The embryonic development of the spiny Lobster *Panulirus japonicus* (v. Siebold). *Jap. J. Zool.* 2, pp. 387-449.
- TERAO, A., and CHENG, T.Z., 1926. — On the rudiments of the gonad in an isopod *Ligyda exotica* (Roux). *Annot. Zool. Japon.* 11, pp. 29-31.
- WALLEY, L.J., 1969. — Studies on the larval structure and metamorphosis of *Balanus balanoides* (L.). *Phil. Trans. Roy. Soc. London B* 256, pp. 237-280.
- WAGNER, C., 1891. — Développement de la *Melita palmata*. *Bull. Soc. Xat. Moscou* 5, pp. 401-409.
- WAGNER, J., 1898. — Einige Beobachtungen über die embryonale Entwicklung von *Xeomysis vulvaris* var. *baltica* Czern. *Trudii. SI. Peterb. Obschih.* 26, pp. 1-221.
- WELDON, W., 1892. — Formation of the germ-layers in *Crangon*. *Quart. J. Micr. Sci.* 33, pp. 343-363.
- WEYGOLDT, O., 1958. — Die Embryonalentwicklung des Amphipoden *Gammarus pulex* (L.). *Zool. Jb.* 77, pp. 51-110.
- WEYGOLDT, P., 1960. — Embryologische Untersuchungen an Ostrakoden: Die Entwicklung von *Cyprideis litoralis* (G.S. Brady) (Ostracoda, Podocopa, Cytheridae). *Zool. Jb. Anat.* 78, pp. 369-426.
- WEYGOLDT, P., 1960a. — Beitrag zur Kenntnis der Malakostrakenentwicklung: Die Keimblattbildung bei *Asellus aquaticus* (L.). *Z. wiss. Zool.* 163, pp. 342-354.
- WEYGOLDT, P., 1961. — Beitrag zur Kenntnis der Ontogenie der Decapoden: Embryologische Untersuchungen an *Palaemonetes varians* (Leach). *Zool. Jb. Anat.* 79, pp. 223-270.
- WITSCHI, E., 1934. — On determinative cleavage and yolk formation in the harpacticoid copepod *Tisbe furcata* Baird. *Biol. Bull. Woods Hole* 67, pp. 335-340.
- ZILCH, R., 1974. — Die Embryonalentwicklung von *Thermosbaena mirabilis* Monod (Crustacea, Malacostraca, Pancarida). *Zool. Jb. Anat.* 93, pp. 462-576.
- ZILCH, R., 1978. — Embryologische Untersuchungen an der holoblastischen Ontogenese von *Penaeus trisulcatus* Leach (Crustacea, Decapoda). *Zoomorph.* 90, pp. 67-100.