



**HAL**  
open science

# MIT DEM DOTTERAUFSCHLUSS LIIERTE ONTOGENESE-ABWANDLUNGEN BEI EINIGEN DECAPODEN KREBSEN

Pio Fioroni, Elisabeth Banderet

► **To cite this version:**

Pio Fioroni, Elisabeth Banderet. MIT DEM DOTTERAUFSCHLUSS LIIERTE ONTOGENESE-ABWANDLUNGEN BEI EINIGEN DECAPODEN KREBSEN. *Vie et Milieu* , 1971, XXII (1), pp.163-188. hal-02966498

**HAL Id: hal-02966498**

**<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02966498>**

Submitted on 14 Oct 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

**MIT DEM DOTTERAUFSCHLUSS  
LIERTE ONTOGENESE-ABWANDLUNGEN  
BEI EINIGEN DECAPODEN KREBSEN<sup>(1)</sup>**

Von Pio FIORONI und Elisabeth BANDERET  
*Zoologisches Institut der Universität Münster  
Station biologique de Roscoff, 29 N  
und Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer*

**INHALT**

Einleitung .....	163
Methodik .....	165
<i>Astacus fluviatilis</i> .....	165
<i>Galathea squamifera</i> .....	167
<i>Macropodia longirostris</i> .....	171
Vergleich der Entwicklungen .....	177
Zusammenfassung .....	183
Résumé .....	183
Summary .....	184
Literaturverzeichnis .....	184
Verzeichnis der Abkürzungen in den Abbildungen .....	187

**EINLEITUNG**

Entwicklung ist nie nur Erreichung der Adultstruktur. Die zahlreichen weiteren Aufgaben der Entwicklung (Anpassungen an die Bedingungen des embryonalen Milieus und die Ernährung, even-

(1) Ausgeführt mit finanzieller Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung und der Freiwillig Akademischen Gesellschaft der Stadt Basel.

tuelle Mithilfe bei der Artverbreitung und schliesslich allfällige Ontogeneseveränderungen als Voraussetzung zur Evolution der Adultformen) bedingen eine "embryonale Eigengesetzlichkeit" (vgl. FIORONI, 1967). Diese kann oft zu "umwegiger Entwicklung" (NAUCK), bzw. zu Kaenogenesen (HAECKEL, RENSCH) führen, also zu unabhängig von der Adultform auftretenden Abänderungen der Ontogenese.

Im Zeitalter der dominierenden, auf die Art der Erreichung des definitiven Bauplanes konzentrierten Entwicklungsphysiologie wird dieser Aspekt unseres Erachtens allzusehr vernachlässigt. Dies führt u.a. dazu, dass in den allgemeinen Embryologiewerken eine oder wenige Entwicklungen als typisch für eine bestimmte Tiergruppe deklariert werden, oder dass in der vergleichenden Embryologie zu wenig Kriterien für die Darstellung der Mannigfaltigkeit der Entwicklungsgänge aufgestellt werden.

So wird innerhalb der decapoden Krebse immer wieder der Typ von *Astacus* hervorgehoben und ihm als Gegensatz ein gleichsam uniformer Typ mit Vitellophagen entgegengestellt (vgl. z.B. McBRIDE 1914, DAWYDOFF 1928, KORSCHULT-HEIDER 1936, PFLUGFELDER 1962). Auch die v.a. auf der Anzahl der Vitellophagen-Generationen beruhende weitere Unterteilung durch SIEWING (1964) ist im Grunde zu wenig detailliert, da sie nicht alle mit dem Dotterauflösungslierten Zelltypen erfasst (vgl. FIORONI 1970ff und LANG-FIORONI 1971).

Innerhalb der Decapoda sind zu zahlreichen Arbeiten des letzten Jahrhunderts zwar nach 1900 weitere Arbeiten hinzugekommen (vgl. die Literatur bei FIORONI 1970). Doch werden darin die Darmgenese und die verschiedenen mit dem Dotterauflösungslierten Organe und Zelltypen zu wenig berücksichtigt. Es ist deshalb eines der Ziele unserer Arbeitsgruppe für vergleichende Embryologie an der Universität Münster, als Basis zu umfassenden, auch phylogenetisch anwendbaren Ontogenesevergleichen möglichst viele Krebsentwicklungen detailliert zu analysieren.

Die vorliegende Arbeit versucht, auf Grund der Darstellung der Darmentwicklung und der mit der Dotterresorption verbundenen Organe und Zelltypen von drei genauer bekannten Entwicklungen (*Astacus* (Macrura), *Galathea* (Anomura) und *Macropodia* (Brachyura)) und anschliessender Vergleiche einen Begriff von der Vielfalt der Entwicklungsmöglichkeiten zu geben. Diese werden in den eben erwähnten Organsystemen und Zelltypen besonders manifest, während die Entwicklung der übrigen, nicht durch die Dotterreserven belasteten Organe innerhalb der verschiedenen Decapoden-Gruppen einheitlicher verläuft.

Bei unserem Vergleich, der nomenklatorisch auf der durch FIORONI (1970) vorgeschlagenen Terminologie basiert, stehen fol-

gende Kriterien im Vordergrund (vgl. auch Tab. I und II) :

1. Analyse der einzelnen Zelltypen als morphologische Bausteine und Bildner übergeordneter Bauelemente (transitorische und definitive Organe).
2. Die zeitliche Eingliederung derselben erlaubt die Herleitung von Funktionsphasenfolgen und den Nachweis von Ein- bzw. Mehrphasigkeit der Morphogenese.
3. Abklärung ihrer morphogenetischen Bedeutung.
4. Darstellung der wechselseitigen Abhängigkeiten der einzelnen Elemente.

Die Entwicklungen der marinen Vertreter wurden in den französischen marinbiologischen Stationen in Banyuls-sur-Mer und Roscoff beobachtet; wir danken ihren Direktoren, Prof. P. DRACH bzw. Prof. G. TEISSIER, für die freundliche Aufnahme in ihren Instituten.

#### METHODIK

Die Embryonalserien wurden in Basel (*Astacus*), Banyuls-sur-Mer (*Macropodia*) und Roscoff (*Galathea*) gesammelt, wobei den Weibchen jeweils periodisch Eier entnommen wurden, was durch Kombination der Eier vieler Weibchen schliesslich zur Aufstellung von zusammenhängenden Entwicklungsreihen führte.

Fixiert wurde mit wässrigem Bouin und den Gemischen nach Petrunkevitch und Smith, eingebettet via Isopropylalkohol-Paraffin- bzw. Isopropylalkohol-Paraplast-Gemischen und gefärbt mit Haemalaun (Benzopurpurin, Orange G und Eosin als Gegenfärbung), Azan, PAS, Millot und Prenant (vgl. die Detailangaben bei FIORONI 1970 ff und LANG-FIORONI 1971). Die Mikrophotos wurden mittels eines Zeiss-Standard WL-Forschungsmikroskopes mit Photoaufsatz und Lichtmessgerät II hergestellt.

#### *ASTACUS FLUVIATILIS*

Lit.: BOBRETZKY 1873, REICHENBACH 1877 ff, SCHIMKEWITSCH 1885 ff, MORIN 1886, FULINSKY 1908, PIATAKOV 1925, ZEHNDER, 1934, FIORONI 1969, 1970 b, FIORONI-BANDERET 1970.

Nach der durch ZEHNDER freilich bestrittenen gemischten Furchung ist der innerhalb des peripheren Blastoderms liegende Innendotter in transitorische primäre Dotterpyramiden und einen zentralen Dotterkörper gegliedert. (Abb. 1b). Eine blastodermale Dotteraufnahme scheint nicht in grösserem Umfang stattzuhaben

(vgl. REICHENBACH). Die sekundären Mesodermzellen REICHENBACH'S (vgl. auch FULINSKY und MORIN) dürften den sekundären Dotterzellen entsprechen (vgl. TERAÖ). — Eine erneute Überprüfung der Frühentwicklung ist geplant.

Das gesamte Entoderm entsteht trotz Dotterreichtum (Eidurchmesser ca. 3 000  $\mu$ ) aus einer Invagination; deren Lumen bleibt dauernd erhalten und der Zusammenhang der einzelnen Zellen damit gewahrt (Abb. 1 c und d, 3 a und b). Aus dem caudalen Entoderm entsteht die unter zahlreichen Mitosen zum Entodermtrichter (Mitteldarm-Anlage) auswachsende Entodermplatte, die später auch die Mitteldrüse bilden wird. Cephal (besonders in den dorsalen und lateralen Partien) differenzieren sich die sekundären Dotterpyramiden. Sie nehmen unter Pseudopodienbildung von aussen allen Dotter in sich auf (Abb. 3 a und b) und werden bald polynucleär und grosskernig (20-26  $\mu$  Kerndurchmesser im Schlüpfmoment). Sie bauen den transitorischen intraembryonalen Dottersack auf. Dessen Abbau setzt erst kurz vor dem Schlüpfen ein und dauert bis zur ersten postembryonalen Häutung (10. - 17. Postembryonaltag). An der Dotterreduktion sind infolge des im Schlüpfstadium histologisch differenzierten Mitteldarmes (Stäbchensaum, Resorptionsvakuolen) und der caudalen Teile der Mitteldarmdrüse (Stäbchensaum, Ferment- und Resorptionsvakuolen) alle auf pg 167 resümierten Anteile beteiligt. Infolge der grösstenteils transitorischen Natur der sekundären Dotterpyramiden ist die Rolle der mesodermal aus dem Blutgefäss-System stammenden, frei in der Hämolymphe beweglichen tertiären Dotterzellen (Abb. 1e, 5a-d) besonders gross. Diese nehmen die durch periphere, zuerst cephalodorsal einsetzende Dedifferenzierung sich auflösenden Plasma- und Dotteranteile, sowie die unter Vakuolenbildung und Chromatinballung degenerierenden Kerne der sekundären Dotterpyramiden in ihre Vakuolen auf (Abb. 5d). Entsprechend dem Zelldurchmesser und der Vakuolenzahl sind folgende Typen unterscheidbar, die sich in einer morphologischen Reihe anordnen lassen :

	Zelldurchmesser	Vakuolen
A-Zellen (Abb. 5a und b)	12 $\mu$	—
B-Zellen (Abb. 5b )	12,5-15 $\mu$	eine kleine
C-Zellen (Abb. 5c )	21-24 $\mu$	mehrere, oft unterschiedlich grosse
D-Zellen (Abb. 5 d )	bis 26 $\mu$	eine sehr grosse, durch Verschmelzung entstanden

V.a. die D-Zellen lagern sich in Muskelnähe, an die Aorta posterior und die von ihr abgehenden Gefässe, sowie v.a. in den Carapaxfalten (in Chitinisierung) von innen her an die Epidermis und die Stützzellen an (Abb. 5 c und d). Infolge Dotterabgabe reduzieren sich die Vakuolen.

Das Dorsalorgan ist gut ausgebildet.

Die ectodermale Invagination des später gefalteten Enddarmes erfolgt vor derjenigen des Stomodaeums. Im Schlüpfstadium sind im Hinblick auf die baldige Häutung die Gastrolithentaschen mit gut ausgebildeten Gastrolithen vorhanden.

Folgende Elemente sind damit ausser dem epithelialisierten Entoderm (Mitteldarm, Mitteldarmdrüse) am Dotterabbau beteiligt : primäre Dotterpyramiden, zentraler Dotterkörper, blastodermale Dottervakuolen, sekundäre Dotterzellen (= "sekundäre Mesodermzellen"), sekundäre Dotterpyramiden, tertiäre Dotterzellen (in reichem Masse).

Das grosse, nicht planktonische Schlüpfstadium (Carapaxlänge 4 - 6 mm) zeigt embryonal-larvale Charaktere, die sich in den gewaltigen Dotterreserven (Abb. 1e, 6a) und dem bis zur ersten Häutung andauernden bewegungslosen Zustand (vgl. BAUMANN 1932 und BIEBER 1940) äussern. Nahrungsaufnahme von aussen ist infolge der fehlenden Kauladen an den Mandibeln und der erst in Differenzierung sich befindlichen chitinösen Filterapparaturen des Magens bis nach der ersten postembryonalen Häutung nicht möglich. Die larvalen Scherenhaken, die Telsonstacheln und die pigmentarme, unbehaarte Haut weisen auf weitere larvale Merkmale hin. Andererseits sind die caudalen, bereits epithelialisierten Teile der Mitteldarmdrüse schon in zahlreiche Divertikel aufgeteilt.

### GALATHEA SQUAMIFERA

Lit. : FIORONI 1970 a.

Die Frühentwicklung, die von einem 500-550  $\mu$  im Durchmesser betragenden Ei ausgeht, verläuft bezüglich der Durchgliederung des Innendotters wie beim Flusskrebs (Abb. 1 a und b, 2 a). Zusätzlich bleiben aber wenige, rasch degenerierende bedeutungslose intravitelline Vitellophagen 1 zurück (Abb. 1 b, 2 c). Der Zusammenschluss der Furchungsenergiden zum Blastoderm erfolgt vor Erreichung der Körperperipherie; damit wird von aussen und von innen Dotter aufgenommen und in blastodermale Dottervakuolen

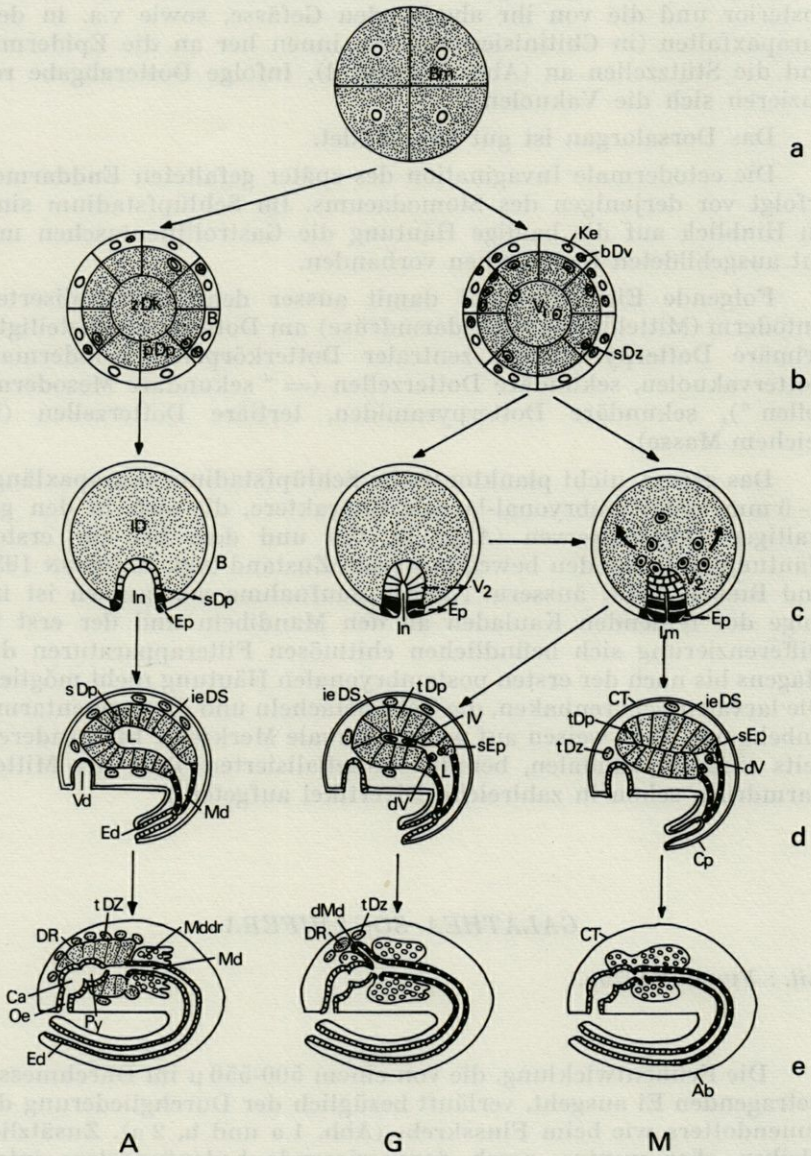


ABB. 1. — Schematische Übersicht der Darmentwicklung und des Dotter-aufschlusses bei *Astacus* (A), *Galathea* (G) und *Macropodia* (M). a: Furchung, b: Blastoderm-Stadium, c: Bildung der Körpergrundgestalt, d: Embryo, e: Schlüpfstadium.

Abb. 2 c) eingelagert, die teilweise bis zum Nauplius persistieren. Ein Teil wird durch das Blastoderm verarbeitet; andere Vakuolen werden durch in der Folge zwischen Blastoderm und Innendotter liegende sekundäre Dotterzellen wieder aus dem Blastoderm detachiert. Dies geschieht im Gebiet des ganzen Blastoderms, besonders häufig aber in den Kopfklappen (Abb. 2 h). Diese Zellen degenerieren unter Kern- und Plasmadifferenzierung.

Das Entoderm entsteht aus einer Invagination (Abb. 1 c, 3 c), die basal das prospektive Mesoderm und die Entodermplatte (= Mitteldarmanlage), sowie im Innern die noch im Epithelverband bereits Dotter aufnehmenden perivitellinen Vitellophagen 2 einschliesst. Auch nach der Umwandlung zur Immigration (durch Obliteration des Lumens; Abb. 1 c, 3 d) bleiben die mehrkernig werdenden Vitellophagen vereint und die Dotterdurchwanderung erfolgt erst gegen das Nauplius-Stadium. Nach Erreichung der Peripherie schliessen sich die Vitellophagen 2 zu zellularisierten tertiären Dotterpyramiden zusammen (Abb. 1 d, 4 a - c), die als Anlage der Mitteldarmdrüse den intraembryonalen Dottersack aufbauen. Sie sind sowohl transitorisch als auch — in der Mehrzahl — organogenetisch. Etliche ventral liegende primäre Dotterzellen degenerieren und tragen wie die sekundären Dotterzellen zur Bildung des Blutlakunensystems bei. Im Zentrum des intraembryonalen Dottersackes liegende "Initialvitellophagen" der Lumenbildung (Abb. 4 b) degenerieren gleichfalls und ermöglichen dadurch gemeinsam mit weiteren, sich aus dem Verband der tertiären Dotterpyramiden ins Lumen detachierenden Zellen (Abb. 4 c und h) in der prospektiven Mitteldarmdrüse die Lumenbildung.

Die übrigen organogenetischen tertiären Dotterpyramiden reduzieren unter sekundärer Epithelialisierung (= geweblicher Transformation) ihre Dottervakuolen (vgl. pg 176) und wandeln sich in einem caudocephal, bzw. ventrodorsal gerichteten Differenzierungsgefälle ins definitive Mitteldarmdrüsen-Epithel um (Abb. 4 c und d). Der Mitteldarm und wohl auch caudale Anteile der Mitteldarmdrüse entstehen aus der dotterlos bleibenden Entodermplatte.

Schliesslich ist der cephalste unpaare Teil des intraembryonalen Dottersackes von transitorischer Natur; er schnürt sich vor dem Schlüpfen vom dorsalen Mitteldarmdivertikel ab (Abb. 1 e, 5 e, 6 b) und wird v.a. durch die hier im Vergleich zu *Astacus* viel weniger zahlreichen tertiären Dotterzellen abgebaut (Abb. 1 e, 5 e - h). Diese sind im Vergleich zu *Astacus* plasmareicher, bauen kleinere Vakuolen auf und entstehen ontogenetisch erst spät. Auch ist ihre Anlagerung in den Carapaxfalten lange nicht so typisch wie beim Flusskrebs.

Das Dorsalorgan (vom Nauplius bis zum Embryo mit mittlerem Dotterrest) ist relativ gut ausgebildet; an seinem Abbau partizipieren die tertiären Dotterpyramiden.



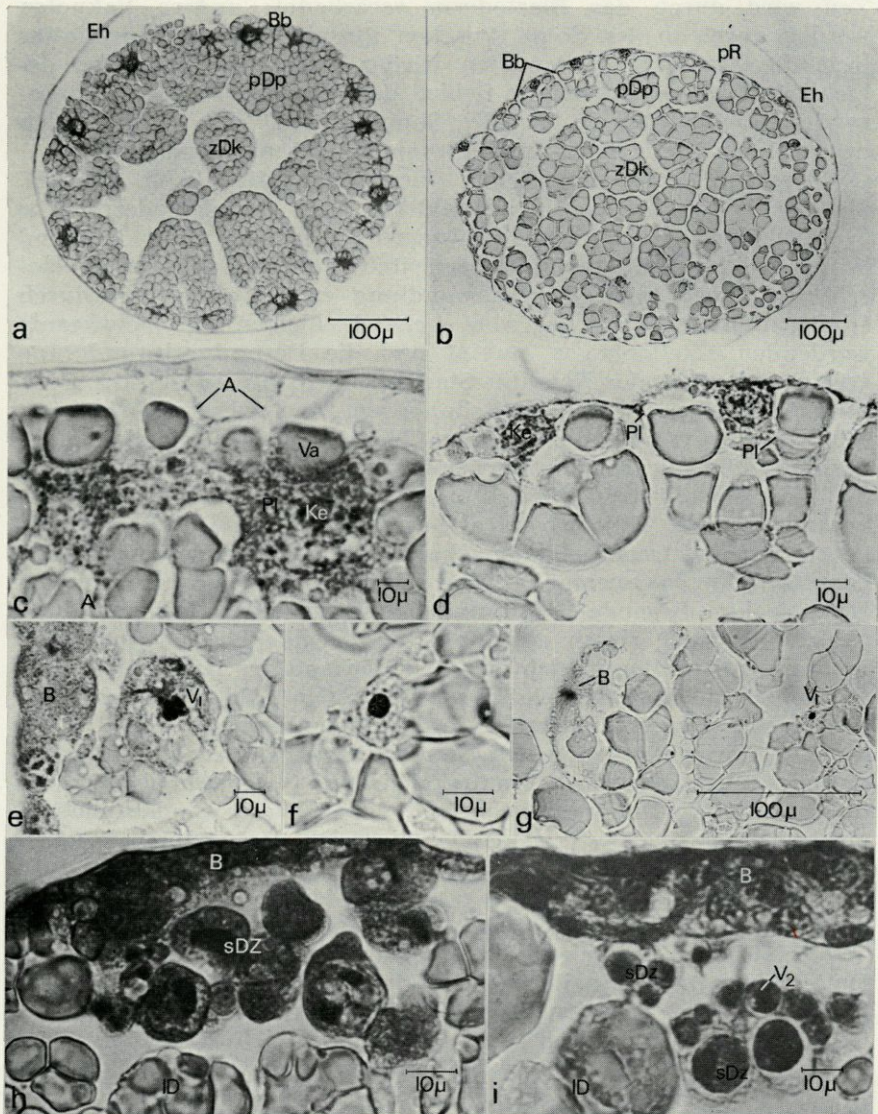


ABB. 2. — Frühentwicklung von *Galathea* (a, c, e und h) und *Macropodia* (b, d, f, g und i). a und b: Blastodermbildung (Übersicht), c und d: Blastodermbildung (Details), e bis g: intravitelline Vitellophagen 1, h und i: sekundäre Dotterzellen (i zeigt die Aufnahme von sekundären Dotterzellen durch Vitellophagen).

Identisch wie bei *Astacus* entstehen die ectodermalen Darmteile aus Einstülpungen, wobei das Stomodaeum (Nauplius) vor dem Proctodaeum (Metanauplius) angelegt wird.

Folgende Elemente nehmen damit ausser dem epithelialisierten Entoderm am Dotterabbau teil: primäre Dotterpyramiden, zentraler Dotterkörper, stark entwickelte blastodermale Dottervakuolen, zahlreiche sekundäre Dotterzellen, weitgehend bedeutungslose Vitellophagen 1, organogenetische und transitorische Vitellophagen 2, tertiäre Dotterzellen in bescheidener Anzahl.

Die schlüpfreife planktonische Larve (Carapaxlänge 0,8 mm) ist nach GURNEY relativ adultähnlich und zeigt einen voll differenzierten, zur Aufnahme von Mikroplankton befähigten, durchgehenden Darmtrakt (inklusive chitinösen Magenfiltern; Abb. 1 e, 6 b). Die in drei grössere paarige Säcke und kleine Anlagen weiterer Schläuche aufgeteilte Mitteldarmdrüse ist noch von relativ einfachem Bau, histologisch aber analog der Mitteldarmdrüse funktionsfähig (Stäbchensaum, Ferment- und Resorptionsvakuolen, undifferenzierte Zellen). Ein dorsaler Mitteldarm-Blindsack ist vorhanden. — Bis zur Umwandlung in die junge *Galathea* werden vier Larvalstadien durchlaufen (LEBOUR 1930/31).

### MACROPODIA LONGIROSTRIS

Lit.: LANG-FIORONI 1970.

In Bezug auf Eidurchmesser (500 - 600  $\mu$ ) und die Frühentwicklung zeigt *Macropodia* die gleichen Verhältnisse wie *Galathea*. Intravitelline, rasch degenerierende, uninucleäre Vitellophagen 1 sind etwas häufiger (Abb. 1 b, 2 f und g). Der Zusammenschluss der Blastomeren zum Blastoderm erfolgt erst nach Erreichung der Keimperipherie, sodass nur zentralwärts Dotter aufgenommen wird (Abb. 2 d). Zudem sind die blastodermalen Dottervakuolen bereits bei der dreiteiligen Keimanlage abgebaut. Die Detachierung der meist vakuolenarmen, in der Folge degenerierenden sekundären Dotterzellen ist im Vergleich zu *Galathea* bescheiden (Abb. 1 b, 2 i, 3 c) und im wesentlichen auf die Kopflappen beschränkt.

Das Entoderm differenziert sich aus einer Immigration (Abb. 1 c); die Invagination ist meist nur noch durch die Blastoporusgrube angedeutet. Ausser Mesoderm entstehen aus ihr die unpaare caudale Entodermplatte als Mitteldarmanlage und die perivitellin gesonderten Vitellophagen 2, die rasch Dotter aufnehmen und sogleich den Dotter zu durchwandern beginnen (Abb. 3 e und f).

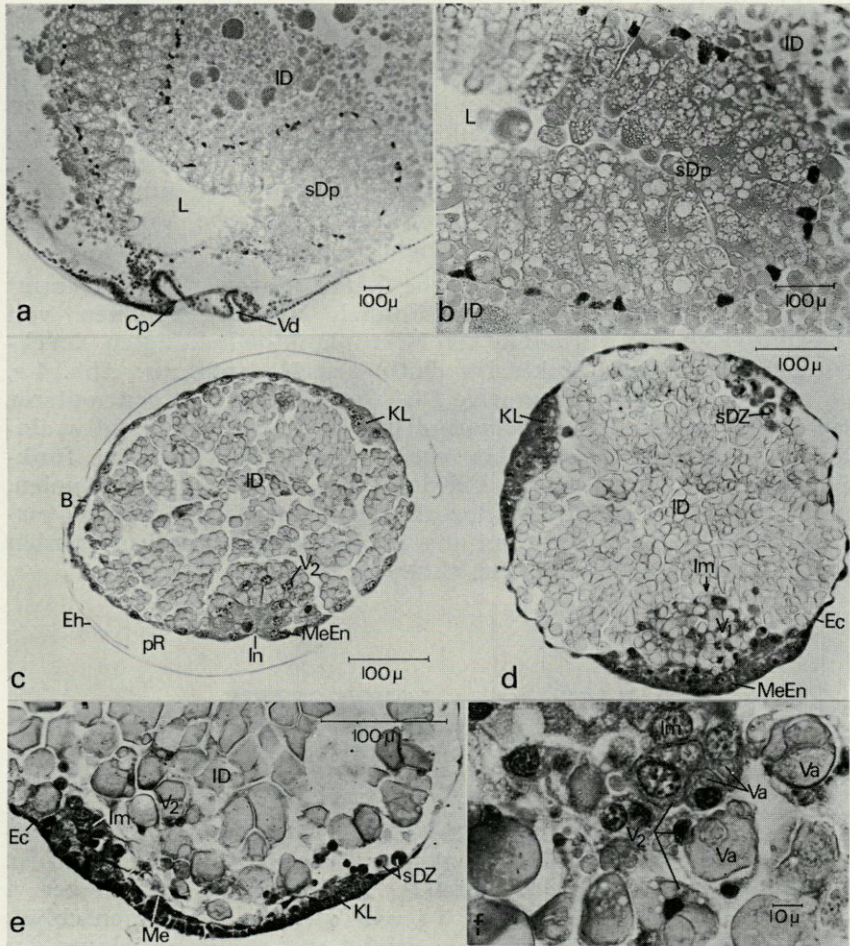
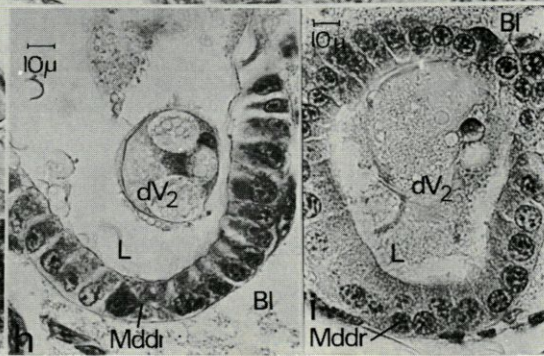
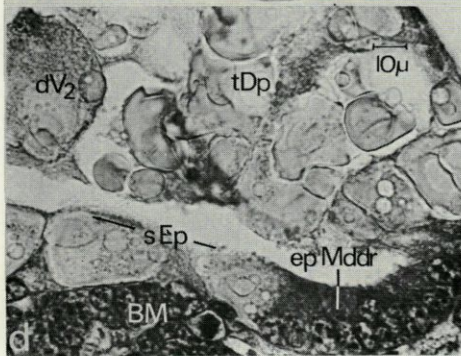
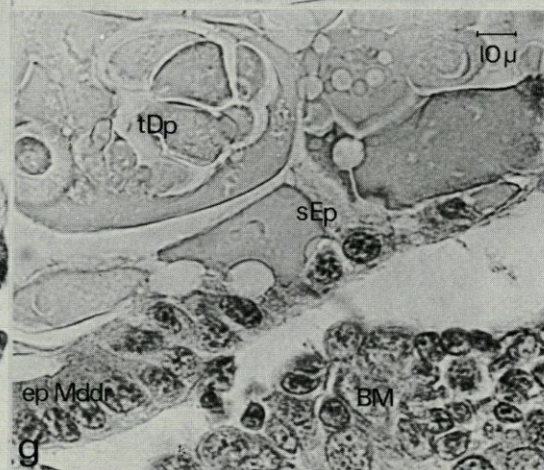
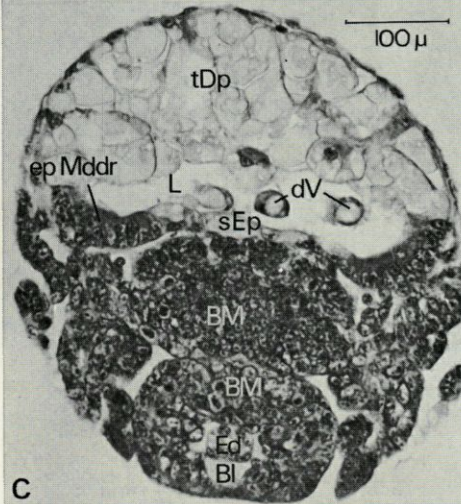
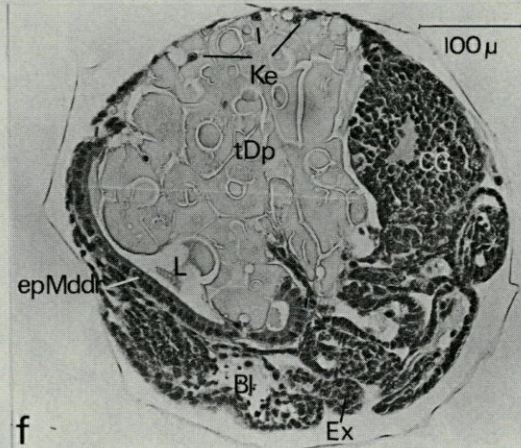
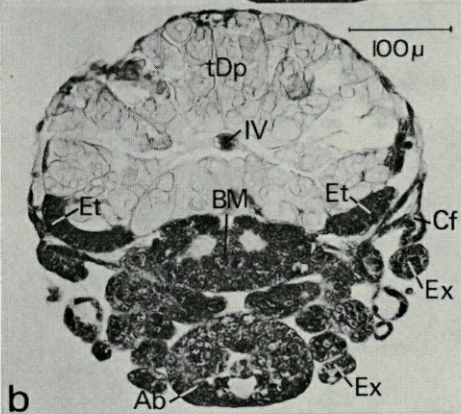
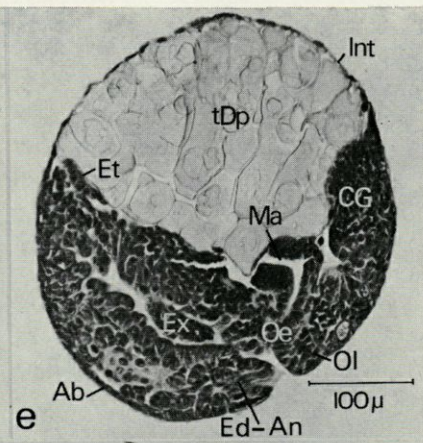
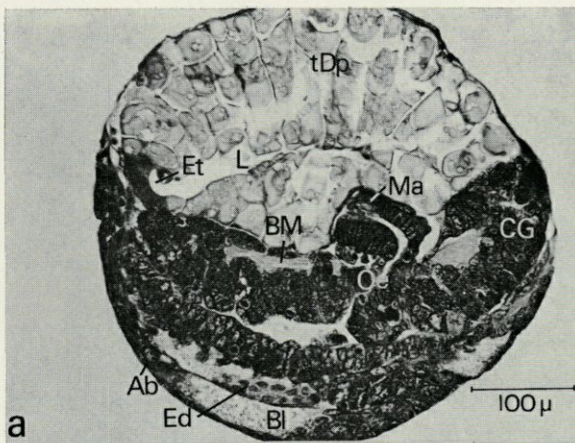


ABB. 3. — Bildung der Körpergrundgestalt bei *Astacus* (a und b), *Galathea* (c und d) und *Macropodia* (e und f). a und b: Bildung der sekundären Dotterpyramiden (Übersicht, bzw. Details), c: Invagination mit geweblich gesonderten intravitellinen Vitellophagen 2, d: Immigration (Stadium der dreiteiligen Keimanlage) mit noch zusammenhängenden Vitellophagen 2, e: dreiteilige Keimanlage mit auswandernden Vitellophagen 2, f: teilweise polynucleäre Vitellophagen 2 in verschiedenen Phasen der Dotteraufnahme.

ABB. 4. — Primäre und sekundäre Epithelialisierung der Vitellophagen 2 bei *Galathea* (a-d, h) und *Macropodia* (e, f, g und i). a und e: mediane Sagittalschnitte der Embryonen mit grossem Dotterrest mit tertiären Dotterpyramiden. b: cephaler Querschnitt durch Embryo mit grossem Dotterrest mit tertiären Dotterpyramiden und «Initialvitellophage» der Lumenbildung. c: caudaler Querschnitt durch Embryo mit grossem Dotterrest mit sich aus dem Vitellophagenverband detachierenden, degenerierenden Vitellophagen 2, die zur Lumenbildung beitragen. d und g: sekundäre Epithelialisierung der tertiären Dotterpyramiden (Embryo mit grossem bzw. mit mittlerem Dotterrest). f: seitlicher Sagittalschnitt durch Embryo mit mittlerem Dotterrest mit sekundärer Epithelialisierung und grossem Entodermtrichter (Mitteldarmdrüsen-Anlage), h und i: degenerierende, im Lumen des Entodermtrichters liegende Vitellophagen 2.



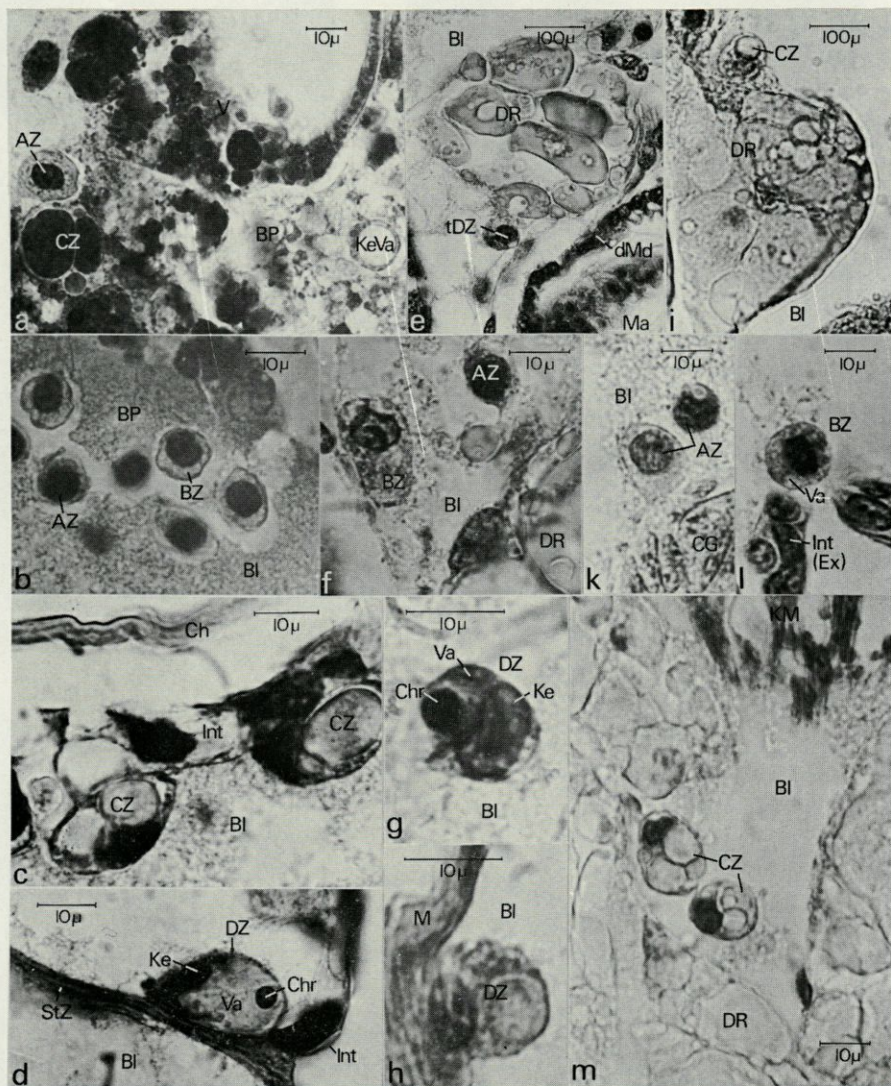


ABB. 5. — Tertiäre Dotterzellen von *Astacus* (Schlüpfstadium, a-d), *Galathea* (Schlüpfstadium, e-h) und *Macropodia* (Embryo mit mittlerem (k und l) bzw. kleinem Dotterrest (i und m)). Man beachte besonders die Anlagerung von tertiären Dotterzellen an die sich desintegrierenden sekundären (a) bzw. tertiären Dotterpyramiden (e, i und m), die Anlagerung an Epidermis (c), Stützzellen der Carapaxfalte (d) und die Muskulatur (h), sowie die aufgenommenen, in der Vakuole liegenden Chromatinreste (d und g; vgl. Text). In a liegt im Basalplasma der desintegrierenden sekundären Dotterpyramide eine durch Kerndegeneration entstandene Kernvakuole.

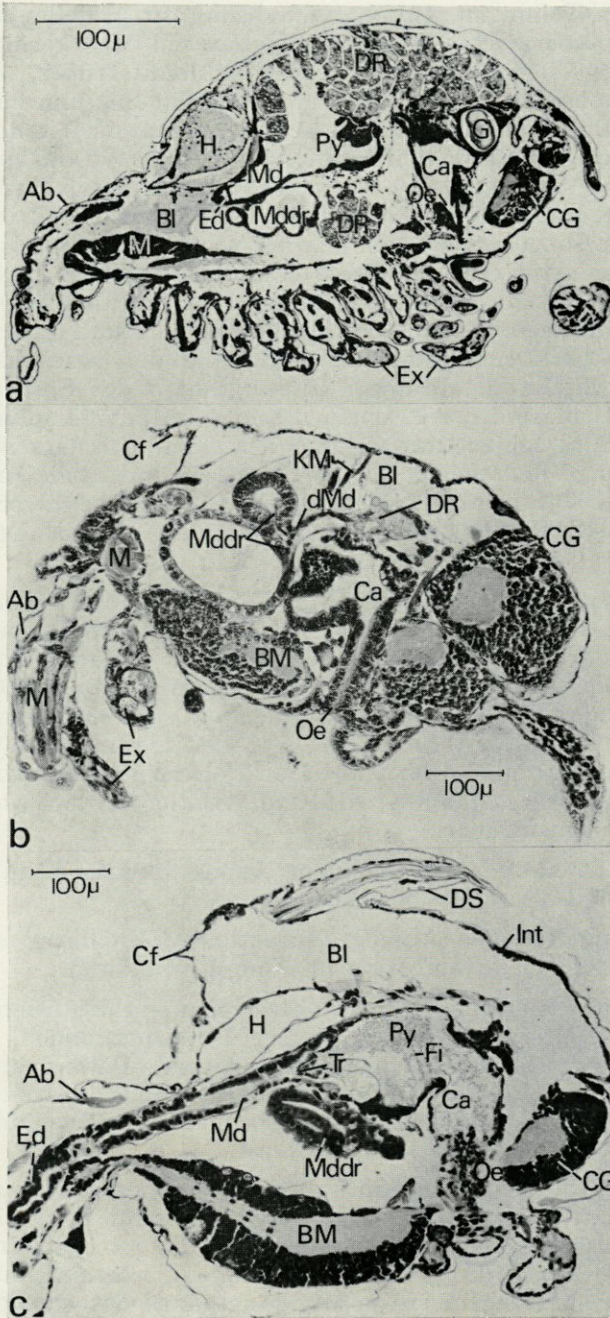


ABB. 6. — Schlüpfstadien (Sagittalschnitte) von *Astacus* (a), *Galathea* (b) und *Macropodia* (c).

Mitotische Teilungen führen einerseits zur Vitellophagen-Vermehrung, andererseits analog zu *Galathea* zur Mehrkernigkeit derselben. Die Vitellophagenwanderung ist damit früher, aber langsamer, da sie gleichfalls erst im Metanauplius-Stadium beendet ist. Nach der Dotterdurchwanderung schliessen sich die Vitellophagen 2 unter primärer Epithelialisierung zu tertiären Dotterpyramiden zusammen (Abb. 1 d, 4 e). In Nähe der Entodermplatte erfolgt sogleich und noch bevor die primäre Epithelialisierung im Dorsalbereich im Gange ist, die sekundäre Epithelialisierung als Parallelprozess zur primären. Die tertiären Dotterpyramiden lassen damit unter identischen Differenzierungsgefällen wie bei *Galathea* die Mitteldarmdrüse aus sich hervorgehen (Abb. 4 f und g). Infolge der frühen sekundären Epithelialisierung und der bescheidenen Mitoseraten dürfte ein allfälliger Bildungsanteil der Entodermplatte an der Mitteldarmdrüse bescheiden sein. "Initialvitellophagen" zur Lumenbildung fehlen; nur einzelne der damit grösstenteils organogenetischen Vitellophagen 2 degenerieren im caudalen Bereich (Abb. 4 i). Die Lumenbildung erfolgt somit fast ausschliesslich durch die infolge Dotterabbau sich verkleinernden tertiären Dotterpyramiden.

Der cephalste, paarige Rest des intraembryonalen Dottersackes wird nie abgeschnürt und bleibt dauernd mit dem Darmlumen in Verbindung. Die gleichfalls nachgewiesenen tertiären Dotterzellen haben einen bescheidenen Anteil an dessen Resorption (Abb. 1 e, 5 i - h). Zudem sind in ihren Vakuoleninhalten entgegen *Astacus* und auch *Galathea* (Abb. 5 d bzw. 5 g) fast nie aus desintegrierten Kernen der sekundären bzw. tertiären Dotterpyramiden stammende Chromatinreste aufzufinden, sodass der Dotterrest sich weitgehend geweblich transformiert.

Das Dorsalorgan ist als kleine Anlage kurzzeitig im Stadium des grossen Dotterrestes nachzuweisen.

Die ectodermalen Anteile (Vorderdarm, Enddarm) entstehen gleichzeitig durch Invagination im Nauplius-Stadium.

Folgende Elemente nehmen ausser dem epithelialisierten Entoderm am Dotterabbau teil: primäre Dotterpyramiden, zentraler Dotterkörper, relativ bescheidene blastodermale Dottervakuolen und relativ wenige sekundäre Dotterzellen, bedeutungslose transitorische Vitellophagen 1, weitgehend organogenetische Vitellophagen 2, tertiäre Dotterzellen in geringer Anzahl.

Die schlüpfreife planktonische Larve (Praezoëa; Carapaxlänge 0,6 - 0,85 mm; Abb. 1 e, 6 c) ist durch ein sehr weites Lakunensystem zwischen den Organen und einen immer dotterfreien, zur Aufnahme von Mikroplankton befähigten, zusammenhängenden Darmtrakt ausgezeichnet. Die Mündungsgänge der analog wie der

Mitteldarm geweblich differenzierten Mitteldarmdrüse (Ferment- und Resorptionsvakuolen, Stäbchensaum, undifferenzierte Zellen, grosskernige Ersatzzellen) sind durch besondere Vakuolenzellen ausgezeichnet. Die noch sehr einfache Mitteldarmdrüse besteht aus zwei paarigen grossen lateralen Säcken mit zwei kleinen, übereinander liegenden, nach cephal gerichteten Divertikeln und einem caudal einmündenden, dorsal aufliegenden Abschnitt. — Nach drei Zoëa-Stadien wird das Megalopa-Stadium erreicht, welches anschliessend zur Jungkrabbe metamorphosiert (LEBOUR 1927, 1928).

### VERGLEICH DER DREI ENTWICKLUNGEN

(vgl. Tab. I und II)

Einleitend sei festgehalten, dass die Bildung der ectodermalen Anteile (Oesophag, Magen (Cardia, Pylorus), Enddarm) — ausser gewissen zeitlichen Verschiebungen — und des Mitteldarmes bei allen drei Arten übereinstimmt. Auch wird nach der Bildung der Körpergrundgestalt aller Dotter in einen topographisch immer der Mitteldarmdrüse entsprechenden intraembryonalen Dottersack eingelagert. Doch ist dieser aus unterschiedlichen Elementen aufgebaut und erfolgt damit auch der Dotterabbau verschieden.

Nach der trotz unterschiedlichem Dottergehalt übereinstimmenden Frühentwicklung zeichnen sich *Macropodia* und besonders *Galathea* durch intensive frühembryonale Dotteraufnahme durch das Blastoderm aus. Diese wird in der Literatur bisher v.a. für Iso- und Amphipoden erwähnt (*Porcellio* (GOODRICH 1939), *Gammarus* (WEYGOLDT 1958), *Limnoria* (STRÖMBERG 1967) und *Irona* (NAIR 1956)). Sie dürfte aber auch für viele Decapoden typisch sein. Korreliert mit der verspäteten Vitellophagenauswanderung ist sie bei *Galathea* besonders intensiv und langedauernd und scheint im dorsalen Bereich temporär die Rolle der Vitellophagen zu übernehmen. Entsprechend sind auch die sekundären Dotterzellen hier entgegen *Macropodia* besonders zahlreich und reich an Dottervakuolen. — Degenerative Zellen sind zwar bei verschiedenen Decapoden (*Alpheus* (BROOKS-HERRICH 1891), *Palaemon* (SOLLAUD 1923), *Palaemonetes* (WEYGOLDT 1961), *Panulirus* (TERAO 1928/29), *Homarus* (BUMPUS 1891) und *Astacus* (REICHENBACH 1886 u. a.)) gesehen worden. Doch ist bisher die Beziehung zur blastodermalen Dotteraufnahme nicht beachtet worden.

Der grosse Dottergehalt des *Astacus*-Eies hindert nicht die Invagination, die zur Bildung eines dauernd epithelialisiert blei-



benden, durch gewebliche Spezialisierung in verschiedene Zonen (Entodermplatte, sekundäre Dotterpyramiden) aufgeteilten Entodermschlauches führt. *Jasus* (VON BONDE 1936) zeigt analoge Verhältnisse. Die von uns an anderer Stelle schon betonte Unabhängigkeit des Gastrulationsverlaufes vom Dottergehalt wird damit erneut dokumentiert (vgl. FIORONI 1971).

*Galathea* als Zwischenform rekapituliert gleichsam die Invagination, und deren Spitze wird durch früh dotterhaltige Vitellophagen gebildet. Selbst im Übergang zur Immigation bleiben die Vitellophagen 2 noch zusammen und erinnern damit erneut an die sekundären Dotterpyramiden. Die Deviation ist bei *Macropodia*, die wohl decapodentypischere Verhältnisse zeigt, weiter fortgeschritten; auf eine Invagination wird verzichtet, und die Vitellophagen 2 wandern sofort aus. Auch ist bei ihr die Zahl der Vitellophagen 1 etwas grösser. Andererseits hat *Galathea* durch die verstärkte blastodermale Dotteraufnahme wiederum eine Zusatzrevolution beschritten. Auf die erst bei *Palaemonetes* (WEYGOLDT 1961) beschriebene, sowohl für *Galathea* als *Macropodia* typische Mehrkernigkeit der Vitellophagen sei besonders hingewiesen. Sie wurde bisher bei fünf weiteren Arten (vgl. FIORONI 1970) nachgewiesen und dürfte damit für manche Decapoden typisch sein und eine Parallele zu den ja gleichfalls mehrkernigen sekundären Dotterpyramiden von *Astacus* bilden.

Der intraembryonale Dottersack besteht bei *Astacus* aus hochspezialisierten transitorischen sekundären Dotterpyramiden, welche funktionell die Vitellophagen ersetzen, bei *Macropodia* und *Galathea* dagegen aus den durch primäre Epithelialisierung zu den tertiären Dotterpyramiden zusammengerückten Vitellophagen 2. Bei *Galathea* trägt ein Anteil transitorischer Vitellophagen zur Lumenbildung bei, während bei *Macropodia* nur sehr wenige Vitellophagen degenerieren. Bei *Astacus* wird die Mitteldarmdrüse sukzessive vom caudalen Entoderm gebildet, während bei *Macropodia* und *Galathea* sich die tertiären Dotterpyramiden durch sekundäre Epithelialisierung (= gewebliche Transformation) umbilden.

Die Frage der organogenetischen, bzw. transitorischen Rolle der Vitellophagen ist bei manchen höheren Krebsen ungelöst (vgl. FIORONI 1970 ff). Es seien deshalb hier die wichtigsten, der histologischen Analyse zugänglichen Kriterien erwähnt :

a. für organogenetische Funktion :

1. Zellzählungen von Vitellophagen (vgl. BROOKS-HERRICK 1891).
2. Geringe Mitoseraten im Entodermtrichter.
3. Abnahme der Dottervakuolengrößen der tertiären Dotterpyramiden gegen das epithelialisierte Entoderm zu als Zeichen der sukzessiven sekundären Epithelialisierung.

4. Noch dotterhaltige tertiäre Dotterpyramiden, die infolge verspäteter sekundärer Epithelialisierung allseitig von bereits epithelialisiertem Mitteldarmdrüsenepithel umgeben sind.
  5. Von den Vitellophagen zu den sich sekundär epithelialisierenden tertiären Dotterpyramiden übernommene Mehrkernigkeit.
- b. für *transitorische Funktion* (diese Kriterien gelten übereinstimmend für die sekundären Dotterpyramiden von *Astacus*):
1. Zell- und Kerndegeneration (inklusive Auflösung der Basallamelle) von Vitellophagen bzw. tertiären Dotterpyramiden.
  2. Durch tertiäre Dotterzellen aufgenommene, aus degenerierenden tertiären Dotterpyramiden stammende Kern- und Chromatinbestandteile.
  3. Fehlende gewebliche Übergänge zwischen tertiären Dotterpyramiden und epithelialisiertem Entoderm.
  4. Aus dem Epithelverband isolierte, frei im Darmlumen liegende Vitellophagen.
  5. Umfangreiche Mitoseschübe im epithelialisierten Entoderm (Entodermplatte bzw. Entodermtrichter).

Der Dotterauflschluss ist bei *Galathea* und *Macropodia* im Schlüpfmoment (planktonische Larve) weitgehend oder ganz beendet, erstreckt sich dagegen bei *Astacus* mit seinem bewegungslosen benthischen Jungtier weit in die Postembryonalperiode hinein.

Generell erfolgt der Dotterabbau bei allen drei Species auf vier Arten; die genauere Analyse muss freilich geplanten biochemischen und elektronenoptischen Studien vorbehalten sein:

1. intrazelluläre, durch Verkleinerung der Dottervakuolen dokumentierte Resorption.
2. Dotterabgabe aus den sekundären oder tertiären Dotterpyramiden nach innen ins Lumen, und anschliessender Aufschluss durch die geweblich differenzierten Mitteldarm- und Mitteldarmdrüsen-Anteile.
3. U.a. an den Veränderungen der Haemocoelflüssigkeit (vgl. z.B. LANG-FIORONI 1971) ersichtliche Abgabe von Nährstoffen durch die sekundären oder tertiären Dotterpyramiden nach aussen ins Blutlakunensystem.
4. Zusätzlicher Abbau v.a. der transitorischen Dottersack-Anteile durch die tertiären Dotterzellen.

Entsprechend dem unterschiedlichen Anteil von sich desintegrierenden Zellen des intraembryonalen Dottersackes variiert die Zahl der tertiären Dotterzellen. Bei *Astacus* sind diese von grösster Bedeutung und dem entsprechend weitaus am zahlreichsten und auch durch ihre Vakuolengrössen ausgezeichnet. *Galathea* mit einem schliesslich völlig vom Darm abgeschnürten kleinen Dotterrest nimmt eine Zwischenstellung ein. Bei *Macropodia* sind die

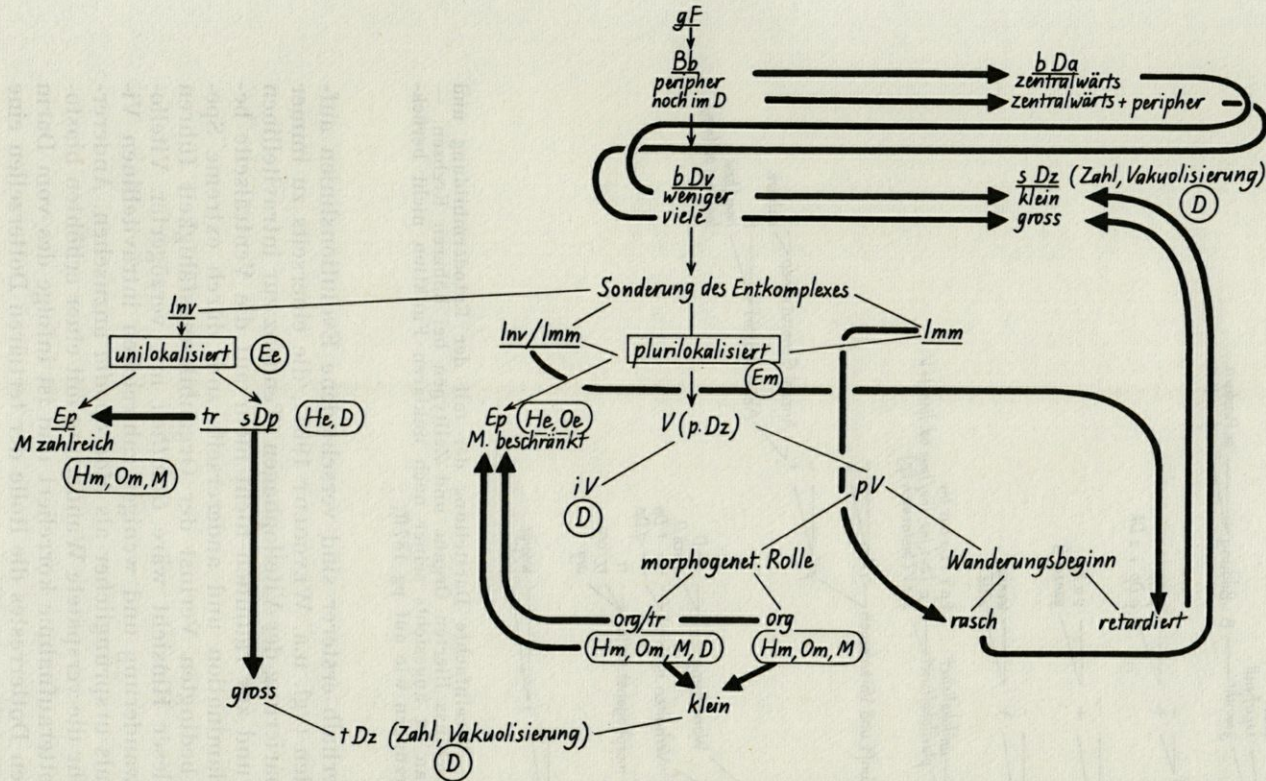
tertiären Dotterzellen wenig zahlreich. — Diese Zellen sind in der Literatur bisher erst durch REICHENBACH (1886) als "Wanderzellen" erwähnt worden. Nachweise bei über zehn Arten lassen aber schliessen, dass sie für die meisten Decapoden typisch sind (vgl. FIORONI 1969ff, FIORONI-BANDERET 1970 und LANG-FIORONI 1971).

Schliesslich bleibt angesichts seiner unbekanntenen Funktion fraglich, ob die unterschiedliche Ausbildung des Dorsalorganes (*Astacus* > *Galathea* > *Macropodia*) gleichfalls mit den verschiedenen Verhältnissen des intraembryonalen Dottersackes korreliert werden darf.

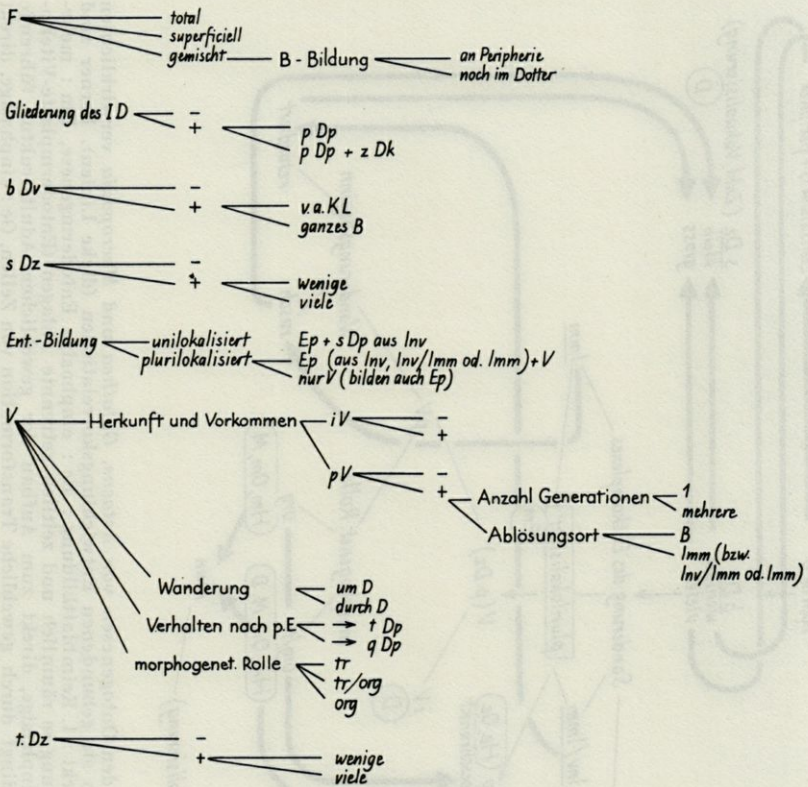
Diese nur drei durch unsere Arbeitsgruppe detaillierter analysierte Krebsontogenesen berücksichtigende Studie hat eine beträchtliche Variabilität im Ablauf von Entodermgenese und Dotteraufriss nachgewiesen. Auf den Einbezug weiterer, in der Literatur beschriebener Arten (z.B. *Lucifer* (*Leucifer*; BROOKS 1882), *Atyaephira* (*Atyephira*; ISHIKAWA 1885ff), *Caridina* (NAIR 1949), *Alpheus* (BROOKS-HERRICK 1891), *Palaemonetes* (WEYGOLDT 1961), *Palaemon* (*Leander*; SOLLAUD 1923, AIYER 1949), *Panulirus* (TERAO 1925ff, SHIINO 1950), *Dorippe* (CANO 1894), *Maja* (CANO 1892), *Eriphia* (LEBEDINSKI 1890/91) u.a.; vgl. die Literatur bei FIORONI 1970)) wurde hier bewusst bis zum Vorliegen eigener Untersuchungen verzichtet. Die eben zitierten, oft andere Ziele anvisierenden Arbeiten erfassen meist nie alle am Dotteraufriss beteiligten Zelltypen. Zudem sind infolge der oft fehlenden Kenntnisse sämtlicher Embryonalstadien exakte zeitliche Vergleiche erschwert und ist die Herbeiziehung von vergleichenden Mikrophotos verunmöglichlicht. Immerhin lässt sich auf Grund der Literatur schon heute eine weit über die hier anhand von drei Arten nachgewiesene Variabilität hinausgehende Mannigfaltigkeit der Darmentwicklung und der mit dem Dotteraufriss liierten Organe und Zelltypen nachweisen (vgl. FIORONI 1970 und Tab. II).

Unseres Erachtens scheint es heute mangels detaillierter Ontogenesekenntnisse noch verfrüht, evolutiv ausgerichtete Spekulationen über die Entwicklung der Dotteraufnahme bei höheren Krebsen zu ziehen. So zeigt die durch SIEWING mit Recht in Bezug auf die Keimblattbildung als einphasig bezeichnete Flusskrebsentwicklung zahlreiche, als abgeleitet zu taxierende Spezialisierungen. Histogenetisch ist die Entwicklung der Mitteldarmdrüse als mehrphasig zu definieren; die transitorischen, hochspezialisierten sekundären Dotterpyramiden werden durch nicht entodermale tertiäre Dotterzellen abgebaut.

Heute dominieren unter den höheren Krebsen sicher die punkto Keimblattbildung immer mehrphasigen Entwicklungen mit Vitellophagen (bei über 50 Gattungen) gegenüber der vitellophagenlosen Entwicklung (bei 6 bis 7 Gattungen nachgewiesen; vgl. FIORONI



TAB. I. — Systematische Übersicht der in den Ontogenesen von *Astacus*, *Galathea* und *Macropodia* verwirklichten Entwicklungsvarianten (Deviationen) und der an sie gebundenen Entwicklungskorrelationen (dicke Linien). Ferner sind einige übergeordnete Klassierungskriterien vermerkt: 1. Keimblattbildung: Ee: einphasige Entodermgenese, Em: mehrphasige Entodermgenese, bedingt durch Auftrennung in räumlich und zeitlich getrennte Anlagen (Entodermplatte-Vitellogenese). 2. Gewebe- und Organbildung: He: einphasige, direkt zum Aufbau der geweblichen Adultstruktur führende Histogenese, Hm: mehrphasige Histogenese, bedingt durch gewebliche Transformation von Zellen, Oe: einphasige, direkt zum Aufbau des Adultorganes führende Organogenese, Om: mehrphasige Organogenese, bedingt durch Reduktion eines Zelltyps und Ersetzung durch einen anderen, bzw. durch gewebliche Transformation eines Zelltyps in einen anderen. 3. Zellschicksal: M: formative, morphogenetische Zellentwicklung, D: degenerative, zur Nekrose (Cytolyse) führende Entwicklung von transitorischen Zellen. Übrige Abkürzungen wie auf pg 187ff.



TAB. II. — Vereinfachte Darstellung der mit der Entodermbildung und dem Dotterauflösungs liierten Organe und Zelltypen bei höheren Krebsen. — Das Dorsalorgan ist angesichts seiner noch unklaren Funktion nicht berücksichtigt. Abkürzungen wie auf pg 187 ff.

1970ff). Innerhalb ersterer sind verschiedene Evolutionslinien aufgezeigt worden (vgl. u.a. WEYGOLDT 1961), die einerseits zu immer früherer Separierung der Vitellophagen (Tendenz zur intravitellinen Sonderung) und zur räumlich nicht mehr auf die Ventralseite begrenzten Delamination und andererseits zum durch extreme Spezialisierung bedingten Verlust der Organbildungsfähigkeit führen sollen. In dieser Hinsicht wäre *Galathea* mit verzögerter Vitellophagen-Auswanderung und weniger zahlreichen intravitellinen Vitellophagen als ursprünglicher als *Macropodia* anzusehen. Andererseits ist bei ihr die verspätete Wanderung mit einer erhöhten blastodermalen Dotteraufnahme korreliert und ist infolge des vom Darm abgeschnürten Dotterrestes die Rolle der tertiären Dotterzellen eine grössere als bei *Macropodia*.

Es wird unsere künftige Arbeit sein, anhand möglichst vieler Arten alle Entwicklungsunterschiede genauer zu fassen, um schliesslich innerhalb der höheren Krebse zu wirklich fundierten Ontogenesevergleichen zu gelangen.

### ZUSAMMENFASSUNG

Anhand der Schilderung von drei Ontogenesen decapoder Krebse (*Astacus*, *Galathea* und *Macropodia*) werden die Mannigfaltigkeit der am Dotteraufschluss beteiligten Organe und Zelltypen sowie ihre gegenseitigen Abhängigkeiten dargestellt. Sowohl die klassische Gegenüberstellung von vitellophagenloser Ontogenese und Vitellophagen-Entwicklung als auch die auf der Zahl der Vitellophagen-Generationen beruhende Klassierung nach der Phasigkeit der Morphogenese sind als Basis für detaillierte, auch evolutiv ausgerichtete Ontogenesevergleiche zu vereinfacht. Verschiedene weitere, bisher kaum beachtete Zelltypen sind zusätzlich in bei den einzelnen Arten wechselnden Anteilen und in Abhängigkeit zur übrigen Darmgenese in die Dotterresorption eingeschaltet. Erst die anzustrebenden, eingehenden Kenntnisse der Ontogenesen von möglichst vielen Krebstypen bildet unseres Erachtens Gewähr für wirklich fundierte Entwicklungsvergleiche.

### RÉSUMÉ

La description de trois ontogénèses de Crustacés Décapodes (*Astacus*, *Galathea* et *Macropodia*) révèle la multitude des organes et des cellules impliqués dans le processus de la résorption du vitellus ainsi que leurs relations mutuelles. La confrontation classique du développement sans vitellophages et de l'ontogénèse avec des vitellophages et la classification établie sur les phases de la morphogénèse sont trop simples pour fournir une base de comparaisons détaillées et orientées vers une interprétation évolutive. De plus, certains types cellulaires presque inconnus jusqu'à présent sont impliqués dans la résorption du vitellus. Leur nombre et leur fonction varient selon les espèces et sont en rapport avec le développement de l'intestin. Seule la connaissance approfondie d'un grand nombre d'ontogénèses de Crustacés fournira la base indispensable pour procéder à une comparaison ontogénique valable.

## SUMMARY

The description of three ontogeneses of decapod Crustacea (*Astacus*, *Galathea* and *Macropodia*) shows the great variability of all organs and cell types concerned with the resorption of the yolk and their mutual relations. The classification in two types of ontogenesis with or without vitellophags as well as in the one according to the number of generations of vitellophags are too narrow as a base for a real evolutionary comparison. Several types of cells — many of them not yet described — are concerned with the resorption of the yolk. Their number and function vary in the different species depending on the development of the gut. Only a more detailed knowledge of a great number of ontogeneses will provide the necessary base for really founded ontogenetic comparisons.

## LITERATURVERZEICHNIS

- AIYER, R.P., 1949. On the embryology of *Palaemon idae* Heller. *Proc. zool. Soc. Beng.*, 2 : 101-147.
- BAUMANN, H., 1932. Die postembryonale Entwicklung von *Potamobius astacus* L. bis zur zweiten Häutung. *Z. wiss. Zool.*, 141 : 36-51.
- BIEBER, A., 1940. Beiträge zur Kenntnis der Jugendphasen des Flusskrebse *Astacus fluviatilis* (Rond.) L. *Revue suisse Zool.*, 47 : 389-470.
- BOBRETZKY, N., 1873. Abhandlung über die Entwicklung von *Astacus* und *Palaemon*, Kiew (russisch).
- BONDE, C. von, 1936. The reproduction, embryology and metamorphosis of the Cape crawfish (*Jasus lalandi*). *Mar. biol. Rep. Cape Tn.*, 6 : 1-25.
- BROOKS, W.K., 1882. *Lucifer*. A study in morphology. *Phil. Trans. R. Soc.*, 173 : 57-137.
- BROOKS, W.K. und F.H. HERRICK, 1891. The embryology and metamorphosis of the Macrourea. *Mem. natn. Acad. Sci.*, 5 : 325-576.
- BUMPUS, H.C., 1891. The embryology of the american lobster. *J. Morph.*, 5 : 215-262.
- DAWYDOFF, C., 1928. *Traité d'embryologie comparée des Invertébrés*. Masson édit., Paris.
- CANO, G., 1892. Sviluppo e morfologia degli Oxyrhinchi. *Mitt. zool. stn Neapel*, 10 : 527-583.
- CANO, G., 1894. Sviluppo dei Dromidei. *Atti R. Acad. Sci. Fis. Mat.*, 6 (2) : 1-23.

- FIORONI, P., 1967. Molluskenembryologie und allgemeine Entwicklungsgeschichte. *Verh. naturf. Ges. Basel*, 78 : 283-307.
- FIORONI, P., 1969. Zum embryonalen und postembryonalen Dotterabbau des Flusskrebse (*Astacus*; Crustacea malacostraca, Decapoda). *Revue suisse Zool.*, 76 : 919-946.
- FIORONI, P., 1970. Am Dotterauflschluss beteiligte Organe und Zelltypen bei höheren Krebsen. Der Versuch zu einer einheitlichen Terminologie. *Zool. Jb. (Anat.)*, 87 : 481-522.
- FIORONI, P., 1970a. Die organogenetische und transitorische Rolle der Vitellophagen in der Darmentwicklung von *Galathea* (Crustacea, Decapoda, Anomura). *Z. Morph. Tiere*, 67 : 263-306.
- FIORONI, P., 1970b. Die Rolle der tertiären Dotterzellen bei der embryonalen und postembryonalen Dotteraufarbeitung der decapoden Krebse. *Naturwissenschaften*. (im Druck).
- FIORONI, P., 1971. Die Entwicklungstypen der Mollusken, eine vergleichendembryologische Studie. *Z. wiss. Zool.*, 182 : 263-394.
- FIORONI, P. und E. BANDERET, 1970. Les cellules vitellines tertiaires d'*Astacus fluviatilis* (Crustacea malacostraca, Decapoda). *C. r. hebdom. Séanc. Acad. Sci. Paris*, 270 : 2977-2978.
- FULINSKY, B., 1908. Zur Embryonalentwicklung des Flusskrebse. *Zool. Anz.*, 33 : 20-28.
- 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 : 401-429.
- GURNEY, R., 1942. Larvae of Decapod Crustacea. Bernard Quaritch édit. London.
- ISHIKAWA, C., 1885. On the development of a fresh water macrourous Crustacean *Atyephira compressa*. *Quart. J. Micr. Sci. London*, 25 : 391-428.
- ISHIKAWA, C., 1902. Über das rythmische Auftreten der Furchungslinie bei *Atyephira compressa* De Haan. Roux. *Arch. EntwMech. Org.*, 15 : 535-542.
- KORSCHULT, E. und K. HEIDER, 1936. Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere Bd. 2, Jena (Fischer).
- LANG, R. und P. FIORONI, 1971. Darmentwicklung Dotterauflschluss bei *Macropodia* (Crustacea malacostraca, Decapoda, Brachyura). *Zool. Jb. (Anat.)*, 88 : 84-137.
- LEBEDINSKI, J., 1890/91. Einige Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Seekrabben. *Biol. Zbl.*, 10 : 178-185.
- LEBOUR, M.V., 1927. Studies of the Plymouth Brachyura. I. The rearing of crabs in captivity, with a description of the larval stages of *Inachus dorsettensis*, *Macropodia longirostris* and *Maja squinado*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 14 : 795-821.
- LEBOUR, M.V., 1928. The larval stages of the Plymouth Brachyura. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 473-560.
- LEBOUR, M.V., 1930/31. The larvae of Plymouth Galatheidæ. I. *Munida banffica*, *Galathea strigosa*, *Galathea squamifera* and *Galathea dispersa*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 17 : 175-181.



- MCBRIDE, E.W., 1914. Crustacea. In : Textbook of Embryology, Bd. 1 Invertebrata. McMillan, édit. London.
- MORIN, I., 1866. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Flusskrebse. *Zapiskr. Nowoross. Obsrcz. Jesteswoiptar. Odessa* (russisch).
- NAIR, B., 1949. The embryology of *Caridina laevis* Heller. *Proc. Indian Acad. Sc.*, 29 : 211-288.
- NAIR, S.G., 1956. On the embryology of the Isopod *Irona*. *J. Embryol. exp. Morph.*, 4 : 1-23.
- PFLUGFELDER, O., 1962. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte und Entwicklungsphysiologie der Tiere. Jena (Fischer).
- PIATAKOV, M.L., 1925. Über das Vorhandensein eines Dorsalorgans bei *Potamobius*. *Zool. Anz.*, 62 : 305-306.
- REICHENBACH, H., 1877. Die Embryonalanlage und erste Entwicklung des Flusskrebse. *Z. wiss. Zool.*, 29 : 123-196.
- REICHENBACH, H., 1886. Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flusskrebse. *Abh. senckenb. naturforsch. Ges.*, 14 : 1-137.
- SCHIMKEWITSCH, W.M., 1885. Einige Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte des Flusskrebse. *Zool. Anz.*, 8 : 303-304.
- SCHIMKEWITSCH, W.M., 1886. Einige Beobachtungen über die Entwicklung von *Astacus leptodactylus*. *Nachr. Kais. Ges. Freunde Natw. Moskau*, 50 : 176-180.
- SHIINO, S.M., 1950. Studies on the embryonic development of *Panulirus japonicus* (von Siebold). *J. Fac. Fish. pref. Univ. Mie-Tsu.*, 1 : 163-168.
- SIEWING, R., 1964. Zur Frage der Homologie ontogenetischer Prozesse und Strukturen. *Verh. dt. zool. Ges.* : 51-95.
- SOLLAUD, E., 1923. Recherches sur l'embryogénie des Crustacés Décapodes de la sous-famille des Palaemoninae. *Bull. biol. Fr. Belg.*, Suppl., 5 : 1-234.
- STRÖMBERG, J.O., 1967. Segmentation and organogenesis in *Limnoria lignorum* (Rathke) (Isopoda). *Ark. Zool.*, 20 : 91-139.
- TERAO, A., 1925. Zu Piatakov's Entdeckung eines Dorsalorgans bei *Potamobius*. *Zool. Anz.*, 65 : 1-2.
- TERAO, A., 1929. The development of the spring lobster *Panulirus*. *Jap. J. Zool.*, 2 : 387-449.
- WEYGOLDT, P., 1958. Die Embryonalentwicklung des Amphipoden *Gammarus pulex pulex* (L.). *Zool. Jb. (Anat.)*, 77 : 51-110.
- WEYGOLDT, P., 1961. Beitrag zur Kenntnis der Ontogenie der Decapoden : Embryologische Untersuchungen an *Palaemonetes varians* (Leach). *Zool. Jb. (Anat.)*, 79 : 223-270.
- ZEHNDER, H., 1934. Über die Embryonalentwicklung des Flusskrebse. *Acta zool.*, 15 : 261-408.

Reçu le 6 juillet 1970.

VERZEICHNIS DER ABKÜRZUNGEN IN DEN ABBILDUNGEN

A	Plasmaausläufer (bei der Blastodermbildung)
Ab	Abdomen
An	Anus
AZ	A-Zelle (tertiäre Dotterzelle ohne Vakuole)
B	Blastoderm
Bb	Blastodermbildung
Bl	Blutlakunensystem
BM	Bauchmark
Bm	Blastomere
BP	Basalplasma (der sekundären Dotterpyramiden)
BZ	B-Zelle (tertiäre Dotterzelle mit einer kleinen Vakuole)
Ca	Cardiamagen
Cf	Carapaxfalte
CG	Cerebralganglion (Oberschlundganglion)
Ch	Chitin
Chr	Chromatin
Cp	Caudalpapille
CT	Cephalothorax
CZ	C-Zelle (tertiäre Dotterzelle mit mehreren Vakuolen)
zDk	zentraler Dotterkörper
pDp	primäre Dotterpyramide
sDp	sekundäre Dotterpyramide
tDp	tertiäre Dotterpyramide (Vitellophagenepithel)
DR	cephaler Rest des intraembryonalen Dottersackes
ieDS	intraembryonaler Dottersack
DS	Dorsalstachel
bDv	blastodermale Dottervakuole
sDZ	sekundäre Dotterzelle
tDZ	tertiäre Dotterzelle
DZ	D-Zelle (tertiäre Dotterzelle mit einer sehr grossen, durch Verschmelzung entstandenen Vakuole)
Ec	Ectoderm
Ed	Enddarm
Eh	Eihülle (Chorion)
Ep	Endodermplatte
sEp	sekundäre Epithelialisierung (der Vitellophagen 2)
Et	Entodermtrichter
Ex	Extremität (bzw. Extremitätenanlage)
Fi	chitinöse Magenfilter
G	Gastrolith
H	Herz
ID	Innendotter
Im	Immigration (des Mesentoderms)
In	Invagination (des Mesentoderms)
Int	Integument (Epidermis)
IV	« Initialvitellophage » der Lumenbildung
Ke	Kern
KeVa	Kernvakuole
KL	Kopflappen (optischer Lobus)
KM	Kaumuskulatur
L	Darmlumen
M	Muskulatur
Ma	Magen
Md	Mitteldarm
dMd	dorsaler Mitteldarmdivertikel
Mddr	Mitteldarmdrüse
epMddr	epithelialisierter Mitteldarmdrüsenabschnitt

<b>Me</b>	<b>Mesoderm</b>
<b>MeEn</b>	<b>Mesentoderm</b>
<b>Oe</b>	<b>Oesophag</b>
<b>Ol</b>	<b>Oberlippe</b>
<b>Pl</b>	<b>Plasma</b>
<b>Py</b>	<b>Pylorusmagen</b>
<b>pR</b>	<b>perivitelliner Raum</b>
<b>StZ</b>	<b>Stützzelle (der Carapaxfalten)</b>
<b>Tr</b>	<b>Magentrichter</b>
<b>V<sub>1</sub></b>	<b>Vitellophage 1 (intravitelliner Vitellophage)</b>
<b>V<sub>2</sub></b>	<b>Vitellophage 2 (perivitelliner Vitellophage)</b>
<b>dV</b>	<b>degenerierender Vitellophage</b>
<b>Va</b>	<b>Vakuole (Dottervakuole)</b>
<b>Vd</b>	<b>Vorderdarm.</b>