

Die Bildung und Differenzierung des postnauplialen Keimstreifs von *Diastylis rathkei* (Crustacea, Cumacea)

II. Die Differenzierung und Musterbildung des Ektoderms

Wolfgang Dohle

Institut für Allgemeine Zoologie und Experimentelle Morphologie der Freien Universität,
Fachbereich Biologie, Königin-Luise-Str. 1–3, D-1000 Berlin 33

Formation and Differentiation of the Post-Naupliar Germ Band
in *Diastylis rathkei* (Crustacea, Cumacea)

II. Differentiation and Pattern Formation of the Ectoderm

Summary. The differentiation of ectodermal cell rows arranged on the germ band of *Diastylis* behind the presumptive mandibular segment is described. 4 of the cell rows are not budded off from ectoteloblasts, but are formed directly by blastoderm cells. Behind these 4 rows, 12 cell rows are budded off from ectoteloblasts. Eventually, the ectoteloblasts divide to form rows XIII and XIV. All of these cell rows have a fixed sequence of mitoses by which a detailed analysis of the cell-lineage up to the formation of ganglion Anlagen and appendage buds is possible. The rows (0) and (1) form the anterior and middle parts of the maxillular segment. The posterior part of this segment is formed by derivatives of the subsequent cell row (2). Thus, the maxillulae are complex structures, composed by cells from different cell clones. The maxillae and the thoracic limbs are complex structures as well. Rows (2) and (3) have a similar differentiation pattern. The differences are mainly found in the appendage-forming parts. The differentiation of row (3) is nearly identical to row I, i.e. the first row budded off from ectoteloblasts, and to the subsequent rows II–VI.

Ganglion cells are formed by the division of ganglion mother cells that are budded off from neuroblasts. The neuroblasts have a complicated pattern of divisions. There may be an alternation of unequal and equal mitoses. The intersegmental furrows run in a transverse and slightly oblique plane through the derivatives of one cell row. They do not indicate genealogical boundaries.

The results are compared with similar developmental processes in other Mandibulata, especially Insecta. The similarities and differences in the existence of a morphological differentiation center and in the formation of appendage buds, ganglion Anlagen, and intersegmental furrows are discussed.

Zusammenfassung. Die Differenzierung der hinter den Mandibeln gebildeten ektodermalen Querreihen des Keimstreifs von *Diastylis* wird beschrieben. 4 dieser Querreihen von Zellen werden nicht durch Ektoteloblasten gebildet, sondern lagern sich direkt als Blastodermzellen aneinander. Dahinter werden 12 Reihen durch Ektoteloblasten gebildet. Die Ektoteloblasten teilen sich zum Schluß in die Reihen XIII und XIV. Alle Zellreihen treten in eine Folge von differentiellen Teilungen ein, so daß die genaue Differenzierung und Musterbildung der Zellen bis zur Bildung von Ganglienanlagen und Extremitätenknospen zellgenealogisch verfolgt werden kann. Die ersten 2 Reihen hinter den Mandibeln, die Reihen (O) und (1), tragen zur Bildung des vorderen und mittleren Teils des 1. Maxillensegments bei. Der hintere Teil des 1. Maxillensegments wird durch die vorderen Zellabkömmlinge der Reihe (2) gebildet. Die 1. Maxille ist aus Zellen von verschiedenen Zellklonen zusammengesetzt, die zur Reihe (1) und (2) gehören. Die 2. Maxille und die Thorakalbeine werden ebenfalls durch verschiedene Zellklone zusammengesetzt.

Die Reihen (2) und (3) haben ein ähnliches Differenzierungsmuster. Die Unterschiede betreffen hauptsächlich den extremitätenbildenden Bereich. Die Reihe (3) und die erste ektoteloblastisch gebildete Reihe I sowie die folgenden extremitätenbildenden Reihen sind in ihrer Differenzierung fast identisch. Die Ganglien bilden sich durch Neuroblasten, welche Gangliennutterzellen ins Innere abgeben. Die Neuroblasten haben ein kompliziertes Teilungsmuster. Sie können sich auch nach Abgabe von Gangliennutterzellen äqual teilen. Die Intersegmentalfurchen laufen schräg durch die Abkömmlinge einer Reihe und markieren nicht die genealogischen Grenzen.

Die Ergebnisse werden im Vergleich mit anderen Mandibulaten, besonders mit den Insekten diskutiert. Es ergeben sich interessante Ähnlichkeiten und Unterschiede in der Bildung eines morphologischen Differenzierungszentrums und in der Anlage von Extremitätenknospen, von Ganglien und Intersegmentalfurchen.

A. Einleitung

Im I. Teil meiner Untersuchungen über die Keimstreifentwicklung der Cumacee *Diastylis rathkei* habe ich eine detaillierte Beschreibung der Bildung der Extoteloblasten und Mesoteloblasten und der Proliferation ihrer Derivate gebracht (Dohle, 1970). Es wurde beschrieben, daß sich im postnauplialen, d.h. in dem hinter den Mandibeln liegenden Teil des Keimstreifs vordere ektodermale Zellen, die nicht von Teloblasten abstammen, sowie hintere ektoteloblastisch gebildete Zellen zu Reihen und zu einem gitterartigen Zellmuster anordnen.

Dieses Gittermuster ist seit den ersten genauen Untersuchungen und seit der Entdeckung von Teloblasten bei Malakostraken durch McMurrich (1892), Bergh (1892) und Nusbaum (1893) bekannt. Spätere Arbeiten brachten keinen Fortschritt in der Analyse des postnauplialen Keimstreifs. Die Bildung der Zellen des Musters und ihre ersten Teilungen bis zur Auflösung des Gitters wurden nie genau verfolgt.

Dadurch ist es bisher keinem Untersucher aufgefallen, daß die Zellen des postnauplialen Keimstreifteils in eine Folge festgelegter differentieller Teilungen eintreten und daß es möglich ist, das Teilungsmuster bis zur Bildung der Extremitätenknospen und der Ganglienanlagen zu verfolgen. Ein solches Teilungsmuster ist,

wie in unserer Arbeitsgruppe für Vergleichende Entwicklungsgeschichte nachgewiesen werden konnte, für alle Gruppen der Peracarida charakteristisch, also außer für die Cumaceen auch für die Tanaidaceen (Dohle, 1972), für die Isopoden (Hahnenkamp, 1974) und für die Mysidaceen und Amphipoden (in Vorbereitung).

Im vorliegenden II. Teil der Untersuchungen über *Diastylis* soll dieses differentielle Zellteilungsmuster des postnauplialen ektodermalen Keimstreifs beschrieben werden. Dabei wird besonderer Wert gelegt auf die Frage, aus welchen Zellen oder Zellklonen die Extremitätenknospen zusammengesetzt sind, wie die ersten Gangliennutterzellen entstehen und wie die Intersegmentalfurchen des Embryos verlaufen. In der Diskussion werden einige Differenzierungsprozesse besprochen, die Ähnlichkeit oder Übereinstimmung mit Insekten zeigen, so z.B. die Bildung von Gangliennutterzellen durch Neuroblasten und die Existenz eines morphologischen Differenzierungszentrums. Diese Diskussion kann möglicherweise zur Präzisierung oder Relativierung einiger in der Arthropodenembryologie gebräuchlicher Begriffe beitragen. Die Herausarbeitung und Deutung von Ähnlichkeiten und Unterschieden im Teilungsmuster der verschiedenen Segmente und der Vergleich mit anderen Peracarida bleibt einer späteren Arbeit vorbehalten.

B. Material und Terminologie

Die Herkunft des Materials und die Präparationsmethoden sind im I. Teil beschrieben. Für die Beschreibung der Zellgenealogie wurden hauptsächlich Totalpräparate ausgewertet. Für jede beschriebene Zellteilung sind mehrere Mitosen registriert worden. Die genaue Bestimmung des Teilungsmusters wird dadurch erleichtert, daß die Teilungen heterochron sind und die Teilungsprodukte meistens inäqual. Die größere Zelle hat einen großen Kern mit locker verteiltem Chromatin und deutlichem Nucleolus, der Kern der kleineren Zelle wird mit Hämatoxylin dunkler angefärbt. Da die Tochterzelle mit dem größeren Kern sich früher teilt als die kleinere, ist auch die Reihenfolge der Teilungen in etwa voraussehbar.

Die Teilungen der nicht-ektoteloblastisch gebildeten Zellreihen (= Reihen (0), (1), (2) und (3)) (s. Abb. 1 F u. G) und der ektoteloblastisch gebildeten Reihen (= Reihen I–XIV) werden beschrieben. Die Teilungen der medianen unpaaren Zellen (0)₀ bis XIV₀ sind der Übersichtlichkeit halber fortgelassen. Die Reihen (2) bis XIV teilen sich in je 4 Reihen: (2)a, (2)b, (2)c und (2)d bis XIVa, XIVb, XIVc und XIVd. Die innerste paarige Zelle ist (2)a₁, die außen folgende (2)a₂, dann (2)a₃ usw. Bei der nächsten Teilung können die Spindeln der sich teilenden Zellkerne grob eingeteilt folgendermaßen stehen:

- parallel zur Medianen = längs,
- senkrecht zur Medianen = quer,
- in einem nach vorne spitzen Winkel zur Medianen = schräg nach außen,
- in einem nach hinten spitzen Winkel zur Medianen = schräg nach innen.

Die Tochterzellen erhalten einen Index, der sich mehr nach der Lage der Tochterkerne zueinander als nach der vorhergehenden Mutterspindel richtet. Liegen die Kerne hintereinander, so heißt der vordere Tochterkern v, der hintere h, liegen sie nebeneinander, so heißt der innere i, der äußere e. Z.B. teilen sich

- (2)a₁ mit Spindel quer in (2)a₁i und (2)a₁e,
- (2)a₂ mit Spindel schräg nach außen in (2)a₂v und (2)a₂h,
- (2)a₃ mit Spindel längs in (2)a₃v und (2)a₃h (s. Abb. 12 A).

Gibt eine Zelle als Neuroblast eine Gangliennutterzelle mit einer ins Innere gerichteten Spindel ab, so heißt der oberflächlich bleibende große Kern n, der ins Innere abgegebene kleine Kern g. (2)d₁h teilt sich in (2)d₁hg und (2)d₁hn (Abb. 9 A).

C. Ergebnisse

I. REKAPITULATION DER BILDUNG DER EKTODERMALEN ZELLREIHEN

Die für das Verständnis der weiteren Differenzierung des Keimstreifs wichtigen Ergebnisse des I. Teils sollen kurz rekapituliert und schematisiert werden (Abb. 1): Die Ektoteloblasten (ET) bilden sich in einem Halbkreis hinter dem Gastrulationszentrum der Keimscheibe (Abb. 1 A). Sie wandern beiderseits um dieses Zentrum herum nach vorne (Abb. 1 B) und schließen sich zu einer anfangs gebogenen, später geraden

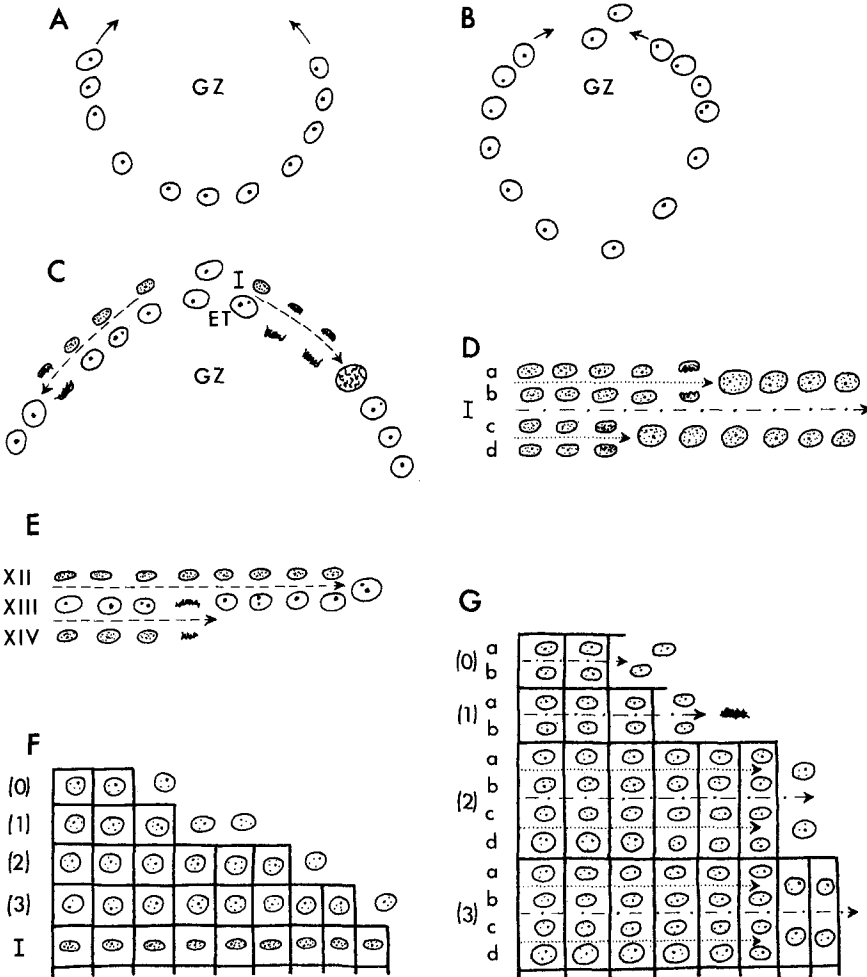


Abb. 1 A–G. Schematische Darstellung zur Rekapitulation der Bildung der Zellreihen des post-nauplialen Keimstreifs. Erläuterungen siehe Text. In (D)–(G) ist nur die morphologisch linke Seite abgebildet. Es entsprechen folgenden Abbildungen des I. Teils: (A) = Abb. 9 C; (B) = Abb. 12 B; (C) = Abb. 13 B; (D) = Abb. 25 B; (E) u. (F) schematisch; (G) = Abb. 25 B. GZ Gastrulationszentrum; ET Ektoteloblasten. ———→ Wanderungsrichtung der ET; - - - - -→ Mitosewelle zur Abgabe der ET-derivate;→ Mitosewelle zur 1. Teilung der Reihen;→ Mitosewelle zur 2. Teilung der Reihen

Ektoteloblastenreihe zusammen. Kleine Tochterzellen werden nach vorne durch eine von median nach laterad laufende Teilungswelle von der ET-Reihe abgegeben (Abb. 1 C). 12 Reihen solcher kleiner Tochterzellen werden nach vorne abgegeben. Jede Zelle dieser Reihen teilt sich zweimal mit jeweils parallel zur Medianen stehenden Spindel (Abb. 1 D). Dadurch entstehen 4 hintereinander liegende Reihen, bevor die differentiellen Teilungen beginnen. Die großen Ektoteloblasten geben eine weitere Reihe kleiner Zellen nach hinten ab (Abb. 1 E). Die beiden Reihen XIII und XIV teilen sich ebenfalls zweimal.

Vor der ersten ektoteloblastisch gebildeten Reihe I ordnen sich Zellen der Keimscheibe in 4 Reihen an (Abb. 1 F). Davon teilen sich die Zellen der Reihen (0) und (1) nur einmal, die Zellen der Reihen (2) und (3) dagegen zweimal mit jeweils parallel zur Medianen stehender Spindel vor Beginn der differentiellen Teilungen (Abb. 1 G). Der zeitliche Vorsprung in der Bildung der vorderen Reihen des Keimstreifs ist so groß, daß diese weit differenziert sind, wenn die hinteren Reihen noch gebildet werden.

II. DIE DIFFERENTIELLEN TEILUNGEN

1. Die nicht-ektoteloblastisch gebildeten Reihen

a) Reihe (0)

Die Untersuchungen der Keimstreifbildung im I. Teil (Dohle, 1970) haben gezeigt, daß sich erst spät Zellen vor der Ektodermreihe (1) zu einer Reihe (0) anordnen. Nur jederseits 2 Zellen, $(0)_1$ und $(0)_2$, ordnen sich in eine Teilungswelle ein. Teilungen einer äußeren Zelle $(0)_3$ wurden zwar notiert, zuweilen aber außerhalb der Reihenfolge (Teil I, S. 351). Als eindeutig identifizierbare Zellen sind also nur $(0)_{a_1}$ und $(0)_{b_1}$ sowie $(0)_{a_2}$ und $(0)_{b_2}$ zu bezeichnen (Abb. 2 A). Die Abbildungen 2–5 illustrieren die differentiellen Teilungen der Reihen (0)a und b, (1)a und b sowie (2)a. Dicke Striche markieren die genealogischen Grenzen zwischen Abkömmlingen einer Zelle. Dünne gerade Striche verbinden die beiden Tochterkerne einer Teilung, und zwar gibt ein einfacher Strich die Spindelrichtung der 1. differentiellen Teilung wieder, ein doppelter Strich die Spindelrichtung der 2. differentiellen Teilung.

Von den Zellen der Reihe (0) teilt sich $(0)_{b_1}$ zuerst, mit quer zur Medianen stehender Spindel (Abb. 2 C), und zwar nachdem $(1)_{a_2}$ bereits geteilt ist. Danach teilt sich $(0)_{a_1}$, ebenfalls mit quer stehender Spindel (Abb. 3 A u. B). Nach der Teilung von $(1)_{a_3}$ teilt sich $(0)_{b_2}$ (Abb. 4 A). Die Spindel steht schräg nach innen, und zwar so, daß sie mit der Medianlinie einen nach hinten offenen Winkel von ca. 60° bildet. Die beiden Tochterkerne sind ungefähr gleich groß. Dann teilt sich $(0)_{a_2}$ mit gleicher Spindelstellung. Der äußere, weiter hinten liegende Tochterkern $(0)_{a_2 e}$ ist kleiner und dunkler gefärbt und liegt dichter an der Oberfläche als der innere Kern $(0)_{a_2 i}$ (Abb. 4 B). Auch weiter lateral teilen sich Zellen. Diese Teilungen können aber nicht in ein Muster eingeordnet werden (vgl. z.B. die rechte und linke Seite des Präparates Abb. 4 A). Die vor $(1)_{a_2 e}$ und $(1)_{a_3 i}$ und e liegenden Zellen bilden den Hinterrand der entstehenden Mandibelanlage.

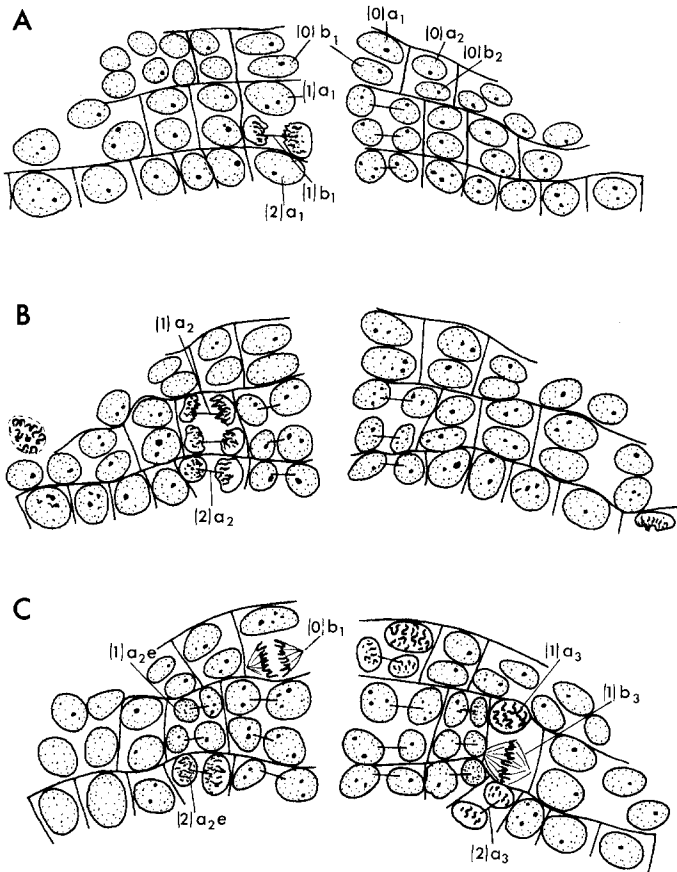


Abb. 2 A–C. Die Zellen der Reihen (0), (1) und (2)a. Vom Beginn der differentiellen Teilungen bis zur Teilung von (0)b₁ und (2)a₃

Die 2. differentielle Teilung beginnt bei (0)b₁ i (Abb. 5 B: Prophase). Die Spindel dieser Teilung steht radial ins Innere des Eies, die Teilung ist völlig inäqual: Der an der Oberfläche verbleibende Tochterkern ist kurz nach der Teilung wieder so groß wie der Kern der Mutterzelle; der ins Innere abgegebene Kern ist klein, rund, dunkel gefärbt. Er ist der Kern der *Gangliemutterzelle* (0)b₁ ig (Abb. 5 C). Wie (0)b₁ i sind auch die Zellen (0)b₁ e und (0)a₁ i *Neuroblasten*. In Abbildung 5 C sieht man auf die Metaphaseplatten der zwei Teilungen, die zur Abgabe der Gangliemutterzellen (0)b₁ eg und (0)a₁ ig führen. Auch die Zellen (0)a₁ e, (0)a₂ i, (0)b₂ i und e geben kleine Zellen mit dunklem Kern radial ins Innere ab (s. Abb. 6 B).

b) Reihe (1)

Als Ergebnis der Teilung der Ektodermreihe (1) entstehen 2 Zellreihen, die jederseits aus den Zellen (1)a_{1–4} und (1)b_{1–4} bestehen (Teil I, S. 347). Dabei ist zu bemerken, daß die Teilung von (1)₄ nicht strikt in den Teilungsrhythmus eingeordnet war. Wegen

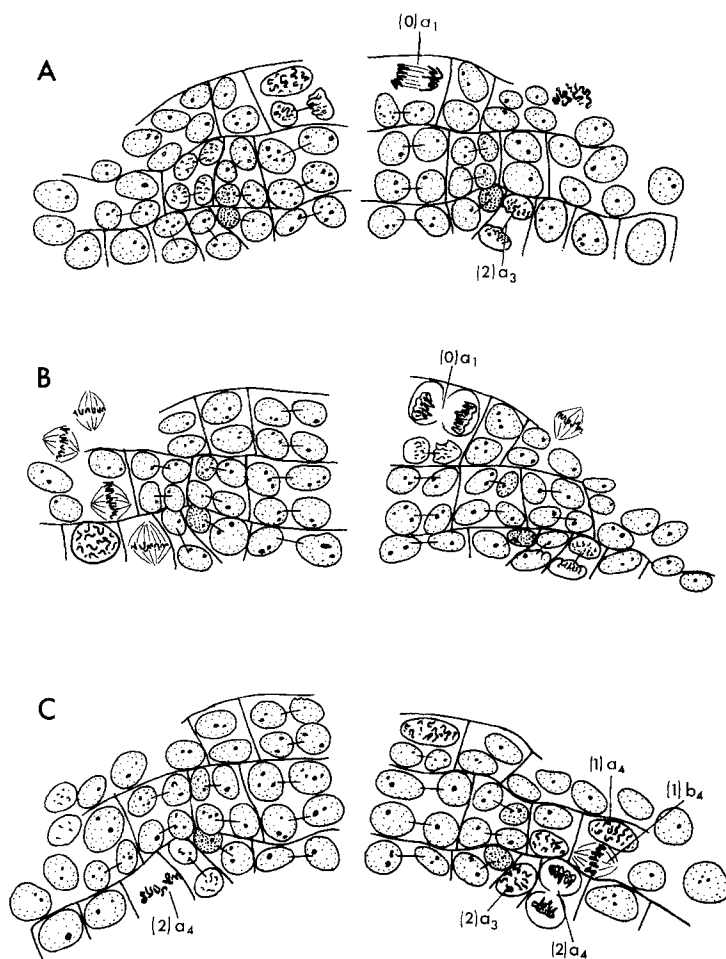


Abb. 3 A–C. Die differentiellen Teilungen der Zellreihen (0), (1) und (2)a. Von der Teilung von (0)a₁ bis zur Teilung von (2)a₄

der auffälligen Korrelation zwischen den Teilungen der Zellen der Reihe (2)a mit denen der Reihe (1)b werden die Teilungen von (2)a hier mitbeschrieben.

Als erste Zelle teilt sich (1)b₁ (Abb. 2 A), die Spindel steht quer zur Medianen, der äußere Tochterkern ist geringfügig kleiner als der innere. Kurz darauf teilen sich (1)a₁ und (2)a₁, also die vorn und hinten an (1)b₁ angrenzende Zelle, mit ebenfalls quer stehender Spindel. Als nächste Zellen teilen sich, wieder kurz hintereinander, (1)b₂, (1)a₂ und (2)a₂ (Abb. 2 B). Die Spindelstellung aller 3 Teilungen ist ebenfalls quer, der jeweils äußere Kern ist kleiner. Ziemlich auffällig ist die Inäqualität der Teilung bei (2)a₂. Der äußere Kern (2)a₂e färbt sich dunkler, er ist etwas nach vorn und ins Innere verschoben, so daß er teilweise von (1)b₂e verdeckt sein kann.

Die *Korrelation* der Teilungen von (1)b, (1)a und (2)a ist ganz deutlich, ebenso wie sie schon bei den Teilungen von (1) und (2)ab hervortrat (s. Teil I, Abb. 21 B). (1)b₁ teilt sich immer zuerst, kurz danach (1)a₁ und (2)a₁. Dagegen ist manchmal

(2)a₂ vor (1)b₂ und (1)a₂ geteilt. Immer teilt sich (2)a₃ vor (1)b₃ und (1)a₃ (Abb. 2 C). Der Teilungsvorsprung geht also von der Reihe (1)b weiter außen auf die Reihe (2)a über. Die Teilungskorrelation zwischen den 3 hintereinander liegenden Zellen der Reihe (1)a, (1)b und (2)a wird besonders deutlich, wenn sich die 4. Zelle vor der 3. teilt. In Abb. 3 C ist auf der morphologisch linken Keimstreifseite (2)a₄ in Anaphase, (1)b₄ in Metaphase und (1)a₄ in Prophase. Dagegen sind (2)a₃ und (1)b₃ erst in Prophase.

Die Spindelstellungen für (1)b₃, (1)a₃, (1)b₄ und (1)a₄ sind alle quer zur Medianen. Dagegen stehen die Spindeln von (2)a₃ und (2)a₄ schräg nach außen, fast längs. Alle Teilungen sind annähernd äqual.

Durch die ausschließlich queren Spindelstellungen in Reihe (1) rücken die Abkömmlinge von (1)₄ nach außen über eine Gruppe von Zellen mesentodermalen Ur-

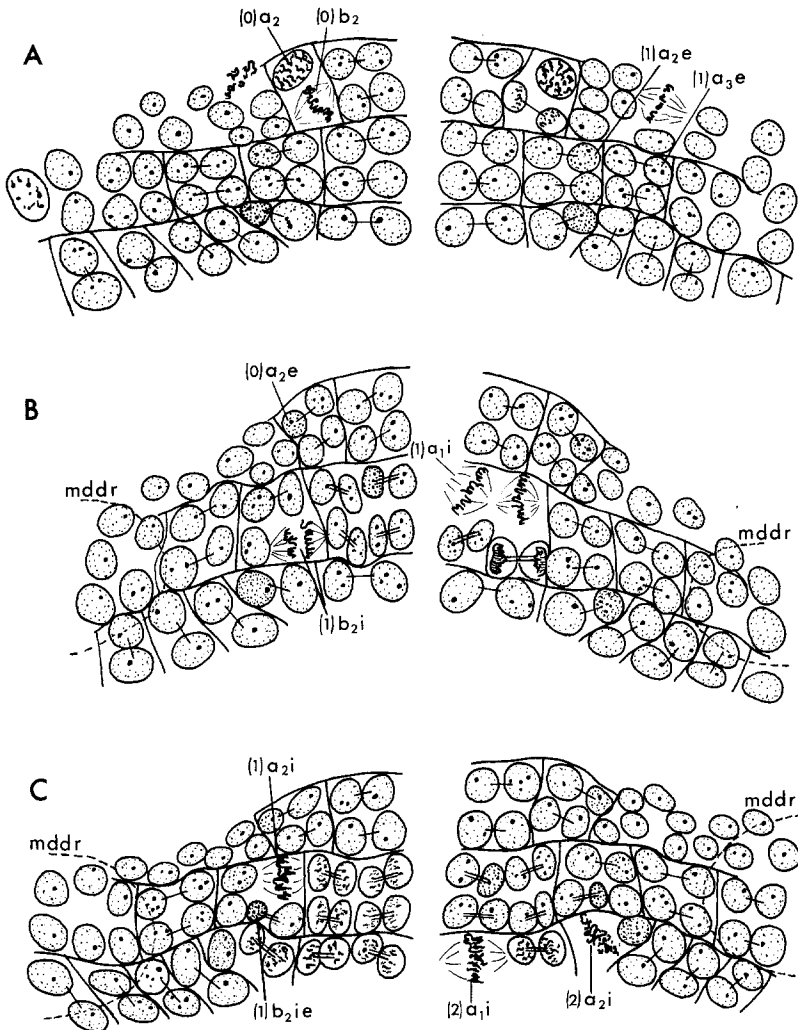


Abb. 4 A-C. Die differentiellen Teilungen der Zellreihen (0), (1) und (2)a. Von der Teilung von (0)b₂ bis zur Teilung von (2)a₁i und (2)a₂i. mddr Rand der Mitteldarmdrüsenanlage

sprungs, die sich jetzt vermehren und die Anlage der Mitteldarmdrüse bilden (Abb. 4 B u. C: mddr). Die über der Mitteldarmdrüsenanlage liegende Ektodermsschicht ist sehr dünn, die Zellen zeigen bald keine regelmäßige Anordnung mehr.

Als nächste teilen sich die 4 Abkömmlinge von $(1)_1$ zum 2. Mal, zuerst $(1)_{b_1 i}$, dann $(1)_{b_1 e}$, kurz darauf $(1)_{a_1 i}$ und e (Abb. 4 B). Alle Spindeln stehen quer zur Medianen, bei allen Teilungen ist der jeweils äußere Tochterkern geringfügig kleiner als der innere. Kurz darauf teilt sich $(1)_{b_2 i}$ (Abb. 4 B). Die Spindel steht quer. Schon

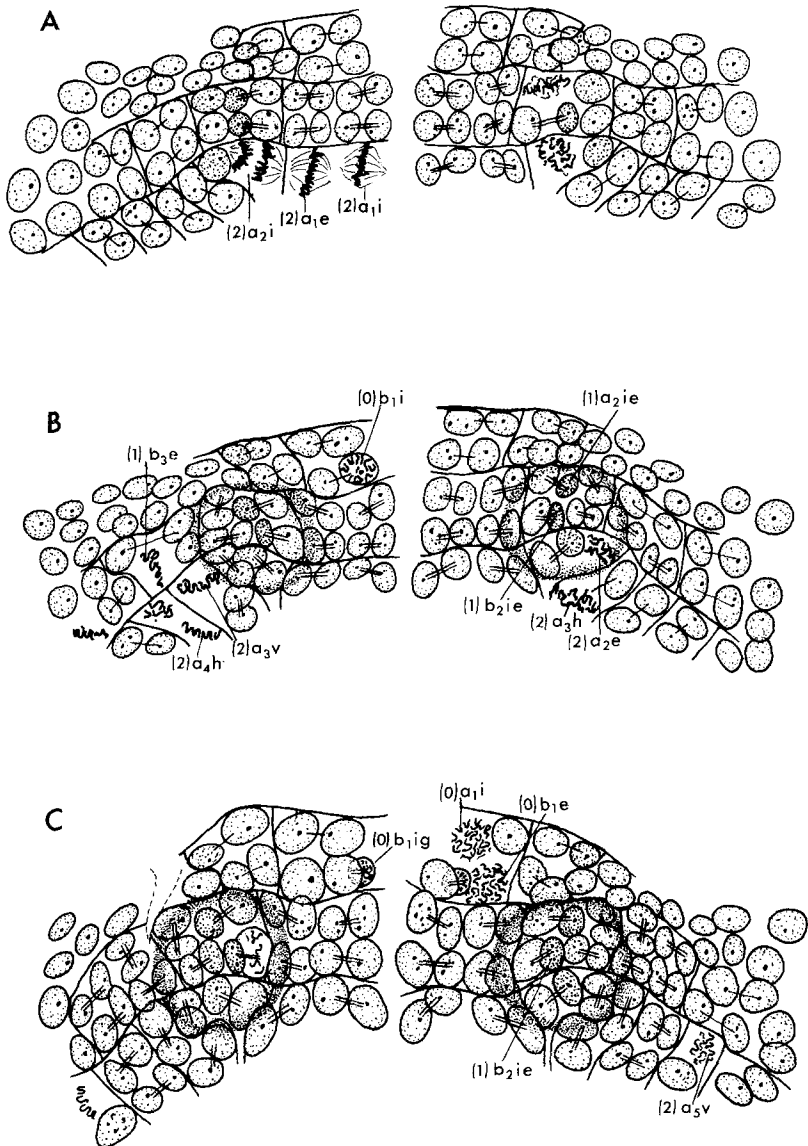


Abb. 5 A–C. Die differentiellen Teilungen der Zellreihen (0), (1) und (2)a. Von der ersten Anlage der 1. Maxillen bis zur Teilung der Neuroblasten $(0)_{a_1 i}$ und $(0)_{b_1 e}$

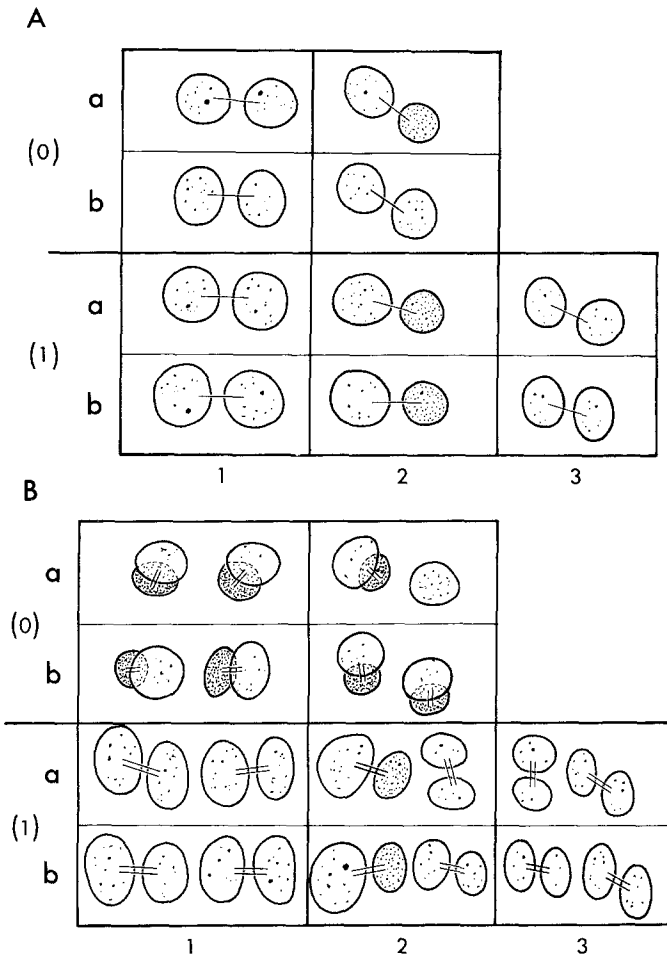


Abb. 6 A u. B. Schematische Darstellung der beiden ersten differentiellen Teilungen der Zellen von Reihe (0) und (1). (A) 1. differentielle Teilung. (B) 2. differentielle Teilung

in der frühen Anaphase ist zu erkennen, daß die Teilung ganz inäqual ist. Der äußere Tochterkern ist sehr klein, färbt sich dunkel an.

Kurz danach teilen sich fast gleichzeitig oder dicht hintereinander $(2)_{a_1 i}$, $(2)_{a_1 e}$ und $(2)_{a_2 i}$ (Abb. 4 C und 5 A). Die Spindeln aller 3 Teilungen stehen quer, die von $(2)_{a_2 i}$ etwas schräg nach außen. Dann teilt sich $(1)_{a_2 i}$, zuweilen etwas früher als $(2)_{a_2 i}$ (Abb. 5 A), zuweilen etwas später (Abb. 4 C). Die Spindel steht schräg nach innen. Der äußere Tochterkern $(1)_{a_2 i e}$ ist kleiner und dunkler gefärbt als der innere. Die beiden hintereinander liegenden dunkel gefärbten Kerne $(1)_{b_2 i e}$ und $(1)_{a_2 i e}$ sind eine leicht aufzufindende Markierung auf einem Keimstreif (Abb. 5 B). Weitere Teilungen sind:

- $(1)_{b_2 e}$ Spindel quer
- $(1)_{a_2 e}$ Spindel schräg nach innen
- $(2)_{a_2 e}$ Spindel längs (Abb. 5 B)

- (2)_{a₃} h Spindel längs, Teilung gleichzeitig mit (2)_{a₂} e
- (1)_{b₃} i Spindel quer
- (1)_{b₃} e Spindel quer, Teilung oft vor (1)_{b₃} i (Abb. 5 B)
- (2)_{a₃} v Spindel längs (Abb. 5 B)
- (2)_{a₄} v und h etwa gleichzeitig (Abb. 5B), Spindel schräg nach innen bis quer
- (1)_{a₃} i Spindel längs
- (1)_{a₃} e Spindel quer
- (2)_{a₅} v Spindel quer (Abb. 5 C).

Auch von Abkömmlingen von (1)₄ wurden weitere Teilungen registriert. Sie scheinen aber keine bestimmte Reihenfolge mehr einzuhalten.

Nach diesen Teilungen beginnt sich die *Anlage der 1. Maxille* herauszubilden (Abb. 5 B u. C). Ihre Spitze wird markiert durch den dunklen Kern (1)_{b₂} ie, der von den ebenfalls kleinen und relativ dunkel angefärbten Kernen (1)_{a₂} ie, (1)_{b₂} ei, (2)_{a₂} iv und später auch von dem kleinen Kern (1)_{b₂} iie umgeben wird. Die Extremitätenanlage wird durch folgende Zellen abgegrenzt: nach vorn durch (1)_{a₂} ev, (1)_{a₂} ii, zur Medianen durch (1)_{a₁} ee und (1)_{b₁} ee, nach hinten durch (2)_{a₁} ee, (2)_{a₂} ii und (2)_{a₂} eh. Die Anlage der 1. Maxille setzt sich also zusammen aus den *Abkömmlingen der genealogisch nicht zusammengehörigen Zellen* (1)₂, (1)_{a₁} ee, (1)_{b₁} ee sowie (2)_{a₁} ee und (2)_{a₂}. Die genealogische Grenze zwischen den beiden Ektodermreihen (1) und (2) verläuft quer über die Extremitätenanlage.

Die beiden ersten differentiellen Teilungen der Abkömmlinge der Zellen (0)₁ und 2 sowie der Zellen (1)₁ bis 3 sind in Abbildung 6 nochmals schematisch dargestellt. Aus dieser Darstellung ist nicht die heterochrone Reihenfolge der Teilungen zu erkennen, es sind aber die Kerngrößen und die Lage der jeweils vorhergehenden Teilungsspindel in Beziehung zur Medianlinie dargestellt.

c) Reihe (2)

Zu der Ektodermreihe (2) ordnen sich jederseits der Medianen 5–6 großkernige Zellen an. Jede dieser Zellen teilt sich zweimal mit zur Medianlinie parallelen Spindel. Ergebnis dieser Teilungen sind 4 Querreihen von Zellen, nämlich die Reihen (2)_a, b, c und d (Teil I, S. 346; Abb. 25 B). Um einen exakten Vergleich der differentiellen Teilungen dieser Zellreihen mit den Abkömmlingen der davor liegenden Zellreihen (0) und (1) sowie der dahinter liegenden Zellreihen (3), I, II usw. zu ermöglichen, werden die Teilungen der Reihe (2) in ihrer Reihenfolge und Spindelrichtung sowie in Größe und Färbbarkeit der Tochterkerne beschrieben.

Die Teilung der Zelle (2)_{d₁} ist der *Beginn der differentiellen Teilungen* des postnauplialen Keimstreifs. Die Spindel ist längs gerichtet, d.h. parallel zur Medianen, die Teilung ist etwa äqual (vgl. Abb. 15 A). Als nächste Zelle teilt sich (2)_{d₂}, aber mit quer liegender Spindel, d.h. senkrecht zur Medianen, Teilung ebenfalls annähernd äqual (vgl. Abb. 15 B). Dann folgt die Teilung von (2)_{c₁}, die Spindel ist schräg nach außen gerichtet, d.h. sie bildet mit der Medianlinie einen nach vorn offenen Winkel von ca. 45°. Beide Tochterkerne sind schmal, klein, ziemlich dunkel gefärbt, sie liegen dicht an der Oberfläche (vgl. Abb. 15 C). Als nächste Zelle teilt sich (2)_{a₁}, Spindel quer, wie schon im vorigen Kapitel beschrieben.

Danach teilt sich $(2)c_2$. Diese Teilung ist stark inäqual. Die Spindel steht schräg nach außen wie bei $(2)c_1$. Der vordere, weiter außen liegende Tochterkern ist sehr klein, dunkel gefärbt (Abb. 8 A). $(2)a_2$ und $(2)d_3$ teilen sich etwa gleichzeitig. Die Teilung von $(2)d_3$ ist wieder inäqual. Die Spindel steht quer, der äußere Tochterkern ist sehr viel kleiner als der innere (Abb. 7 und 8 A). Dann teilt sich $(2)c_3$, Spindel längs, Teilung wie bei $(2)c_2$ inäqual, der vordere Tochterkern kleiner, schmal, dunkel gefärbt (Abb. 8 B). Die beiden kleinen, dunkel gefärbten Kerne $(2)c_2 v$ und $(2)c_3 v$ sind auf diesem Stadium eine gute Markierung.

Erst während oder kurz nach dieser Teilung teilen sich die ersten Zellen der b-Reihe, und zwar $(2)b_1$ und $(2)b_2$ fast gleichzeitig, oft sogar $(2)b_2$ zuerst. Bei beiden Teilungen ist die Spindel schräg nach außen gerichtet. Während aber die Teilung von $(2)b_2$ etwa äqual ist, teilt sich $(2)b_1$ inäqual. Der kleinere innere und weiter hinten liegende Tochterkern färbt sich dunkler an. Er liegt unter dem größeren vorderen Tochterkern (Abb. 8 C). Einen Eindruck vom Aussehen des vorderen Keimstreifteils nach den ersten differentiellen Teilungen vermittelt Abbildung 7. Diesem Präparat ist zu entnehmen, daß die Reihenfolge der Teilungen nicht immer exakt dieselbe ist (z.B. teilt sich hier $(2)d_3$ vor $(2)c_2$ und $(2)b_2$ vor $(2)c_3$) und daß die beiden Keimstreifhälften unterschiedlich weit entwickelt sein können (die morphologisch rechte Seite ist hier weiter entwickelt als die linke).

Die weitere Reihenfolge der Teilungen der Reihe (2) ist: a_3 und a_4 fast gleichzeitig, manchmal a_4 vor a_3 ; dann c_4 , Spindel längs, Teilung annähernd äqual; erst

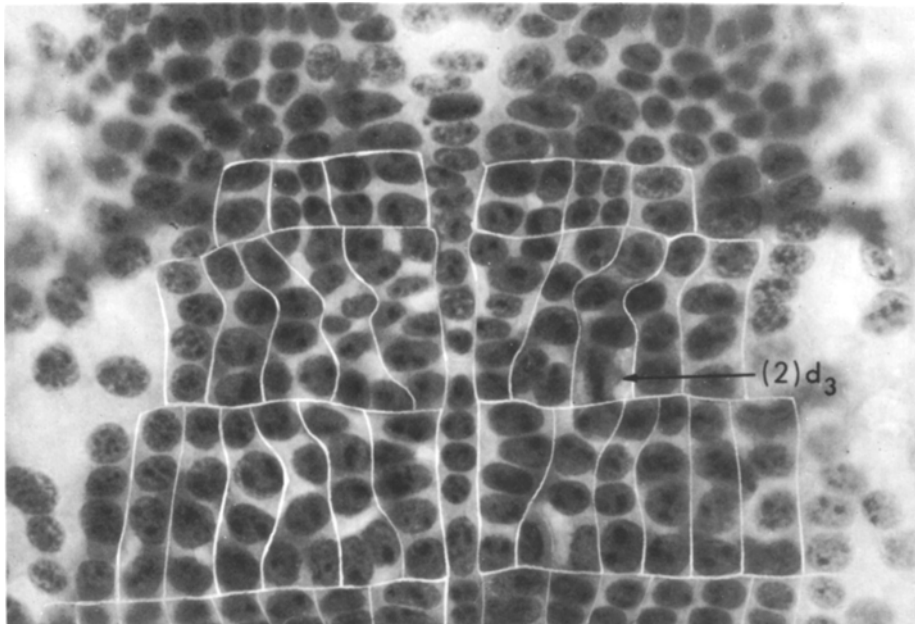


Abb. 7. Ausschnitt eines Keimstreifpräparats im Stadium VIII 4+4. Beginn der differentiellen Teilungen. Die morphologisch rechte Seite ist weiter entwickelt als die linke. Rechts sind $(2)a_{1-2}$, b_{1-2} , c_{1-2} und d_{1-3} geteilt, links sind $(2)a_1$, b_1 , c_1 und d_{1-2} geteilt, $(2)d_3$ in Metaphase. Von der Reihe (3) sind rechts d_{1-3} geteilt, links ist d_1 geteilt, d_2 in Telophase. Die genealogisch zusammengehörigen Zellen sind mit weißen Linien umrandet

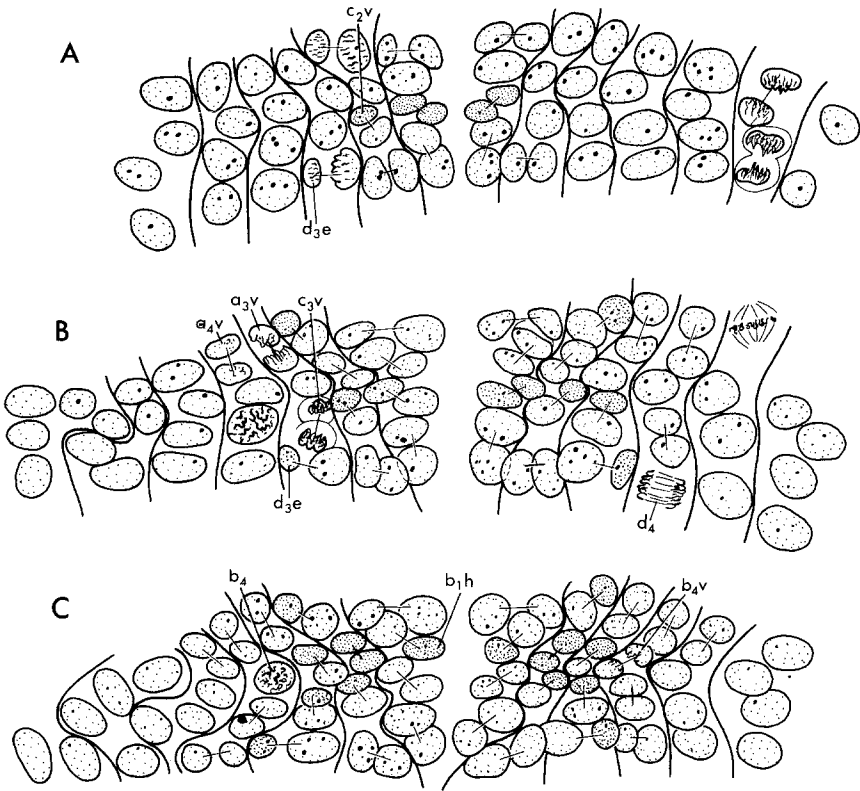


Abb. 8 A–C. Differentielle Teilungen der Reihe (2). Fortschreitende Differenzierung von der Teilung von c_3 und d_3 bis zur Teilung von b_4

danach d_4 , Spindel quer, innerer Tochterkern kleiner als der äußere (Abb. 8 B und 9 A). Während die differentiellen Teilungen bei d_1 und d_2 begannen, hat sich nun d_4 später als a_4 und c_4 geteilt. Der *Teilungsvorsprung* ist also von der d-Reihe auf die c-Reihe übergegangen. Kurz hintereinander teilen sich b_3 und b_4 (Abb. 8 C), Spindelstellung und Kerngrößen ähnlich wie bei b_2 . Die b-Reihe ist also in den Teilungen am weitesten zurück.

Wenn die erste differentielle Teilungswelle so weit nach außen gelangt ist, teilen sich die Abkömmlinge von d_1 und d_2 zum 2. Mal. Zuerst teilt sich $d_1 h$ (Abb. 9 A). Die Metaphaseplatte dieser Teilung liegt parallel zur Keimstreifoberfläche, die Spindel steht also radial ins Innere. Der ins Innere des Eies abgegebene Tochterkern ist, wie schon in der Anaphase zu erkennen ist, sehr viel kleiner als der an der Oberfläche verbleibende Kern. Der kleine, im Inneren liegende Kern ist der Kern der 1. Gangliennutterzelle der Reihe (2).

Demgegenüber teilt sich $d_1 v$ mit tangentialer Spindel, die etwas schräg, fast quer zur Medianen steht. Die Teilung ist schwach inäqual, der innere Tochterkern ist geringfügig kleiner als der äußere (Abb. 9 B). Kurz hintereinander teilen sich dann $d_2 e$, $d_3 i$ und $d_2 i$, meist in dieser Reihenfolge, es kann sich aber auch $d_3 i$ vor $d_2 e$ teilen (Abb. 9 C). Bei allen 3 Teilungen steht die Spindel quer zur Medianen, so daß

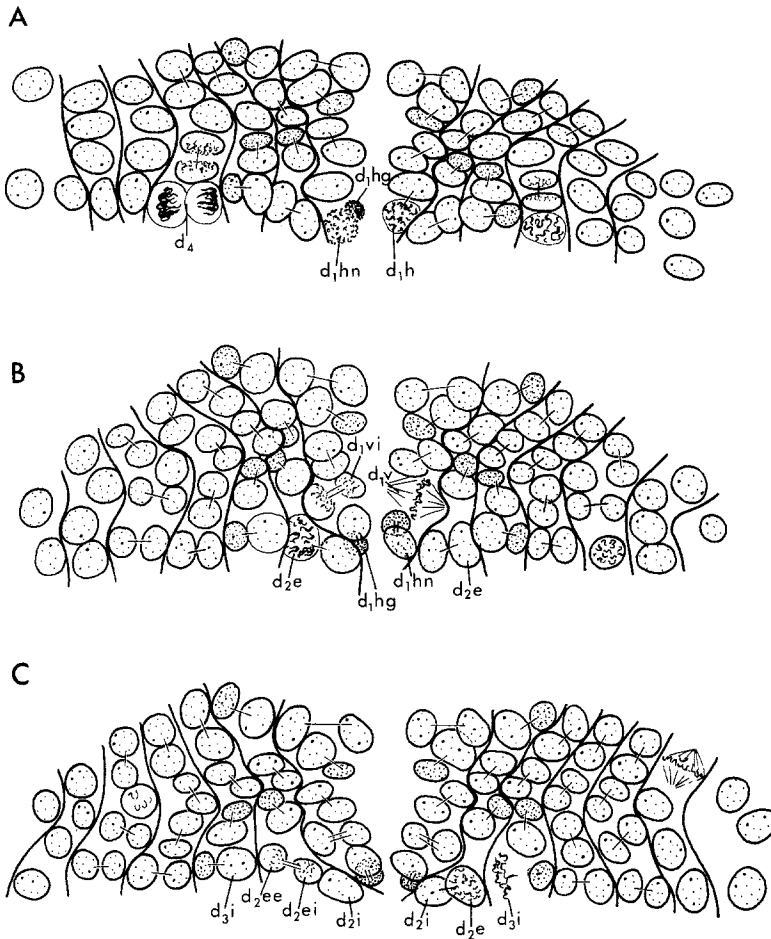


Abb. 9 A–C. Teilungen der Reihe (2). (A) 2. differentielle Teilung von d_1h , dem 1. Neuroblasten, in d_{1hn} und d_{1hg} . (B) Teilung von d_1v in d_{1vi} und d_{1ve} . (C) Teilung von d_2e und d_3i ; auf der morphologisch rechten Seite ist d_2e geteilt, d_3i noch ungeteilt, auf der linken Seite ist d_2e in Prophase, d_3i in Metaphase

6 nebeneinander liegende Zellen daraus resultieren. Da schon vorher die Spindeln von d_2 bis d_5 quer standen, bleiben alle *Tochterzellen in einer Querreihe*, und es werden die Zellen und Kerne schmal und längsgerichtet. Die beiden Abkömmlinge von d_2i schieben sich hinter den Neuroblasten d_{1hn} , d_{2ee} rückt unter d_{3ii} . Die Teilung von d_3i ist stark inäqual, der Kern der Tochterzelle d_{3ii} ist fast so groß wie der Mutterkern, blasig, hell, mit großen Nukleolen. d_{3ie} ist dagegen klein und liegt neben der ebenfalls kleinen Zelle d_{3ie} , die sich noch nicht teilt (Abb. 10 A).

Nach den Teilungen von a_1i , a_1e und a_2i (s. voriges Kapitel) und Teilungen von a_6 , c_6 und d_6 teilt sich c_2h , die große hintere Zelle, die aus der Teilung von c_2 hervorgeht, äqual, Spindel schräg nach innen. Dann kurz hintereinander Teilung von c_1h und c_1v , Spindeln schräg nach innen, so daß als Ergebnis 4 etwa gleich große, dunkel färbbare Kerne dicht an der Oberfläche liegen. Die nächste markante

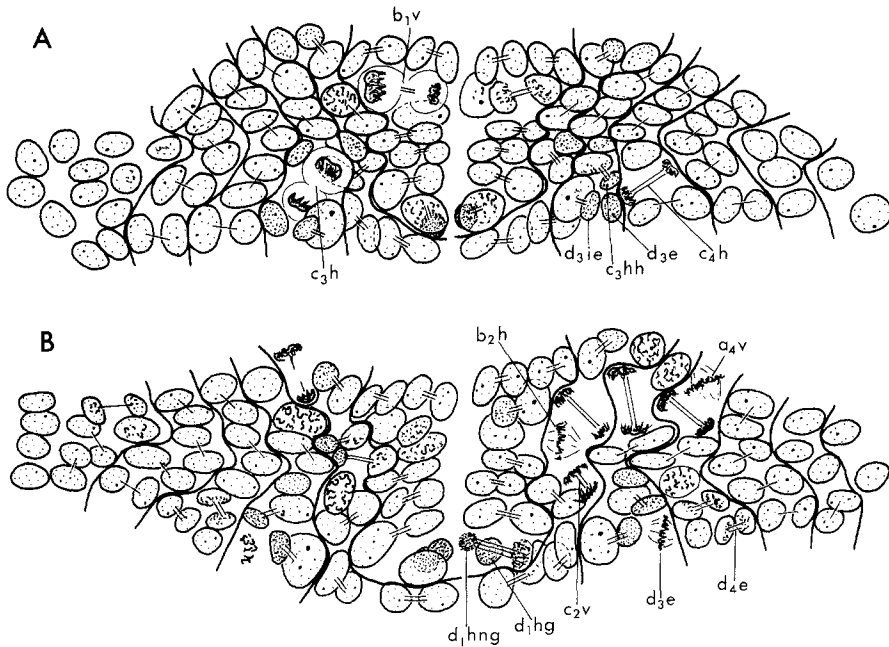


Abb. 10 A u. B. Teilungen der Reihe (2). (A) 2. differentielle Teilung von b_1v , c_3h und c_4h . (B) Abgabe der 2. Gangliennutterzelle d_1hng

Teilung ist die von $(2)c_3h$. Die Zelle teilt sich mit schräg nach innen stehender Spindel (Abb. 10 A). Der hintere äußere Tochterkern c_3hh ist sehr klein, liegt genau über den kleinen Kernen d_3ie und d_3e . Diese 3 kleinen, dunkel gefärbten Kerne ergeben eine *deutliche Markierung*. Danach teilen sich b_1v , c_4h (Abb. 10 A), d_4e (Abb. 10 B). Etwa gleichzeitig teilen sich außer $(2)a_2v$, a_3h und a_4v und h (siehe voriges Kapitel) die Zellen $(2)b_2v$, b_2h und c_2v sowie d_3e (Abb. 10 B).

Dies ist der Zeitpunkt, zu dem $(2)d_1hn$ in die 3. differentielle Teilung eintritt. Wieder wie bei der Teilung von d_1h steht die Spindel radial ins Innere des Eies, ist der ins Innere abgegebene Kern viel kleiner als der an der Oberfläche verbleibende Kern und bildet die 2. *Gangliennutterzelle* d_1hng , die über der 1. Gangliennutterzelle d_1hg liegt (Abb. 10 B).

Auf diesem Stadium bildet sich die *Anlage der 2. Maxille* heraus (Abb. 11). Die 3 dunklen Kerne $(2)c_3hh$, d_3ie und d_3e bilden die Spitze der sich herauswölbenden 2. Maxillenknospe. Sie wird nach innen begrenzt von den Zellen $(2)d_2ee$, c_2he und c_2ve , nach vorn von c_3v und c_4v , nach hinten aber von den Zellen $(3)a_1ee$, a_2hh , a_3v und a_4v . Ähnlich wie bei der Bildung der 1. Maxille verläuft die genealogische Grenze zwischen zwei Ektodermzellreihen genau durch die Extremitätenknospe. Im Fall der 2. Maxille ist es die Grenze zwischen den nicht-ektoteloblastisch gebildeten Ektodermreihen (2) und (3).

Die 1. und 2. differentielle Teilung der Reihe (2) ist ähnlich wie für die Reihen (0) und (1) in Abbildung 12 schematisch dargestellt. Die weiteren Teilungen, also über die 2. differentielle Teilung jeder Zelle hinaus, wurden hauptsächlich in Hinblick auf 3 Fragen verfolgt:

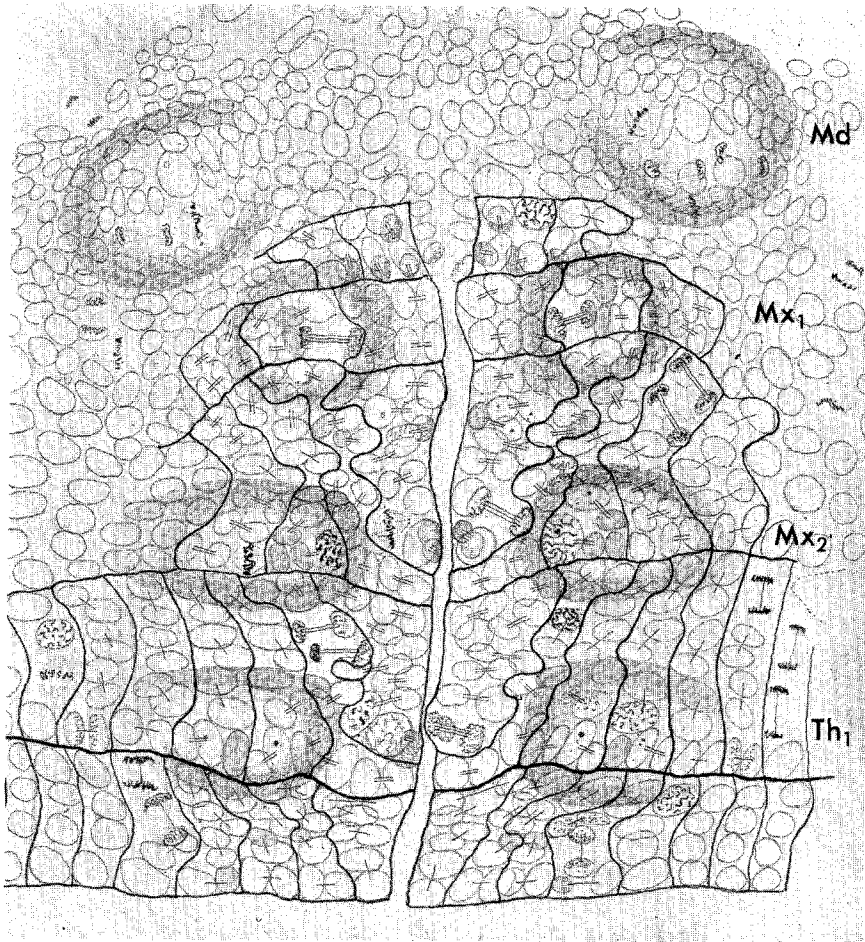


Abb. 11. Ausschnitt aus dem vorderen Bereich eines Keimstreifs im Stadium X 6+5. Bildung der Extremitätenknospen von Mandibel (*Md*), 1. Maxillen (*Mx₁*), 2. Maxillen (*Mx₂*) und 1. Thoraxbeinpaar (*Th₁*). Die genealogisch von jeweils 1 Zelle abstammenden Abkömmlinge der Reihen (0), (1), (2), (3) und I sind durch dicke Linien umrandet. Dünne Striche verbinden die Kerne nach der jeweils letzten differentiellen Teilung

1. Wie verläuft die weitere Differenzierung der 2. Maxille, und inwieweit ist sie in ihrem Teilungsmuster der Differenzierung der folgenden Thorakalbeinknospen vergleichbar?
2. Welche weiteren Gangliengliedermutterzellen werden durch radiale Spindeln abgegeben?
3. Zwischen welchen Zellen verläuft die Intersegmentalfurche?

1. Die weitere *Differenzierung* der Zellen und die Herausbildung des vorderen Teils der 2. Maxille ist Abbildung 13 A u. B zu entnehmen. Im Gegensatz zu der schematischen Darstellung in den Abbildungen 6 und 12 ist hier ein Präparat als ein konkretes Beispiel genommen worden, die Zellkerne sind aber in ein genealogisches Muster eingeordnet, dessen Linien „entzerrt“ worden sind. Aus den Abbildungen 10 und 11 ist zu entnehmen, daß viele Zellen sich in- oder übereinander schieben und

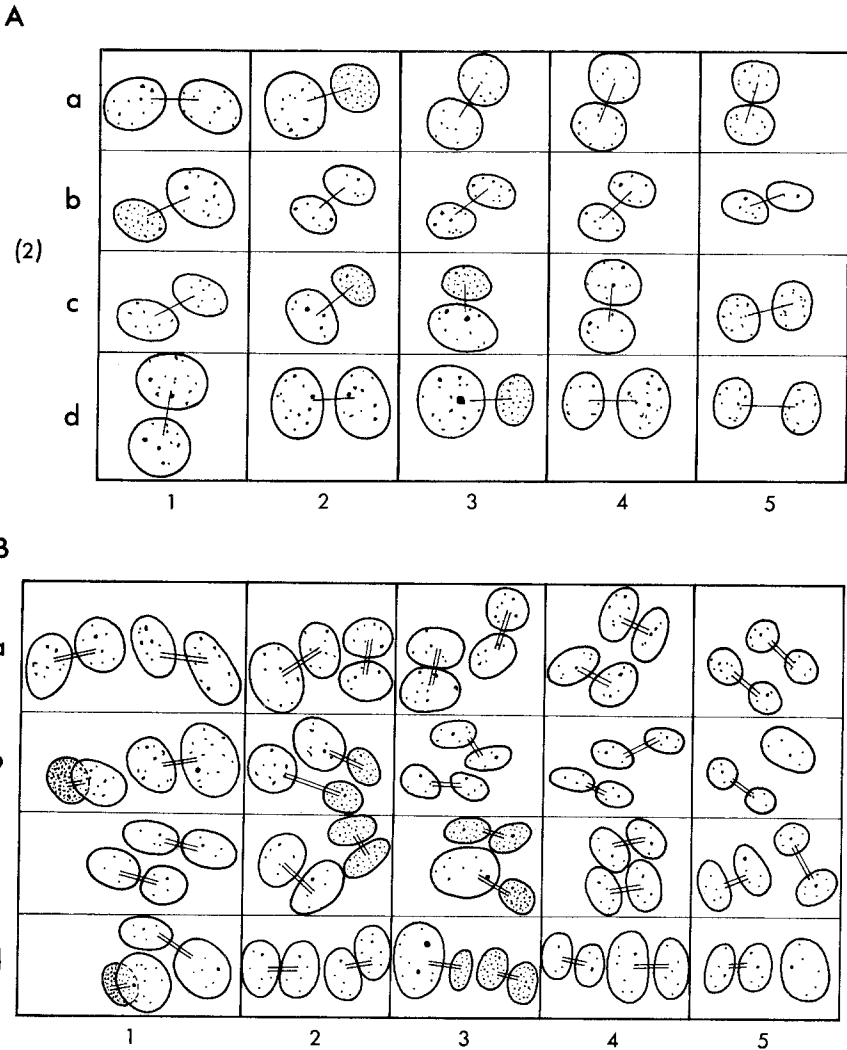


Abb. 12 A u. B. Schematische Darstellung der beiden ersten differentiellen Teilungen der Zellen der Reihe (2). (A) 1. differentielle Teilung. (B) 2. differentielle Teilung

dadurch die Verhältnisse in der Zeichnung ziemlich unübersichtlich werden. Das ursprünglich rechteckige Gittermuster wurde durch die unterschiedliche Lage der Teilungsspindeln vollkommen verzerrt.

Das Muster der Teilungen für diejenigen Zellen, welche die 2. Maxille bilden, ist in keiner Weise vergleichbar dem Muster der Teilungen für die Bildung der 1. Maxille. Umso erstaunlicher ist, daß sich — als Ergebnis der beiden ersten differentiellen Teilungen — im Zentrum der 1. und der 2. Maxillenknospe eine *ähnliche Zellkonfiguration* ergibt (Abb. 14). Die Spitze der Extremitätenknospe wird markiert durch 3 dunkel gefärbte Kerne, zur Medianen hin liegt ein auffallend großer blasiger Kern, schräg nach vorne ein ebenfalls relativ großer Kern, nach außen folgen 4 nebeneinander liegende

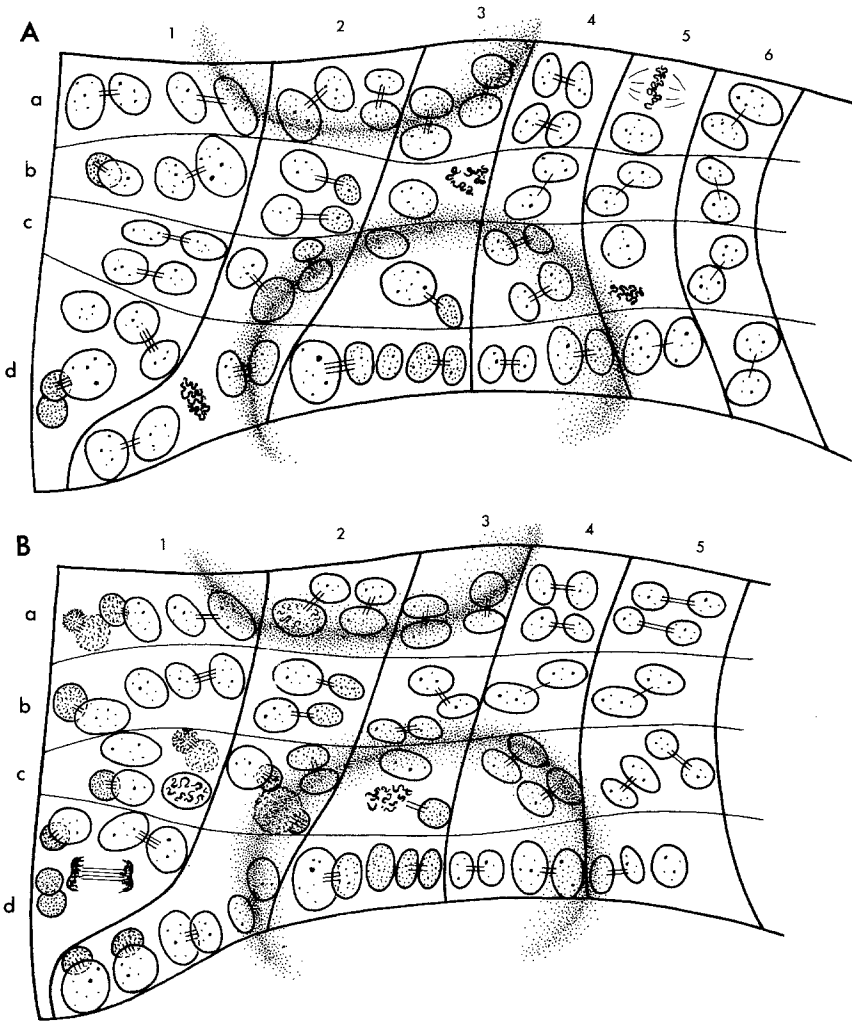


Abb. 13 A u. B. Genealogisches Schema der Reihe (2) mit „entzerrten“ Linien. (A) nach der Abgabe von 3 Gangliennutterzellen, (B) nach der Abgabe von 12 Gangliennutterzellen

kleine Kerne, davor 4 im Quadrat angeordnete Kerne. Diese beiden ähnlichen Zellkonfigurationen haben eine völlig unterschiedliche Genealogie! Sie werden gebildet: bei der 1. Maxille durch Abkömmlinge der Zellen $(1)_2$, $(1)_{a_3 i}$ und $(1)_{b_3 i}$, bei der 2. Maxille durch Abkömmlinge von $(2)_{c_3 h}$, $(2)_{d_3}$, $(2)_{c_4}$ und $(2)_{d_4}$.

2. Durch die Teilung von $(2)_{d_1 h}$ mit radialer Spindel wurde die 1. Gangliennutterzelle in das Eiinnere abgegeben. Ich bezeichne diese Zelle als $d_1 h g$ und den an der Oberfläche verbleibenden Neuroblasten als $d_1 h n$. Dieser Neuroblast gibt auch die 2. Gangliennutterzelle $d_1 h n g$ ab (Abb. 10 B). Weitere Gangliennutterzellen werden durch folgende Zellen in etwa der angegebenen Reihenfolge abgegeben: $d_2 i e$, $d_2 i i$, $d_1 v i$, $c_2 h i$, $c_2 h e$, $c_1 h i$, $c_1 h e$, $a_1 i e$, $a_1 i i$. Durch die Teilungen der Neuroblasten

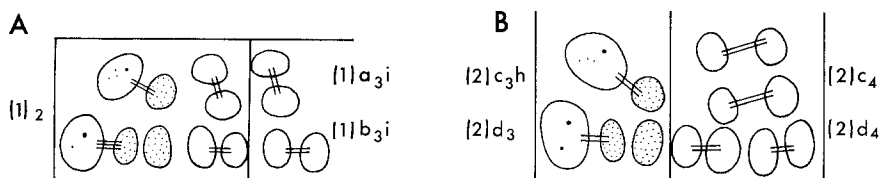


Abb. 14. Schematische Darstellung des Zellmusters auf der Spitze der 1. Maxille (A) und der 2. Maxille (B) sowie der Genealogie dieser Zellen

der c- und der d-Reihe entsteht ein Ring von Gangliennutterzellen, der um 2 ungleich große, der Medianen genäherten Mesodermzellen gruppiert ist. Die Gangliennutterzellen a_1 ieg, und a_1 iig sind dagegen nach vorn verschoben (Abb. 13 B) und lagern sich an das Gangliennrudiment des 1. Maxillensegments.

Die weitere Bildung von Gangliennutterzellen geht nun nicht einfach so vor sich, daß die genannten Neuroblasten weiterhin nur kleine Zellen ins Eiinnere abschnüren. Ein Neuroblast kann sich auch nach der Abgabe von Gangliennutterzellen wieder mit tangentialer Spindel adäqual in 2 oberflächlich liegende Zellen teilen. Ein Beispiel ist der Neuroblast d_1 hnn. Nach der Abgabe der ersten beiden Gangliennutterzellen teilt sich diese Zelle mit quer zur Medianen stehender Spindel in 2 etwa gleichgroße Zellen (Abb. 13 B).

3. Die *Intersegmentalfurche* zwischen dem Segment der 1. und der 2. Maxille verläuft hinter den Abkömmlingen von (2)b₁, liegt dann etwa zwischen (2)b₃v und b₃h, und liegt außen hinter den Abkömmlingen von (2)a₄.

d) Reihe (3)

Die ersten differentiellen Teilungen der Zellen, welche Abkömmlinge der Reihe (3) sind, sind zum größten Teil identisch mit den Teilungen der Reihe (2), und zwar sowohl in bezug auf die Spindelrichtung und die relative Größe der Tochterzellen und -kerne als auch in bezug auf die ungefähre Reihenfolge der Teilungen. Diese weitgehende *Übereinstimmung* ist dem Vergleich der Abbildung 15 mit der Beschreibung für die ersten Teilungen der Reihe (2) in Kapitel C.II.1.c) sowie dem Vergleich der Abbildung 12 A mit Abbildung 16 A zu entnehmen.

Ein auffallender *Unterschied* besteht zwischen den Teilungen der Zellen (2)d₃ und (3)d₃ und (2)d₄ und (3)d₄. Die Teilung von (2)d₃ ist stark inäqual, die äußere Tochterzelle ist klein mit kleinem, dunkel färbbarem Kern. (3)d₃ teilt sich zwar auch mit quer zur Medianen stehender Spindel, die Teilung ist aber nur schwach inäqual, und es ist der innere Tochterkern kleiner als der äußere. Unterschiedlich sind auch die Teilungen von (2)d₄ und (3)d₄. Beide Teilungen haben eine quer stehende Spindel, der innere Tochterkern ist kleiner als der äußere; bei (3)d₄ ist diese Inäqualität aber viel stärker als bei (2)d₄. Der kleine Kern von (3)d₄ i ist in seiner Kleinheit eher vergleichbar dem Kern von (2)d₃ e.

Die Unterschiedlichkeit in der Teilung dieser Zellen verstärkt sich bei der 2. differentiellen Teilung und hängt sicher damit zusammen, daß die *Anlage des 1. Thorakalbeins* anders geformt ist als die Anlage der 2. Maxille. Die frühe Knospe umfaßt zwar vergleichbare Zellgruppen wie bei der 2. Maxille (Abb. 11). Während

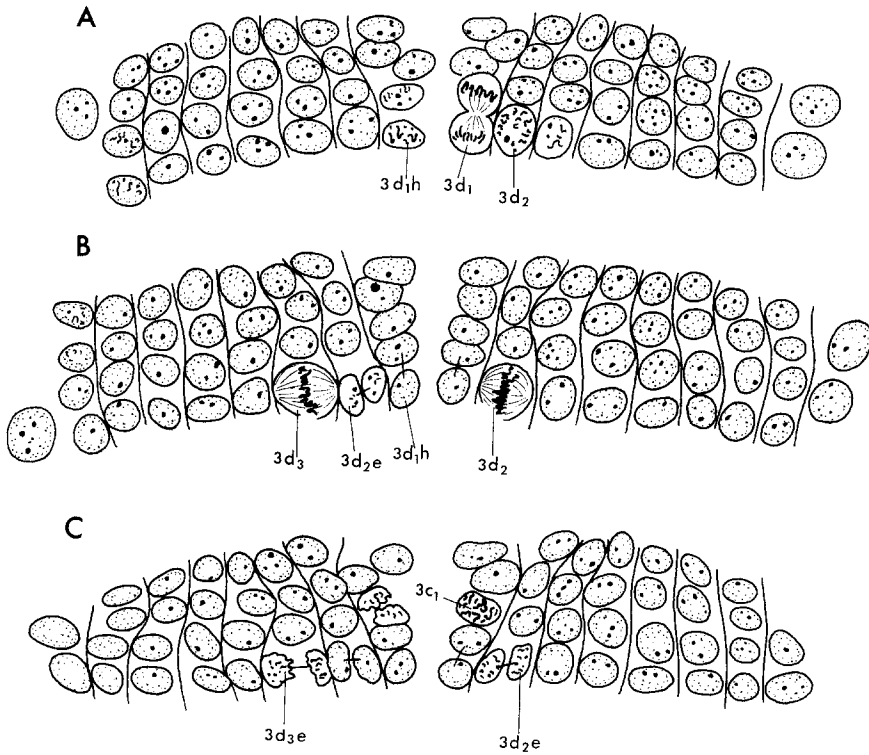


Abb. 15 A–C. Die ersten differentiellen Teilungen der Reihe (3). Vergleiche dazu die Beschreibung der ersten Teilungen der Reihe (2), welche in ihren Spindelrichtungen identisch sind

die 1. und 2. Maxille aber einfache Vorwölbungen bleiben, bildet sich beim 1. Thorakalbein ebenso wie bei allen folgenden 6 Thorakalbeinen am Hinterrand eine tiefe Furche, so daß die Extremitätenknospe zweilappig wird (Abb. 21).

Die Unterschiede in den Kerngrößen zwischen den Abkömmlingen von (2)_{d3} und _{d4} und (3)_{d3} und _{d4} nach der 2. differentiellen Teilung sind den Abbildungen 12 B und 16 B zu entnehmen:

(3)_{d3i} teilt sich fast äqual in 2 längliche Zellen mit hohem schmalem Kern. Diese beiden Zellen liegen über der Zelle (3)_{d2ee}; dadurch setzt sich die Beinbasis deutlich ab.

(3)_{d3e} teilt sich inäqual; der äußere Tochterkern ist klein und dunkel gefärbt, liegt nahe an der Oberfläche, während der innere Tochterkern groß, hell, blasig, mit großem Nucleolus ist.

(3)_{d4i}, die kleine Zelle mit dem dunklen Kern, teilt sich erst spät zum 2. Mal in 2 kleine, gleichgroße Zellen.

(3)_{d4e} teilt sich inäqual, ähnlich wie (3)_{d3e}.

Bei der 2. differentiellen Teilung werden auch die Abkömmlinge von (2)_{c3h} und (3)_{c3h} und von (2)_{c4v + h} und (3)_{c4v + h} unterschiedlich. Während die 1. differentielle Teilung, was Spindelrichtung und Größe der Tochterkerne betraf, bei (2)_{c3} und (3)_{c3} sowie bei (2)_{c4} und (3)_{c4} gleich war, ist die 2. differentielle Teilung dieser Zellen markant verschieden:

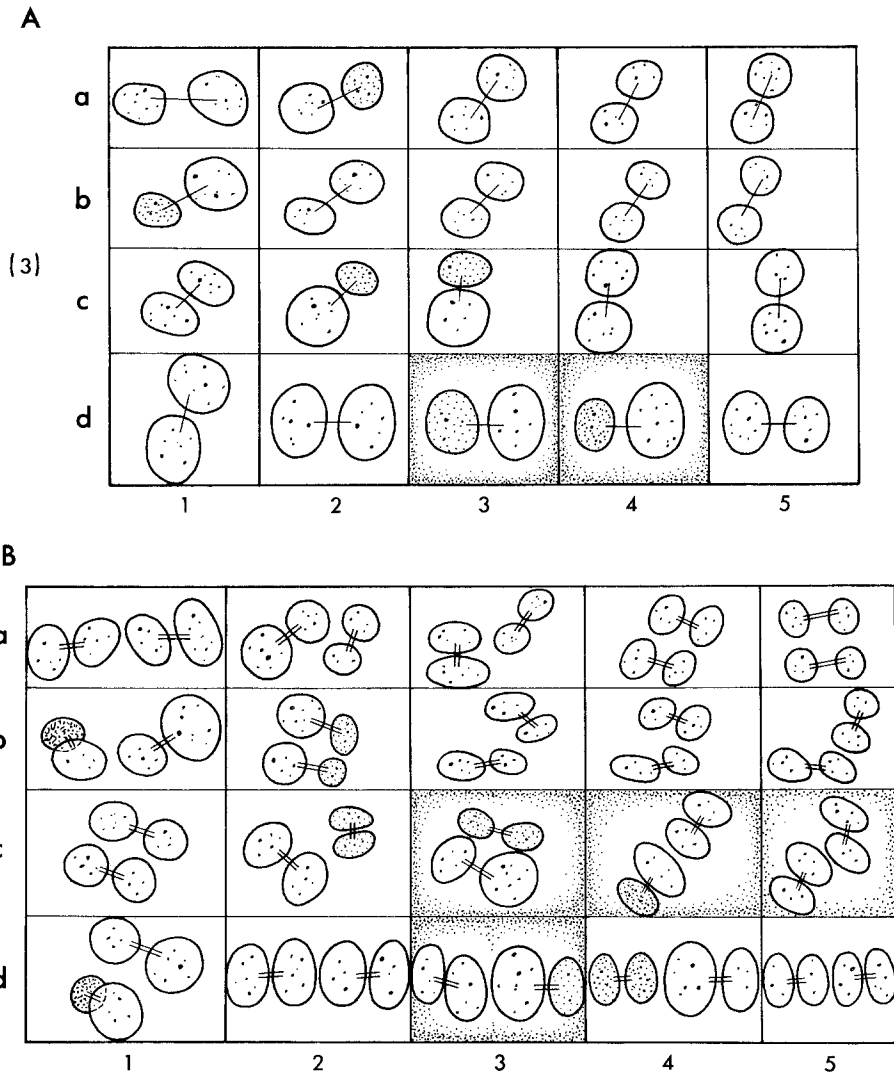


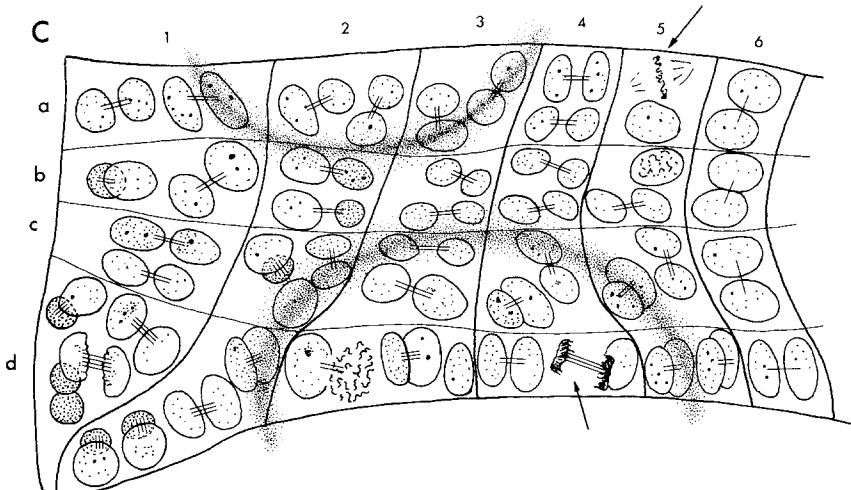
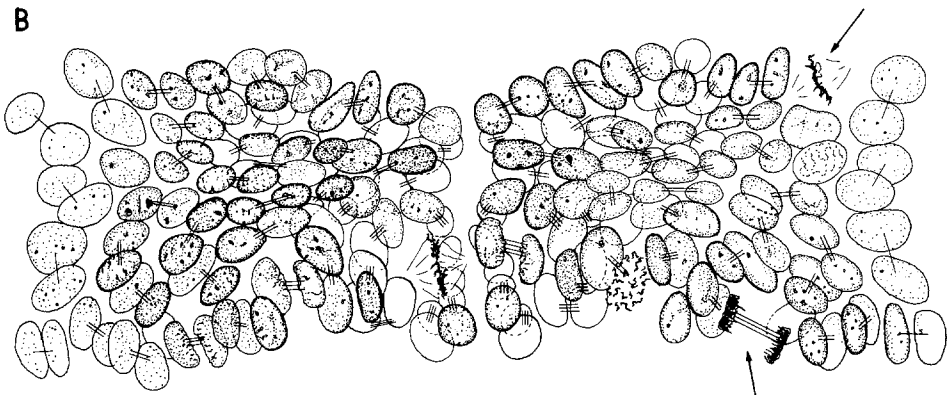
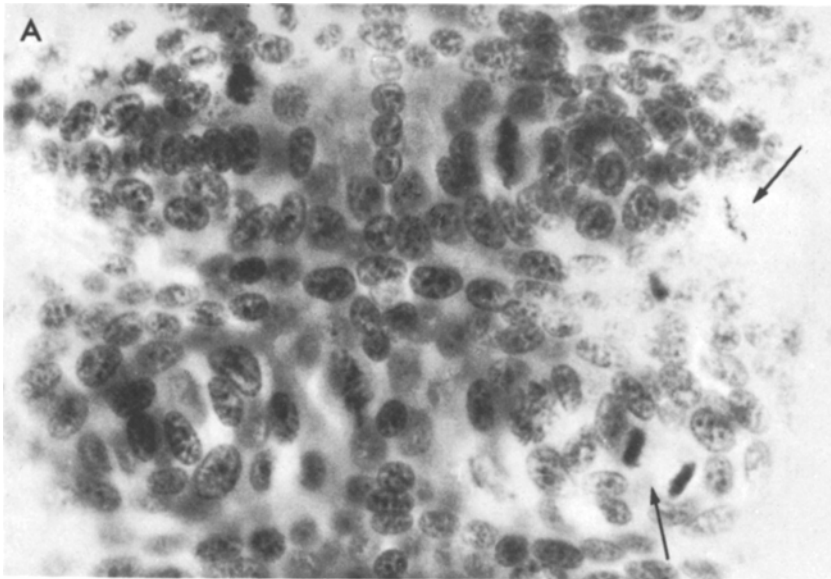
Abb. 16 A u. B. Schematische Darstellung der beiden ersten differentiellen Teilungen der Zellen der Reihe (3). (A) 1. differentielle Teilung. (B) 2. differentielle Teilung. Unterschiede zu den Teilungen der Reihe (2) sind durch Punktierung der Umrandung hervorgehoben. Vergleiche dazu Abbildung 12 A u. B

(3)_c₃h teilt sich mit schräg nach innen stehender Spindel, die Teilung ist nur schwach inäqual, der vordere, weiter innen liegende Kern ist kleiner als der hintere.

(3)_c₄h teilt sich mit fast längs gestellter Spindel, die Teilung ist inäqual. Der kleinere hintere Tochterkern liegt über den beiden Abkömmlingen von (3)_d₄i und bildet eine ähnliche Figur von 3 kleinen dunkel gefärbten Kernen wie auf den Extremitätenspitzen der 1. und der 2. Maxille (vgl. Abb. 14).

(3)_c₄v teilt sich mit längs gestellter Spindel, die Teilung ist fast äqual.

Die Spindelstellungen von (3)_c₅h und (3)_c₅v sind ähnlich wie bei (3)_c₄h und v, beide Teilungen sind etwa äqual.



Diese Unterschiede in den Teilungen der lateralen Zellen von (2)c und d sowie von (3)c und d sind deshalb besonders bemerkenswert, weil das Teilungsmuster der medianen Zellen von (2) und (3) in der 2. und 3. differentiellen Teilung identisch ist (vgl. Abb. 12 B und 16 B, 13 B und 17).

Es ist also bei den Teilungen der Zellen, welche zur *Ganglienzellbildung* beitragen, die *Homonomie* noch gewahrt, während sie bei den Zellen, welche die *Extremität* bilden, *teilweise verloren* gegangen ist. Nur die vorderen Zellen der Reihe (3), welche den Hinterrand der 2. Maxille bilden, entsprechen in ihrem Teilungsmuster den vorderen Zellen der Reihe (2), welche den Hinterrand der 1. Maxille bilden.

2. Die ektoteloblastisch gebildeten Reihen

a) Reihe I

Die Ektodermreihe I ist die erste Zellreihe auf dem postnauplialen Keimstreif, die nicht durch Zusammenlagerung von Zellen des Blastoderms gebildet wird wie die Reihen (0), (1), (2) und (3), sondern die durch eine von innen nach außen laufende Teilungswelle von den Ektoteloblasten abgegeben wird (Teil I, S. 330 ff.). Wie bei den Reihen (2) und (3) teilen sich die Zellen der Reihe I zweimal mit parallel zur Medianen gestellter Spindel, bevor sie in die differentiellen Teilungen eintreten. Trotz des völlig unterschiedlichen Bildungsmodus der Zellen der Reihe (3) und I sind die beiden ersten differentiellen Teilungen der Abkömmlinge beider Reihen weitgehend identisch (vgl. Abb. 16 mit 18). Wie aus dem im vorigen Kapitel Gesagten bereits zu vermuten war, beziehen sich die hauptsächlichsten Unterschiede auf die vorderen Zellen, nämlich die Zellen der a-Reihe, welche bei (3) den Hinterrand der 2. Maxille, bei I den Hinterrand der 1. Thorakalbeinknospe aufbauen (Abb. 19):

Ia_1 ist geringfügig von $(3)a_1$ unterschieden. Die äußere Zelle Ia_1e ist kleiner als die innere.

Ia_2 teilt sich mit fast quer stehender Spindel. Das Verhältnis von großer zu kleiner Tochterzelle ist genau umgekehrt wie bei $(3)a_2$ und $(2)a_2$. Die innere, etwas weiter hinten liegende Zelle ist klein mit einem dunkel färbaren Kern.

Die Unterschiede zwischen Ia_3 bis Ia_5 und $(3)a_3$ bis $(3)a_5$ treten erst in der 2. differentiellen Teilung hervor. Während $(3)a_5$ nicht mehr in die Bildung der 2. Maxille einbezogen ist, bildet Ia_5 den lateralen Teil des Hinterrandes der 1. Thorakalbeinknospe. Die Beinknospe wächst nach innen und nach hinten hervor. Dadurch geraten die hinteren Zellen, welche an der Beinbasis liegen, nämlich Ia_2i , Ia_3h , Ia_4h und Ia_5h unter die ursprünglich neben oder vor ihnen liegenden Schwesterzellen oder deren Abkömmlinge.

Abb. 17 A–C. Differenzierung der Reihe (3). Analysen eines Keimstreifpräparates mit beginnender Bildung der 1. Thoraxextremität (Stadium XI 4+4). (A) Mikrophoto. (B) Dasselbe Präparat. Zeichnung der Abkömmlinge der Reihe (3). Die jeweils nach der 1. bis 4. differentiellen Teilung genealogisch zusammengehörigen Tochterkerne sind durch 1 bis 4 Striche miteinander verbunden. (C) Dasselbe Präparat. Einordnung der Zellen der morphologisch linken Seite in ein genealogisches Schema mit „entzerrten“ Linien. Als Orientierung für den Vergleich der Abbildungen dienen die mit Pfeilen bezeichneten, in Teilung befindlichen Zellen $(3)d_4ei$ und $(3)a_5v$

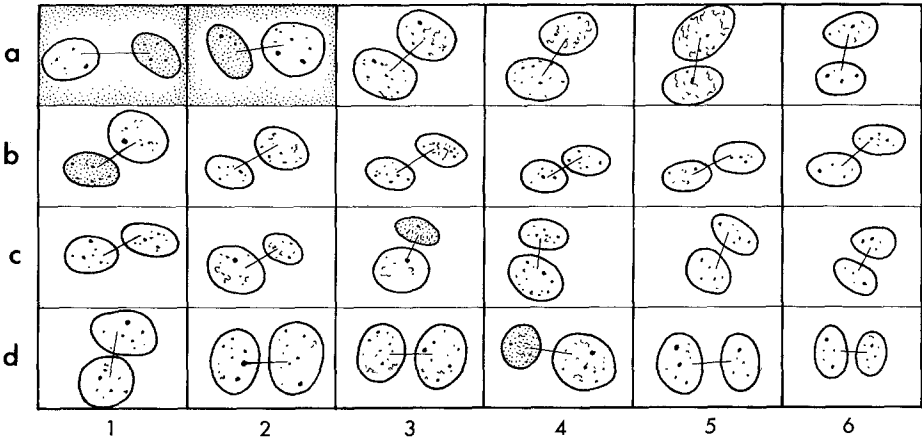


Abb. 18. Schematische Darstellung der 1. differentiellen Teilung der Zellen der Reihe I. Die Unterschiede zur Reihe (3) sind durch Punktierung der Umrandung hervorgehoben

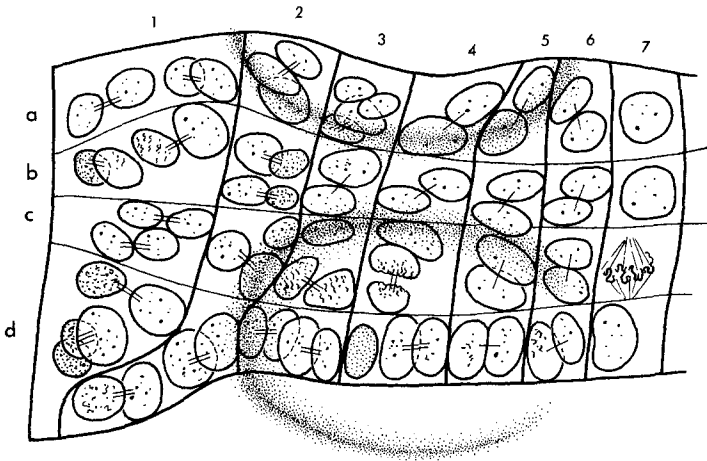


Abb. 19. Genealogisches Schema der Reihe I mit „entzerrten“ Linien. Durch Punktierung ist die 2. Thoraxextremität und der Hinterrand der 1. Thoraxextremität hervorgehoben

b) Reihe II

Weil der Differenzierungsvorsprung der Zellabkömmlinge der Reihe (3) gegenüber der ersten ektoteloblastisch gebildeten Reihe I relativ groß ist, überdeckt die hervordwachsende Extremitätenknospe des 1. Thorakalbeins die vorderen Abkömmlinge der Reihe I frühzeitig. Demgegenüber sind die Teilungen der Abkömmlinge der Reihe II am weitesten zu verfolgen, zum Teil bis zur 5. differentiellen Teilung. Zuerst ist zu sagen, daß das Muster der beiden ersten und, soweit registriert, auch der 3. differentiellen Teilung der Reihe I mit dem Teilungsmuster der Reihe II identisch ist. Es können darüber hinaus für die Reihe II und damit auch für die folgenden Reihen

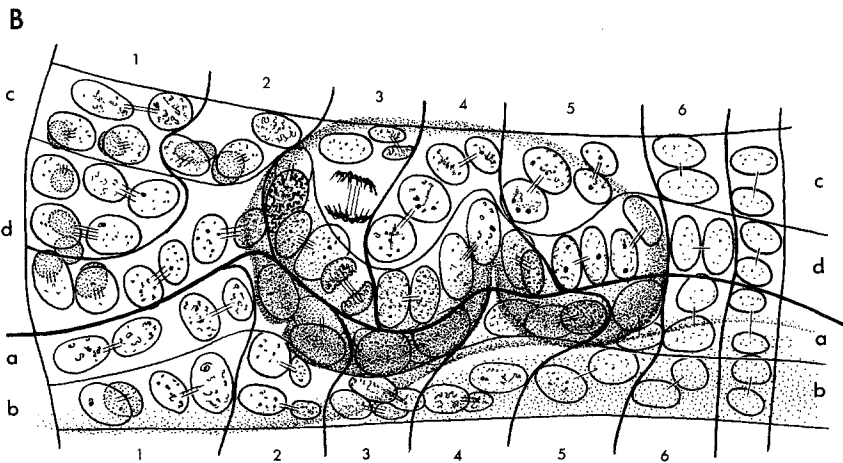
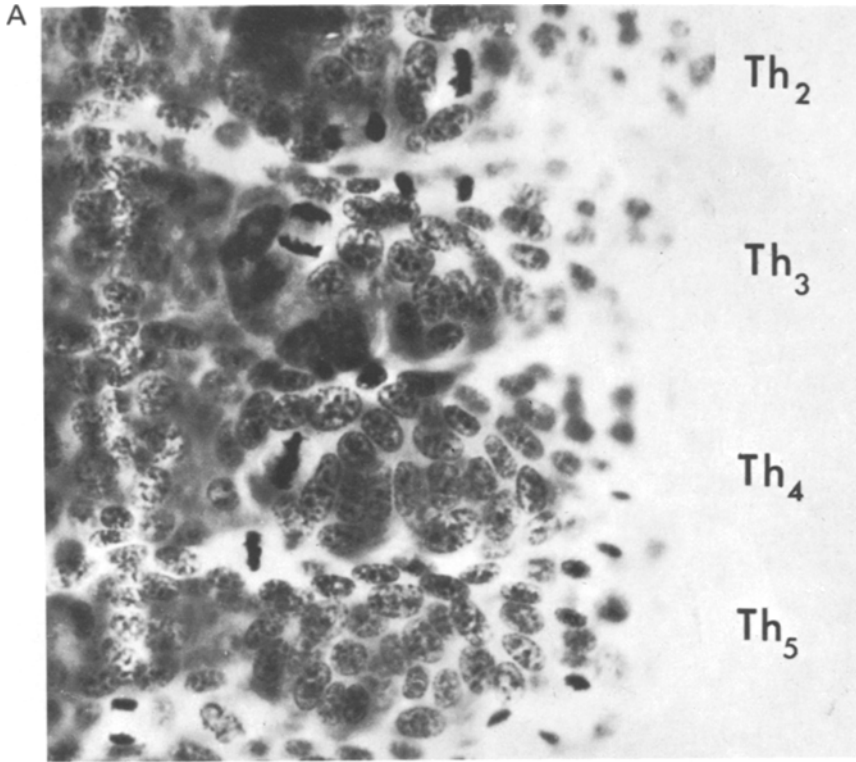


Abb. 20 A u. B. Differenzierung der Thoraxextremitätenknospen. (A) Ausschnitt aus einem Keimstreifpräparat im Stadium XIV 10+10. Mikrophoto der morphologisch linken Seite mit Extremitätenknospen am 2. (Th_2) bis 5. (Th_5) Thoraxsegment. (B) Dasselbe Präparat. Die Abkömmlinge der Reihen IIc und d sowie der Reihen IIIa und b sind in ein genealogisches Schema mit „entzerrten“ Linien eingeordnet. Durch Punktierung ist die 3. Thoraxextremität und die Intersegmentalfurche zwischen dem 3. und 4. Thoraxsegment hervorgehoben

III–VI einige Merkmale der Extremitätenknospen- und der Ganglienzellbildung präzisiert werden.

Die Bildung der Extremitätenknospe. Die Extremitätenknospe des 3. Thorakalbeins setzt sich zusammen aus Abkömmlingen der Zellen IId_3, c_4, c_5 und IId_3, d_4, d_5 . Dazu kommen Abkömmlinge der folgenden ektoteloblastisch gebildeten Reihe, nämlich $IIIa_2, a_3, a_4$ und a_5 , die den Hinterrand der Extremitätenknospe bilden (Abb. 20). Der Innen- und Hinterrand der Knospe läßt sich gut bestimmen, da die Knospe nach innen und hinten wächst und deshalb an der Basis gegenüber dem übrigen ventralen Ektoderm scharf abknickt. Die Beinbasis wird durch kleinkernige Zellen gebildet, die durch inäquale Teilungen aus $IId_2 ee, IIIa_1 ee, IIIa_2 i$ und $IIIa_3 h$ hervorgegangen sind. Die Abkömmlinge von IId_3 bis d_6 haben sich ausschließlich mit senkrecht zur Medianen stehenden Spindeln geteilt und bilden ein quer verlaufendes Band von Zellen, das auch auf weiter entwickelten Stadien noch gut identifizierbar ist. Es verläuft anfangs quer über die sich bildende Extremitätenknospe (vgl. Abb. 19). Später bildet es den mittleren Teil der Knospe, während die Abkömmlinge von $IIIa_2 - a_5$ den hinteren Rand bilden.

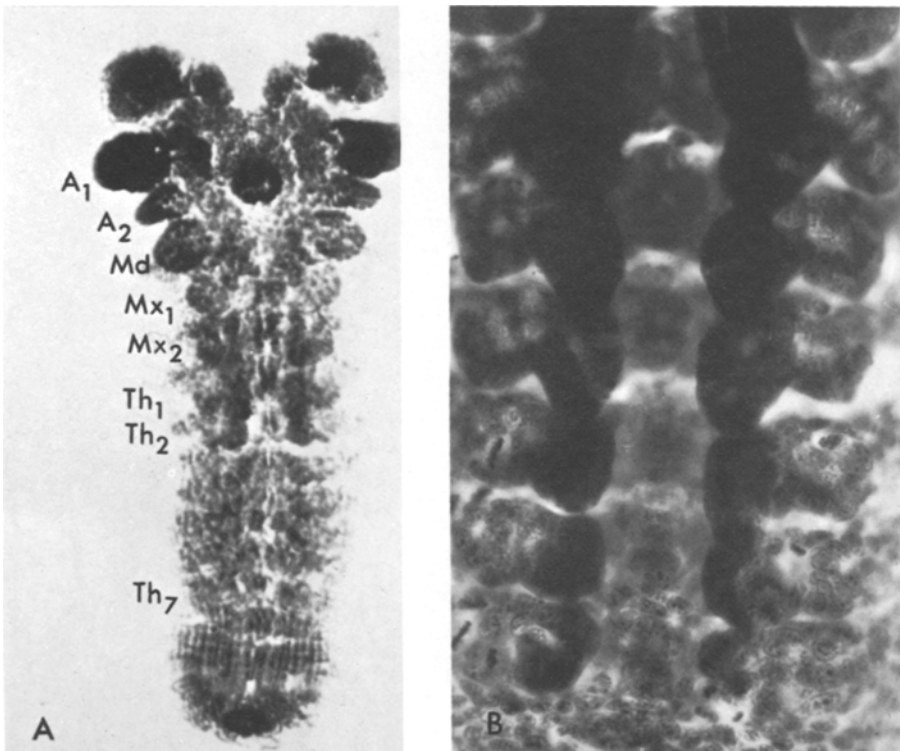


Abb. 21. (A) Mikrophoto eines Keimstreifpräparats mit weit entwickelten Extremitätenknospen: 1. Antenne (A_1); 2. Antenne (A_2); Mandibel (Md); 1. Maxille (Mx_1); 2. Maxille (Mx_2); 1. Thoraxbeinpaar (Th_1); 2. (Th_2) bis 7. Thoraxbeinpaar (Th_7). (B) Ausschnitt aus einem etwas älteren Keimstreif mit den 7 Thoraxbeinpaaren in fortschreitender Differenzierung

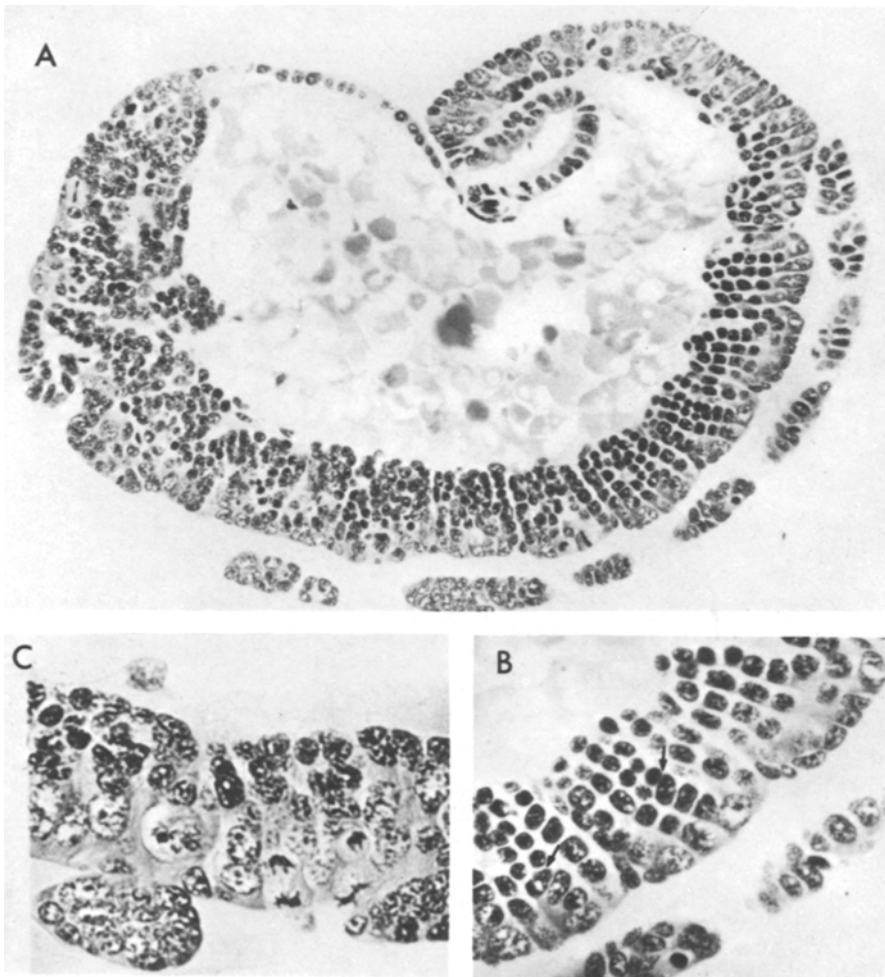


Abb. 22. (A) Sagittalschnitt durch einen Embryo. Die Reihenanzordnung der Gangliennutterzellen ist besonders in den hinteren Thoraxsegmenten deutlich. (B) Ausschnitt aus (A) mit dem 5. Thoraxganglion. Der Pfeil bezeichnet die Stelle, an der durch die Teilung der Gangliennutterzellen zwei Reihen von Ganglienzellen gebildet werden. (C) Ausschnitt aus einem früheren Stadium. Bildung von Gangliennutterzellen durch inäquale Teilungen der Neuroblasten

Zwischen den Zellen $IId_4\text{ei}$ und $IId_4\text{ei}$ sowie zwischen den Abkömmlingen von $IIIa_3$ und $IIIa_4$ bildet sich eine tiefe *Furche* aus, die bei allen thorakalen Extremitätenknospen auftritt. Bis zu diesem Stadium und darüber hinaus entwickeln sich alle Beinknospen noch völlig gleich (Abb. 21). Die sehr ausgeprägten Differenzierungen, die die Extremitäten des späten Embryos und der Larve auszeichnen, setzen erst später ein.

Die Bildung von Gangliennutterzellen. Die Bildung der ersten Gangliennutterzellen ist ein äußerst komplizierter Vorgang. Die Vorstellung, daß sich einige ektodermale Zellen zu Neuroblasten differenzieren und diese kontinuierlich kleinkernige Zellen

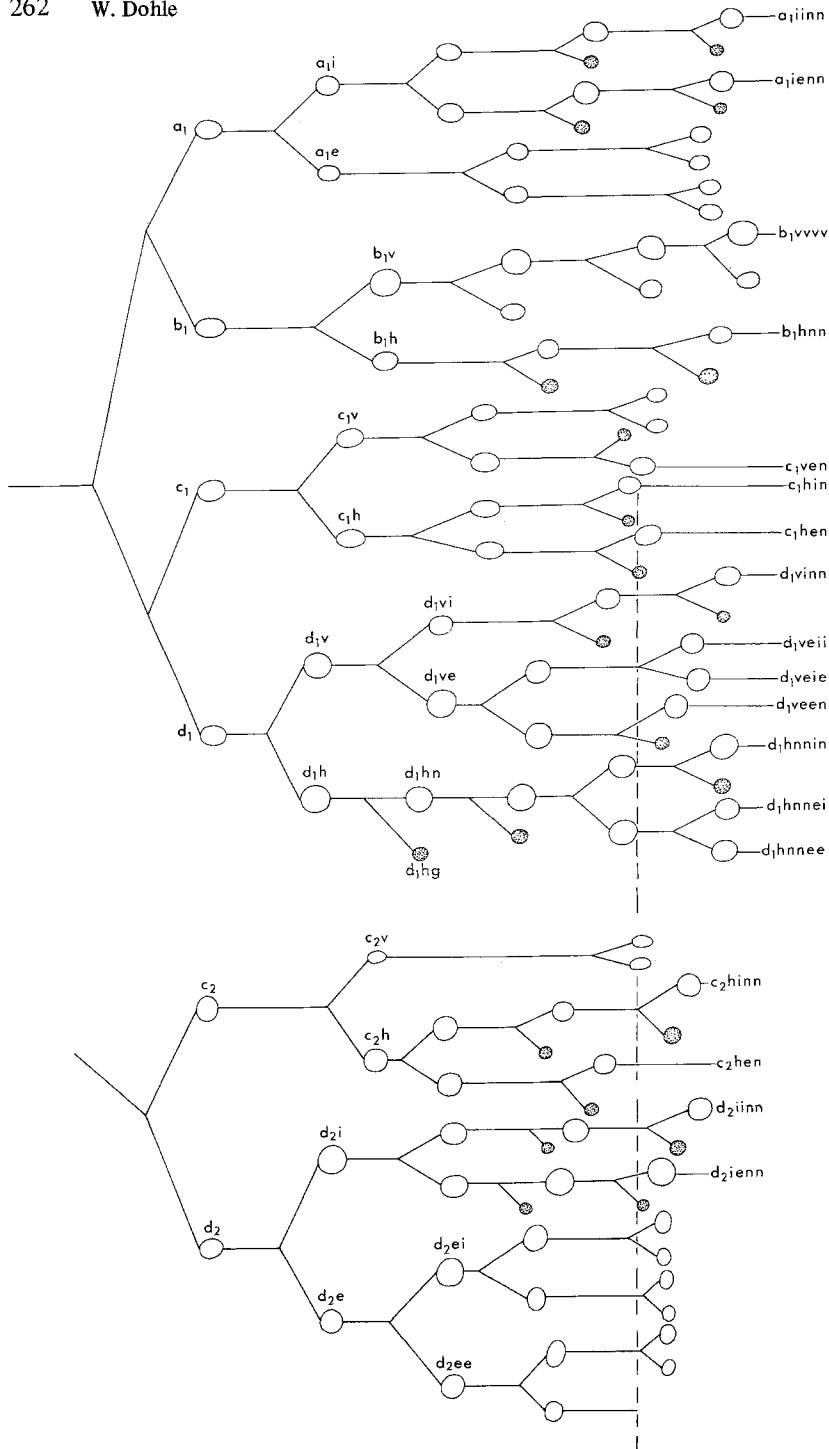


Abb. 23. Genealogisches Schema der Teilungen der Zellen Ia_1 – Id_1 und Ic_2 – Id_2 . Dargestellt sind die Kerne der Zellen in ihrer relativen Größe. Die kleinen, mit radialer Spindel ins Innere abgegebenen Kerne der Ganglienmutterzellen sind dunkel punktiert. Das in Abb. 24 gezeichnete Stadium ist durch die gestrichelte Linie angegeben

ins Innere abgeben, ist nach Schnittbildern älterer Embryonen (Abb. 22) zwar nahelegend, aber völlig falsch.

Die Bildung der ersten Gangliennutterzellen (g-Zellen), die letzten Endes von den Zellen a_1 , b_1 , c_1 , d_1 sowie c_2 und d_2 abstammen, ist in der Abb. 23 schematisch dargestellt. Die g-Zellen sind durch ihre dunkel punktierten Kerne repräsentiert. Am auffälligsten an diesem Teilungsmuster sind folgende Merkmale:

1. Die Neuroblasten differenzieren sich nicht gleichzeitig, sondern nacheinander. $d_1 h$ hat z.B. bereits 2 g-Zellen abgegeben, bevor die nächsten g-Zellen nacheinander durch $d_2 ie$, $c_2 hi$, $d_2 ii$ und $d_1 vi$ gebildet werden.
2. Es müssen nicht beide Abkömmlinge einer „Neuroblastennutterzelle“ nach der Teilung zu Neuroblasten werden. $d_1 vi$ wird zum Neuroblast, während sich die Schwesterzelle $d_1 ve$ adäquat in 2 oberflächlich liegende ektodermale Zellen teilt. Von diesen beiden Zellen wird die äußere $d_1 vee$ zum Neuroblasten, während sich $d_1 vei$ wieder adäquat teilt.
3. Mit der Abgabe einer g-Zelle ist die größere Zelle nicht endgültig zum Neuroblasten differenziert, sondern kann sich wieder mit tangentialer Spindel adäquat im Ektoderm teilen. So teilt sich $d_1 hnn$ nach Abgabe von 2 g-Zellen adäquat. Die eine Tochterzelle, $d_1 hnni$, wird wieder zu einem Neuroblasten, dagegen teilt sich die andere Tochterzelle, $d_1 hnnv$, ein weiteres Mal adäquat an der Oberfläche.

Weitere Teilungen waren nicht mehr sicher zu verfolgen. Es ist aber anzunehmen, daß diese 3 genannten Merkmale auch weiterhin die Abgabe von Gangliennutterzellen charakterisieren.

Die ersten Gangliennutterzellen bilden eine hufeisenförmige Figur um die inneren Mesodermzellen (Abb. 24). Dieses Hufeisen markiert etwa den Umriß des späteren segmentalen Ganglions. Der Vorderrand wird durch die von $c_1 hi$, $c_1 he$, $c_2 hi$ und $c_2 he$ stammenden g-Zellen gebildet, der Innenrand durch die von $d_1 vi$, $d_1 h$, $d_2 ii$ und $d_2 ie$ stammenden g-Zellen. Der Hinterrand wird markiert durch g-Zellen, die von den zur folgenden Reihe III gehörenden Zellen $a_1 ii$ und $a_1 ie$ abstammen. Das Ganglion ist also wie die Extremitätenknospe eine aus Abkömmlingen verschiedener Ektodermreihen *zusammengesetzte Struktur*. Die von den Zellen $b_1 h$ und $c_1 ve$ ebenfalls ins Innere abgegebenen kleinen Tochterzellen haben etwas andere Merkmale als die anderen g-Zellen. Dasselbe gilt für 2 kleine Zellen, die von Zellen der Medianlinie nach innen abgegeben werden. Diese Zellen sind nicht so klein und rundlich wie die g-Zellen und haben kein ganz so dichtes Chromatin. Es handelt sich möglicherweise um median und intersegmental zwischen den Ganglien einwandernde Zellen, die zu Hüllzellen werden.

Die Gangliennutterzellen haben kleine, dunkel färbare Kerne, die anfangs rund, später bei Abgabe weiterer g-Zellen auch geprefßt und eckig werden können. Erst wenn 3–4 g-Zellen nach innen übereinander liegen, beginnen sich die am tiefsten im Inneren des Eies liegenden g-Zellen zu teilen, und zwar äquat mit parallel zur Keimstreifoberfläche liegender Spindel. Weitere Teilungen der aus der *Teilung einer Gangliennutterzelle* entstandenen 2 Ganglienzellen wurden nicht registriert. Bis zum Ende einer neuroblastischen Teilungstätigkeit liegen die großkernigen Neuroblasten frei an der Keimoberfläche. Sie sind also nicht bedeckt von Dermatogenzellen.

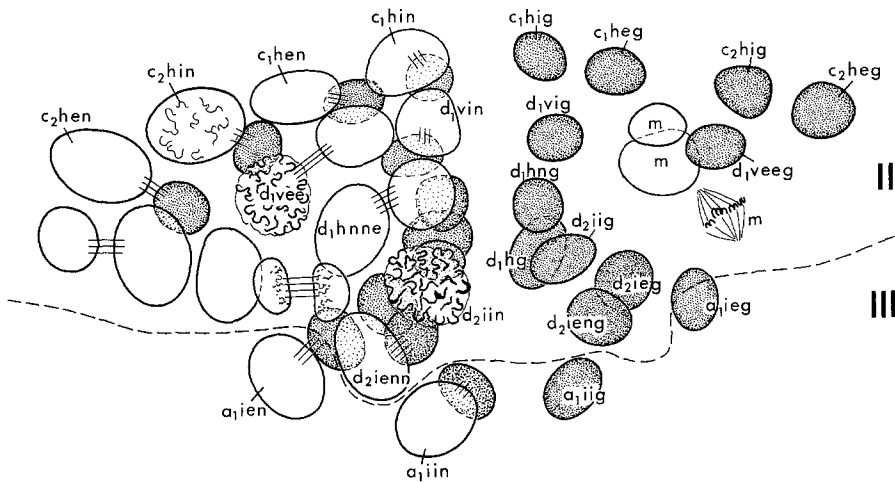


Abb. 24. Die ersten Neuroblasten und Gangliemutterzellen der Reihen IIc und d sowie IIIa. Auf der morphologisch linken Seiten sind die Neuroblasten weggelassen worden und nur die Gangliemutterzellen in ihrer Anordnung um die inneren Mesodermzellen (m) gezeichnet

Die Intersegmentalfurche. Eine genaue Bestimmung des Verlaufs der Intersegmentalfurche ist deshalb von Bedeutung, weil sie eine wichtige morphologische und, nach Experimenten an Insekten zu schließen, auch entwicklungsphysiologische Grenze darstellt. Zwischen den Ganglienanlagen ist keine tiefe Furche ausgebildet. Zwischen den Extremitätenknospen ist sie deutlich ausgeprägt, ebenso im lateralen Bereich. Wie die Extremitätenknospe oder die Ganglienanlage hält sich die Intersegmentalfurche auch an keine genealogische Grenze. Ihr Verlauf ist etwa so zu bestimmen (Abb. 20): hinter b₁ei, durch b₂hi und b₂he, b₃hi und b₃ve, vor b₄v, b₅v, a₆h und a₇h.

c) Reihen III–VI

Die beiden ersten differentiellen Teilungen der Abkömmlinge der ektoteloblastisch gebildeten Reihen III bis VI sind den für die Reihen I und II beschriebenen Teilungen identisch. Ebenso ist die Bildung der Ganglienanlagen und der Beinknospen, soweit registriert, identisch. Für die Folgerichtigkeit und das gleichartige Teilungsmuster aller dieser Zellreihen ist in Abbildung 25 nochmals ein Beispiel gegeben. Es zeigt die Abkömmlinge der morphologisch linken Seite der Reihe VI in zwei dicht aufeinanderfolgenden Differenzierungsphasen. Die meisten Kerne sind in ihrer relativen Größe und Lagebeziehung zueinander gleich. Folgende Kerne sind in Abbildung 25 B gegenüber 25 A geteilt oder in Teilung:

VIa ₁ e	in Abbildung 25 A	ungeteilt,	in Abbildung 25 B in Metaphase
a ₂ e	in Abbildung 25 A	in Prophase,	in Abbildung 25 B in Telophase
a ₃ v	in Abbildung 25 A	in Anaphase,	in Abbildung 25 B geteilt
b ₁ h	in Abbildung 25 A	ungeteilt,	in Abbildung 25 B in Telophase

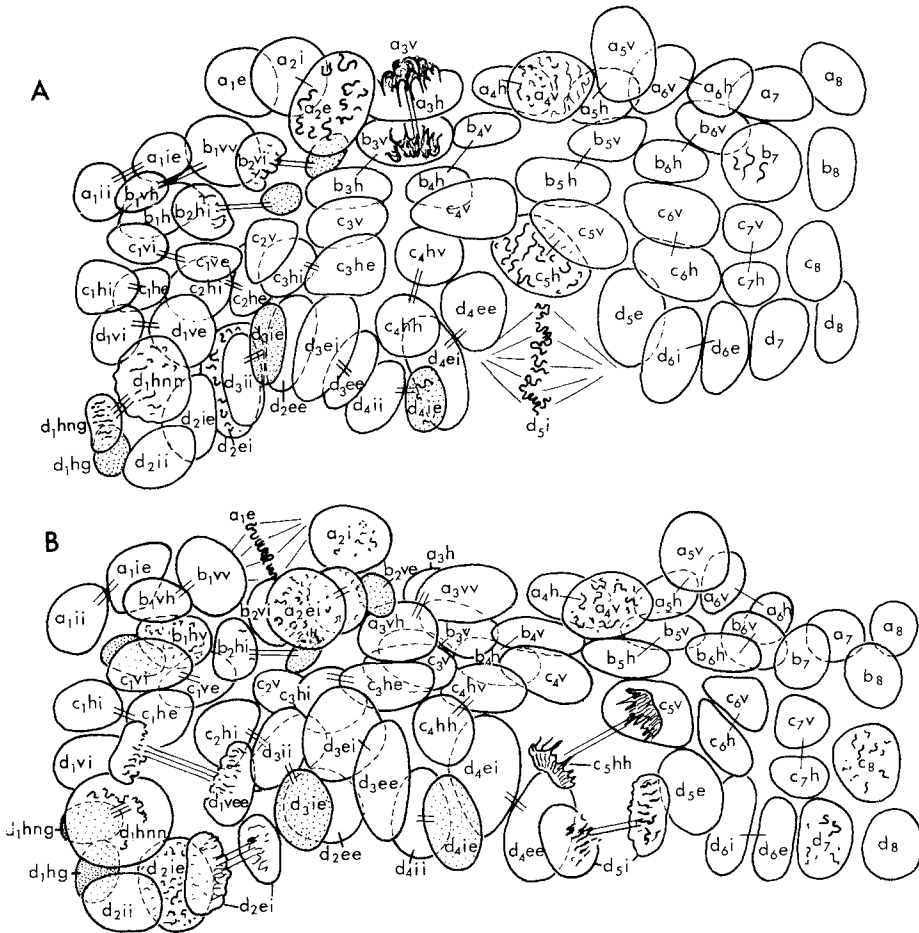


Abb. 25 A u. B. Die Abkömmlinge der Reihen VI auf der morphologisch linken Seite in zwei nicht aufeinanderfolgenden Differenzierungsphasen. Erklärung s. Text

d_1ve in Abbildung 25 A	ungeteilt,	in Abbildung 25 B in Telophase
d_2ie in Abbildung 25 A	ungeteilt,	in Abbildung 25 B in Prophase
d_2ei in Abbildung 25 A	in Prophase,	in Abbildung 25 B in Telophase
c_5h in Abbildung 25 A	in Prophase,	in Abbildung 25 B in Anaphase
d_5i in Abbildung 25 A	in Metaphase,	in Abbildung 25 B in Telophase.

d) Reihe VII

Die Reihe VII ist diejenige Ektodermreihe, deren vordere Abkömmlinge den Hinterrand der 7. Thoraxextremität bilden, deren beide hintere Reihen VIIc und d dagegen den Hauptanteil des 8. Thoraxsegments aufbauen. Dieses 8. Thoraxsegment ist insofern besonders interessant, als es bei den Cumaceen, ebenso wie bei den Isopoden und Tanaidaceen, in

den ersten Larvenstadien, den sog. Mancastadien, noch keine Extremitäten besitzt. Dem späten Embryo fehlen also Extremitätenknospen (Abb. 21). Es war zu klären, ob für die Bildung dieses Segments ein anderes Teilungsmuster verantwortlich ist als für die vorderen beintragenden Segmente. Es zeigt sich, daß das Teilungsmuster der 1. und, soweit zu registrieren, der 2. differentiellen Teilung dem der vorhergehenden Reihen entspricht, daß aber die Teilungen der Zellen, die in den beintragenden Segmenten den vorderen und mittleren Teil der Extremität aufbauen, nämlich c_3-c_5 und d_3-d_5 , in der Reihe VII stark retardiert sind.

Als erste Zellen teilen sich, wie gewohnt, die Zellen d_1 und d_2 , danach teilen sich a_1 , c_2 und a_3 . Teilungsrichtungen und relative Größe der Tochterkerne sind den Teilungen der Reihen I–VI völlig gleich. Danach teilen sich, meist ganz kurz hintereinander, b_1 , b_2 und b_3 sowie c_1 und a_2 . In Abbildung 26 A sind diese 5 Zellen gleichzeitig in Teilung; d_3 und c_3 sind dagegen noch ungeteilt. Diese 2 Zellen sind relativ klein, haben einen kleinen dunkel gefärbten Kern, der dicht unter der Oberfläche liegt. Der Kern der Zelle d_2e ist ganz unter den Kern von d_3 geschoben. d_3 und danach c_3 teilen sich erst nach der Teilung von a_5 und b_5 und kurz vor der Abgabe der 1. Gangliennutterzelle d_1hg (Abb. 26 B). Im Gegensatz dazu hatten sich bei den davorliegenden Reihen d_3 und d_4 sowie c_3 und c_4 vor oder spätestens gleichzeitig mit a_3 und a_4 geteilt. Trotz dieser Teilungsverzögerung ist die Spindelrichtung der Teilungen aber wie bei den entsprechenden Zellen der davorliegenden Reihen: d_3 teilt sich mit quer, c_3 teilt sich mit parallel zur Medianen ausgerichteten Spindel. Danach teilt sich d_4 , mit quer liegender Spindel. Trotz der Kleinheit der Kerne ist deutlich, daß der innen liegende Tochterkern kleiner ist als der äußere. Dann teilt sich c_4 und danach c_5 , noch vor der Teilung von d_5 . Also geht auch hier, wie bei den extremitätentragenden Segmenten, der Teilungsvorsprung von d_4 auf c_5 über. Die Retardierung der lateralen Zellen, welche bei den vorderen Segmenten die Extremitäten bilden, ist in der Reihe VII so stark, daß sich die inneren, ganglienbildenden

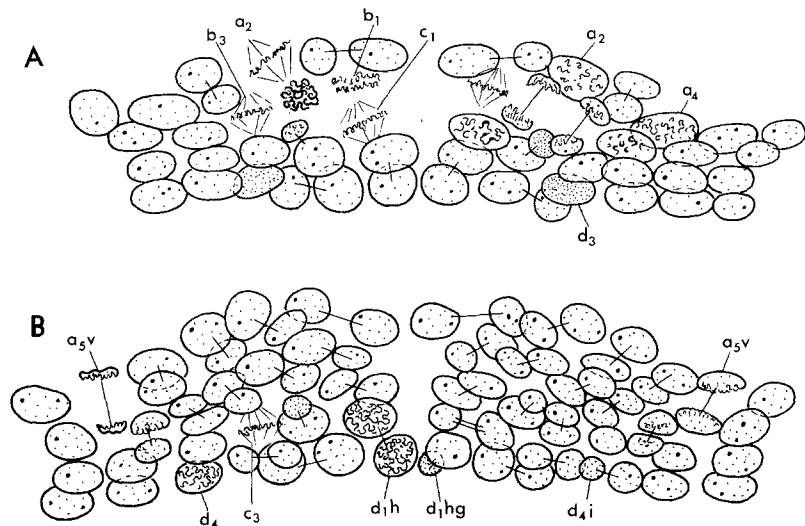


Abb. 26 A u. B. Differentielle Teilungen der Reihe VII. (A) Gleichzeitige Teilung von a_2 , b_{1-3} und c_1 auf der morphologisch rechten Seite. (B) Bildung der 1. Gangliennutterzelle d_1hg durch die Teilung von d_1h

den Zellen bereits zum 3. Mal teilen, bevor die lateralen Zellen in die 2. Teilung eintreten. Die Extremitätenlosigkeit macht sich also nicht durch ein anderes Teilungsmuster bemerkbar, sondern durch die Retardierung der Teilungen.

e) Reihen VIII–XII

In der Reihe VIII, die zur Bildung des hinteren Teils des 8. Thoraxsegments sowie des vorderen und mittleren Teils des 1. Abdominalsegments beiträgt, macht sich die Extremitätenlosigkeit beider Segmente beim Embryo durch die Retardierung der Teilungen von a_2 – a_4 sowie von c_3 – c_5 und d_3 – d_5 bemerkbar. Dadurch kommt es, daß nach der Teilung der inneren, zur Ganglienbildung beitragenden Zellen a_1 , b_1 , c_{1-2} und d_{1-2} die b-Reihe, innerhalb derer die spätere Intersegmentalfurche verläuft, die am weitesten geteilte Reihe ist (Abb. 27). Erst nach der Teilung von b_4 teilen sich d_3 und c_3 ; a_2 und a_3 sind dann noch ungeteilt. Dies steht im krassen Gegensatz zu den Reihen im Thoraxbereich, wo die b-Reihe sich erheblich später als die d-, c- und a-Reihe teilt. Soweit zu registrieren, gilt eine solche Retardierung der d-, c- und a-Reihe gegenüber der b-Reihe auch für die Ektodermreihen IX–XII.

f) Reihen XIII und XIV

Die letzten beiden Ektodermreihen XIII und XIV bilden sich dadurch, daß sich die Ektoteloblastenreihe nach der Abgabe von 12 Reihen kleiner Derivate nach vorne ein weiteres Mal inäqual teilt, aber so, daß die Reihe kleiner Zellen nach hinten, zum Telsonektoderm hin, abgegeben wird. In Teil I (Abb. 30) sind die zwei ersten Teilungen dieser beiden Reihen XIII und XIV illustriert.

Die differentiellen Teilungen der beiden Reihen konnten bisher nicht lückenlos verfolgt werden. Es ist sicher, daß die Anlagen des letzten Extremitätenpaars, der sog. Uropoden, durch Zellen der Reihen XIIIc und d sowie durch Zellen der Reihe XIVa zusammengesetzt werden. Hinter der Reihe XIVa entsteht die letzte tiefe Intersegmentalfurche. Das Teilungsmuster im extremitätenbildenden Bereich ist nicht ganz identisch dem Teilungsmuster der thorakalen Extremitätenanlagen. Die Reihen XIVc und d sind in ihren lateralen Bereichen gegenüber den Teilungen von XIIIc und d verzögert. Sie liegen über der 14. kleinzelligen Mesodermreihe. Inwiefern diese Zellen als Rest eines 7. Abdominalsegments gedeutet werden können, ist nicht sicher zu bestimmen. Sie liegen hinter der Intersegmentalfurche zum 6. uropodenträgenden Segment.

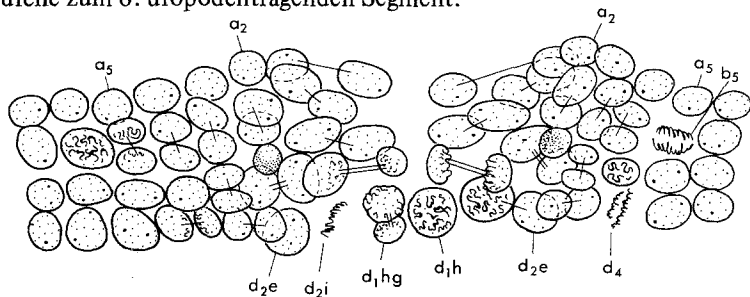


Abb. 27. Beginn der 2. differentiellen Teilung der Reihe VIII. Bildung der 1. Gangliennutterzelle d_1hg durch die Teilung von d_1h . Gleichzeitige Teilung von b_5 und d_4

D. Diskussion

In der Diskussion konzentriere ich mich auf die Besprechung von vier interessanten morphogenetischen Prozessen:

- I. das Auftreten eines morphologischen Differenzierungszentrums,
- II. das Auswachsen der Extremitätenknospen,
- III. die Bildung der Ganglienanlagen durch Neuroblasten und Ganglienmutterzellen und
- IV. die Bildung der Intersegmentalfurche.

Da diese Prozesse bei Malakostraken und allgemein bei Crustaceen bisher nur sehr oberflächlich oder gar nicht beschrieben worden sind, sollen sie im Vergleich mit den Insekten diskutiert werden, weil für Insekten viele detaillierte morphologische Beschreibungen und zum Teil experimentelle Analysen über vergleichbare Vorgänge vorliegen.

I. DAS MORPHOLOGISCHE DIFFERENZIERUNGSZENTRUM

Durch die Möglichkeit, die zeitliche Folge der Teilungen auf dem postnauplialen Keimstreif genau zu bestimmen, läßt sich ein morphologisches Differenzierungszentrum, ein *Initialbereich* im Sinne von Krause und Krause (1957) charakterisieren. Bei *Diastylis* ist die erste Teilung einer quer angeordneten Zellreihe die Teilung der Reihe (2); in der zweiten Teilung zu 4 Zellreihen haben wiederum die Reihen (2)ab und (2)cd einen Vorsprung vor (3)ab und (3)cd (Teil I, S. 351). Die erste differentielle Teilung des postnauplialen Keimstreifs ist die Teilung der Zelle (2)d₁. Von hier aus läuft wie bei den vorhergehenden Teilungen eine Teilungswelle in der (2)d-Reihe von innen nach außen. Die Reihe, die als nächste in differentielle Teilungen eintritt, ist die Reihe (3)d, und zwar noch vor den Reihen (2)c, (2)a und (2)b (Abb. 7). Das Teilungsgefälle von vorn nach hinten ist also stufenförmig (Abb. 28). Dabei ist der Teilungsvorsprung von (2)d gegenüber (3)d gering, von (3)d gegenüber Id erheblich größer, von Id zu IId wieder etwas geringer, er bleibt dann zur jeweils dahinter liegenden Reihe etwa gleich groß. Schwer einzuordnen sind die Reihen (0) und (1), da sie nicht mit den Teilungsschemata der dahinter liegenden Reihen übereinstimmen. Differentielle Teilungen beginnen schon nach nur einer Querteilung jeder der beiden Reihen. Trotzdem beginnen auch diese differentiellen Teilungen später als die von (2)d. Für die vor der 1. Maxille liegenden Segmente gibt es überhaupt keine genauen Vergleichskriterien. Nur nach dem äußeren Eindruck der späteren Differenzierungen (Hervorwölbung der Extremitätenknospen, Intersegmentalfurchen) würde man sagen, daß die nauplialen Segmente weiter entwickelt sind als die 1. und die 2. Maxille.

Für den postnauplialen Keimstreif kann man aber unter dem Stichwort „Differenzierungszentrum“ nochmals die beiden beschriebenen Phänomene zusammenfassen. Es gibt

1. ein *mediolaterales* Differenzierungsgefälle, das von der Mittellinie aus nach rechts und links steil ansteigt und von dort zu den Seiten hin graduell abfällt,
2. ein *anteroposteriores* Differenzierungsgefälle, das vom Mittelteil des 2. Maxillensegments ausgeht und nach hinten stufenförmig abfällt, ebenso nach vorne zur 1. Maxille.

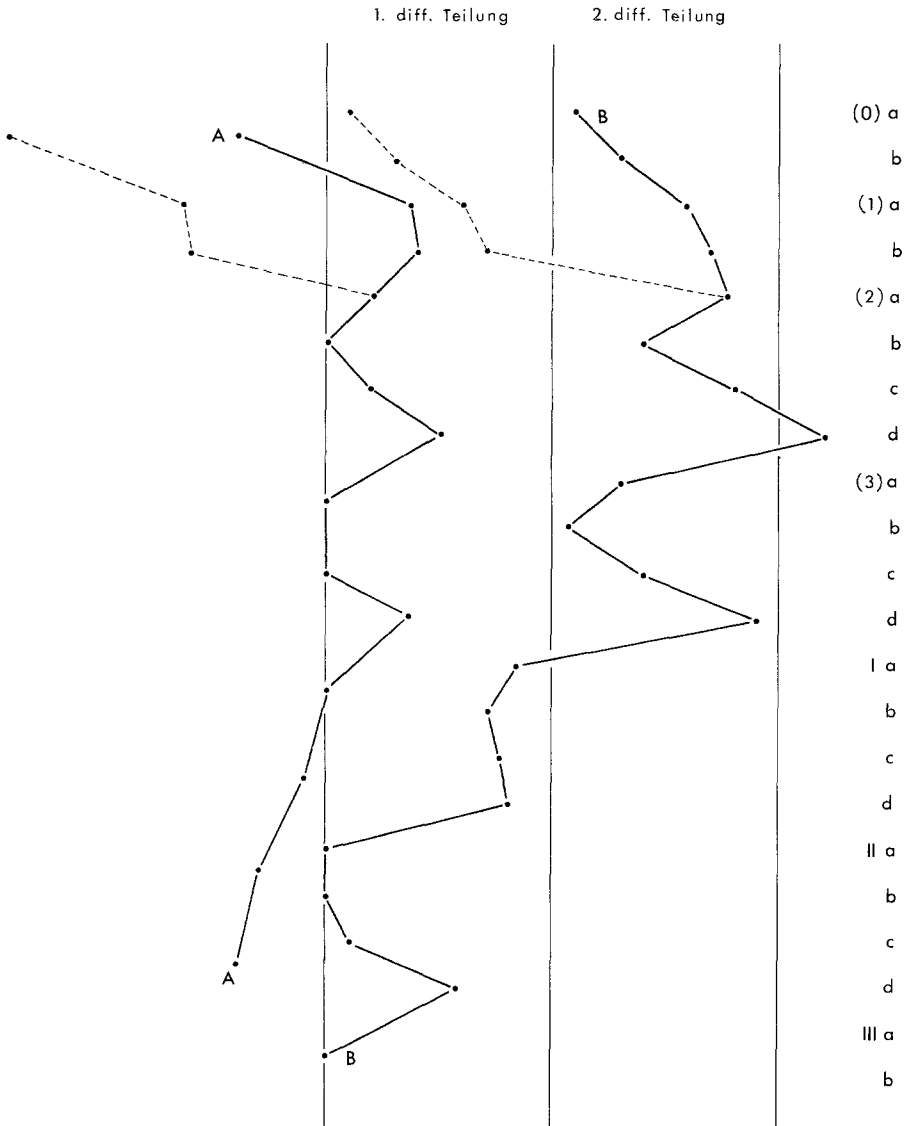


Abb. 28. Anteroposteriores Differenzierungsgefälle. Die Linie A stellt das Gefälle für den in Abbildung 7, die Linie B das Gefälle für den in Abbildung 11 abgebildeten Keimstreif dar. Auf der Ordinate sind die ektodermalen Reihen eingetragen. Auf der Abszisse ist die Anzahl der in einer quer angeordneten Zellreihe bereits geteilten Zellen eingetragen. Die gestrichelte Linie gilt für die Reihen (0) und (1), falls deren 2. Teilung noch nicht als 1. differentielle Teilung gerechnet wird

Mit dem 1. Phänomen einer Zweigipfligkeit neben der Medianen hängt sicher die Bilateralität und eine gewisse Unabhängigkeit in der Differenzierung der beiden Seiten zusammen. Es läßt sich auf mehreren Präparaten nachweisen, daß die eine Seite des Keimstreifs weiter entwickelt ist als die andere. Bei diesen Präparaten ist immer der Vorsprung einer Seite über die ganze Länge des Keimstreifs vorhanden. Er wird also nicht

durch synchronisierende Wirkungen zwischen den beiden Keimstreifhälften ausgeglichen.

Das 2. Phänomen kann Ausdruck eines segmentalen Gradienten sein, der jeweils in der b-Reihe, in welcher im medianen Bereich die Intersegmentalfurche entsteht, seinen tiefsten Punkt hat. Ich habe absichtlich das mediolaterale Gefälle zuerst genannt. Denn ein solches Gefälle besteht bereits ab den ersten Ektoteloblastenteilungen (Teil I, S. 334 f.), also lange vor den ersten differentiellen Teilungen, welche den Beginn der Segmentierung anzeigen.

Ein Vergleich mit den morphogenetischen Prozessen auf dem Keimstreif der Insekten drängt sich auf. Ein anteroposteriores Differenzierungsgefälle wurde zuerst von Seidel (1924) bei der Wanze *Pyrrhocoris* genauer beschrieben und als sein Zentrum der Thorax lokalisiert. Dieses morphologische Differenzierungszentrum konnte später experimentell zuerst bei der Libelle *Platycnemis* als unentbehrlicher physiologischer Faktorenbereich nachgewiesen werden (Seidel, 1934). Bei allen genauer untersuchten Insektenembryonen wurde ein Differenzierungszentrum gefunden. Es scheint sich aber nicht nur vor und während der Keimstreifbildung zu verschieben (Küthe, 1966; Seidel, 1966), sondern sich auch an von Art zu Art unterschiedlichen Stellen zu manifestieren. So zeigt sich als erstes durch Intersegmentalfurchen abgegrenztes und dadurch identifizierbares Segment bei *Bruchidius* das Mandibelsegment (Jung, 1966), bei Cocciden das 2. Maxillarsegment (Shinji, 1919), bei *Apis* das 1. Thoraxsegment (Schnetter, 1934) und bei *Tineola* das 2. Thoraxsegment (Lüscher, 1944), um nur einige Beispiele zu nennen.

Auch bei den Peracarida gibt es entsprechende Unterschiede. Bei der Tanaidacee *Leptocheilia* beginnt die Differenzierung in der Reihe Id, jener Reihe also, die den Mittelteil des 2. Thoraxsegments und seiner Extremitäten, der sog. Scherenfüße, bildet (Dohle, 1972). Da auch bei anderen Tanaidaceen die Scherenfüße einen Entwicklungsvorsprung vor den anderen Beinanlagen haben (Scholl, 1963), ist anzunehmen, daß bei den Tanaidaceen allgemein das Differenzierungszentrum 2 Segmente weiter hinten liegt als bei *Diastylis*. Bei den Amphipoden dagegen ist es wie bei *Diastylis* die Reihe (2)d, also der Bereich der späteren 2. Maxille, der sich zuerst differenziert (Dohle, unpubl.). Bei den Isopoden *Ligia oceanica* und *Asellus aquaticus* liegt das Differenzierungszentrum zwar auch in der Reihe (2), die Zellen der Reihe (2)b haben aber einen Teilungsvorsprung vor den Reihen (2)c, d und a (Hahnenkamp, 1974).

Ein mediolaterales Differenzierungsgefälle wies bei den Insekten zuerst Bock (1939) für *Chrysopa* nach. Es wurde für viele andere Arten bestätigt und kommt wahrscheinlich den Insekten allgemein zu. Der Vorsprung in der Differenzierung der medialen Keimscheibenbereiche vor den lateralen wird bereits vor der Immigration der Mittelplatte sichtbar. Nach den Zellen der Mittelplatte unterscheiden sich histologisch nacheinander die Zellen des Zwischenstreifens, der Ganglienanlage, der Extremitätenknospe und der Amnionfalte von den übrigen Keimscheibenzellen.

Nur kurz will ich die Frage der möglichen Determination der beiden Differenzierungsgefälle ansprechen. Es liegen nämlich zwei Annahmen sehr nahe, die sich aber beide als falsch erweisen lassen. Es könnte 1. angenommen werden, daß bei *Diastylis* der Differenzierungsvorsprung der vorderen ektoteloblastisch gebildeten Reihen vor den hinteren dadurch bedingt ist, daß diese Reihen früher als die hinteren durch die Ektoteloblasten gebildet wurden. Es könnte 2. angenommen werden, daß der Differenzierungsvorsprung

der medialen Zellen einer Reihe dadurch bedingt ist, daß diese Zellen während der über die Ektoteloblasten laufenden Mitosewelle eher als die lateralen abgegeben wurden. Dem widersprechen aber folgende Feststellungen:

1. Anteroposteriores Gefälle: Die ersten Querteilungen und die ersten Differenzierungen treten in der nicht-ektoteloblastisch gebildeten Reihe (2) auf, obwohl die Zellen dieser Reihe später vor den Ektoteloblastenderivaten zusammenwanderten und sich später in der Medianen trafen als die Zellen der Reihe (3). Zu dieser Zeit waren bereits jederseits 3–4 Zellen der dritten ektoteloblastisch gebildeten Reihe vorhanden. Bei der Tanaidacee *Leptocheilia* liegt das Differenzierungszentrum in der Reihe Id. Bei dieser Art teilt sich eine vor der Reihe I liegende Reihe B dreimal, bevor die differentiellen Teilungen beginnen, im Gegensatz zu *Diastylis*, bei der sich die unabhängig voneinander entstandenen Reihen (2) und (3) zweimal vor den differentiellen Teilungen teilen. Aber das offensichtlich unabhängig von diesen Teilungen determinierte Differenzierungszentrum bedingt bei *Leptocheilia*, daß sich die Zellen, die der Reihe (3) bei *Diastylis* entsprechen, früher als die Zellen, die der Reihe (2) entsprechen, teilen und differenzieren.
2. Mediolaterales Gefälle: Dieses Gefälle kann nicht durch die von innen nach außen laufende Mitosewelle der Ektoteloblasten bedingt sein, denn erstens zeigen die nicht-ektoteloblastisch gebildeten Zellen der Reihen (2) und (3) einen zum Teil identischen Teilungsverlauf wie die durch Ektoteloblasten gebildeten Reihen, zweitens teilen sich ab der 2. differentiellen Teilung nicht mehr alle Zellen strikt von innen nach außen, sondern es entstehen neue Teilungszentren, z.B. in der Extremitätenknospe.

II. DIE BILDUNG DER EXTREMITÄTENKNOSPEN

Das Auswachsen der Extremitätenknospen beginnt auf einem sehr frühen Stadium, wenn die Anzahl der eine Knospe bildenden Zellen sowie die Anzahl der unterlagernden Mesodermzellen noch sehr klein ist. Es ist natürlich nicht bekannt, ob sich Extremitätenknospen auch ohne unterlagerndes Mesoderm bilden würden. Zur Klärung dieser Frage gibt es bei Krebsen bisher keine experimentellen Ansätze und Hinweise. Man kann nur auf die experimentellen Befunde bei Insekten verweisen, bei denen Extremitätenanlagen auch dann gebildet werden, wenn das Mesoderm vor der Immigration zerstört worden ist (Bock, 1942; Haget, 1953). Drei Befunde an *Diastylis* verdienen nochmals hervorgehoben zu werden:

- Jede Extremitätenanlage des postnauplialen Keimstreifs setzt sich aus Zellen zusammen, die genealogisch nicht zusammengehören und die nicht einmal von ein und derselben Ektodermreihe abstammen (Abb. 29).
 - Das Teilungsmuster, das zur Bildung der 1. Thoraxextremität führt, ist weitgehend identisch dem Teilungsmuster der folgenden Extremitätenanlagen, obwohl an der Bildung des vorderen und mittleren Teils der 1. Thoraxextremität eine nicht-ektoteloblastisch gebildete Reihe beteiligt war (Abb. 17 C und 19).
 - Bei der 1. und 2. Maxille läßt sich auf der Extremitätenspitze eine ähnliche Zellkonfiguration feststellen, obwohl die Teilungen, die zu dieser Konfiguration führten, bei den beiden Maxillenanlagen vollkommen verschieden sind (Abb. 14).
- Alle diese Feststellungen deuten darauf hin, daß vergleichbare Differenzierungen an unterschiedlich gebildetem Material auftreten, daß also die Homonomie in der Dif-

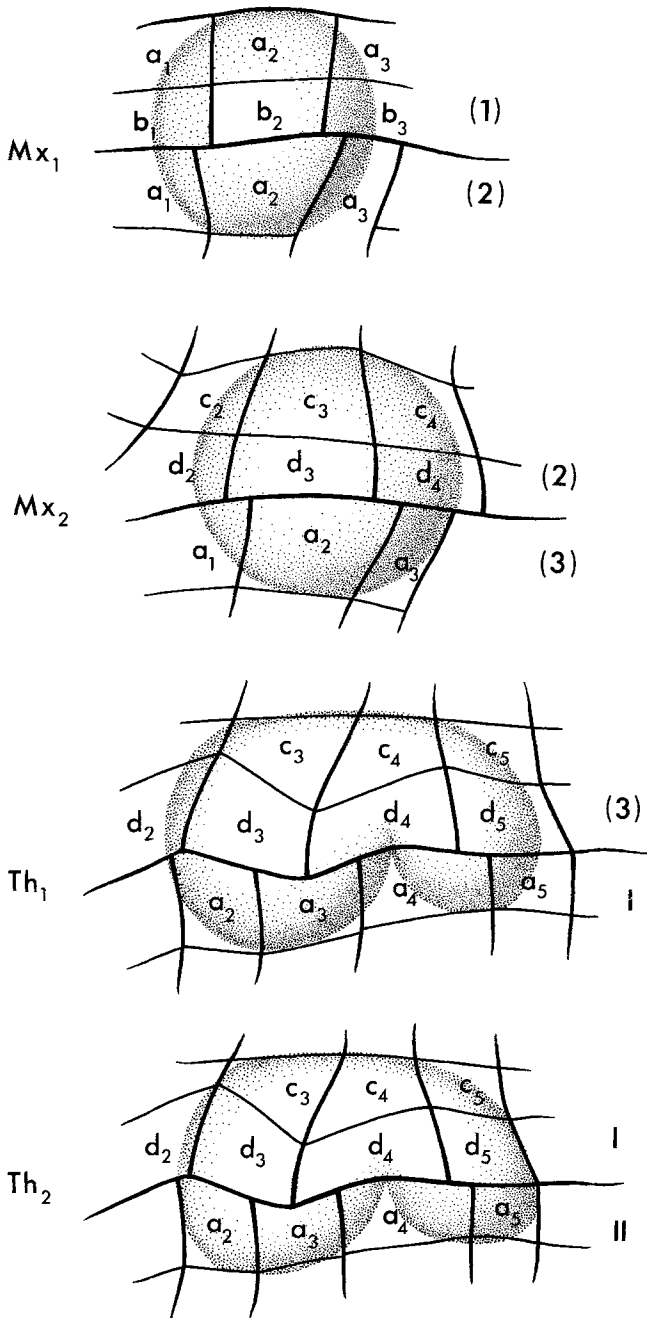


Abb. 29. Schematische Darstellung der Bildung der Extremitätenknospen von 1. Maxille (Mx_1), 2. Maxille (Mx_2), 1. Thoraxbein (Th_1) und 2. Thoraxbein (Th_2). Die Linien umgrenzen die Zellklone, die eine Extremität zusammensetzen

ferenzierung einiger Segmente nicht durch gleiche Bildung ihres Ausgangsmaterials bedingt ist. Homologie und Homonomie von Strukturen setzen nicht unbedingt gleiche Entstehungsweise (Homogenie) voraus! Diese allgemeine Schlußfolgerung, die auch von Remane (1956, S. 68) auf Grund vieler anderer Beobachtungen und Überlegungen gezogen wurde, wird hier eindrucksvoll belegt.

III. DIE BILDUNG VON NEUROBLASTEN UND GANGLIENMUTTERZELLEN

Die Ganglienmutterzellen der postnauplialen Region von *Diastylis* werden durch Neuroblasten gebildet, die sich im ektodermalen Keimstreif herausdifferenzieren und die durch inäquale Teilungen, deren Spindeln senkrecht zur Eioberfläche stehen, kleine Zellen mit stark färbaren Kernen ins Innere abgeben. Es ist nun aber *nicht* so, daß es von Anfang an eine definitive Zahl von Neuroblasten gibt und diese sich fortgesetzt inäqual teilen und dadurch eine Kette von Ganglienmutterzellen liefern. Die Neuroblasten werden nacheinander differenziert. Sie geben kleine Zellen nach innen ab und können sich dann wieder mit horizontal liegender Spindel äqual teilen. Insofern ist die Bildung der Neuroblasten und die Proliferation der ersten Ganglienmutterzellen kein einfacher Vorgang, sondern kommt durch ein kompliziertes Teilungsmuster zustande (Abb. 23). Wir kennen sukzessive Bildung und komplizierte Teilungsmuster auch von den Ektoteloblasten der Decapoden (Oishi, 1959, 1960) und von den Telektoblasten der Oligochaeten (Penners, 1930), und der Hirudineen (Müller, 1932). Es ist denkbar, daß ein kompliziertes Bildungs- und Teilungsmuster für viele Zellen mit teloblastischer Funktion typisch ist.

Die von den Neuroblasten abgegebenen kleineren Zellen sind Ganglienmutterzellen, da sie je eine äquale Teilung durchmachen, deren Spindel parallel zur Oberfläche liegt. Erst die beiden Tochterzellen dieser Teilung differenzieren sich zu Neuronen.

Neuroblasten sind auch von anderen Malakostraken bekannt (Weygoldt, 1961; Scholl, 1963; Strömberg, 1967; Zilch, 1974). Für die Peracarida ist es nach eigenen Untersuchungen sicher, für die anderen Gruppen möglich, daß sie ein ähnlich kompliziertes Teilungsmuster ihrer Neuroblasten haben.

Die Differenzierung von Neuroblasten und die Bildung einer Kette von kleinen Tochterzellen durch inäquale Teilungen erinnert an die Verhältnisse bei Insekten. Es soll hier speziell auf die Untersuchungen eingegangen werden, in denen die Bildung von Neuroblasten in der embryonalen Entwicklung und im Bereich des ventralen Bauchmarks genauer beschrieben wird. Neuroblasten sind in dieser Region etwa ab der Ausbildung von Coelomhöhlen im Mesoderm erkennbar. Sie sind durch Plasmareichtum und einen großen, runden, hell gefärbten Kern gekennzeichnet. Sie sind noch vor der Abgabe von kleinen Tochterzellen von einer Schicht von dermatogenen Zellen bedeckt. Der genealogische Zusammenhang der Neuroblasten mit den dermatogenen Zellen ist unbekannt, der Prozeß der Sonderung ist nur ungenau beschrieben. In der Gehirnanlage von *Carausius* und *Periplaneta* hat Malzacher (1968) äquale Teilungen von sog. Zentralzellen zu je zwei Neuroblasten beobachtet. Solche Teilungen sind für die ventrale Ganglienlinie der Insekten bisher nicht sicher belegt, wenn auch Shinji (1919) und Goss (1953) von einer Vermehrung der Neuroblasten durch Teilung sprechen.

Die ausdifferenzierten Neuroblasten geben durch inäquale Teilungen, deren Spindeln senkrecht zur Oberfläche stehen, kleine, plasmaarme Tochterzellen mit stark färbbaren Kernen ins Innere ab. Durch fortgesetzte Teilungen entstehen Ketten oder Säulen von kleinen Tochterzellen, die in einer gewissen Entfernung von den Neuroblasten umbiegen. Äquale Teilungen der Tochterzellen wurden bei einer Reihe von Insektenembryonen registriert, und zwar sowohl im Bauchmark (Wheeler 1889, 1893; Nelson, 1915; Tiegs u. Murray, 1938; Poulson, 1950; Larink, 1969; Speich, 1974) als im Gehirn (Malzacher, 1968). Daraus war zu schließen, daß die Tochterzellen Gangliennutterzellen sind und daß sich erst nach deren Teilung die Ganglienzellen oder Neuronen differenzieren.

Ist die Ausbildung von Neuroblasten bei Malakostraken und Insekten eine spezielle Homologie, die auf die Existenz dieses Merkmals bei der Ursprungsform beider Gruppen deutet? Es ist zum gegenwärtigen Zeitpunkt wegen der mangelhaften Informationen über die Ganglienbildung sowohl der übrigen Crustaceen wie der Antennaten nicht möglich, diese Frage eindeutig zu beantworten. Es soll dieses Thema daher hier nur andiskutiert werden, und es soll auf zwei Detailfragen hingewiesen werden, die in diesem Zusammenhang geklärt werden müßten:

1. Ist das Teilungsmuster bei der Neuroblastenbildung bei Malakostraken und Insekten vergleichbar?

2. Finden wir Neuroblasten bei den nächsten Verwandten der Malakostraken und Insekten, nämlich bei den „Entomostraken“ und bei den „Myriapoden“?

Zu 1. Ob ein ähnliches Teilungsmuster wie bei *Diastylis* und anderen Peracarida auch bei den Insekten vorkommt, ist schwer zu sagen, aber doch sehr fraglich. Bisher ist noch nie ein bestimmtes Teilungsmuster bei den Insekten vermutet worden. Immerhin scheint die Zahl der Neuroblasten begrenzt und in einigen Fällen genormt zu sein. Es ist aber folgendes zu bedenken: a) Bei *Diastylis* werden Neuroblasten im Gehirn, in den beiden Antennensegmenten, im Mandibelsegment und auch noch im 1. Maxillensegment durch ein anderes Teilungs- und Differenzierungsmuster gebildet als im 2. Maxillensegment und in den thorakalen und abdominalen Segmenten; b) Bei den Insekten gibt es außer den embryonalen vielfach larvale Neuroblasten in den verschiedenen Bezirken des Gehirns und im Bauchmark, die sich z.T. erst während der Larvalperiode herausdifferenzieren (Nordlander u. Edwards, 1970) und bis ins Puppenstadium oder sogar noch beim adulten Tier aktiv sein können.

Zu 2. Bei den „Entomostraken“, also einer heterogenen Gruppe von verschiedenen „niederer“ Krebssklassen, sind meines Wissens keine teloblastisch tätigen Neuroblasten bekannt. Die Ganglienbildung ist aber auch noch nie eingehend untersucht worden. Bei den „Myriapoden“, einer ebenfalls heterogenen Gruppe von Antennaten mit mehr oder weniger ursprünglichen Merkmalen und weitgehend homonomer Körpersegmentierung, entstehen die Ganglien durch eine Art von Invaginationsprozeß. Die dabei auftretenden Strukturen sind mit Ventralorganen verglichen worden. Sie sind von Chilopoden (Heymons, 1901; Knoll, 1974), Symphylen (Tiegs, 1941), Pauropoden (Tiegs, 1947) und Diplopoden (Lignau, 1911; Dohle, 1964) bekannt. Nur Knoll (1974) beschreibt, daß bei *Scutigera* Ganglienzellen durch Neuroblasten abgegeben werden. Von den anderen untersuchten Arten sind keine Neuroblasten bekannt.

Es ist also nicht ausgeschlossen, daß die Bildung von Gangliennutterzellen durch die Proliferation von Neuroblasten eine spezialisierte Form der Ganglienzellbildung ist, die

konvergent bei Malakostraken und Insekten entstanden ist. Falls diese Annahme richtig sein sollte – was aber beim gegenwärtigen Stand der Kenntnisse keineswegs gesichert ist –, wird man den Begriff „Neuroblasten“ weiterhin nur im funktionellen Sinne verwenden können. Bei genauerem Studium der Literatur ist zu erkennen, daß der Begriff auch schon bisher mehr im Sinne funktioneller Ähnlichkeit als im Sinne von Homologie gebraucht wurde. Als Neuroblasten wurden z.B. nicht nur solche Zellen bezeichnet, die durch fortgesetzte inäquale Teilungen eine Kette von kleineren Tochterzellen abgaben, sondern auch andere Zellen, die einen großen Kern und stark färbbares Plasma zeigten und durch Teilungen zur Bildung von Ganglienzellen führten (Bott, 1928; Panov, 1960). Auffallend bleibt, daß bei vielen Insekten ebenso wie bei den Peracarida vor der Neuronendifferenzierung eine äquale Teilung der Gangliennutterzellen eingeschoben ist. Diese Teilung ist aber auch bisher keineswegs von allen genauer untersuchten Insektenarten belegt.

IV. DIE BILDUNG DER INTERSEGMENTALFURCHE

Die Intersegmentalfurche verläuft bei *Diastylis* schräg durch die Abkömmlinge einer Ektodermreihe (Abb. 20) und stellt nicht die genealogische Grenze zwischen den Abkömmlingen von 2 Zellreihen dar. Dieser Befund ist umso bemerkenswerter, als offenbar bei Insekten die Intersegmentalfurche in der Entwicklung eine Barriere für die Ausbreitung der Zellen eines Klons ist, wie Lawrence (1973, 1975) bei *Oncopeltus* durch Röntgenstrahlmarkierung von Zellen nachweisen konnte. Dabei sind die Segmentgrenzen bereits auf dem späten Blastodermstadium, also noch vor dem Erscheinen der Intersegmentalfurchen festgelegt. Lawrence fand eine bevorzugte Teilungsrichtung der Zellen des vorderen Segmentrandes. Auch diese Beobachtung trifft auf *Diastylis* nicht zu. Man muß eher sagen, daß sich die Intersegmentalfurche völlig unabhängig von den Grenzen eines Zellklons und unabhängig von einer bestimmten Spindelrichtung der angrenzenden Zellen bildet.

Danksagung. Für die Anfertigung der Zeichnungen sage ich Frau C. St. Friedemann meinen herzlichen Dank.

Literatur

- Bergh, R.S.: Zur Entwicklung des Keimstreifens von *Mysis*. Zool. Anz. 15, 436–440 (1892)
- Bock, E.: Bildung und Differenzierung der Keimblätter bei *Chrysopa perla* (L.). Z. Morph. Ökol. Tiere 35, 615–702 (1939)
- Bock, E.: Wechselbeziehungen zwischen den Keimblättern bei der Organbildung von *Chrysopa perla* (L.). I. Die Entwicklung des Ektoderms in mesodermdefekten Keimteilen. Wilh. Roux' Archiv 141, 159–247 (1942)
- Bott, H.R.: Beiträge zur Kenntnis von *Gyrinus natator substriatus* Steph. I. Lebensweise und Entwicklung. II. Der Sehapparat. Z. Morph. Ökol. Tiere 10, 207–306 (1928)
- Dohle, W.: Die Embryonalentwicklung von *Glomeris marginata* (Villers) im Vergleich zur Entwicklung anderer Diplopoden. Zool. Jb. Anat. 81, 241–310 (1964)
- Dohle, W.: Die Bildung und Differenzierung des postnauplialen Keimstreifs von *Diastylis rathkei* (Crustacea, Cumacea). I. Die Bildung der Teloblasten und ihrer Derivate. Z. Morph. Tiere 67, 307–392 (1970)

- Dohle, W.: Über die Bildung und Differenzierung des postnauplialen Keimstreifs von *Leptocheilia* spec. (Crustacea, Tanaidacea). Zool. Jb. Anat. 89, 503–566 (1972)
- Goss, R.J.: The advanced embryology of the book louse, *Liposcelis divergens* Badonnel (Psocoptera; Liposcelidae). J. Morph. 92, 157–205 (1953)
- Haget, A.: Analyse expérimentale des facteurs de la morphogenèse embryonnaire chez le coléoptère *Leptinotarsa*. Bull. biol. France Belg. 87, 123–217 (1953)
- Hahnenkamp, L.: Die Bildung und Differenzierung des Keimstreifens der Asseln (Isopoda) und anderer höherer Krebse. Eine vergleichend-embryologische Studie. Zulassungsarbeit f. 1. Staatsprüf., S. 1–179, Berlin (1974)
- Heymons, R.: Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica (Stuttgart) 13 (33), 1–244 (1901)
- Jung, E.: Untersuchungen am Ei des Speisebohnenkäfers *Bruchidius obtectus* Say (Coleoptera). I. Mitteilung. Entwicklungsgeschichtliche Ergebnisse zur Kennzeichnung des Eitypus. Z. Morph. Ökol. Tiere 56, 444–480 (1966)
- Knoll, H.J.: Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte von *Scutigera coleoptrata* L. (Chilopoda). Zool. Jb. Anat. 92, 47–132 (1973)
- Krause, G., Krause, J.: Die Regulation der Embryonalanlage von *Tachycines* (Saltatoria) im Schnittversuch. Zool. Jb. Anat. 75, 481–550 (1957)
- Küthe, H.-W.: Das Differenzierungszentrum als selbstregulierendes Faktorensystem für den Aufbau der Keimanlage im Ei von *Dermestes frischi* (Coleoptera). Wilh. Roux' Archiv 157, 212–302 (1966)
- Larink, O.: Zur Entwicklungsgeschichte von *Petrobius brevistylis* (Thysanura, Insecta). Helg. wiss. Meeresunters. 19, 111–155 (1969)
- Lawrence, P.A.: A clonal analysis of segment development in *Oncopeltus* (Hemiptera). J. Embryol. exp. Morph. 30, 681–699 (1973)
- Lawrence, P.A.: The structure and properties of a compartment border: the intersegmental boundary in *Oncopeltus*. In: Cell patterning, Ciba Found. Symp. 29 (N. S.), pp. 3–23. Amsterdam–Oxford–New York: Ass. Sci. Publ. 1975
- Lignau, N.: Die Embryonalentwicklung des *Polydesmus abchasius* Attems. Ein Beitrag zur Morphologie der Diplopoden, 249 S. Odessa: 1911
- Lüscher, M.: Experimentelle Untersuchungen über die Larvale und die imaginale Determination im Ei der Kleidermotte (*Tineola biseliella* Hum.). Rev. Suisse Zool. 51, 531–627 (1944)
- Malzacher, P.: Die Embryogenese des Gehirns paurometaboler Insekten. Untersuchungen an *Carausius morosus* und *Periplaneta americana*. Z. Morph. Tiere 62, 103–161 (1968)
- McMurrich, J.P.: The formation of the germ-layers in the isopod crustacea. Zool. Anz. 15, 271–275 (1892)
- Müller, K.J.: Über normale Entwicklung, inverse Asymmetrie und Doppelbildung bei *Clepsine sexoculata*. Z. wiss. Zool. 142, 425–490 (1932)
- Nelson, J.A.: The embryology of the honey bee, 282 pp. Princeton, London: 1915
- Nordlander, R.H., Edwards, J.S.: Postembryonic brain development in the Monarch Butterfly, *Danaus plexippus plexippus* L. III. Morphogenesis of centers other than the optic lobes. Wilh. Roux' Archiv 164, 247–260 (1970)
- Nusbaum, J.: Materyały do embryologii i histogenii równonogów (Isopoda). Rozpr. Akad. umiej., Wydz. mat.-przyrod. Ser. II, 5, 165–263 (1893)
- Ōishi, S.: Studies on the teloblasts in the decapod embryo. I. Origin of teloblasts in *Heptacarpus rectirostris* (Stimpson). Embryologia 4, 283–309 (1959)
- Ōishi, S.: Studies on the teloblasts in the decapod embryo. II. Origin of teloblasts in *Pagurus samuelis* (Stimpson) and *Hemigrapsus sanguineus* (De Haan). Embryologia 5, 270–282 (1960)
- Panov, A.A.: The structure of the insect brain during successive stages of postembryonic development. III. Optic lobes. Entomol. Review 39, 55–68 (1960)
- Penners, A.: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an marinen Oligochäten. II. Furchung, Keimstreif und Keimbahn von *Pachydritus (Lumbricillus) lineatus* Müll. Z. wiss. Zool. 137, 55–119 (1930)
- Poulson, D.F.: Histogenesis, organogenesis, and differentiation in the embryo of *Drosophila melanogaster* Meigen. In: Biology of *Drosophila* (M. Demerec, ed.), pp. 168–274. New York: Wiley 1950
- Remane, A.: Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik, 364 S., 2. Aufl. Leipzig: Akad. Verl. Ges. 1956
- Schnetter, M.: Morphologische Untersuchungen über das Differenzierungszentrum in der Embryonalentwicklung der Honigbiene. Z. Morph. Ökol. Tiere 29, 114–195 (1935)
- Scholl, G.: Embryologische Untersuchungen an Tanaidaceen (*Heterotanais oerstedii* Kröyer). Zool. Jb. Anat. 80, 500–554 (1963)

- Seidel, F.: Die Geschlechtsorgane in der embryonalen Entwicklung von *Pyrrhocoris apterus* L. Z. Morph. Ökol. Tiere 1, 429–506 (1924)
- Seidel, F.: Das Differenzierungszentrum im Libellenkeim. I. Die dynamischen Voraussetzungen der Determination und Regulation. Wilh. Roux' Archiv 131, 135–187 (1934)
- Seidel, F.: Das Eisystem der Insekten und die Dynamik seiner Aktivierung. Zool. Anz. Suppl. 29, 166–187 (1966)
- Shinji, G.O.: Embryology of coccids, with especial reference to the formation of the ovary, origin and differentiation of the germ cells, germ layers, rudiments of the midgut, and the intracellular symbiotic organisms. J. Morph. 33, 73–167 (1919)
- Speich, J.: Untersuchungen über die embryonale Muskelentwicklung bei *Periplaneta americana* L. (Blattaria) und bei *Antheraea pernyi* Guer. (Lepidoptera). Rev. Suisse Zool. 80, 931–970 (1974)
- Strömberg, J.-O.: Segmentation and organogenesis in *Limnoria lignorum* (Rathke) (Isopoda). Ark. Zool. Ser 2, 20, 91–139 (1967)
- Tiegs, O.W.: The embryology and affinities of the Symphyla, based on a study of *Hanseniella agilis*. Quart. J. micr. Sci. 82, 1–225 (1941)
- Tiegs, O.W.: The development and affinities of the Pauropoda, based on a study of *Pauropus silvaticus*. Quart. J. micr. Sci. 88, 165–267, 275–336 (1947)
- Tiegs, O.W., Murray, F.V.: The embryonic development of *Calandra oryzae*. Quart. J. micr. Sci. 80, 159–284 (1938)
- Weygoldt, P.: Beitrag zur Kenntnis der Ontogenie der Dekapoden: Embryologische Untersuchungen an *Palaemonetes varians* (Leach). Zool. Jb. Anat. 79, 223–270 (1961)
- Wheeler, W.M.: The embryology of *Blatta germanica* and *Doryphora decemlineata*. J. Morph. 3, 291–386 (1889)
- Wheeler, M.W.: A contribution to insect embryology. J. Morph. 8, 1–160 (1893)
- Zilch, R.: Die Embryonalentwicklung von *Thermosbaena mirabilis* Monod. (Crustacea, Malacostraca, Pancarida). Zool. Jb. Anat. 93, 462–576 (1974)

Eingegangen am 2. März 1976