

# Untersuchungen über Intersexualität bei *Gammarus duebeni* (Crustacea, Amphipoda)

HANS-PETER BULNHEIM

*Biologische Anstalt Helgoland, Zentrale, Hamburg-Altona*

**ABSTRACT:** Investigations on intersexuality in *Gammarus duebeni* (Crustacea, Amphipoda). A detailed analysis of intersexuality in *Gammarus duebeni*, concerning morphology of primary and secondary sexual characters, growth, molting frequency and sexual behavior is presented. Based upon five different types a classification of intersexuality is given reflecting the degree of femaleness and maleness with respect to genital structures and secondary sex characters. Additional information is presented concerning the intermediary character of growth rates, molting frequency and sexual behavior in certain intersexual types. In intersexes the androgenic gland mediating the hormonal control of primary and secondary male characters is mostly in a rudimentary condition or only partially developed. According to sex reversal experiments and to the conceptions of CHARNIAUX-COTTON, intersexuality is interpreted in *Gammarus duebeni* to be caused by reduced production of the androgenic hormone and by self-differentiation of the ovaries. On the basis of chromosomal studies and other genetic results, a polygenic sex determination is suggested.

## EINLEITUNG

Der formenreichen Klasse der Malakostraken gehören fast ausschließlich bisexuelle Arten an. Nur bei einigen Species der Dekapoden und Isopoden tritt Zwittertum auf, und zwar vorwiegend als protandrischer Hermaphroditismus. Darüber hinaus ist das gelegentliche Vorkommen von Intersexualität bei einigen gonochoristischen Arten bekannt geworden. Diese als Intersexe bezeichneten Tiere stellen Zwischenformen dar, die Sexualcharaktere beider Geschlechter in verschiedener Ausprägung aufweisen. Das Auftreten von Intersexualität ist bislang bei einigen Vertretern der Isopoden und Amphipoden nachgewiesen (vgl. CHARNIAUX-COTTON 1960) und insbesondere bei dem Talitriden *Orchestia gammarella* analysiert worden (CHARNIAUX-COTTON 1957b, 1962b).

Für das Verständnis dieser Intersexualitätserscheinungen ergaben sich neue Gesichtspunkte durch die Klärung der endokrinen Vorgänge, die der Geschlechtsdifferenzierung der Malakostraken zugrunde liegen. 1954 entdeckte CHARNIAUX-COTTON die androgene Drüse bei *Orchestia gammarella* und führte in ausgedehnten Untersuchungen den Nachweis, daß diese Drüse für die Produktion eines Sexualhormons verantwortlich ist, welches die Ausbildung der primären und sekundären männlichen Geschlechtsmerkmale hervorruft. Der Nachweis der androgenen Drüse ist inzwischen bei zahlreichen anderen Arten erfolgt, und es hat den Anschein, als sei sie bei allen Malakostraken die

zentrale Bildungsstätte des männlichen Sexualhormons (CHARNIAUX-COTTON 1960, 1962a). Die Ausprägung der permanenten und temporären sekundären weiblichen Geschlechtsmerkmale wird hingegen, wie ebenfalls CHARNIAUX-COTTON (1955, 1956, 1957a, 1958, 1962a, 1963) gezeigt hat, von einem hormonalen Faktor beherrscht, der im Ovar entsteht.

Die bisherigen Kenntnisse über die physiologischen Grundlagen der Geschlechtsrealisation bei Amphipoden bilden einen wesentlichen Ausgangspunkt für die Untersuchung der Intersexualität und die Erörterung dieses Phänomens bei *Gammarus duebeni*. Zwar liegen über das Auftreten von Intersexen bei den Gammariden einige Beobachtungen vor, doch ist für diese noch keine Analyse und Interpretation auf der Basis der hormonalen Regulation der Geschlechtsfunktion unternommen worden.

Intersexualität wurde bei *Gammarus chevreuxi* (SEXTON & HUXLEY 1921, SEXTON 1924), *Gammarus pungenis* (MACCAGNO & CUNIBERTI 1956) und *Gammarus pulex* (ANDERS 1957) nachgewiesen. Auch bei *Gammarus duebeni* wurden vereinzelt Tiere mit intersexuellen Geschlechtsmerkmalen von LE ROUX (1933), HYNES (1954) und TRAUT (1962) gefunden. Im Rahmen einer Untersuchung über Fragen der Geschlechtsbestimmung bei *Gammarus duebeni* charakterisierte TRAUT drei verschiedene Typen intersexueller Zwischenformen, deren Intersexualitätsgrad durch die Stärke der Ausprägung weiblicher und männlicher Geschlechtsmerkmale bestimmt wird.

Abgesehen von einigen kurzen Hinweisen der letztgenannten Autoren über die äußere Morphologie und den Aufbau der Gonaden ist eine detaillierte Bearbeitung der Intersexualitätserscheinungen bei dieser Art noch nicht durchgeführt worden. Mit der vorliegenden Untersuchung wird daher das Ziel verfolgt, eine eingehende Darstellung der äußeren und inneren Morphologie, der Entwicklung, des Wachstums und der Häufigkeitsfrequenz intersexueller Tiere zu geben. Neben der Klärung des Baues und der Funktionsfähigkeit der Keimdrüsen galt es weiterhin, das fortpflanzungsbiologische Verhalten der Intersexe zu studieren. Schließlich sollten Untersuchungen über Ausbildung und endokrine Funktion der androgenen Drüse einerseits und Karyotypanalysen andererseits Aufschlüsse über die Physiologie und Genetik der Geschlechtsbestimmung dieser Art erbringen.

## MATERIAL UND METHODE

Die untersuchten Intersexe von *Gammarus duebeni* LILLJEBORG stammten aus Fangproben, die in der Zeit von 1963 bis 1965 aus Gräben des Deichvorlandes im Gebiet der Elbemündung bei Müggendorf (Ortsteil Otterndorf) eingebracht wurden, und aus umfangreichen Laborzuchten, für die Tiere aus dem gleichen Biotop verwendet wurden. Im Rahmen dieser und anderer Fragestellungen wurden mehrere Generationen zur Ermittlung der Geschlechtsverhältnisse aufgezogen, um Aussagen über die Geschlechtsvererbung innerhalb der einzelnen Zuchtlinien machen zu können.

Die Flohkrebse wurden einzeln, paarweise oder in Gruppen in Weckgläsern und Aquarien unter konstanten Temperaturen (12°, 15°, 17° C) und teilweise (in 12° und 15° C) unter konstanten Lichtbedingungen im Normaltag (12 Std. Helligkeit – 12 Std. Dunkelheit) gehalten. Die Tiere lebten in Brackwasser, dessen Salzgehalt 10 ‰ betrug.

Die Salinität wurde aräometrisch kontrolliert. Als Nahrung dienten Grünalgen (*Enteromorpha*, *Ulva*) Erlenlaub, rohe Kartoffelstückchen, Enchyträen und abgekochte Miesmuscheln, von denen Mantelregion, Gonaden und die Mitteldarmdrüse verfüttert wurden.

Die Häutungen wurden zur Ermittlung der Häutungsfrequenz täglich (mit Ausnahme der Wochenenden) registriert, und die Exuvien wurden, sofern sie nicht aufgefressen oder zerrissen waren, überprüft. Um Messungen und Kontrollbeobachtungen vornehmen zu können, wurden die Tiere mit Metacain-Methansulfonat (MS 222) betäubt. Eine 0,1%-Lösung dieses Narkotikums wurde bei kurzfristiger Anwendung ohne Schädigung vertragen.

Für die histologische Bearbeitung wurden ganze Tiere und herauspräparierte Gonaden in Sublimat-Formol-Eisessig, Bouin und Duboscq-Brasil fixiert und in Paraffin eingebettet. Um gut schneidbare Objekte zu erhalten, erfolgte die Fixierung im allgemeinen unmittelbar nach der Häutung, da in diesem Stadium das Integument noch nicht mit Kalk inkrustiert ist. Die 5 bis 7  $\mu$  dicken Schnitte wurden mit Hämalaun-Eosin oder Hämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbt.

Zur Klärung des Modus der Geschlechtsbestimmung wurden Chromosomenstudien an embryonalem und Gonadengewebe durchgeführt. Fixierung und Färbung der Gonaden erfolgten in Karminessigsäure und Orceinessigsäure. Zum Studium der karyologischen Verhältnisse in somatischem Gewebe wurden gefurchte Eier vor der Behandlung mit Karminessigsäure oder Orceinessigsäure in eine Colchicinlösung (0,1% in Brackwasser von 10 ‰, Einwirkungsdauer 30 bis 60 min) überführt. Durch die Colchicinbehandlung wird der Spindelapparat in mitotischen Zellen zerstört und damit eine für die Auszählung günstigere Verteilung der Metaphasechromosomen in Quetschpräparaten erzielt.

## BEFUNDE

### Morphologie und Differenzierung der primären und sekundären Geschlechtsmerkmale

Die Morphologie der primären und sekundären Geschlechtsmerkmale und die Fortpflanzungsbiologie von *Gammarus duebeni* sind von LE ROUX (1933), ökologische und allgemein biologische Aspekte der Entwicklung und des Reproduktionszyklus vor allem von KINNE (1953a, 1959) bearbeitet worden. Bevor auf die Beschreibung des Geschlechtsapparates bei den Intersexen eingegangen wird, sei eine Charakteristik der primären und sekundären Geschlechtsmerkmale weiblicher und männlicher Tiere sowie eine Schilderung der Geschlechtsdifferenzierung – ergänzt und erweitert durch eigene Beobachtungen – vorausgeschickt.

#### Weibliches Genitalsystem

Der Genitalapparat der ♀♀ besteht aus den paarigen Ovarien und Ovidukten. Die Ovarien erstrecken sich vom 2. bis zum 6. oder 7. Pereionsegment. Sie haben eine

tubuläre Gestalt und liegen oberhalb des Darmes und der Hepatopankreasschläuche. Am vorderen Ende verlängern sich die Ovarien in ein dünnes Filament. Auch am hinteren Ende ist ein kurzer bindegewebiger Strang ausgebildet, der jedoch auf Grund seiner geringen Größe im allgemeinen nur mikroskopisch sichtbar ist (Abb. 1). Wie ZERBIB (1964) bei *Orchestia gammarella*, *Talitrus saltator*, *Dexamine spinosa* und

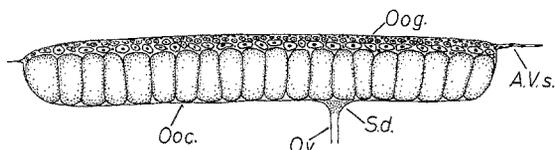


Abb. 1: Schema des weiblichen Genitalsystems. Ovar mit Oocyten (Ooc.) und Oogonien (Oog.), Ovidukt (Ov.), Schleimdrüse (S.d.) und Anlagen des Vesiculum seminalis (A.V.s.)

*Gammarus pulex* festgestellt hat, ist dieser am Ovar inserierte Zellstrang als Anlage der Vesicula seminalis zu deuten, welche nur im männlichen Geschlecht zur Differenzierung kommt. Auch bei *Gammarus duebeni* werden im weiblichen Geschlecht die Vesicula seminalis postembryonal angelegt und bleiben zeitlebens in undifferenzierter Form erhalten.

Die Ausdehnung der Ovarien ist abhängig vom Funktionszustand. Während sie zu Beginn des Oocytenwachstums dünne Schläuche geringen Durchmessers darstellen, füllen sie vor der Oviposition das gesamte Lumen oberhalb des Darmes aus. Oogonien und heranwachsende Oocyten nehmen eine charakteristische Anordnung innerhalb des Ovars ein (Abb. 2). Querschnitts- und Längsschnittsbilder lassen erkennen, daß die

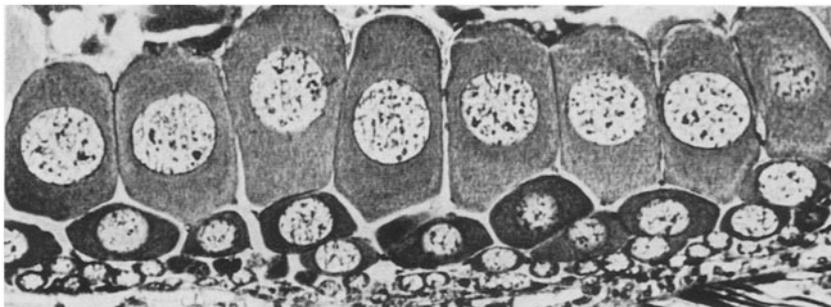


Abb. 2: Längsschnitt durch das Ovar mit Oogonien und drei Oocytengenerationen verschiedenen Alters. 160 : 1 (Bouin, Hämatoxylin)

zueinander weisenden Bezirke der beiden Ovarien von den Oogonien ausgefüllt werden. Diesen schließen sich drei Generationen von Oocyten unterschiedlicher Größe an, die perlschnurartig aneinandergereiht sind. Kurz vor der Oviposition ist sogar eine vierte Generation ausgebildet. Jede dieser Oocytengenerationen geht durch synchron verlaufende Teilungsschritte aus den Oogonien hervor. Die zur Peripherie des Perieon reichende äußere Zone wird von der ältesten Oocytenreihe ausgefüllt, die sich durch

ein besonders intensives Wachstum hervorhebt. Zwischen diesen und den Oogonien befinden sich zwei Reihen jüngerer, plasmaarmer Oocyten. Wenn der lateral liegende Oocytenschub herangewachsen und schließlich entleert worden ist, rückt jeweils die folgende Oocytengeneration nach. Zuvor werden die Oocyten von Follikelzellen umhüllt und mit Dotter ausgestattet. Während der Fortpflanzungsperiode wiederholen sich diese Vorgänge in zyklischer Folge.

Nach der Passage durch den Eileiter sind die Follikelzellen nicht mehr nachweisbar. Sie verbleiben offenbar im Ovar, wo sie wahrscheinlich bei der Bildung des chitinosen Chorions um die reifen Eizellen beteiligt sind (LE ROUX 1933). Im apikalen Bereich des Ovidukts befindet sich eine Schleimdrüse, welche ein eiweißhaltiges Sekret produziert. Wie LE ROUX (1933) festgestellt hat, koaguliert dieses bei Berührung mit Wasser. Während der Oviposition in den Brutraum bildet das Sekret einen häutigen Sack um die aus einem Ovar entlassenen Eier. Nach kurzer Zeit löst sich dieser auf, und die Eier liegen frei im Marsupium. Dann erst werden sie besamt. Die Eiablage vollzieht sich unmittelbar nach der Häutung. Die Eier können nur austreten, wenn das Integument dehnbar und noch nicht mit Kalziumkarbonat inkrustiert ist. Daher ist die Eireifung unmittelbar mit dem Häutungsvorgang synchronisiert.

#### Männliches Genitalsystem

Im männlichen Geschlecht sind paarige Hoden ausgebildet. Sie liegen oberhalb des Darmes unmittelbar unter dem Perikardialseptum und erstrecken sich vom 2. bis zum 5. Pereionsegment. Die zylindrischen Hodenschläuche nehmen nahezu die gleiche Lage ein wie die Ovarien. Sie verjüngen sich terminal jeweils in ein Filament und gehen an

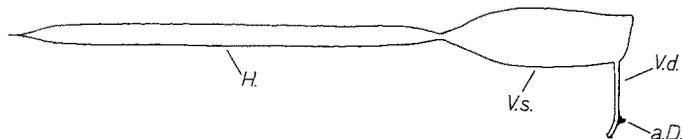


Abb. 3: Schema des männlichen Genitalsystems. Hoden (H.) mit Vesiculum seminalis (V.s.), Vas deferens (V.d.) und androgener Drüse (a.D.)

der Grenze zum 6. Segment in voluminöse Vesicula seminalis über, die bis in das 7. Segment hineinreichen (Abb. 3).

Auch im Hoden findet sich eine charakteristische Zonierung der einzelnen Reifungsstadien der Keimzellen, wie an Hand von Längs- und Querschnitten erschlossen werden kann (Abb. 4). In den einander gegenüberliegenden und zur Mediane des Tieres gerichteten Zonen der beiden Hodenkanäle liegen die Spermatogonien. An diese schließen sich verschiedene Reifestadien der Spermatocyten und der Spermatiden an. Lateral schließlich wird das Hodenlumen von dicht aneinander gedrängten reifen Spermatozoen ausgefüllt. In diesem Bereich wird die Wand der Gonade von großen, plasmareichen Zellen mit einem kompakten Kern, den sogenannten Schleimzellen, gebildet. Da stets eine große Anzahl von Spermatogenesestadien gleichen Entwicklungszustandes auftritt, ist zu vermuten, daß auch die männlichen Geschlechtszellen schubweise reifen und heranwachsen.

Die Spermatozoen gelangen nach Abschluß ihrer Differenzierung in die Vesicula seminalis, wo sie in großer Zahl gespeichert werden. Paarige Vasa deferentia in Gestalt dünner Kanäle leiten die Samenzellen aus den Vesicula ab. Sie münden ventral in die Penisapillen, die am Sternit in Höhe des 7. Pereionsegments herausragen.

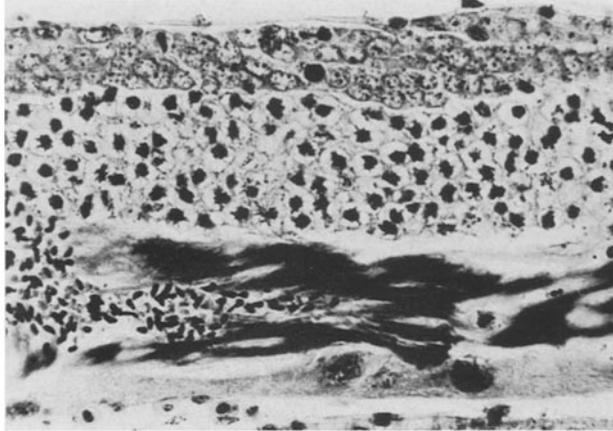


Abb. 4: Längsschnitt durch den Hoden. Von oben nach unten: Keimzone und Spermatozyten, Stadien der Chromosomenpaarung und Spermatozoen. Basal zwei Schleimzellen im Anschnitt. 300 : 1 (Sublimat-Formol-Eisessig, Hämatoxylin)

Nahe der terminalen Region der Samenkanäle liegt die androgene Drüse (Abb. 3 und 5). Sie besteht aus einem schmalen Gewebestreifen, der sich am Vas deferens entlang zieht. Der Hauptteil des Drüsenkörpers ragt zipfelförmig in die Muskulatur hinein, welche an der Coxa ansetzt. Die androgene Drüse ist von einer bindegewebigen

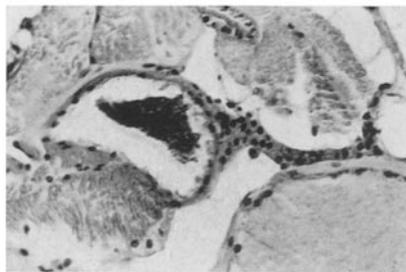


Abb. 5: Querschnitt durch das mit Spermatozoen gefüllte Vas deferens und die androgene Drüse, welche diesem als schmaler Gewebestreifen anliegt. 125 : 1 (Sublimat-Formol-Eisessig, Hämalalaun-Eosin)

Hülle umgeben und wird von plasmareichen, stark basophilen Zellen gebildet. Zwischen der androgenen Drüse und dem Vas deferens besteht keine Verbindung. CHARNIAUX-COTTON (1957a, 1959, 1960, 1962a) nimmt auf Grund ihrer Untersuchungen über die androgene Drüse der Malakostraken eine holokrine Sekretionstätigkeit an.

## Differenzierung des Genitalapparates

Die morphologische Charakteristik der Gonaden bedarf noch einiger ergänzender Bemerkungen über die Differenzierung des Geschlechtsapparates. Ohne auf die histologischen Details einzugehen, sollen in diesem Abschnitt nur einige wesentliche Tatsachen herausgestellt werden.

Nach dem Schlüpfen sind die beiden Gonaden als mesodermale Zellstreifen nachweisbar, deren cytologische Differenzierung nach der 1. Häutung beginnt. Im Verlauf der ersten drei Zwischenhäutungsphasen kommt es bei allen Jungtieren zur Herausbildung der Anlagen der Ovidukte, der Vasa deferentia und der Vesicula seminalis in Gestalt bindegewebiger Zellstreifen. Ovidukt und Vasa deferens erstrecken sich von der Höhe des Perikardialseptums bis zum Sternit des 5. beziehungsweise 7. Pereionsegments. Nach der 3. oder 4. Häutung ist auch die Anlage der androgenen Drüse auffindbar, wenngleich eine Identifizierung dieser aus wenigen Zellen bestehenden Anlage generell nicht möglich war.

In den Keimdrüsen entstehen Gonien, aus denen primär nur Oocyten hervorzugehen scheinen. Bereits nach der 1. Häutung setzen meiotische Vorgänge ein, und es lassen sich alle Stadien der Chromosomenpaarung nachweisen. In den Gonaden konnten zunächst nur kleine, plasmaarme Oocyten gefunden werden. Eine alternative Differenzierung beginnt sich erst zum Zeitpunkt oder nach dem 5. Häutungsstadium abzuzeichnen. In den prospektiven Ovarien setzt ein stärkeres Plasmawachstum der Oocyten ein, während die in den prospektiven Hoden gefundenen Oocyten von Spermato gonien und Spermato cyten verdrängt werden. Bei weiblich determinierten Tieren bilden sich nunmehr die Anlagen der Vasa deferentia und der androgenen Drüse, bei männlichen Tieren die Anlagen des Ovidukts zurück. Die Reduktion dieser Organanlagen ist erst nach Ausbildung der äußeren Geschlechtsmerkmale beendet. Nur die Anlagen der Vesicula seminalis bleiben als kleiner, undifferenzierter Gewebestreifen im 7. Pereionsegment der ♀♀ erhalten.

Der Tatbestand, daß der Geschlechtsapparat von *Gammarus duebeni* postembryonal zunächst einen zwittrigen Charakter aufweist, ist von wesentlicher Bedeutung für eine Analyse der intersexuellen Geschlechtsprägung, worauf an anderer Stelle noch eingegangen wird.

## Charakteristik der sekundären Geschlechtsmerkmale

Bei den ♀♀ erscheinen mit Beginn der geschlechtlichen Differenzierung vier Paar lamellenartige Oostegiten als permanente sekundäre Geschlechtsmerkmale, die an den Coxen der 2. bis 5. Pereiopoden inseriert sind und den Brutraum zur Aufnahme der Eier bilden. Ihre Größe nimmt vom ersten zum vierten Paar ab. Wie LE ROUX (1933) beobachtet hat, erscheinen die Oostegiten nach der 8. Häutung als winzige, stummelartige Bildungen. Sie vergrößern sich zunehmend im Verlauf der folgenden Häutungen, bis nach der 13. Häutung ihre Differenzierung mit dem Auftreten langer, marginaler Borsten beendet ist (Abb. 6). Die Insertionsstellen der Randborsten sind bereits nach der 12. Häutung an den Oostegiten erkennbar. KINNE (1953a) hingegen registrierte das Erscheinen der Borsten erst nach der 14. Häutung. Diese unterschiedlichen Befunde könnten – sofern sie nicht als Ausdruck einer gewissen individuellen Varia-

bilität anzusehen sind – auf die nicht übereinstimmenden Kulturbedingungen zurückgeführt werden, denen die Feststellungen von LE ROUX (3–4 ‰; 15°C) und KINNE (10 ‰; 19–20°C) zugrunde liegen.

Die Ausbildung der Randborsten fällt mit der ersten Eiablage zusammen. CHARNAUX-COTTON (1957) führte bei *Orchestia gammarella* den Nachweis, daß dieser Differenzierungsvorgang mit der Dotterbildung im Ovar im Zusammenhang steht und durch ein wahrscheinlich von den Follikelzellen gebildetes Hormon gesteuert wird. ♀♀ von *Orchestia gammarella*, die während der Fortpflanzungszeit ovariectomiert wurden, verloren nach der folgenden, spätestens nach der darauffolgenden Häutung die langen

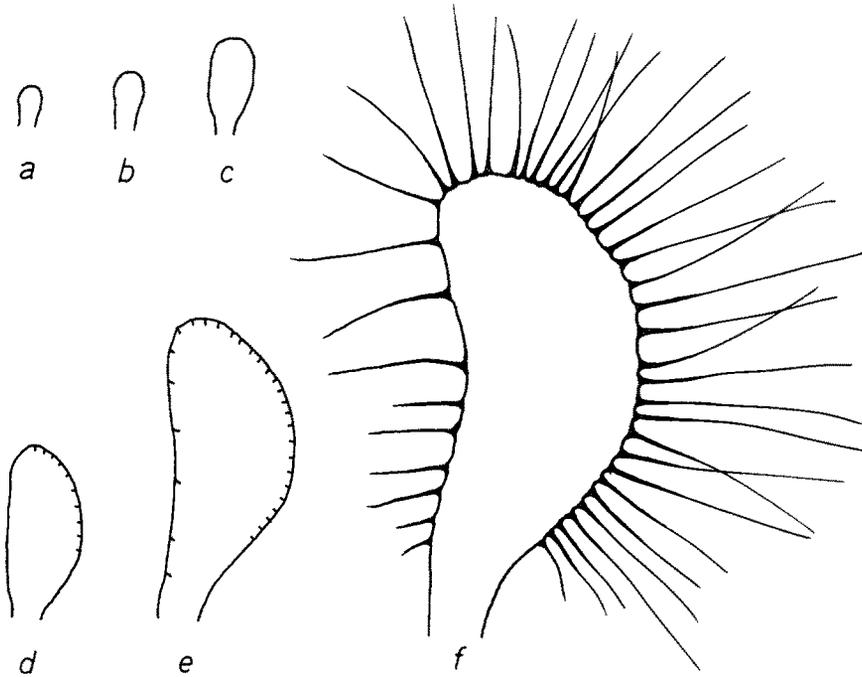


Abb. 6a bis f: Entwicklungsstadien der Oostegiten des 2. Pereiopoden.  
(Nach LE ROUX, verändert.)

Randborsten an den Oostegiten. Eine Reimplantation des Ovars bewirkte das erneute Erscheinen der Randborsten, wenn in den Oocyten die Dotterbildung erfolgte. Eine Korrelation zwischen Vitellogenese und Ausbildung der Randborsten wurde bereits von LE ROUX (1933) vermutet. Die Existenz der marginalen Borsten stellt ein temporäres Geschlechtsmerkmal dar. KINNE (1953c) hat einen von der Jahreszeit abhängigen Verlust der Borsten und eine damit verbundene fortpflanzungsbiologische Ruhezeit bei *Gammarus duebeni* feststellen können. Die von ihm im „Kleinen Kiel“ untersuchten ♀♀ machten diese Ruhepause im Herbst durch. Dieser Befund ließ sich auch bei den Populationen von *Gammarus duebeni* aus dem Gebiet des Elbeästuars bestätigen.

Männlichen Tieren fehlen die Oostegiten. Sie sind vielmehr durch das Vorhandensein von zwei Penispapillen am Sternit des 7. Pereionsegmentes gekennzeichnet. Sie

entstehen nach der 7. oder 8. Häutung, wenn die histologische Differenzierung der Vasa deferentia erfolgt. Während der sexuellen Reifung der ♂♂ bilden sich an dem Außenast der 2. Antennen kleine blattartige Anhänge, die Calceoli, aus. Sie treten im allgemeinen nach der 9. oder 10. Häutung auf. Diesem Stadium entspricht eine Körperlänge von 9 bis 10 mm. Zunächst finden sie sich in Ein- oder Zweizahl am proximalen Ende der zweiten Antennen; ihre Zahl wächst während der folgenden Häutungsschritte, bis nahezu alle Antennensegmente mit Calceoli besetzt sind. Nur apikal bleiben einige, oft auch proximal ein oder zwei Antennenglieder frei.

Ein weiteres charakteristisches sekundäres Geschlechtsmerkmal ist die unterschiedliche Form des Propodus der 1. und 2. Gnathopoden und des Außenastes der 3. Uropoden. Fertile ♂♂ besitzen größere und kräftiger geformte Gnathopoden sowie längere 3. Uropoden als die ♀♀. Gestalt und Wachstum der Gnathopoden werden noch eingehend bei der Besprechung der intersexuellen Geschlechtsausprägung dargestellt. Schließlich sind auch 1. und 2. Antennen länger und kräftiger gebaut als bei weiblichen Tieren.

Eine Unterscheidung der Geschlechter ist im allgemeinen bei einer Körperlänge von 7 bis 8 mm möglich. Weibliche Tiere können mitunter bereits in einem Größenstadium von 6 mm, ausnahmsweise sogar bei 5,5 mm Länge erkannt werden. Die ♀♀ erreichen die Geschlechtsreife durchschnittlich bei einer Größe von 11 bis 13 mm. Seltenere erscheinen die Randborsten bereits bei einer Länge von 10 mm. Als Ausnahme ist sicherlich das Vorkommen von nur 8 mm langen geschlechtsreifen ♀♀ anzusehen, das von HYNES (1954) erwähnt wird. Der Zeitpunkt der sexuellen Reifung ist in diesen Fällen vermutlich vor der 13. oder 14. Häutung anzusetzen, und es ist auf Grund dieser Befunde anzunehmen, daß der Eintritt der Geschlechtsreife in gewissen Grenzen variieren kann und damit nicht streng an ein bestimmtes Häutungsstadium fixiert ist. Männliche Tiere werden nach Erreichen einer Länge von 13 bis 14 mm fertil. Die Geschlechtsreife zeigt sich dadurch an, daß sie mit ♀♀, die vor der Oviposition stehen, zu präkopulieren beginnen. Die Präkopula geht dem eigentlichen Begattungsakt voraus, der bei *Gammarus duebeni* in der gleichen Weise vollzogen wird, wie ihn HEINZE (1932) für *Gammarus pulex* beschrieben hat (KINNE 1953a).

## Geschlechtsmerkmale und Klassifizierung der Intersexe

Die Schilderung der Geschlechtscharaktere normaler ♀♀ und ♂♂ ist vorangestellt worden, um ein besseres Verständnis für die mannigfachen Formen der Ausbildung primärer und sekundärer Geschlechtsmerkmale bei den Intersexen zu gewinnen.

Erstmalig hat LE ROUX (1933) das Auftreten von Intersexualität bei *Gammarus duebeni* nachgewiesen und einen Fall von weiblicher Intersexualität mit unvollständiger Entwicklung des Ovars und rudimentärem oder fehlendem Borstenbesatz an den Oostegiten beschrieben. HYNES (1954) erwähnte das sporadische Vorkommen von ♂♂, die mit Oostegiten ausgestattet waren. TRAUT (1962) stellte fest, daß die Intersexe bei *Gammarus duebeni* sich je nach dem Grad der Ausprägung weiblicher oder männlicher Geschlechtsmerkmale verschiedenen Zwischenstufen zuordnen lassen und unterschiedlich drei Intersexualitätstypen.

Wie nachstehend ausgeführt wird, hat die eingehende morphologische Überprüfung der Intersexe gezeigt, daß nahezu alle Übergangsformen zwischen echten ♀♀ und echten ♂♂ existieren. Um die einzelnen intersexuellen Zwischenstufen in übersichtlicher Weise abzuhandeln, werden fünf verschiedene Intersexualitätstypen unterschieden. Diese Klassifizierung basiert auf der abgestuften Ausprägung der primären und sekundären Sexualcharaktere. Diesem Einteilungsschema haften gewisse formale Mängel an: Gelegentlich bereitet die Einordnung untersuchter Intersexe Schwierigkeiten, da die Grenzen zwischen den aufgestellten Gruppen durch Übergangstypen verwischt werden können. Zudem hat sich herausgestellt, daß im zeitlichen Verlauf der Entwicklung unter Umständen eine wechselnde Einstufung erfolgen kann, die durch eine Abschwächung oder Verstärkung der weiblichen beziehungsweise der männlichen Geschlechtstendenz bedingt ist. Wie späterhin noch auseinandergesetzt wird, ist eine präzisere Charakterisierung der Intersexe durch Einbeziehung weiterer Kriterien, wie Wachstumsintensität, Häutungsfrequenz und sexualbiologisches Verhalten möglich.

Die vorgenommene Klassifizierung stützt sich auf eine morphologische Untersuchung von ungefähr 60 Intersexen. Insgesamt wurden mehr als 100 Intersexe über einen längeren Zeitraum kontrolliert.

#### Stark weibliche Intersexe

Dieser Gruppe von Intersexen gehören Tiere an, die in ihrer Geschlechtsausprägung im wesentlichen der weiblichen Erscheinungsform entsprechen (Abb. 8a). In allen entscheidenden Merkmalen, wie Ausbildung und Wachstum der sekundären weiblichen Geschlechtsmerkmale und Eintritt der Geschlechtsreife, besteht völlige Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei echten ♀♀.

Das Erscheinungsbild dieser Tiere ist jedoch darüber hinaus durch das Auftreten bestimmter männlicher Geschlechtsmerkmale gekennzeichnet. Es handelt sich hierbei zunächst um das gelegentliche Vorkommen von Calceoli an den zweiten Antennen. Sie bilden sich nur bei älteren weiblichen Individuen gegen Ende des normalen Lebenszyklus aus. Calceoli konnten frühestens in einem Längenstadium von 16 mm nachgewiesen werden. Ebenso wie bei den jungen ♂♂ setzt ihre Entstehung am proximalen Ende der zweiten Antennen ein. Meist tragen beide, seltener nur eine Antenne, diese blattartigen Anhänge, und stets werden nur wenige, maximal etwa 5 Calceoli pro Antenne ausgebildet. Ein stärkeres Längenwachstum der zweiten Antennen ist hingegen mit dem Erscheinen der Calceoli nicht verbunden.

Eine andere, etwas stärker männlich modifizierte Form dieses Intersexualitätstyps wird durch das Auftreten einer oder beider Penisapillen am 7. Pereionsegment repräsentiert. Tiere, die diese männlichen Geschlechtsmerkmale aufweisen, gleichen habituell ebenfalls normalen ♀♀ und sind generell funktionstüchtig. Außer Penisapillen besitzen diesem Typ zugehörige Tiere mitunter einzelne Calceoli, die ebenfalls erst bei älteren Tieren erscheinen; maximal wurden pro Antenne 8 Calceoli gezählt. Bezüglich des zeitlichen Auftretens ergeben sich keine über die obige Schilderung hinausgehende Besonderheiten.

Histologische Untersuchungen haben keine Anhaltspunkte für das Vorhandensein

von Hodengewebe und Spermatozoen erbracht; Ovar und Ovidukt sind vielmehr völlig normal ausgebildet.

Auf Grund des Vorhandenseins von ein oder zwei männlichen Genitalpapillen am 7. Pereionsegment stellte sich die Frage, ob bei diesen Tieren ableitende männliche Geschlechtswege erhalten geblieben sind. Eine gründliche histologische Überprüfung dieser Region zeigte jedoch, daß sich die Penisapillen frei in die Leibeshöhle öffnen. Ein normal ausgebildetes Vas deferens ist nie gefunden worden. Lediglich die bindegewebigen Anlagen der Vasa deferentia sind vielfach mehr oder weniger deutlich nachweisbar. Sie ziehen sich als dünner Bindegewebsstrang unter dem Perikardialseptum entlang und biegen seitlich des Darmtraktes nach unten, um im basalen Bereich des 7. Pereionsegmentes zu enden. Häufig endet dieser Bindegewebsstreifen bereits in Höhe des Hepatopankreas, oder er ist nur auf einer Seite erkennbar. Das Vorhandensein einer androgenen Drüse konnte hingegen nicht belegt werden.

Die Vesicula seminalis sind ebenfalls nur als Anlagen vorhanden, die einen dünnen, undifferenzierten Gewebestrang am terminalen Abschnitt des Ovars darstellen und sich ungefähr bis zu den Anlagen der Vasa deferentia erstrecken. Zuweilen sind die Anlagen der Vesicula seminalis nicht feststellbar. Dies ist der Fall, wenn das Ovar, insbesondere bei älteren ♀♀, bis in das 7. Pereionsegment hineinreicht. Vermutlich werden die Anlagen dann in Ovargewebe transformiert.

Um eine Erklärung für das Entstehen dieser intersexuellen ♀♀ zu geben, sei an die Ausführungen über die Entwicklung des Genitalapparates erinnert. Die Untersuchung junger, sexuell noch nicht differenzierter Tiere hat gezeigt, daß primär die ausführenden Genitalorgane beider Geschlechter angelegt werden. Ovidukt beziehungsweise Vas deferens werden erst zum Zeitpunkt der äußeren geschlechtlichen Differenzierung rückgebildet und sind spätestens vor Eintritt der Geschlechtsreife vollständig (im männlichen Geschlecht) oder partiell (im weiblichen Geschlecht) reduziert. Bei dem Typ der stark weiblichen Intersexe wurde festgestellt, daß die Entstehung der Oostegiten und Penisapillen, die gewöhnlich bei einer Körperlänge von 7 bis 8 mm sichtbar werden, gleichzeitig – oder nur um einen Häutungsintervall verschoben – nacheinander erfolgt. Vermutlich wird die Ausbildung der Penisapillen durch eine vorübergehende histologische Entfaltung der androgenen Drüse und einer damit beginnenden hormonalen Aktivität induziert. Leider ist die Möglichkeit, anhand der strukturellen Ausprägung des Genitalapparats in diesem Stadium die weitere Differenzierung vorauszusagen, dadurch eingeschränkt, daß verschiedene Wege intersexueller Entwicklung eingeschlagen werden können.

#### Schwach weibliche Intersexe

Von dem vorstehend geschilderten Typ stark weiblicher Intersexe unterscheidet sich ein anderer Typ intersexueller Geschlechtsausprägung durch eine etwas stärkere Entwicklung männlicher Sexualcharaktere (Abb. 8b). Diese als schwach weibliche Intersexe bezeichneten Tiere gleichen habituell weitgehend den stark weiblichen Intersexen. Sie bilden Oostegiten mit Randborsten aus, doch tragen sie Gnathopoden, deren Dimensionen etwas größer als bei den stark weiblichen Intersexen sind. Die Entstehung

der Randborsten kann einer zeitlichen Verzögerung unterliegen. Sie erscheinen im allgemeinen nach Erreichen einer Körperlänge von 14 bis 15 mm und können späterhin temporär wieder zurückgebildet werden. Stets treten zwei männliche Genitalpapillen auf. Auch Calceoli können sich bei älteren Tieren, entweder auf beiden zweiten Antennen oder nur einseitig, ausbilden.

Die Gonaden sind als typische Ovarien mit allen Stadien der Oogenese angelegt. Dennoch erweisen sich diese Intersexe stets als steril. Ovidukt und Schleimdrüse sind zwar vorhanden, doch bleiben die Eileiter basal blind geschlossen, so daß Ovipositionen nicht erfolgen können. In den Gonaden, die oft aufgetrieben erscheinen, sind dann mehrere Oocytengenerationen in verschiedenen Phasen der Auflösung nachweisbar. Offenbar wird der Dotter der degenerierenden Eizellen nach einer gewissen Zeit von den Follikelzellen resorbiert. Bei der Durchmusterung einiger histologischer Präparate derartiger Ovarien war eine zahlenmäßige Reduktion der Oogenesestadien zu beobachten. Daraus läßt sich schließen, daß Vermehrung und Größenwachstum der Oocyten zeitweilig eingestellt werden. In diesem Zustand kommt es zu der erwähnten vorübergehenden Rückbildung der Oostegitborsten, die solange andauert, bis wieder eine neue Oocytengeneration herangewachsen ist und die Vitellogenese durchläuft, wobei eine erneute hormonale Stimulierung der Randborstenbildung erfolgt.

Die hintere Region der Gonaden weist eine mehr oder weniger ausgeprägte Maskulinisierung auf. Im Endabschnitt der Ovarien können inselartig eingeschobene Areale spermatogenen Gewebes auftreten oder auch Oocyten- und Spermatocytenstadien unmittelbar nebeneinander aufgefunden werden. Zellelemente des Hodens sind im allgemeinen auf einen sehr kurzen Bereich der Keimdrüse beschränkt. Vielfach scheint die Entwicklung der Spermatocyten im Stadium der Meiose arretiert zu sein, doch wird mitunter auch die Spermatohistogenese durchlaufen.

Vesicula seminalis finden sich entweder als bindegewebige Anlagen oder in etwas weiter differenzierter Form mit ausgebildetem Lumen. Sofern eine Spermatohistogenese erfolgt, nehmen sie die reifen Spermatozoen, die meist nur in geringer Zahl produziert werden, auf. Bei einem Tier wurden im Lumen der Vesicula auch versprengte kleine Oocyten gefunden.

Auch Vasa deferentia können auftreten, doch verbleiben diese mitunter in einem mehr oder weniger undifferenzierten Zustand und stehen nicht in unmittelbarer geweblicher Verbindung mit den Vesicula seminalis beziehungsweise deren Anlagen. Nur wenn ein einheitlicher Hohlraum ausgebildet wird, können die Spermatozoen über die Vesicula seminalis in die Vasa deferentia eindringen.

Sofern sich diese beiden Organe des männlichen Genitalsystems differenziert haben, ist auch eine androgene Drüse vorhanden. Jedoch ist das androgene Gewebe – verglichen mit dem Volumen dieser Drüse bei normalen ♂♂ – stets rudimentär entwickelt. Es besteht nur aus wenigen Zellen, und in einigen Fällen blieb die Existenz des androgenen Gewebes zweifelhaft.

Von Bedeutung ist ferner der Tatbestand, daß selten beide Gonaden den gleichen Strukturaspekt aufweisen. Häufig stellt die eine Gonade ein völlig normales Ovar dar, während die andere im hinteren Abschnitt die geschilderten Abnormitäten zeigt. Der normalen Hälfte fehlt die androgene Drüse, während Vesicula seminalis und Vasa deferentia als Anlagen erhalten geblieben sein können.

## Mittlere Intersexe

Der Stufenreihe intersexueller Geschlechtsausprägung folgend, schließt sich den schwach weiblichen Intersexen ein weiterer Typ mit ausgeprägt sexuell intermediären Eigenschaften an (Abb. 8c). Zwar besteht keine sehr scharfe Abgrenzung zu dem vorstehenden Typ, doch läßt sich generell eine stärkere Maskulinisierung des Geschlechtsapparates feststellen, als sie bei den schwach weiblichen Intersexen zu beobachten ist.

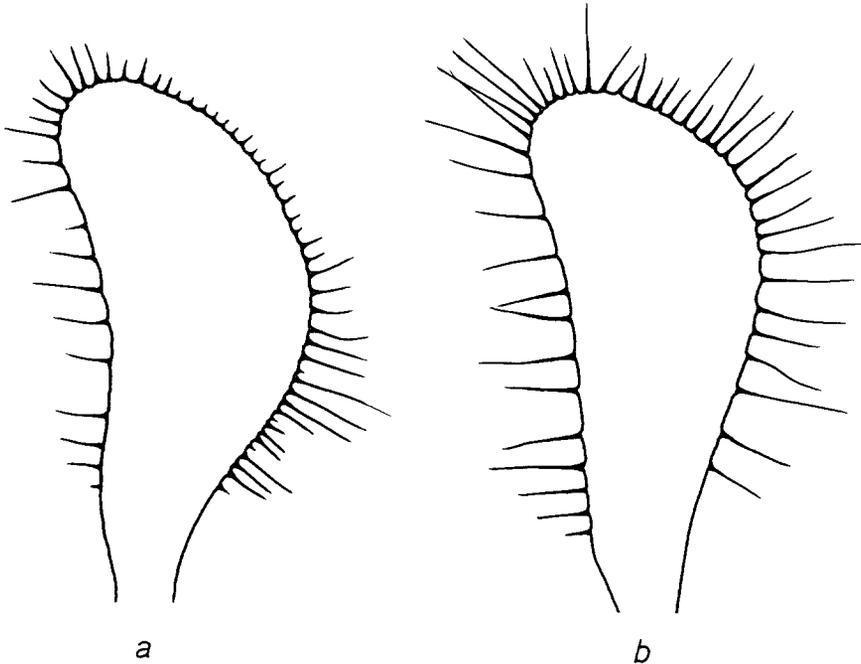


Abb. 7a und b: Oostegiten des 2. (a) und 3. (b) Pereiopoden von einem mittleren Intersex mit reduzierten und intermediären Randborsten

Die geschlechtliche Zwischenstellung, die diese Tiere einnehmen, kommt bereits im äußeren Erscheinungsbild zum Ausdruck. Die Größenrelationen der Gnathopoden liegen ungefähr zwischen denen normaler ♀♀ und normaler ♂♂. Die 3. Uropoden wie auch die 2. Antennen sind jedoch nur wenig länger als bei weiblichen Tieren. Calceoli erscheinen im allgemeinen bei einer Größe von 16 bis 18 mm. Selten werden die Antennen von diesen vollständig besetzt, und gelegentlich tritt eine zahlenmäßig ungleiche Verteilung der Calceoli auf den Antennen auf.

Wachstum und Differenzierung der Oostegiten erfahren eine gewisse zeitliche Verzögerung. Diese bezieht sich vor allem auf die Ausbildung der Randborsten. Über mehrere Häutungsintervalle hinweg kann das vorletzte Stadium (Abb. 6e), an dem die Borstenanlagen bereits erkennbar sind, beibehalten werden, ehe eine vollständige Randborstengarnitur erscheint. Diese kann nach der folgenden Häutung wieder verschwinden und bei der übernächsten Häutung erneut zutage treten. Das Erscheinungsbild der Oostegiten vermag sich in unregelmäßiger Folge zu ändern, was sich zudem im

Auftreten einer partiellen Beborstung äußern kann. Gleichzeitig oder unabhängig davon stellt sich auch eine Verkürzung der Borsten um ungefähr die Hälfte der normalen Länge ein (Abb. 7). Derartige Oostegiten bleiben mehr oder weniger senkrecht nach unten gerichtet, so daß eine Überdeckung zu einem geschlossenen Brutraum nicht zustande kommt. Diese Randborstenreduktion kann schließlich auch nur auf ein oder zwei Oostegiten beschränkt sein, während alle anderen keine strukturellen Abweichungen des Borstenbesatzes zeigen.

Die intermediäre Stellung, welche die mittleren Intersexe einnehmen, spiegelt sich vor allem in der Morphologie der Gonaden wider. Die Keimdrüsen haben einen ausgeprägt zwitterigen Charakter, da sie sowohl Ei- als auch Samenzellen enthalten. Insgesamt bieten die Gonaden bei dieser Gruppe ein sehr variables Bild (Abb. 9). Vielfach liegt ein Verteilungsmodus vor, bei dem die vordere Hälfte von einer Ovar- und die hintere von einer Hodenregion eingenommen wird. Ovariales und testikuläres Gewebe können auch mehrfach alternierend mosaikartig hintereinander angeordnet sein. Meist besteht zwischen beiden Anteilen eine räumliche Sonderung, doch finden sich auch Entwicklungsstadien beider Geschlechtszelltypen über einen größeren Bereich nebeneinander. Schließlich kann es auch zur Entstehung eines allerdings nur auf die Gonaden beschränkten Halbseitenzwittertums kommen, indem die eine Seite mit einem Hoden und die andere mit einem Ovar ausgestattet ist. Unter 12 untersuchten Individuen dieses Typs fand sich diese Situation nur einmal realisiert. Dieser Fall beweist eindeutig, daß ein echter, auch äußerlich erkennbarer Gynandromorphismus nicht zu erwarten ist, da die sekundären Geschlechtsmerkmale auf beiden Körperseiten das gleiche intermediäre Erscheinungsbild aufwiesen. Trotz der abnormen strukturellen Gegebenheiten in den Gonaden können beide Keimzelltypen nebeneinander zur Reife gelangen. Durchlaufen die Oocyten die Vitellogenese, so erscheinen nach der folgenden Häutung Randborsten an den Oostegiten. Das Auftreten intermediärer Borsten sowie die partielle Beborstung der Oostegiten beruht, wie sich histologisch bestätigen ließ, auf der Reifung einer geringen Zahl von Oocyten. Dieses Resultat dürfte als Ergebnis einer quantitativ unzureichenden Produktion des Ovarhormons anzusehen sein.

Die Ausprägung der ableitenden Geschlechtskanäle entspricht in wesentlichen Punkten der Situation bei den schwach weiblichen Intersexen. Die Gonaden öffnen sich stets in ein Ovidukt, das mit einer Schleimdrüse versehen ist, sofern ovariales Gewebe vorherrscht. Dominiert testikuläres Gewebe, dann ist diese rudimentär oder fehlt vollständig. In einem Fall waren die Spermatozoen sogar in das Ovidukt eingedrungen, da durch einen nachfolgenden Ovarabschnitt die Ableitung in das Vesiculum seminalis versperrt war. Die Ovidukte bleiben basal stets blind geschlossen.

Die Vesicula seminalis und Vasa deferentia sind mehr oder weniger normal oder als Anlagen entwickelt. Stets treten jedoch beide Penisapillen auf. Im allgemeinen weisen die Geschlechtsorgane beider Körperhälften morphologisch keine symmetrische Übereinstimmung auf. Das gilt insbesondere für die regionale Verteilung von Ovar- und Hodenbezirken.

Auf Grund der strukturellen Besonderheiten des Genitaltraktes interessierte wiederum die Frage nach dem Vorhandensein und der Beschaffenheit der androgenen Drüse. Ihre Existenz wurde bei allen mittleren Intersexen festgestellt. Vielfach ist das androgene Gewebe völlig normal entwickelt, wengleich dessen Volumen – soweit es

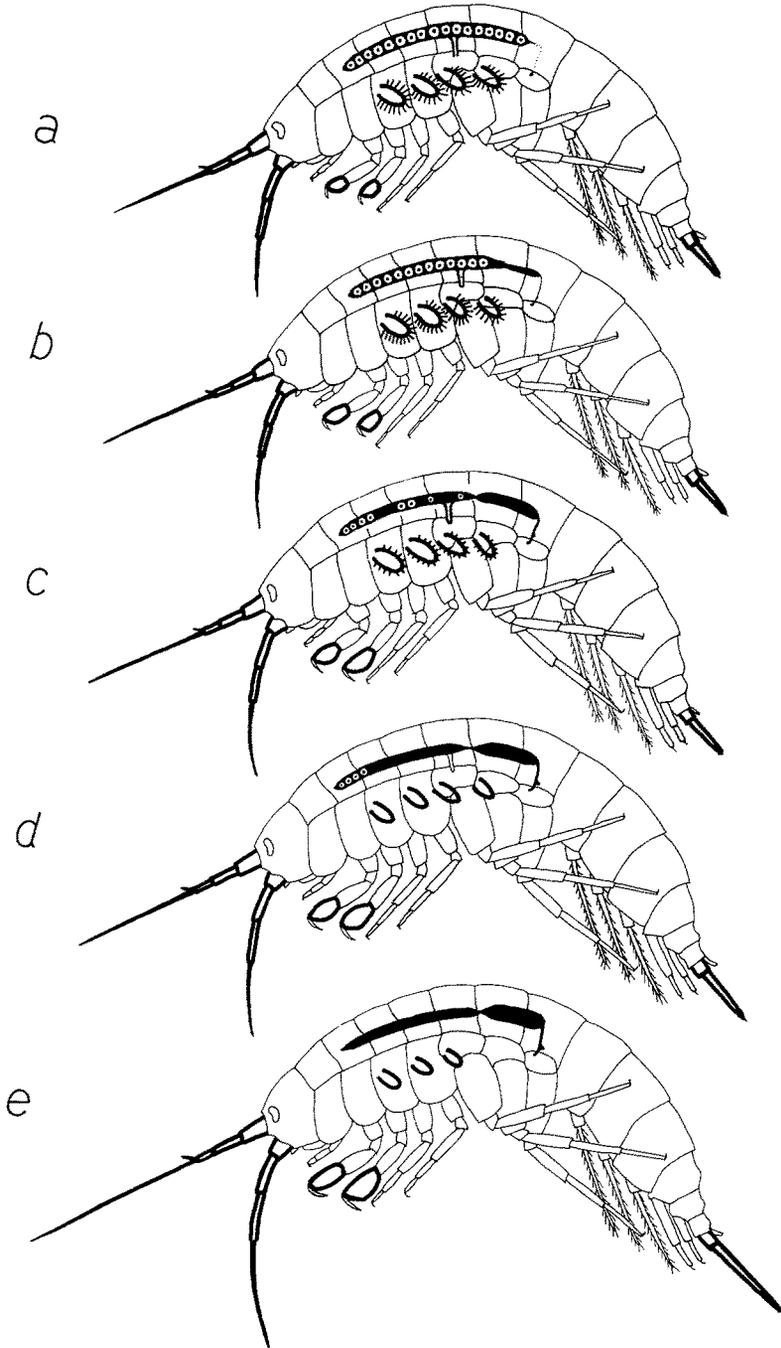


Abb. 8a bis e: Stufenreihe der intersexuellen Geschlechtsausprägung in halbschematischer Darstellung. Stark weiblicher Intersex (a), schwach weiblicher Intersex (b), mittlerer Intersex (c), schwach männlicher Intersex (d), stark männlicher Intersex (e)

sich anhand histologischer Präparate abschätzen läßt – reduziert zu sein scheint. Gelegentlich ist aber das Cytoplasma der Drüsenzellen auffallend stark vakuolisiert, und es liegt daher nahe, diesen Zustand mit einer Veränderung der hormonalen Aktivität in Zusammenhang zu bringen.

Zudem ist für die Erklärung der mannigfachen Abwandlungen des Genitaltraktes bedeutsam, daß der Strukturaspekt der beiden androgenen Drüsen eines Tieres unterschiedlich sein kann. Hat die androgene Drüse der einen Körperhälfte ein vakuolisiertes Aussehen oder ist sie lediglich als Anlage ausgebildet, dann sind die Geschlechtsorgane

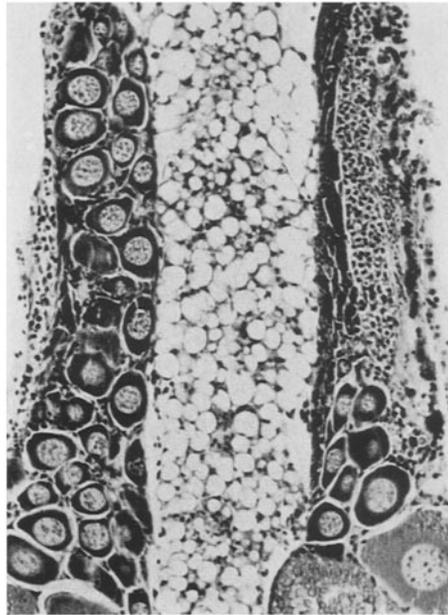


Abb. 9: Längsschnitt durch die Gonaden eines mittleren Intersexes. Links und rechts unten im Bild ovariales, rechts oben testikuläres Gewebe. 100 : 1 (Bouin, Hämalaun-Eosin)

dieser Seite stärker feminisiert. Aus diesem Befund läßt sich die Vorstellung herleiten, daß bei intersexueller Entwicklung die androgene Drüse primär die Differenzierung der ihr zugehörigen Körperhälfte in eine männliche Richtung determiniert.

Zweifelsohne dürfte der Verteilungsmodus und das räumliche Verhältnis von ovarialem zu testikulärem Gewebe im Verlauf eines längeren Zeitabschnitts Veränderungen unterliegen. Die Möglichkeit, den Strukturwechsel der Gonaden durch Beobachtung von außen zu verfolgen und anhand des Zustandes der sekundären Geschlechtsmerkmale zu erschließen, gelingt jedoch nur in unvollkommener Weise. Lediglich die gefüllten Vesicula seminalis, die durch die Cuticula weißlich hindurchschimmern, sind im allgemeinen zu erkennen, und auch das Auftreten dotterbeladener Oocyten ist anhand der dunkelbraunen Verfärbung der Gonade, zumindest bei jüngeren Tieren, wahrnehmbar.

## Schwach männliche Intersexe

Dieser Gruppe werden Intersexe zugeordnet, die habituell normalen ♂♂ ähneln (Abb. 8d). Schwach männliche Intersexe besitzen 4 Paar Oostegiten, welche dem Entwicklungsstadium e von Abbildung 6 entsprechen, hingegen niemals normale oder reduzierte Randborsten tragen. Die Gnathopoden haben ein intermediäres oder stärker männliches Aussehen, und ihr Wachstum bleibt gegenüber den Verhältnissen echter ♂♂ zurück. Nach Amputation regenerieren sie wiederum in intermediärer Form. Auch die Uropoden und 2. Antennen sind kürzer als bei normalgeschlechtlichen ♂♂. Calceoli treten zwar an den 2. Antennen auf, doch erscheinen sie erst im adulten Stadium.

Die Geschlechtsorgane sind beidseitig als Hoden angelegt und münden über Vesicula seminalis in Vasa deferentia. Letztere sind stets mit einer androgenen Drüse ausgestattet, an der sich strukturelle Abweichungen nicht mit Sicherheit ermitteln ließen.

Vorwiegend im vorderen Bereich der Gonade und meist nur auf eine Seite beschränkt, ist ein deutlich abgegrenzter Ovarbezirk nachweisbar. Dieser enthält einige kleinere und mittelgroße Oocyten, die jedoch nie das Stadium der Vitellogenese erreichen. Besteht zwischen der Ovar- und Hodenregion keine scharfe Sonderung, so können auch hier Spermatozyten und Oocyten aus dem Keimlager in unmittelbarer Nachbarschaft hervorgehen. Die Ausdehnung der Ovarzone erstreckt sich im allgemeinen auf ein, höchstens auf zwei Segmente.

Bemerkenswert ist ferner, daß am Hoden dieser Tiere die Oviduktanlage im 5. Segment erhalten bleibt. Sie persistiert auch an dem Hoden, der keine Oocyten enthält. Sie besteht aus einem dünnen epithelialen Kanal und reicht basal bis zum Sternum. Eine Schleimdrüse fehlt.

Über das Schicksal der Oocyten lassen sich keine näheren Aussagen machen. Wahrscheinlich degenerieren sie nach einer gewissen Zeit, da sie in der Gonade verbleiben, doch erfolgt sicherlich ein Nachschub durch Teilungen der Oogonien.

Der Zeitpunkt, zu dem eine intersexuelle Entwicklung äußerlich sichtbar wird, ließ sich anhand einiger Beobachtungen erfassen. Er kann einerseits frühzeitig festgelegt sein, erkennbar dadurch, daß neben den männlichen Genitalpapillen Oostegiten auftreten. Andererseits kann eine intersexuelle Differenzierung erst in einem späteren Stadium angebahnt werden, nachdem zunächst eine rein männliche Entwicklung stattgefunden hat. Die Umwandlung erfolgt vielfach vor Erreichen der Geschlechtsreife bei einer Länge von 9 bis 11 mm, in Ausnahmefällen aber erst bei einer Körpergröße von 16 bis 19 mm. Diese Individuen sind durch eine verzögerte oder zunächst fehlende Entwicklung der Calceoli charakterisiert.

## Stark männliche Intersexe

Den schwach männlichen Intersexen schließt sich die Gruppe der stark männlichen Intersexe an (Abb. 8e). Sie sind in bezug auf Körpergröße und Wachstum der Gnathopoden und Uropoden sowie des Calceolibesatzes an den 2. Antennen nicht von normalen ♂♂ zu unterscheiden. Lediglich die Existenz von Oostegiten an den Coxen der 2. bis 5. Pereiopoden rechtfertigt ihre Zuordnung zu den Intersexen. Die Oostegiten sind etwas kleiner als bei dem vorangehenden Typ und entsprechen meist dem Sta-

dium d der Abbildung 6. Zudem kann ihre Zahl reduziert sein, so daß im Extremfall nur eine Brutlamelle vorhanden ist.

Die Geschlechtsorgane zeigen keine Abweichungen gegenüber den Verhältnissen bei echten ♂♂. Testes und androgene Drüsen sind völlig normal ausgebildet. Die intersexuelle Natur dieser Tiere manifestiert sich also nur im äußeren Erscheinungsbild. Da die Oostegiten offenbar stets zusammen mit den männlichen Genitalpapillen nach dem 7. beziehungsweise 8. Häutungsstadium auftreten, ist ihr intersexueller Charakter frühzeitig festgelegt. Soweit sich anhand zahlreicher, kontinuierlich durchgeführter Beobachtungen beurteilen läßt, erfährt dieser im Verlauf des weiteren Lebensabschnittes keine Veränderungen. Auch eine spätere Verringerung oder Zunahme der Oostegitzahl konnte nicht registriert werden. Abgerissene Oostegiten werden hingegen regeneriert. Alle anderen Organe, die als männliche Geschlechtsmerkmale ausgebildet sind, wachsen nach Amputation in typisch männlicher Form nach.

Die Entstehung der stark männlichen Intersexe ist vermutlich dadurch bedingt, daß die Differenzierung des Hodens mit einer zeitlichen Verzögerung erfolgt und primär in den Gonaden wahrscheinlich entstehende Oocyten eine Zeitlang persistieren, so daß sie eine gewisse hormonale Wirkung entfalten können und damit die komplette oder partielle Ausbildung der Oostegiten induzieren.

## Biometrische Untersuchungen

### Längenwachstum

Über das Wachstum von *Gammarus duebeni* liegen Untersuchungen von LE ROUX (1933), KINNE (1953a) und einige Angaben von HYNES (1954) vor. LE ROUX hat das Wachstum bis zur Geschlechtsreife verfolgt und eine unterschiedliche Wachstumsgeschwindigkeit mit Beginn der sexuellen Differenzierung festgestellt. KINNE widmete sich insbesondere dem Lebenszyklus dieser Art und der Abhängigkeit des Wachstums von Temperatur, Salzgehalt und Ernährungsbedingungen. Die Befunde dieser Autoren sollen, soweit sie für die gegebene Problematik von Belang sind, kurz skizziert werden.

Nach LE ROUX haben frisch geschlüpfte Jungtiere eine Größe von 1,8 bis 1,9 mm. Bei einer Temperatur von 15°C und einer Salinität von 3 bis 4‰ wird die Geschlechtsreife nach 80 bis 90 Tagen erreicht. KINNE bestimmte die Größe der Jungtiere nach dem Schlüpfen mit ungefähr 2 mm und ermittelte bei einer Temperatur von 18°C bis 20°C und einer Salinität von 10‰ den Eintritt der Geschlechtsreife nach 150 bis 180 Tagen im weiblichen Geschlecht und nach 180 bis 220 Tagen im männlichen Geschlecht. Bei natürlichen Temperatur- und Lebensbedingungen wird die Geschlechtsreife in nahezu der gleichen Zeitspanne erreicht. Auch von HYNES wird der Eintritt der Geschlechtsreife mit 23 bis 30 Wochen bei 15°C bis 20°C datiert. Unter den genannten Verhältnissen beträgt die Lebensdauer der Tiere im Labor 275 Tage (♀), beziehungsweise 480 Tage (♂) und die Endgröße im Mittel 15 mm (♀) beziehungsweise 20 mm (♂) (KINNE 1953a); als maximale Endgrößen werden 18,4 mm (♀) beziehungsweise 24 bis 25 mm (♂) angegeben.

Das Vorhaben, die Wachstumsintensität der Intersexe zu messen, erforderte die

gleichzeitige Registrierung des Wachstums normaler ♀♀ und ♂♂, da ein Bezug auf frühere Angaben infolge der unterschiedlichen Aussagen von LE ROUX einerseits und KINNE und HYNES andererseits nicht sinnvoll erschien. Das Resultat dieser bei 15°C und 10‰ S. durchgeführten Messungen ist graphisch in den Wachstumskurven der Abbildung 10 wiedergegeben. Hierbei wurde die Länge als Entfernung der Vorderkante des Kopfes bis zur Basis des Telsons bei ausgestreckten Tieren bestimmt. Wie

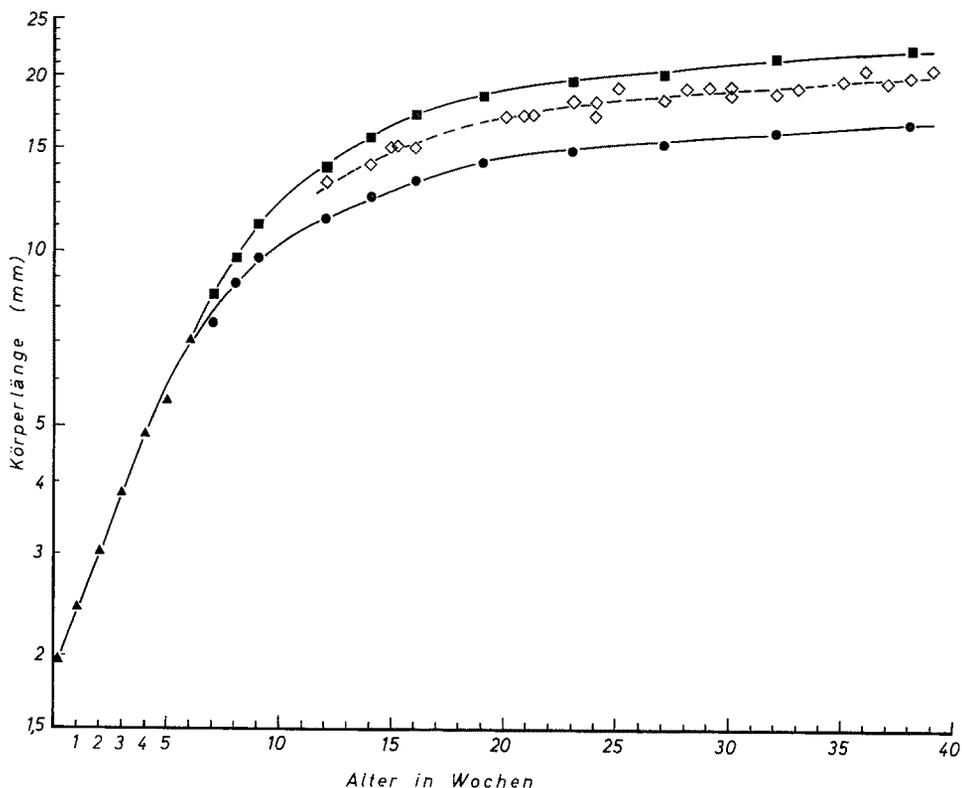


Abb. 10: Semilogarithmische Darstellung des Längenwachstums von äußerlich sexuell undifferenzierten Jungtieren (▲), ♀♀ (●), ♂♂ (■) und mittleren Intersexen (◇). Mit Ausnahme der Größenangaben für die mittleren Intersexe stellen die Daten Mittelwerte von 8-5 Einzelmessungen dar (T. 15°C, S. 10‰)

aus dem Kurvenverlauf ersichtlich, ist die Größenzunahme beider Geschlechter zunächst gleich. Nach etwa 6 Wochen setzt mit Beginn der äußeren sexuellen Differenzierung ein stärkeres Wachstum der ♂♂ ein. Die Geschlechtsreife wird im Mittel zwischen 90 und 100 Tagen erreicht, bei den ♀♀ mitunter sogar nach 2½ Monaten.

Ein Vergleich dieser Daten mit den Befunden der genannten Autoren ergibt eine weitgehende Übereinstimmung mit den Angaben von LE ROUX. Damit stellt sich die Frage, wodurch die Differenzen zu den Aussagen von KINNE und HYNES begründet werden können. Primär sind diese vermutlich auf gewisse Unterschiede der Kultur-

bedingungen zurückzuführen. Einen entscheidenden Einfluß haben die Ernährungsverhältnisse, wobei sich gezeigt hat, daß eine aus pflanzlichen und tierischen Bestandteilen zusammengesetzte Kost für ein optimales Wachstum der Flohkrebse notwendig ist (KINNE 1953a). Auch kann ein zu geringes Volumen der Kulturgefäße Wachstumsdepressionen bedingen, worauf TRAUT (1962) hingewiesen hat. Die Wirkung dieses „Raumfaktors“ bestätigte sich bei eigenen Zuchtversuchen. Für eine Erklärung der Wachstumsverzögerungen müssen unter Umständen auch genetische Ursachen in Betracht gezogen werden. Wie vielfach belegt werden konnte, ist die Wachstumsintensität in Inzuchtstämmen meistens reduziert. Eine Verlangsamung der Wachstumsgeschwindigkeit kann sich bereits in der zweiten Filialgeneration bemerkbar machen. Schließlich ist zu berücksichtigen, daß durch eine Temperatur von 18° bis 20° C das Optimum der Lebensbedingungen von *Gammarus duebeni* bereits limitiert wird; eine Überschreitung dieser Temperaturgrenze führt, wie KINNE (1953a) dargelegt hat, zu einer erheblichen Schwächung und zu erhöhter Mortalität der Tiere. Die Wachstumsintensität ist damit als eine außerordentlich variable Größe gekennzeichnet, deren präzise Erfassung in erster Linie das Vorhandensein optimaler und konstant bleibender Milieufaktoren voraussetzt.

Um das Wachstum der Intersexe in Beziehung zum Wachstum normalgeschlechtlicher Tiere zu setzen, wurde dieses bei Individuen verschiedenen Intersexualitätsgrades – soweit es sich ermöglichen ließ – über einen größeren Zeitraum fortlaufend registriert. Die hierbei gefundenen Verhältnisse bestätigen und ergänzen die Charakteristik der Intersexualitätstypen, welche zunächst nur nach morphologischen Gesichtspunkten aufgestellt wurde.

Die stark weiblichen Intersexe zeigen hinsichtlich ihrer Wachstumsgeschwindigkeit keine Abweichung gegenüber den ♀♀. Schwach weibliche Intersexe wachsen etwas schneller, doch konnte zufolge der wenigen Meßdaten kein zusammenhängendes Bild der Wachstumsintensität gewonnen werden. KINNE (1954) hat bei einzeln gehaltenen ♀♀, die ihre Ovipositionen eingestellt hatten, ebenfalls ein etwas beschleunigtes Wachstum festgestellt. Dieser Tatbestand dürfte sicherlich mit der Verringerung oder dem Ausfall des für die Eiproduktion erforderlichen Energieaufwands zusammenhängen. Einen nahezu intermediären Wachstumsverlauf zeigen die mittleren Intersexe. Ungeachtet der individuellen Schwankungen erscheint die Wachstumskurve dieser Intersexe der männlichen etwas genähert (Abb. 10). Ein einheitliches Bild bietet das Wachstum der schwach männlichen und stark männlichen Intersexe. Die Wachstumsintensität dieser Gruppen entspricht prinzipiell der echter ♂♂; nennenswerte Abweichungen konnten nicht verzeichnet werden.

Die bei den einzelnen Typen erreichte Maximalgröße ist unterschiedlich. Sie beträgt 19 bis 20 mm bei den stark weiblichen Intersexen, 20 bis 21 mm bei den schwach weiblichen Intersexen, ungefähr 21 mm bei den mittleren Intersexen und 24 bis 25 mm bei den schwach männlichen und stark männlichen Intersexen. In einem Fall wurde bei einem schwach männlich intersexuellen Tier sogar eine Endgröße von 26 mm gemessen. Diese Dimensionen werden jedoch nur unter optimalen Lebensbedingungen erreicht.

## Wachstum der Gnathopoden

Erste und zweite Gnathopoden sind als geschlechtsdimorphe Organe bereits an früherer Stelle kurz charakterisiert worden. Die spezifischen Unterschiede zwischen weiblichen und männlichen Tieren kommen in Größe, Form sowie Art der Bestachelung und Beborstung zum Ausdruck. Beim ♂ hat der Propodus des ersten Gnathopoden eine schlanke Form und ist entlang der Palma mit starken Kegelstacheln besetzt; beim ♀ sind Propodus und Dactylus relativ kleiner, und die Konturen der Palma sind konvex gebogen. Die Kegelstacheln haben eine geringere Größe, und ihre Zahl ist etwas reduziert. Die Geschlechtsunterschiede der zweiten Gnathopoden betreffen insbesondere die Größenrelationen von Propodus und Dactylus (Abb. 11).

Bei den Intersexen spiegeln Form und Größenverhältnisse der Gnathopoden die geschlechtliche Zwischenstellung graduell wider. Stark weibliche beziehungsweise stark männliche Intersexe zeigen keine Abweichungen gegenüber der normalen Gnathopodengestalt. Schwach weibliche, mittlere und schwach männliche Intersexe bilden jedoch nach Größe und Bestachelung intermediäre Gnathopoden aus (Abb. 11b–d).

Allerdings ist die Abstufung der Merkmale nicht in allen Fällen in derart charakteristischer Weise ausgeprägt, wie es Abbildung 11 veranschaulicht. Vor allem tritt mitunter eine Verschiebung der Größenrelationen bei schwach männlichen und mittleren Intersexen einerseits und schwach weiblichen und mittleren Intersexen andererseits auf. Die Größe des Propodus und Dactylus kann daher nicht als absolut zuverlässiges Kriterium für die Zuordnung zu einem bestimmten Intersexualitätstyp betrachtet werden.

Das geschlechtsdimorphe Wachstum der 1. und 2. Gnathopoden ist mit dem Vorgang der sexuellen Reifung unmittelbar korreliert und setzt bei einer Körperlänge von etwa 7,5 mm ein. Dieses Stadium entspricht zeitlich ungefähr dem Beginn der Differenzierung der sekundären Geschlechtsmerkmale.

Die Wachstumsgeschwindigkeit der Gnathopoden ist, wie Messungen der Propoduslänge belegen, für bestimmte Entwicklungsphasen gleichbleibend. Der funktionelle Zusammenhang zwischen Körperwachstum und Gnathopodenwachstum kann daher durch die Allometrieformel

$$y = b \cdot x^a$$

mathematisch wiedergegeben werden, die zur Analyse des Wachstums geschlechtsdimorpher Organe bei den Crustaceen vielfach angewandt worden ist (vgl. THEISSIER 1960). In dieser Gleichung ist  $y$  = Länge des Propodus und  $x$  = Körperlänge;  $b$  und  $a$  sind Konstanten;  $b$  gibt die Größe des Organs  $y$  an, wenn  $x = 1$  ist. Bedeutsam ist der allometrische Exponent  $a$ , der die Korrelation der Gnathopodengröße zur Körperlänge kennzeichnet. Logarithmiert stellt die Allometrieformel die Gleichung einer Geraden dar:

$$\log y = \log b + a \cdot \log x$$

Werden die Meßwerte in einem doppeltlogarithmisch unterteilten Koordinatensystem eingetragen, so gibt  $a$  den Tangens des Steigungswinkels der Geraden an. Mit  $\alpha$  wird die Größe des Winkels in Grad bezeichnet. Der Allometrieexponent  $a$  wird als Regressionskoeffizient der beiden Variablen  $\log y$  und  $\log x$  errechnet, wobei  $n$  = Anzahl der Wertpaare ist:

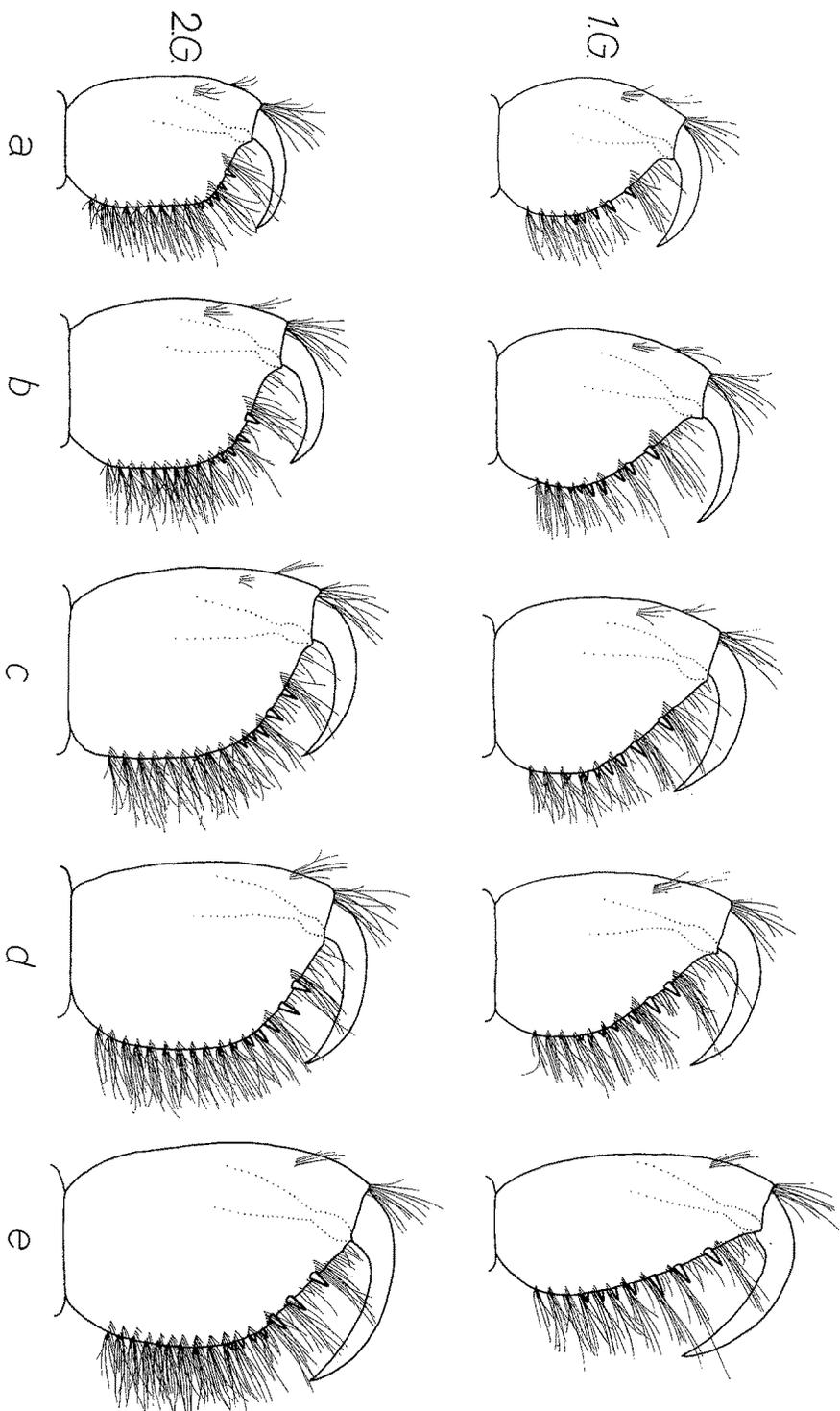


Abb. 11a bis e: Stufenreihe der Größenverhältnisse und Gestalt von Propodus und Dactylus der 1. und 2. Gnathopoden von ♀♀ beziehungsweise stark weiblichen Intersexen (a), schwach weiblichen Intersexen (b), mittleren Intersexen (c), schwach männlichen Intersexen (d), stark männlichen Intersexen (e) beziehungsweise ♂♂

$$a = \frac{\sum \log x \cdot y - \frac{\sum \log x \cdot \sum \log y}{n}}{\sum \log x^2 - \frac{(\sum \log x)^2}{n}}$$

Auf diesem Weg wurde anhand zahlreicher Meßdaten, auf denen die graphischen Darstellungen in Abbildung 12a und 12b basieren, der Exponent  $a$  für das Wachstum des Propodus der ersten und zweiten Gnathopoden ermittelt. Die Resultate der Berechnungen sind in Tabelle 1 zusammengefaßt.

Das Wachstum des Propodus beider Gnathopoden vollzieht sich in Etappen mit unterschiedlicher Wachstumsgeschwindigkeit, deren erste als postnatale Wachstumsphase (Längenbereich 1,9 bis 5,5 mm) nahezu isometrisch (proportional) zum Körperwachstum verläuft. In der folgenden, juvenilen Wachstumsphase (Längenbereich 5,5 bis 7,5 mm) erfolgt ein Umschlag zu stark positiver Allometrie, die im männlichen Geschlecht bis zur Erlangung der Geschlechtsreife in der puberalen Wachstumsphase (Längenbereich 7,5 bis 14 mm) erhalten bleibt. Im weiblichen Geschlecht knickt die Allometrie gerade in der puberalen Wachstumsphase (Längenbereich 8 bis 12,5 mm) etwas ab. Nach Eintritt der Geschlechtsreife hingegen verlangsamt sich in der postpuberalen Wachstumsphase (Längenbereich: ♀ 12,5 bis 19 mm, ♂ 14 bis 23 mm) die Längenzunahme des Propodus im Verhältnis zum Körperwachstum, so daß eine negativ allometrische Beziehung vorliegt.

Tabelle 1

Wachstumsallometrien des Propodus der 1. und 2. Gnathopoden

Wachstumsphasen (Körperlängen)		1. Gnathopod		2. Gnathopod	
		$a$	$\alpha$	$a$	$\alpha$
Jung- tiere	1,9– 5,5 mm	0,97	44,1 <sup>0</sup>	0,99	44,7 <sup>0</sup>
	5,5– 7,5 mm	1,46	55,6 <sup>0</sup>	1,55	57,2 <sup>0</sup>
♀	7,5–12,5 mm	1,02	45,6 <sup>0</sup>	1,07	46,9 <sup>0</sup>
	12,5–19 mm	0,65	33,0 <sup>0</sup>	0,64	32,6 <sup>0</sup>
♂	7,5–14 mm	1,46	55,6 <sup>0</sup>	1,55	57,2 <sup>0</sup>
	14 –23 mm	0,69	34,6 <sup>0</sup>	0,79	38,3 <sup>0</sup>

LE ROUX (1933) hat bereits früher die Allometrieexponenten des Gnathopodenwachstums berechnet, jedoch nur für den Größenbereich 1,8 bis 6 mm mit  $a = 1$  für den 1. Gnathopoden (1. G.) und  $a = 1,01$  (2. G.) sowie für 8 bis etwa 13 mm mit  $a = 0,68$  (1. G. ♀),  $a = 1,29$  (1. G. ♂),  $a = 0,78$  (2. G. ♀) und  $a = 1,43$  (2. G. ♂). Die Ergebnisse von LE ROUX differieren teilweise gegenüber den in Tabelle 1 niedergelegten Werten. Für diese Diskrepanz können verschiedene Faktoren verantwortlich sein. Es sei vor allem darauf hingewiesen, daß LE ROUX die Berechnung anhand einer geringeren Zahl von Wertepaaren durchgeführt hat und die Einteilung der Wachs-

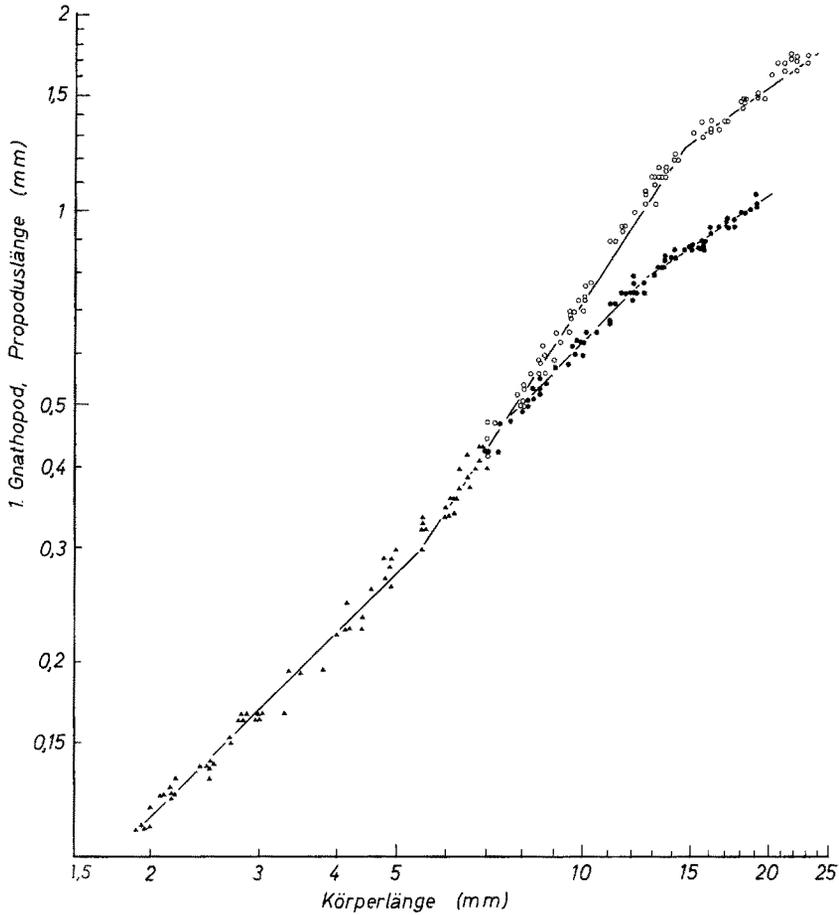


Abb. 12a: Relatives Wachstum des Propodus der 1. Gnathopoden als Funktion der Körperlänge: Jungtiere (▲), ♀♀ (●), ♂♂ (○)

tumsphasen nicht mit der, wie sie hier in präziserer Form vorgenommen wurde, voll übereinstimmt. Die Unterschiede der Exponenten für die puberale Wachstumsperiode ist möglicherweise durch Meßdaten von besonders frühzeitig geschlechtsreif gewordenen ♀♀ zu erklären, welche hier nicht einbezogen worden sind. Zudem ist zu berücksichtigen, daß die Größe des Exponenten in beträchtlichem Maße von stärker streuenden Wertepaaren im Bereich der Knickstellen der Allometrieggeraden beeinflusst wird, wodurch die für die Berechnung von  $a$  gewünschte Genauigkeit beeinträchtigt werden kann.

Dieser Sachverhalt bedingt auch gewisse Schwierigkeiten, das Wachstum des Propodus der schwach weiblichen und schwach männlichen sowie der mittleren Intersexe mathematisch darzustellen. Infolge der großen Streubreite der gemessenen Werte erscheint ein solcher Versuch nicht angebracht, zumal die Begrenzung dieser Allometrieggeraden im unteren Bereich nicht generell festgelegt werden kann. Der Anstiegswinkel

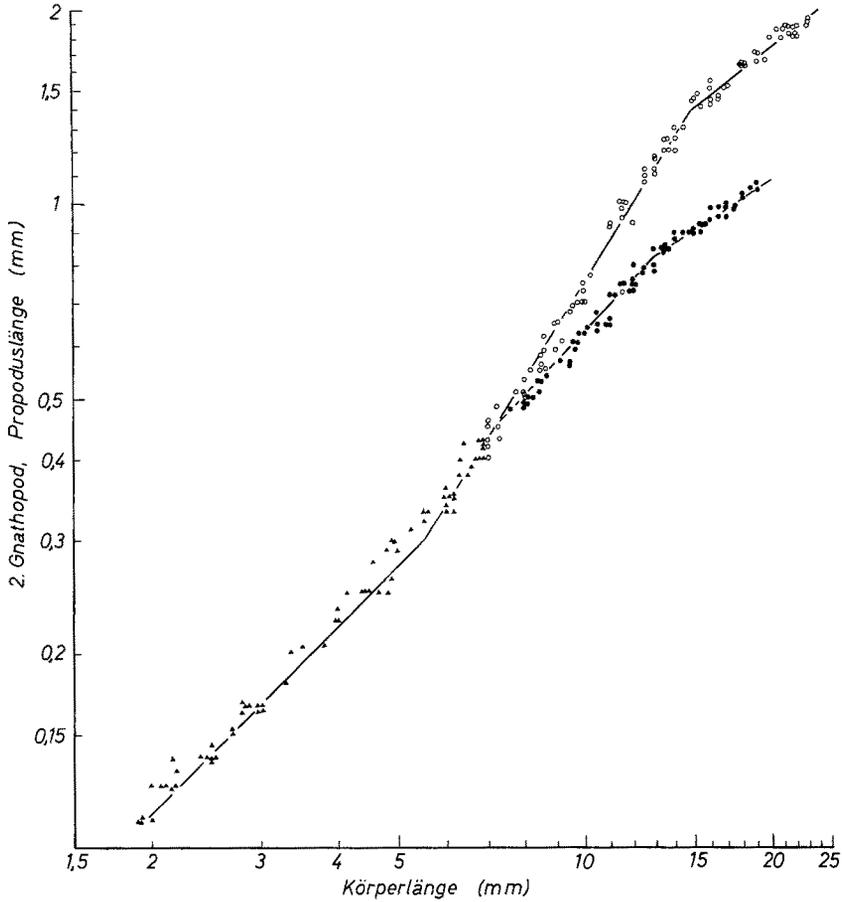


Abb. 12b: Relatives Wachstum des Propodus der 2. Gnathopoden als Funktion der Körperlänge. Symbole wie in Abbildung 12a

weicht jedoch von dem für die postpuberale Wachstumsphase geltenden Wert nicht wesentlich ab. Da die Größenrelationen dieser drei Typen zudem scharf voneinander abgegrenzt sind, werden sie nur in graphischer Darstellung wiedergegeben (Abb. 13a und b). Sie verdeutlicht wiederum die Zwischenstellung, die diese drei Typen zwischen normalen ♀♀ und ♂♂ einnehmen. Die relative Größenzunahme und die Proportionen des Propodus bei stark weiblichen und stark männlichen Intersexen entsprechen den Verhältnissen, wie sie für die ♀♀ beziehungsweise ♂♂ gelten.

Unter den sekundären Geschlechtsmerkmalen können außer den Gnathopoden auch noch andere Kriterien für die Charakterisierung des Intersexualitätsgrades herangezogen werden. Zu diesen gehören die Größenunterschiede der 1. und 2. Antennen und die Länge des Außenastes der 3. Uropoden (vgl. Abb. 8a bis e). Da jedoch anhand dieser Organe eine exakte Abgrenzung der einzelnen Intersexualitätstypen nicht vorgenommen werden kann, wurde auf ihre metrische Analyse verzichtet.

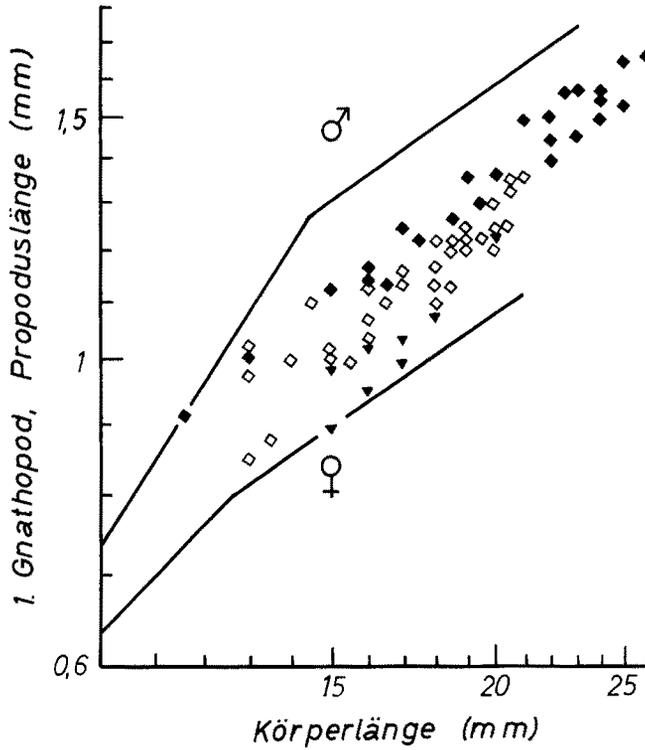


Abb. 13a: Relatives Wachstum des Propodus der 1. Gnathopoden als Funktion der Körperlänge bei Intersexen: schwach weibliche Intersexe (▼), mittlere Intersexe (◇), schwach männliche Intersexe (◆)

### Sexualbiologisches Verhalten

Wie bei allen Gammariden geht auch bei *Gammarus duebeni* der eigentlichen Kopulation eine Präkopula voraus. Das ♂ ergreift ein paarungsbereites ♀ und bleibt mit diesem in der sogenannten Reiterstellung bis kurz nach der Häutung vereinigt. Hierbei hakt sich das ♂ mit dem Dactylus des 1. Gnathopoden unmittelbar hinter dem Kopf des ♀ dorsal ein, während der Dactylus des 2. Gnathopoden zwischen dem 5. und 6. Segment verankert wird. Vermutlich wird durch einen vom ♀ abgegebenen Sexuallockstoff das Präkopulationsverhalten des ♂ ausgelöst, wodurch auch das Zusammenfinden der Geschlechtspartner begünstigt zu werden scheint. Die Dauer der Präkopula ist, wie HEINZE (1932) für *Gammarus pulex* und *Carinogammarus roeselii* und KINNE (1953a) für *Gammarus duebeni* nachgewiesen haben, temperaturabhängig. Sie beträgt nach den Angaben von KINNE und in Übereinstimmung mit eigenen Beobachtungen bei 15°C durchschnittlich 4 bis 7 Tage. Gelegentlich zu verzeichnende Unterschiede in bezug auf Zeitpunkt und Dauer der Präkopula dürften mit einem abweichenden physiologischen Zustand der ♂♂ in Zusammenhang zu bringen sein.

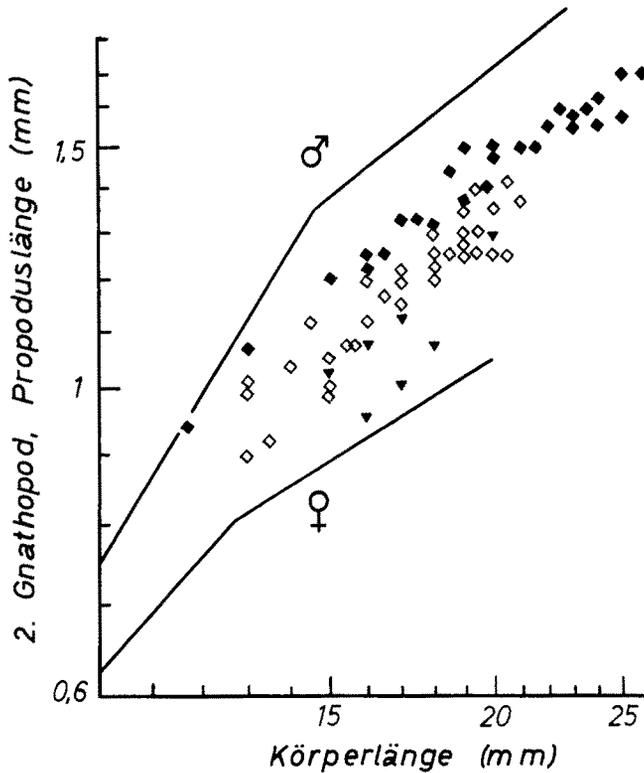


Abb. 13b: Relatives Wachstum des Propodus der 2. Gnathopoden als Funktion der Körperlänge bei Intersexen. Symbole wie in Abbildung 13a

Wie bereits erwähnt, treten bei den stark weiblichen Intersexen keine Störungen im Fortpflanzungsverhalten auf. Sie werden von den ♂♂ wie normale ♀♀ präkopuliert; auch ist ihre Fertilität nicht eingeschränkt. Bei den schwach weiblichen Intersexen kann eine Eiablage nicht erfolgen, da die Ovidukte basal geschlossen bleiben. Dennoch werden sie von ♂♂ präkopuliert.

Schwach männliche und stark männliche Intersexe weichen in ihrem Verhaltensmodus nicht von normalen ♂♂ ab. Bei ersteren tritt zuweilen Sterilität oder geschlechtlich neutrales Verhalten auf, doch sind bei den stark männlichen Intersexen generell Kopulationsvermögen und sexuelle Appetenz nicht reduziert. Echte ♂♂ zeigen keine Ansätze, mit männlichen Intersexen zu präkopulieren.

Ein außergewöhnliches Verhalten konnte bei der Mehrzahl der mittleren Intersexe beobachtet werden. Abgesehen von einigen Fällen völliger geschlechtlicher Indifferenz wurden diese in Gegenwart von ♂♂ vor der Häutung als „♀♀“ präkopuliert. Waren jedoch die ♂♂ entfernt und ♀♀ zugesellt, so wurden diese vor der Häutung oft in Reiterstellung umhergetragen. Dies geschah selbst dann, wenn die Oostegiten der Intersexe mit Randborsten versehen waren. Sofern sich die Intersexe als „♂♂“ verhielten, konnten die Partner leicht getrennt werden. Infolge der geringeren Größe sind die Gnathopoden für diesen Zweck funktionell auch weniger geeignet. Außer-

dem werden die 2. Gnathopoden vielfach nicht, wie es im Normalfall geschieht, hinter dem 5. Segment eingehakt. Zudem scheint die sexuelle Affinität der Tiere zu den ♀♀ geringer zu sein, da die Präkopula oft nur zwei oder drei Tage andauert. In der Regel werden keine Spermatozoen in den Brutraum ausgestoßen; lediglich zwei Intersexe dieses Typus waren fertil und besamten die Eier normaler Weibchen. Mehrere Tiere wurden über einen längeren Zeitraum in der geschilderten Weise getestet, wobei sich keine Veränderung des sexuell ambivalenten Verhaltens zeigte.

Mit diesem Befund wird der geschlechtlich intermediäre Charakter und die bisexuelle Potenz dieses Intersexualitätstyps auch verhaltensphysiologisch eindrucksvoll bestätigt. Die geschilderten Besonderheiten des fortpflanzungsbiologischen Verhaltens sind als eine Erscheinung von relativer Sexualität zu verstehen. Eine Parallele zu dem geschlechtlich ambivalenten Verhalten der Intersexe von *Gammarus duebeni* bilden die Gameten zahlreicher Protisten, die trotz bipolarer Differenzierung sich gegenüber einem weiblich reagierenden Gameten als männlich, einem stärker männlichen Gameten gegenüber jedoch als weiblich erweisen können und umgekehrt (vgl. HARTMANN 1956). Dieses Verhalten beruht auf einem unterschiedlichen Stärkeverhältnis der weiblich und männlich bestimmenden Geschlechtsfaktoren.

### Häutungsfrequenz

Der Lebenszyklus der Krebse wird entscheidend von den periodisch ablaufenden Häutungen des Außenskeletts beherrscht, mit denen das Wachstum eng verknüpft ist. Das Häutungsgeschehen unterliegt einem System hormonaler Steuerungsvorgänge, deren Erforschung bei den Dekapoden bisher am weitesten vorangetrieben werden konnte (vgl. PASSANO 1960, KURUP 1963). Neben der Wirkung hormonaler Faktoren ist der Häutungsablauf in starkem Maß auch von Umweltfaktoren abhängig, wobei endogene und exogene Einflüsse eng miteinander verflochten sein können.

Mit der Häutungsfrequenz von *Gammarus duebeni* und ihrer Beziehung zu Alter, Temperatur, Salinität und der Gegenwart von Artgenossen hat sich KINNE (1953b) eingehend befaßt. Aus seinen Untersuchungen geht unter anderem hervor, daß bei adulten, fortpflanzungsaktiven Tieren geschlechtsgebundene Unterschiede bestehen, indem die ♂♂ beträchtlich längere Häutungsintervalle als die ♀♀ aufweisen. Es ergab sich daher die naheliegende Frage, welche Stellung die intersexuellen Zwischenformen bezüglich ihrer Häutungsfrequenz einnehmen. Die Länge der Häutungsintervalle steht in direkter Abhängigkeit zur Temperatur und zum Alter. Bis zum Erreichen der Geschlechtsreife nach der 13. beziehungsweise 14. Häutung verlängern sich die Intervalle mit gewissen geschlechtsbedingten Unterschieden mehr oder weniger kontinuierlich. Während der Reproduktionsphase stabilisieren sie sich, und es bestehen, wie KINNE (1953b) ermittelt hat, in diesem Stadium keine Beziehungen zur Körpergröße. Eine Ausnahme bilden jene Tiere, die ihre normale Lebensdauer überschritten haben und bei denen eine gewisse Zunahme der Intervalllänge zu verzeichnen ist. Die Feststellung einer weitgehenden zeitlichen Konstanz der Häutungsperioden konnte nur für die ♀♀ vollauf bestätigt werden; bei den ♂♂ ist jedoch eine gewisse Einschränkung vorzunehmen, da sich anhand der Auswertungen zeigte, daß eine definitive Periodenlänge of-

fenbar gar nicht erreicht wird, sondern die Häutungsfrequenz sich erst bei einer Körpergröße von ungefähr 20 mm um einen Endwert einpendelt. Diese Beobachtungen konnten allerdings nicht auf eine individuelle Variabilität zurückgeführt werden, welche sich im männlichen Geschlecht stärker als im weiblichen Geschlecht bemerkbar machte. Vielmehr basieren diese divergierenden Befunde wahrscheinlich auf den unterschiedlichen Temperaturbedingungen, denen die Gammariden ausgesetzt waren. Die von KINNE untersuchten Flohkrebse lebten unter wechselnden Temperaturbedingungen, welche etwa dem natürlichen jahreszeitlichen Temperaturgang entsprachen. Als Bezugsgrößen dienten die ermittelten Durchschnittstemperaturen. Die hier dargestellten Ergebnisse beruhen hingegen auf Versuchen, die unter konstant eingehaltenen Temperatur- und Lichtbedingungen (15°C und Normaltag) durchgeführt wurden. Die Bedeutung fluktuierender Temperaturverhältnisse für die Länge der Häutungsintervalle wird noch durch einen anderen Tatbestand hervorgehoben. Während aus den Angaben von KINNE (1953b, Abb. 2) Durchschnittswerte von 25 Tagen (♀♀) und von 43 Tagen (♂♂) bei 15°C ermittelt wurden, betragen nach eigenen Befunden die Häutungsintervalle bei der gleichen Temperatur im Mittel 21 bis 22 Tage (♀♀) und 34 bis 42 Tage (♂♂). Eine Deutung dieser Diskrepanz ist wahrscheinlich darin zu suchen, daß die Temperaturkonstanz zur Ausbildung eines besonderen Adaptationszustandes geführt hat. Dieses Resultat beweist die Modifizierbarkeit des physiologischen Leistungsvermögens bei *Gammarus duebeni* durch qualitativ unterschiedliche Temperaturbedingungen, wie es durch die Häutungsfrequenz erfaßt werden kann.

Eine gleichsinnig verlaufende Regulation der Häutungsfrequenz im Sinne einer relativen Verkürzung konnte auch bei ♀♀ beobachtet werden, die ebenfalls unter konstant gehaltenen Temperaturen von 12°C und 8°C lebten. Über die entsprechenden Verhältnisse im männlichen Geschlecht lassen sich auf Grund des unzureichenden Zahlenmaterials vorerst keine Aussagen machen.

Merkwürdigerweise zeigen während ihres ganzen Lebens an hohe Temperaturen angepaßte Tiere (19° bis 20°C) ein entgegengesetztes Verhalten. Wie KINNE (1953b) festgestellt hat, kommt es bei diesen in beiden Geschlechtern zu einer relativen Verlängerung der Häutungsfrequenz gegenüber den unter fluktuierenden Temperaturen gehaltenen Tieren. Dieses paradoxe Phänomen kann ohne weitere experimentelle Bearbeitung vorläufig noch nicht ausreichend interpretiert werden. Die hier deutlich werdende Verlangsamung der physiologischen Prozesse geht mit der relativen Verzögerung der Wachstumsvorgänge einher, die sich aus der Gegenüberstellung der Werte für das Längenwachstum (bei 18° bis 20° C) von KINNE (1953a) und der eigenen Daten (für 15°C) ergeben. Für eine Erklärung dieses Sachverhalts müssen die gleichen Faktoren als ursächlich in Betracht gezogen werden, die bei der Erörterung der unterschiedlichen Befunde für das Längenwachstum diskutiert worden sind. Vermutlich ist jedoch von wesentlicher Bedeutung, daß bei 19° bis 20° C die Temperaturgrenze des optimalen Lebensbereiches von *Gammarus duebeni* erreicht ist, womit die Herausbildung dieses besonderen Adaptationstypes in einem kausalen Zusammenhang stehen dürfte.

Bei der Untersuchung der Häutungsfrequenz der Intersexe wurden diese Aspekte eines unterschiedlichen Temperatureinflusses ausgeklammert. Alle gewonnenen Daten beziehen sich auf Tiere, welche bei konstanter Photophase langfristig an 15°C adaptiert waren und keine Verletzungen aufwiesen. Ferner muß vorausgeschickt werden,

daß sich die ermittelten Häutungsintervalle der weiblichen und teilweise der mittleren Intersexe stets auf mit normalen ♂♂ verpaarte Tiere bezieht. Wie KINNE (1953b) nachgewiesen hat, nehmen die Häutungsintervalle isoliert lebender ♀♀ allmählich zu, und die Ovipositionen werden eingestellt. Ihre Häutungsfrequenzen werden hingegen nach Zusetzen eines ♂ wieder normalisiert. Die Bedeutung der Präkopulation für die Häutungsfrequenz und der eigentlichen Kopulation für die Eiablage wurde durch Versuche mit ejakulationsunfähig gemachten ♂♂ analysiert (KINNE 1954). Auslösend für die Oviposition nach erfolgter Häutung ist die Spermaübertragung in das Marsupium während der Begattung. Mit ejakulationsunfähigen ♂♂ zusammenlebende ♀♀ legen keine oder nur sehr wenige Eier ab. Über den Einfluß der Präkopula auf die Häutungsfrequenz der ♀♀ haben weitere Experimente Aufschluß gebracht. Die Gegenwart steriler, jedoch präkopulationsbereiter ♂♂ führt zu einer nur geringfügigen Verlängerung der Häutungsintervalle. Werden fernerhin ♀♀, die längere Zeit isoliert waren, von sterilen ♂♂ präkopuliert, so tritt eine weitgehende Normalisierung der Häutungsfrequenz ein. Nach KINNE (1954) ist der entscheidende Faktor für die Dauer einer Zwischenhäutungsperiode vermutlich an die Kopulationshandlung selbst gebunden, wobei der Spermaübertragung nur eine untergeordnete Bedeutung zukommen soll.

Tabelle 2a  
Häutungsfrequenzen der Intersexe

Intersexualitätstyp	Tier Nr.	Länge (mm)	Häutungsintervalle (Tage)								
Stark weibliche Intersexe	569	12–16,5	20	21	21	22	21	20	21		
	571	15–18	21	22	22	22	23	23	22		
Schwach weibliche Intersexe	522	14–16	22	26	23						
	544	19–20,5	25	27	26						
Schwach männliche Intersexe	396	22–25	26	26	27	27	30				
	540	17–24	21	23	29	29	27	28			
	555	19–24	26	27	28	28	31	29	28		
Stark männliche Intersexe	315	20–23	30	38	37	39					
	531	19–22	30	31	35	36					

Diese Befunde mußten zunächst vorangestellt werden, da sie auch für das Häutungsgeschehen der Intersexe bedeutungsvoll sind. Bezüglich der Häutungsfrequenz zeigen stark weibliche Intersexe mit durchschnittlich 21 bis 22 Tagen keine Abweichung gegenüber normalen ♀♀. Die in Tabelle 2a zusammengestellten Daten sind repräsentativ für eine Vielzahl gleicher Beobachtungen. Lediglich gegen Lebensende kann eine Verlängerung um einige Tage auftreten.

Bei schwach weiblichen Intersexen liegen weniger einheitliche Verhältnisse vor. Die Häutungsfrequenz entspricht nach Erscheinen der Oostegitborsten mit etwa 21 bis 22 Tagen der bei ♀♀ realisierten Norm. Nach einigen Häutungsperioden stellt sich hingegen – trotz der Anwesenheit präkopulierender ♂♂ – eine Verlängerung bis zu ungefähr 26 Tagen ein. Leider liegen für diesen selten vorkommenden Typ keine kontinuierlichen Beobachtungen vor, welche die gesamte Schwankungsbreite der Häutungsintervalle zu erfassen ermöglicht hätten.

Eine Sonderstellung nehmen wiederum die mittleren Intersexe ein. In Tabelle 2b sind die Ergebnisse mehrerer Beobachtungen zusammengefaßt. Neben der Häutungsfrequenz in Tagen sind die Größenmaße der Tiere (Längenzunahme während der Versuchszeit), der Zustand der Randborsten an den Oostegiten und die Gegenwart eines weiblichen oder männlichen Geschlechtspartners eingetragen. Intermediärer oder reduzierter Borstenbesatz an den Oostegiten der Intersexe ist mit (+), normaler oder fehlender mit + beziehungsweise — gekennzeichnet. Außerdem sind in dieser Zusammenstellung einige verhaltensphysiologische Befunde niedergelegt. Der Vermerk über die

Tabelle 2b  
Häutungsfrequenzen mittlerer Intersexe (Erklärung im Text)

Tier Nr.	Länge (mm)	Häutungsintervalle (Tage)	Partner	Verhalten	Oostegitborsten
557	18–20,5	20	♀		—
		20	♀		—
		22	♀		—
		24	♀		—
		27			+
					(+)
537	17–19,5	~ 27	♀	P	(+)
		27	♀	P	(+)
		~ 30	♂	P	(+)
		23			(+)
					—
562	18,5–20	~ 25	♀	P	—
		~ 25	♀	P	—
		18	♂	P	(+)
		22			(+)
					(+)
568	17–20	22	♀	P	+
		23	♀	P	+
		27	♂	P	+
		22	♂	P	+
		~ 23	♀	P	+
					+

Tabelle 2b  
(Fortsetzung)

Tier Nr.	Länge (mm)	Häutungsintervalle (Tage)	Partner	Verhalten	Oostegitborsten
541	16-20,5	19	♂		—
		22	♀		—
		26	♀		—
		28	♂	P	—
		21	♂	P	—
		21	♂	P	—
559	16-19,5	24	♂	P	—
		24	♂	P	+
		~ 24	♀	P	(+)
		~ 30	♀	P	+
		~ 30	♀	P	(+)
		~ 30			(+)
577	16-21	23	♀		+
		24	♂	P	+
		21	♂	P	+
		~ 21			(+)
		23	♀		+
		28	♀		+
		29	♂	P	+
					+

Anwesenheit eines ♀ oder ♂ ist durch die Angabe der Präkopulationsbereitschaft (P) ergänzt worden, woraus das Präkopulationsverhalten der Intersexe als „♀“ oder „♂“ hervorgeht.

Wie ersichtlich, ist die Länge der Häutungsperioden nicht einheitlich, sondern nimmt mit dem Alter etwas zu. Sie schwankt um 20 bis 22 Tage bei jüngeren Tieren und steigt bis zu etwa 30 Tagen bei älteren Tieren, sofern die Intersexe isoliert sind oder mit ♀♀ zusammengehalten werden. Eine Präkopulationsbereitschaft gegenüber ♀♀ hat keinen direkten Einfluß auf die Länge einer Zwischenhäutungsphase. Entscheidende Bedeutung hat jedoch eine Präkopulation durch ein ♂. In allen untersuchten

Fällen trat nach vollzogener Präkopula eine Verkürzung des nächstfolgenden Häutungsintervalls auf etwa 21 bis 23 Tage ein. Bei Tier Nr. 562 hat sich ausnahmsweise die Verkürzung schon in jener Zwischenhäutungsphase ausgewirkt, während der ein ♂ zugesetzt wurde. Damit ist auch für den Typ der mittleren Intersexe erwiesen, daß durch die Präkopulation eines ♂ eine Regulation der Häutungsfrequenz erfolgt. Offensichtlich ist diese Wirkung primär auf den mechanischen Reiz der Reiterstellung zurückzuführen, bei der sich auch häufig Verletzungen des weiblichen Partners einstellen. Spermaübertragungen von seiten des ♂ in das Marsupium der Intersexe, sofern dieses ausgebildet ist, werden zwar auch vollzogen, doch bleibt eine Oviposition aus anatomischen Gründen ausgeschlossen. Die Reiterstellung wird auch dann von den ♂♂ ausgeübt, wenn die Intersexe keine Oostegitborsten tragen oder nach der Häutung ausbilden. Eine Beziehung zwischen Häutungsfrequenz und dem Fehlen beziehungsweise Vorhandensein der Oostegitborsten ist nicht nachweisbar.

Auch bei den schwach männlichen Intersexen unterliegt die Länge der Zwischenhäutungsperioden keiner strengen Norm. Wie Tabelle 2a zeigt, existieren zwar individuelle Unterschiede, doch wird mit Werten von 26 bis 31 Tagen durchaus eine Mittelstellung zwischen weiblichen und männlichen Tieren erreicht. Eine größere Konstanz der Häutungsfrequenzen tritt erst bei einer Körperlänge von ungefähr 20 mm ein, wengleich eine spätere geringfügige Verlängerung der Intervalle oft zu verzeichnen ist. Die Gegenwart eines ♀ hat auf den Häutungsablauf keinen Einfluß.

Die stark männlichen Intersexe gleichen bezüglich der Häutungsfrequenzen völlig den normalen ♂♂. In beiden Gruppen kommen nach Erreichen einer Körperlänge von etwa 20 mm annähernd definitive Endwerte zustande, die bei Berücksichtigung der auch hier zutage tretenden individuellen Unterschiede im Mittel zwischen 34 und 42 Tagen schwanken. Die Häutungsfrequenz wird in beiden Fällen durch die Anwesenheit eines ♀ nicht modifiziert.

### Häufigkeit der Intersexe

In Ergänzung zu den obigen Ausführungen seien noch einige Angaben über die Häufigkeit des Auftretens von Intersexen bei *Gammarus duebeni* gemacht. Von der in der Zeit von 1963 bis 1965 untersuchten Population im Elbemündungsgebiet wurden mehrere über die einzelnen Jahreszeiten verteilte Proben eingebracht und insgesamt 1624 Tiere gefangen. Das Geschlechtsverhältnis betrug 727 ♀♀ : 889 ♂♂. Die Intersexe waren mit 8 Tieren vertreten; dies entspricht einem Anteil an der Gesamtpopulation von ungefähr 0,5%. TRAUT (1962) hat in demselben Fanggebiet in den Jahren 1957 und 1960 unter 469 eingesammelten Tieren 2 Intersexe gefunden. Im „Kleinen Kiel“, einem innerhalb der Stadt Kiel gelegenen Fundort, wurden von ihm im nahezu gleichen Zeitraum 432 Flohkrebse gefangen; Intersexe traten jedoch nicht auf. KINNE (1952) hatte in demselben Biotop unter 5503 Tieren, die 1950 und 1951 eingebracht wurden, Intersexe ebenfalls nicht gefunden. Aus den Angaben von HYNES (1954) ist zu entnehmen, daß in den von ihm 1949 und 1950 untersuchten Populationen auf Isle of Man nur in einem Biotop (Port Erin stream) unter mehr als 6500 Tieren 4 Intersexe, und zwar offensichtlich männliche Intersexe, vorkamen, während unter mehr als

7800 ausgezählten Individuen eines anderen Lebensraumes (Gansev beach) Intersexe fehlten. Der Vergleich von Fangproben verschiedener Provenienz zeigt also, daß die Intersexe nur in äußerst geringer Zahl innerhalb natürlicher Populationen vorkommen, ja, in einzelnen Habitaten völlig zu fehlen scheinen.

Demgegenüber kann in Laborzuchten der Anteil zwischengeschlechtlicher Individuen beträchtlich höher als in Freilandpopulationen sein. TRAUT (1962) hatte im Rahmen seiner Untersuchungen über die Geschlechtsvererbung bei *Gammarus duebeni* bestimmte Stämme selektiert, welche im Modus der Geschlechtsvererbung differierten, und besonders in einer Linie ein vermehrtes Auftreten von Intersexen beobachtet. Eine Erhöhung der Rate intersexueller Formen wurde auch in bestimmten Stämmen eigener Zuchten festgestellt. So ist die Analyse der Intersexualitätserscheinungen, wie sie hier vorgenommen wurde, erst durch das gehäufte Entstehen von Intersexen in einigen Stämmen möglich geworden. Der Anteil der Intersexe kann unter Umständen 10% und mehr innerhalb der Nachkommenschaft bestimmter Sippen betragen. Er schwankt nicht nur von Wurf zu Wurf, sondern auch innerhalb der zur Zucht verwandten Paare gleicher Herkunft.

Die relative Häufigkeit der einzelnen Intersexualitätstypen ist ebenfalls variabel, doch dominieren vor allen anderen Typen die stark weiblichen Intersexe. Abgesehen von den ziemlich seltenen schwach weiblichen Intersexen kommen die anderen drei Typen in nahezu gleicher Häufigkeit vor.

### Physiologische und genetische Bedingungen der Intersexualität

Die Analyse der Intersexualitätserscheinungen bei *Gammarus duebeni* konzentrierte sich primär auf die Erfassung der verschiedenen intersexuellen Zwischenstufen und ihrer morphologischen Beschreibung. In diesem Zusammenhang wurde dem Vorkommen und dem Zustand der androgenen Drüse besondere Aufmerksamkeit geschenkt, da auf Grund der Kenntnisse über die hormonale Regulation der Geschlechtsfunktion bei Amphipoden mit einer Störung der endokrinen Vorgänge gerechnet werden muß. Bevor dieser Fragenkomplex erörtert wird, sollen noch einige Gesichtspunkte zur Differenzierung des Genitalapparates behandelt werden.

Wie dargelegt wurde, sind bei den Jungtieren Genitalstrukturen sowohl des weiblichen als auch des männlichen Geschlechts vorgebildet. Auch bei *Orchestia cavimana* (GRAF 1958), *Orchestia gammarella* und *Orchestia mediterranea* (CHARNIAUX-COTTON 1959) werden postembryonal weibliche wie männliche abführende Geschlechtswege in beiden Geschlechtern angelegt. Dieser Tatbestand ist als ein eindeutiger Beweis für das Vorliegen einer bisexuellen Potenz anzusehen. Die Entwicklung wird in männliche Richtung gelenkt, wenn sich die androgene Drüse differenziert. Bei weiblich determinierten Tieren ist die androgene Drüse zwar auch als Anlage vorhanden, doch unterbleibt eine Differenzierung. Diese für *Gammarus duebeni* getroffene Feststellung einer von der Ausbildung der androgenen Drüse abhängigen alternativen Entwicklung entspricht prinzipiell den bei *Orchestia* gewonnenen Ergebnissen. CHARNIAUX-COTTON (1959, 1962a) nimmt auf Grund verschiedener experimenteller Befunde eine Selbst-

differenzierung des Ovars an, die nicht hormonell gesteuert wird; bei Fehlen des androgenen Hormons bildet sich die Gonade daher stets zu einem Ovar aus. Für diese Vorstellung liegen einige indirekte Beweise vor, auf die an anderer Stelle noch eingegangen wird.

Die physiologische Bedeutung der androgenen Drüse für die Geschlechtsdifferenzierung ist durch Transplantationsversuche erstmalig an *Orchestia gammarella* erkannt worden. CHARNIAUX-COTTON (1954, 1955, 1956, 1957a) führte den Nachweis, daß weibliche Tiere durch Implantation der androgenen Drüse maskulinisiert werden können. Im Verlauf der darauffolgenden Häutungen vollzieht sich eine Umwandlung der primären und sekundären Geschlechtscharaktere von weiblicher in männlicher Richtung, welche mit einer Änderung des Sexualverhaltens einhergeht.

Um die hormonale Funktion der androgenen Drüse bei *Gammarus duebeni* zu prüfen, wurden – anknüpfend an die Untersuchungen von CHARNIAUX-COTTON – entsprechende Transplantationsversuche an weiblichen Tieren vorgenommen. Die Resultate dieser Experimente werden nachfolgend summarisch geschildert.

Nach Übertragung von einer oder zwei androgenen Drüsen in das 6. Pereionsegment geschlechtsreifer Weibchen setzt auch bei dieser Art eine sukzessive Vermännlichung ein. Zunächst verschwinden nach ein oder zwei Häutungsintervallen die Randborsten an den Oostegiten. Die Reduktion der Randborsten ist unmittelbar mit der Einstellung der Wachstumsvorgänge der Oocyten verbunden. In der Gonade beginnt eine Transformation des ovarialen zu testikulärem Gewebe. Gleichzeitig erfolgt ein stärkeres Wachstum der Gnathopoden und Uropoden, welche im Verlauf von etwa fünf Häutungsschritten eine typisch männliche Form annehmen. Die Oostegiten verschwinden allerdings nicht, sondern bleiben im juvenilen, unborsteten Zustand erhalten, so daß die maskulinisierten Tiere stark männlichen Intersexen gleichen. Obgleich sie bereits nach der 3. postoperativen Häutung mit normalen ♀♀ präkopolieren können, werden sie nicht geschlechtstüchtig. Eine Herausbildung der Penispapillen konnte hingegen nicht beobachtet werden.

Eine Analyse der Geschlechtsumwandlungsvorgänge zeigt, daß fast alle Intersexualitätsstufen durchlaufen werden, welche auch per se existieren können. Abweichungen von dem hier skizzierten generellen Ablauf dieser sexuellen Umstimmung treten häufig auf. Sie äußern sich dadurch, daß sich manche Tiere nur bis zu einem geschlechtlich intermediären Stadium umwandeln. Ob in diesen Fällen die androgenen Drüsen bei der Implantation partiell zerstört worden sind oder andere Faktoren endogener und exogener Natur interferieren, konnte noch nicht endgültig entschieden werden. Eine eingehende Darstellung der Resultate über die experimentelle Geschlechtsumwandlung bei *Gammarus duebeni* unter Berücksichtigung aller Besonderheiten wird noch an anderer Stelle gegeben werden.

Die Ergebnisse dieses Versuches liefern einen weiteren Beweis für die entscheidende Rolle, welche die androgene Drüse bei der männlichen Geschlechtsdifferenzierung spielt. Sie gestatten auch, eine Erklärung für das Zustandekommen zwischengeschlechtlicher Organismen auf Grund einer nicht ausreichenden Hormonproduktion durch die androgene Drüse zu geben. Ein weiterer Hinweis für diese Vermutung ergibt sich aus den histologischen Befunden über die gewebliche Degeneration und zuweilen einseitig rudimentäre Entwicklung der androgenen Drüse bei den intersexuellen Individuen. Aus-

schlaggebend für den Grad der Intersexualität müßte demzufolge ein bestimmtes quantitatives Verhältnis in der Konzentration des androgenen Hormons sein, welches in der Hämolymphe zirkuliert. Ist der Hormonspiegel zu gering, dann werden in der Keimdrüse nicht alle Gonien zur spermatogenetischen Differenzierung induziert. Gonien, die nicht unter den Einfluß des androgenen Hormons geraten, entwickeln sich zu Oocyten, was in Einklang mit der These CHARNIAUX-COTTONS (1959, 1962a) von der Selbstdifferenzierung des Ovars steht. Auf diese Weise können sich ein oder mehrere Areale innerhalb der Gonade zu Ovarregionen differenzieren. Durch die zwangsläufig damit verbundene Produktion des Ovarhormons wird die Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale in intersexuelle Richtung bedingt. Der Grad der Intersexualität wird demzufolge von dem quantitativen Verhältnis der beiden Hormonfraktionen bestimmt. Nur durch den Antagonismus von androgenem Hormon und Ovarhormon kann der Zustand der Intersexualität über die ganze Lebensspanne eines Tieres erhalten bleiben.

Demgegenüber vertritt CHARNIAUX-COTTON (1957b, 1962b) die Meinung, die Intersexualität bei *Orchestia gammarella*, welche zu einem geringen Prozentsatz auch bei dieser Art gefunden wurde, beruhe auf einem veränderten Chemismus des androgenen Hormons. Wird nämlich die androgene Drüse intersexueller männlicher Tiere normalen ♂♂ implantiert, so wandeln sich diese zu Intersexen um. An den Pereiopoden erscheinen Oostegiten und die 2. Gnathopoden nehmen eine intermediäre Form an. Erstaunlicherweise scheint hier das androgene Hormon eine Wirkung zu entfalten, die normalerweise von dem Ovarhormon ausgeht. Entsprechende Versuche, diesen Sachverhalt bei *Gammarus duebeni* zu bestätigen, schlugen bisher fehl. Zu diesem Zweck wurde vier männlichen Tieren eine androgene Drüse von starken und schwachen männlichen Intersexen implantiert. Eine Veränderung der sekundären Geschlechtsmerkmale erfolgte jedoch nicht.

Die Erörterung der entwicklungsphysiologischen und hormonalen Aspekte der Geschlechtsrealisation mündet schließlich in die Frage, nach welchem Modus die Geschlechtsbestimmung bei *Gammarus duebeni* erfolgt. Um auch von dieser Seite zu einem Verständnis der Intersexualitätserscheinungen zu gelangen, wurde ein Versuch zur Klärung der Genetik der Geschlechtsbestimmung unternommen. Zu diesem Thema seien daher einige Tatsachen und Probleme mitgeteilt.

Von KINNE (1952, 1953d) wurde eine in erster Linie von der Temperatur abhängige Geschlechtsbestimmung angenommen. Diese Vorstellung ließ sich hingegen nach den Untersuchungsergebnissen von TRAUT (1962) nicht bestätigen und konnte auch auf Grund eigener Nachprüfungen nicht verifiziert werden. TRAUT hat die Geschlechtsverhältnisse bei *Gammarus duebeni* eingehend untersucht und eine außerordentliche Variabilität festgestellt. Durch Zuchtversuche wurde der Nachweis erbracht, daß neben Stämmen mit einem annähernd normalem 1:1-Verhältnis der Geschlechter sich solche mit einer starken Verschiebung zugunsten der ♀♀, aber auch zugunsten der ♂♂ finden. Ferner existieren andere Linien, in denen von Wurf zu Wurf beträchtliche Schwankungen der Geschlechtsverhältnisse auftreten.

Die teilweise sehr komplexen Verhältnisse der Geschlechtsvererbung versucht TRAUT auf genotypischer Basis unter Annahme einer polyfaktoriellen Geschlechtsbestimmung zu deuten. Eine polygene Geschlechtsdetermination wurde von ANDERS

(1957) auch für *Gammarus pulex* und von DE LATTIN (1951, 1952), LEGRAND (1956), LUEKEN (1962) und anderen für verschiedene Isopodenarten postuliert und ist, wie KOSSWIG (1964) begründet hat, auch bei einigen anderen Tiergruppen als verwirklicht anzusehen. Danach soll die Geschlechtsbestimmung von weiblichen und männlichen Realisatorenkomplexen bestimmt werden, welche beide über die Autosomen verteilt sind. Durch das Zusammenspiel zahlreicher Allele unterschiedlichen sexuellen Stärkegrades kommen Geschlechtsverhältnisse zustande, die bei bestimmten Konstellationen zu starken Abweichungen vom normalen 1 : 1-Verhältnis führen.

In diesem Zusammenhang ist die Kenntnis der chromosomalen Verhältnisse von wesentlicher Bedeutung, um die Aussagen über den Modus der Geschlechtsdetermination präzisieren zu können. Von NIJYAMA (1959) wurde eine Zusammenstellung der Chromosomenzahlen bisher untersuchter Gammariden gegeben. Wie aus dieser Übersicht hervorgeht, ist nur bei einer Art, *Anisogammarus annandalei*, eine Heterogametie des männlichen Geschlechts nachgewiesen worden. Bei allen anderen überprüften Arten wurden Geschlechtschromosomen nicht gefunden. Andererseits wird von CHARNIAUX-COTTON (1962b) eine Heterogametie des weiblichen Geschlechts bei *Orchestia gammarella* angenommen, doch steht ein cytologischer Beweis noch aus.

An *Gammarus duebeni* durchgeführte Chromosomenzählungen ergaben widersprüchliche Resultate. Der haploide Satz soll nach LE ROUX (1933) aus 13, nach LE CALVEZ & CERTAIN (1951) sowie ORIAN & CALLAN (1957) aus 27 und nach TRAUT (1962) aus 26 Elementen bestehen.

Eigene Untersuchungen des Karyotyps dieser Art anhand zahlreicher Metaphaseplatten von Spermatocyten (Abb. 14) und embryonalen Gewebes (Abb. 15) erbrachten mit  $n = 26$  eine Bestätigung der Angaben von TRAUT. Um die Existenz eines eventuellen Heterochromosomenmechanismus überprüfen zu können, wurden vor allem



Abb. 14



Abb. 15

Abb. 14: Metaphase einer Spermatocyte I. Ordnung mit 26 Bivalenten (Polansicht). 1100 : 1  
(Quetschpräparat, Orceinessigsäure)

Abb. 15: Metaphasestadium ( $2n = 52$ ) aus embryonalem Gewebe nach Colchicinbehandlung.  
750 : 1 (Quetschpräparat, Karminessigsäure)

Metaphaseplatten von frühen Furchungsstadien besamter Eizellen ausgezählt. Zu diesem Zweck wurden Tiere aus weibchen- und männchenreichen Stämmen ausgewählt, so daß mit hoher Wahrscheinlichkeit numerische Abweichungen der Chromosomen-garnitur oder morphologisch erkennbare Gonosomen hätten erfaßt werden können.

Für die Existenz eines Heterochromosomenmechanismus ließen sich jedoch keine cytologischen Anhaltspunkte gewinnen. Auch eine Überprüfung der meiotischen Vorgänge ergab keine Hinweise auf ein aberrantes Verhalten von Chromosomen, welche als Heterosomen angesprochen werden könnten. Die Chromosomenelemente von *Gammarus duebeni* sind, wie ein mikrophotographischer Beleg zeigt (Abb. 15), metazentrisch oder submetazentrisch und weisen nur geringfügige Größenunterschiede auf.

Damit ist die Möglichkeit, daß morphologisch nicht faßbare Geschlechtschromosomen tatsächlich existieren, prinzipiell nicht widerlegt, doch verliert sie im Hinblick auf die Befunde an anderen Flohkrebse an Wahrscheinlichkeit, nach denen das Fehlen eines Homo-Heterozygotie-Systems bei Amphipoden die Regel zu sein scheint.

Auch bei den Intersexen von *Gammarus duebeni* sind nach cytologischen Untersuchungen einiger Gonaden, vor allem des spermatogenen Gewebes, chromosomale Störungen oder Vervielfachungen des Chromosomenbestandes, wie sie von Insekten bekannt sind, auszuschließen.

Unter der Annahme einer polyfaktoriellen Geschlechtsdetermination ergibt sich für das Zustandekommen der Intersexe die naheliegende Deutung, daß weiblich und männlich bestimmende Realisatorenkomplexe in annähernd gleicher Stärke wirksam werden. Steht das quantitative Verhältnis der männlich und weiblich bestimmenden Faktoren im Gleichgewicht, so wären die genetischen Ausgangsbedingungen für die Differenzierung mittlerer Intersexe gegeben. Liegen geringfügige Unterschiede in der Valenz dieser beiden Realisatorsysteme vor, so müßte die Geschlechtsausprägung in Richtung weiblicher oder männlicher Intersexualität verschoben werden. Die primäre Wirkung eines solchen Realisatorsystems ist in einer mehr oder weniger unvollständigen oder rudimentären Entwicklung der androgenen Drüse zu sehen, wodurch eine alternative Geschlechtsdifferenzierung ausgeschlossen ist. Nach CHARNIAUX-COTTON (1963) entscheiden die geschlechtsbestimmenden Gene, ob die androgene Drüse ausgebildet oder ihre histologische Entfaltung unterdrückt wird. Bei Anwesenheit steuert die androgene Drüse auf hormonalem Weg die Differenzierung der primären und sekundären männlichen Geschlechtsmerkmale. Bei Fehlen derselben entwickeln sich die Gonaden zu Ovarien, deren Hormonproduktion die Entstehung der sekundären weiblichen Sexualcharaktere bedingt.

Wenngleich für die Entstehung der Intersexe in erster Linie genotypische Ursachen auf Grund besonderer Allelkombinationen entscheidend sein dürften, wofür auch das gehäufte Auftreten von Intersexualität in einigen Stämmen spricht, kann darüber hinaus der modifizierende Einfluß anderer Faktoren nicht ausgeschlossen werden. Untersuchungen, die über die Wirkung bestimmter exogener und endogener Bedingungen angestellt wurden, erlauben jedoch noch kein abschließendes Urteil.

Eine weitere Klärung dieses Problems wird durch Kreuzungen zwischen Individuen verschiedener Intersexualitätsstufen und mit normalen weiblichen und männlichen Tieren im Hinblick auf eine eventuelle Erbllichkeit der Intersexualität erhofft. Versuche, die in dieser Richtung von CHARNIAUX-COTTON (1962b) bei *Orchestia gammarella* unternommen wurden, weisen auf eine erhebliche Natur der Intersexualität in einigen Fällen hin.

## DISKUSSION

Parallelen zu der Ausprägung abgestufter Intersexualitätstypen bei *Gammarus duebeni* finden sich auch in anderen Klassen des Tierreichs. Ein analoger, von GOLDSCHMIDT (1931) eingehend analysierter Fall stellt die Intersexualität des Schwammspinners *Lymantria dispar* dar. Auch bei diesem Schmetterling lassen sich die Intersexe in einer Stufenreihe anordnen, die vom weiblichen Geschlecht über verschiedene intersexuelle Zwischenformen zum männlichen Geschlecht führt, wenngleich auf Grund der Heterogametie der ♀♀ und in bezug auf die Entstehung dieser Intersexe andersartige genetische Voraussetzungen bestehen.

Bei Amphipoden ist Intersexualität, worauf bereits hingewiesen wurde, auch von anderen Arten bekanntgeworden. Diese Fälle sollen nunmehr unter vergleichenden Aspekten besprochen werden, um in Zusammenhang mit den vorliegenden Untersuchungen an *Gammarus duebeni* ein allgemeines Bild der Intersexualitätserscheinungen bei den Amphipoden zu gewinnen.

Über das Auftreten von Intersexualität bei Talitriden liegen einige, teilweise widersprüchliche Hinweise älteren Datums vor. Erstmals hat NEBESKI (1880) im Hoden der ♂♂ von *Orchestia cavimana* aus der Gegend von Triest das Vorkommen von Eizellen festgestellt. Die Tiere waren jedoch morphologisch und physiologisch normale ♂♂. DELLA VALLE (1893) untersuchte *Talorchestia deshayesi* von Neapel und konnte bei adulten ♂♂ mit Ausnahme weniger Tiere mit juvenilen Gnathopoden keine Oocyten in den Testes finden. SMITH (1906) wiederholte diese Studien an der Neapeler Population während der Winterzeit und entdeckte bei mehr als 50% der ♂♂ beider Arten Eier im Hoden. BOULENGER (1908), der am gleichen Ort und zu annähernd gleicher Jahreszeit vor allem *Talorchestia deshayesi* untersuchte, konnte durch Berücksichtigung der Größenstadien diese Diskrepanz klären. Er fand, daß bei geschlechtsreifen ♂♂ Intersexualität selten, bei juvenilen ♂♂ jedoch die Regel ist. Die in den Testes auftretenden Oocyten verschwinden nach Eintritt der Geschlechtsreife.

Wie DAVID (1936) an atlantischen und mediterranen Populationen von *Talitrus saltator* nachgewiesen hat, ist auch bei dieser Art Intersexualität eine häufige Erscheinung. Während die ♀♀ nach den Feststellungen der Autorin stets normal sind, besitzen die ♂♂ vielfach zwittrige Geschlechtsdrüsen. Der Hoden besteht dann aus einer deutlich abgegrenzten vorderen ovarialen und einer hinteren testikulären Region. DAVID fand Tiere mit kleiner und großer Ovarzone, welche die testikuläre Region an Größe sogar übertreffen konnte. Die Dotterbildung und eine Entleerung der Oocyten unterbleiben jedoch. Derartige intersexuelle ♂♂ kopulieren mit ♀♀ und sind befruchtungsfähig. Bemerkenswert ist, daß die Intersexualität sich nicht in der äußeren Morphologie der ♂♂ manifestiert. Der Anteil der ♂♂ mit zwittrigen Gonaden variiert je nach geographischer Herkunft zwischen 20 und 50%.

Auch bei *Orchestia mediterranea* (CHARNIAUX-COTTON 1959) und *Orchestia montagui* (CHARNIAUX-COTTON & GINSBURGER-VOGEL 1962) ist Intersexualität im männlichen Geschlecht verbreitet. Ähnlich wie bei *Talitrus saltator* ist der vordere Abschnitt des Hodens zu einer Ovarregion umgebildet. GRAF (1958) führte in einer Studie über die Entwicklung des Genitalsystems bei *Orchestia cavimana* den Nachweis, daß die Oocyten besonders zahlreich im Winter auftreten, im Frühjahr hingegen weitgehend

degenerieren. Ergänzend sei in diesem Zusammenhang erwähnt, daß bei *Orchestia cavimana* (GRAF 1958) und *Orchestia mediterranea* (CHARNIAUX-COTTON 1959) Juvenilhermaphroditismus auftritt. Im männlichen Geschlecht werden bereits während der postembryonalen Differenzierung des Hodens Oocyten und Spermatozyten nebeneinander ausgebildet.

Von diesen Fällen, welche allgemein durch eine zwittrige Struktur der männlichen Keimdrüsen charakterisiert sind, weicht das Erscheinungsbild der Intersexualität von *Orchestia gammarella* ab (CHARNIAUX-COTTON 1957b, 1962b). Sie findet sich bei männlichen Tieren, welche Oostegiten ohne Randborsten und mehr oder weniger undifferenzierte, intermediäre oder auch typisch männliche zweite Gnathopoden aufweisen. Im Gegensatz zu Beobachtungen von DAVID (1936) fand CHARNIAUX-COTTON nie Oocyten im Hoden. Der Genitaltrakt ist normal gebaut, und die Tiere sind geschlechts-tüchtig. Auch die androgene Drüse ist normal ausgebildet und zeigt keine mikroskopisch erkennbaren Abweichungen. In natürlichen Populationen sind die Intersexe sehr selten. Im allgemeinen erweisen sich etwa nur 0,2% der ♂♂ als Intersexe; nur an einem Fundort (Uferzonen des Flusses Penzé, Bretagne) wurde eine Häufigkeit von nahezu 10% ermittelt.

Ein anderer, allerdings außerordentlich seltener Intersexualitätstyp findet sich bei ♀♀, die sich zu ♂♂ umwandeln. Diese Tiere erfahren eine Transformation der primären und sekundären Geschlechtsmerkmale, welche dem Erscheinungsbild einer experimentell verursachten Geschlechtsumwandlung durch Implantation einer androgenen Drüse entspricht. Eine derartige sexuelle Umstimmung dürfte auf eine verzögerte Wirkung des androgenen Hormons zurückzuführen sein.

Im Gegensatz zu der intensiven Bearbeitung, welche die Talitriden erfahren haben, ist den Intersexualitätserscheinungen bei Gammariden weniger Aufmerksamkeit entgegengebracht und eine Analyse auf Grund der neueren Kenntnisse über die Bedeutung der androgenen Drüse noch nicht unternommen worden.

Das Auftreten zwischengeschlechtlicher Formen in Freilandpopulationen und Laborzuchten ist für *Gammarus chevreuxi* beschrieben worden (SEXTON & HUXLEY 1921, SEXTON 1924). Unter vorzugsweiser Berücksichtigung der äußeren Merkmale werden weibliche und männliche Intersexe unterschieden. Erstere entwickelten sich zunächst als ♀♀, nahmen jedoch zu einem bestimmten Zeitpunkt auch männliche Geschlechtsmerkmale an. Nach Gnathopodenform und Vorhandensein der Oostegiten waren sie als ♀♀, nach Größe und Schwimmweise als ♂♂ einzustufen, wobei der Grad der erreichten Intersexualität variieren konnte. Bei den sehr seltenen männlichen Intersexen handelte es sich um Tiere, die kleiner als normale ♂♂ waren, sich langsamer als diese entwickelten, jedoch nie Oostegiten aufwiesen. Auch die Gnathopodenform und Art der Beborstung entsprachen einer mehr weiblichen Geschlechtsausprägung. Um eine genauere Charakterisierung dieser Intersexualitätsformen vorzunehmen, wäre allerdings eine ergänzende Untersuchung über Vorkommen und Struktur der androgenen Drüse sowie über den Bau der Geschlechtsdrüsen bei dieser Art erforderlich.

Weitere Beobachtungen beziehen sich auf das Vorkommen intersexueller Individuen bei *Gammarus pungenis* und *Gammarus pulex*. Intersexuelle Geschlechtsausprägung haben MACCAGNO & CUNIBERTI (1956) ausschließlich bei männlichen Tieren von *Gammarus pungenis* nachgewiesen. Sie äußert sich durch das Auftreten von Oocyten

im Hoden, welche sowohl in der vorderen als auch in der hinteren Region der Gonade liegen und niemals in räumlicher Sonderung von dem testikulären Bereich entstehen. Bemerkenswert ist vor allem die Ausbildung eines abortiven, blind geschlossenen Ovidukts, dessen Position sehr unterschiedlich ist. Dieser kann sogar an dem vesikulären Teil oder auf der dorsalen Seite der Gonade inseriert sein. Intersexe ♂♂ fanden sich bei etwa 20% der aus dem Po (bei Turin) gefangenen Flohkrebse.

ANDERS (1957) erwähnte das Auftreten steriler Individuen von *Gammarus pulex* mit nicht näher beschriebenen zwischengeschlechtlichen Merkmalen. Diese Tiere wiesen einen Befall mit bestimmten Mikrosporidien auf.

Aus diesem Überblick ergeben sich einige allgemeine Gesichtspunkte zu der mehr oder weniger verbreiteten intersexuellen Geschlechtsprägung bei den erwähnten Amphipodenarten. Intersexualität ist vornehmlich im männlichen Geschlecht anzutreffen. Im Hoden können sich neben Spermatozoen einzelne oder – auf bestimmte Bezirke beschränkt – zahlreiche Oocyten entwickeln, die jedoch nie eine Vitellogenese durchlaufen und entleert werden. Diese Intersexualität ist nicht generell mit dem Auftreten sekundärer weiblicher Geschlechtsmerkmale verknüpft, und andererseits ist die Ausbildung weiblicher oder intermediärer sekundärer Geschlechtscharaktere nicht mit einer zwittrigen Struktur der Keimdrüsen korreliert. In bezug auf Häufigkeit und Stärke der Intersexualität können geographische und jahreszeitliche Unterschiede bestehen.

Die Erscheinungsform der Intersexualität bei *Gammarus duebeni* hingegen ist im Vergleich zu den diesbezüglich untersuchten Amphipodenarten vielgestaltiger. Sie hebt sich vor allem dadurch hervor, daß in gradueller Abstufung alle Übergangstypen zwischen echten ♀♀ und echten ♂♂ auftreten können. Die Zwischenstellung der Intersexe äußert sich nicht nur in geschlechtsmorphologischer Hinsicht, sondern erstreckt sich je nach Stärke der Intersexualität auch auf den Wachstumsprozeß, das Häutungsgeschehen und auf das sexualbiologische Verhalten.

Die Interpretation der intersexuellen Geschlechtsausprägung gründet sich auf die Annahme einer rudimentären, unvollständigen oder verzögerten Entwicklung der androgenen Drüse, deren hormonale Funktionsfähigkeit dadurch eingeschränkt ist oder weitgehend erlischt. Im Fall der stark männlichen Intersexe ist eine temporäre Entwicklungshemmung der Drüse zu vermuten, die jedoch aufgehoben zu werden scheint, wodurch sich schließlich eine rein männliche Differenzierung des Genitalapparates ergibt.

Einen schlüssigen Beweis für die Annahme einer unzureichenden Produktion des androgenen Hormons bei Intersexen liefert ein Versuch von BALESDENT-MARQUET & VEILLET (1958). Sie überpflanzten intersexen ♂♂ von *Orchestia cavimana*, deren Testes eine Ovarregion besitzen, eine androgene Drüse von *Orchestia gammarella*. Nach der Implantation verschwanden die Oocyten, und der Zustand des Hodens normalisierte sich. Ergänzend sei hierzu bemerkt, daß die androgene Drüse von *Orchestia cavimana* etwa um das Dreifache kleiner als bei *Orchestia gammarella* ist (GRAF 1958), woraus auch auf eine Beziehung zwischen der Größe der Drüse und der produzierten Hormonmenge zu schließen ist.

Das Auftreten einer stets im vorderen Hodenabschnitt lokalisierten Ovarzone ist als Hinweis für das Vorliegen eines stofflichen Gradienten anzusehen. Die Wirkung des androgenen Hormons ist in diesem Bereich offensichtlich so stark abgeschwächt, daß

eine Differenzierung der Gonien zu männlichen Keimzellen verhindert wird. Mit dieser Erklärung läßt sich auch die Entstehung der Oocyten im vorderen Hodenabschnitt der schwach männlichen Intersexe und die Ausbildung einer männlichen Gonadenzone im hinteren Bezirk der Keimdrüsen bei den schwach weiblichen Intersexen von *Gammarus duebeni* verständlich machen.

Die Klärung der endokrinen Funktion der androgenen Drüse hat durch Exstirpationsversuche eine wesentliche Ergänzung erfahren. Bei *Orchestia gammarella* hat die Resektion der androgenen Drüse keinen Einfluß auf die Struktur der Gonade. Selbst vier oder fünf Monate nach dem operativen Eingriff ist die Spermatogenese noch nicht erloschen, und die sekundären Geschlechtsmerkmale bleiben in männlicher Form erhalten. Werden jedoch die zweiten Gnathopoden amputiert, so wachsen sie in undifferenzierter Form nach (CHARNIAUX-COTTON 1957a). Bei *Orchestia montagui* führt dieser Versuch zu einem anderen Ergebnis. Eine Entfernung der androgenen Drüse ist bei dieser Art nur partiell möglich. Sie genügt jedoch, die Umwandlung der Gonade in ein Ovar auszulösen, wobei sich die im Hoden der ♂♂ von *Orchestia montagui* vorhandene Ovarregion nach der unvollkommenen Exstirpation der Drüse allmählich über die Gonade ausdehnt (CHARNIAUX-COTTON & GINSBURGER-VOGEL 1962).

Durch dieses Resultat sehen CHARNIAUX-COTTON & GINSBURGER-VOGEL die Theorie der Selbstdifferenzierung des Ovars, die bereits früher von CHARNIAUX-COTTON (1959) konzipiert worden war, experimentell gestützt. Auch die Feststellungen von BERREUR-BONNENFANT (1963) sind als weitere Bestätigung für diese Deutung zu werten. In Kulturen des Hodengewebes von *Talitrus saltator* unter in-vitro-Bedingungen setzt die Oogenese ein, wenn androgenes Gewebe nicht zugegen ist und damit die Hemmwirkung des androgenen Hormons auf die Entstehung der Oocyten entfällt. Schließlich gewinnt die Richtigkeit dieser Vorstellung auch für *Gammarus duebeni* an Wahrscheinlichkeit, da postembryonal in den Gonaden männlicher Tiere zunächst Oocyten zu entstehen scheinen, die jedoch verschwinden, wenn sich die androgene Drüse entfaltet. Somit kann anhand der Theorie der Selbstdifferenzierung des Ovars und der Annahme einer Entwicklungshemmung und gestörten Funktion der androgenen Drüse eine plausible Erklärung für das Zustandekommen der intersexuellen Geschlechtsausprägung gegeben werden.

Zusammenfassend sollen die allgemeinen Beziehungen, die der Geschlechtsrealisation bei Amphipoden zugrunde liegen, mit der treffenden Charakterisierung von BRIEN (1965, p. 348) formuliert werden: „En conclusion des expériences de H. CHARNIAUX-COTTON, il découle que le mâle est une femelle induite en mâle. Cette induction est définitive et totale dans le cas du gonochorisme. Elle peut être imparfaite et l'animal est intersexué. Elle peut être incomplète et l'animal est hermaphrodite. L'hermaphroditisme est une femelle incomplètement masculinisée. C'est pourquoi l'inversion sexuelle se voit dans la lignée des mâles par arrêt ou insuffisance de la masculinisation.“

Zweifelsohne bedürfen einige der zur Interpretation der Intersexualitätsphänomene bei *Gammarus duebeni* herangezogenen Deutungen noch des experimentellen Beweises, doch lassen verschiedene Ansatzpunkte es berechtigt erscheinen, Analogieschlüsse zu den an Talitriden gewonnenen Befunden zu ziehen. Die Ergebnisse dieser Untersuchung weisen jedoch auch auf ein Zusammenspiel der Sexualhormone mit anderen hormonalen Faktoren hin. Dieser Sachverhalt kann aus dem modifizierenden

Einfluß, den eine intersexuelle Differenzierung auf das Wachstum und das Häutungs-geschehen ausübt, erschlossen werden. Eine hormonale Regulation dieser physiolo-gischen Prozesse ist auf Grund zahlreicher, vor allem an Dekapoden durchgeführter Studien als gesichert anzusehen (vgl. KURUP 1963). Bei den Amphipoden hingegen ent-zieht sich der feinere Mechanismus dieser Beziehungen sowie ihrer wahrscheinlichen Koordination durch neurokrine Vorgänge vorläufig noch einer genaueren Kenntnis.

#### ZUSAMMENFASSUNG

1. In der vorliegenden Arbeit wird eine Analyse der intersexuellen Geschlechtsaus-prägung bei *Gammarus duebeni* gegeben, die sich auf die Untersuchung der pri-mären und sekundären Geschlechtsmerkmale, des Wachstums, der Häutungsfre-quenz und des sexualbiologischen Verhaltens stützt. Das Auftreten von Inter-sexualität wird zu hormonalen und genetischen Faktoren, welche die Geschlechts-realisation steuern, in Beziehung gesetzt.
2. Zum besseren Verständnis der Besonderheiten intersexueller Entwicklung werden zunächst Morphologie und Differenzierung des Genitalapparates normalgeschlecht-licher Tiere beschrieben. In beiden Geschlechtern werden postembryonal männ-liche wie weibliche abführende Geschlechtsorgane angelegt, und in den Gonaden entstehen wahrscheinlich primär Oocyten. Mit Beginn der äußeren sexuellen Dif-ferenzierung werden im männlichen Geschlecht die Anlagen der Ovidukte, im weiblichen Geschlecht die Analgen der Vasa deferentia zurückgebildet, während die Anlagen der Vesicula seminalis erhalten bleiben. Eine männliche Determinie-rung ist von der Entwicklung und hormonalen Aktivität der androgenen Drüse abhängig.
3. Nach dem Grad der Ausprägung weiblicher beziehungsweise männlicher Sexual-charaktere werden fünf verschiedene Intersexualitätstypen unterschieden: stark weibliche Intersexe, die habituell und funktionell völlig normalen ♀♀ gleichen, jedoch Calceoli und (oder) ein oder zwei Penispapillen aufweisen; schwach weibliche Intersexe, die etwas stärker maskulinisiert sind, im hinteren Be-reich des Ovars testikuläres Gewebe ausbilden und durch mehr oder weniger dif-ferenzierte Anlagen der Vesicula seminalis, Vasa deferentia sowie meist rudimen-täre androgene Drüsen gekennzeichnet sind; mittlere Intersexe, deren Gona-den aus ovarialen und testikulären Bezirken in nicht festgelegter Verteilung beste-hen und die weibliche wie männliche ableitende Geschlechtswege, rudimentäre oder partiell entwickelte androgene Drüsen und Oostegiten mit normalem, unvollstän-digem oder fehlendem Borstenbesatz ausbilden; schwach männliche Inter-sexe, die durch eine Ovarregion im vorderen Abschnitt des Hodens, durch das Vorhandensein paariger Oviduktanlagen und durch Oostegiten ohne Randborsten charakterisiert sind; stark männliche Intersexe, die einen typisch männ-lichen Geschlechtsapparat und Oostegiten ohne Randborsten in normaler oder reduzierter Zahl besitzen.
4. Hinsichtlich der Wachstumsintensität gleichen stark weibliche Intersexe normalen ♀♀ und stark männliche sowie schwach männliche Intersexe normalen ♂♂. Einen

mehr oder weniger intermediären Wachstumsverlauf weisen die mittleren und schwach weiblichen Intersexe auf. Auch die Größen- und Wachstumsrelationen des Propodus der 1. und 2. Gnathopoden liegen bei schwach weiblichen, mittleren und schwach männlichen Intersexen in gradueller Abstufung zwischen den Werten, die für das weibliche und männliche Geschlecht gelten.

5. Stark weibliche, stark männliche und meist auch schwach männliche Intersexe sind fertil und zeigen normales weibliches beziehungsweise männliches Sexualverhalten. Schwach weibliche und mittlere Intersexe sind steril. Sie können nicht oviponieren, da ihre Ovidukte blind geschlossen bleiben. Mittlere Intersexe sind jedoch in Ausnahmefällen als „♂♂“ geschlechtstüchtig. Wie anhand der Präkopulationsbereitschaft feststellbar ist, können sich mittlere Intersexe in Anwesenheit normalgeschlechtlicher Partner als „♀♀“ gegenüber ♂♂ und als „♂♂“ gegenüber ♀♀ verhalten. Diese geschlechtliche Ambivalenz wird als eine Erscheinung von relativer Sexualität gedeutet.
6. Bezüglich der Häutungsfrequenz nehmen schwach weibliche und mittlere Intersexe eine weniger ausgeprägte, schwach männliche Intersexe eine stärker ausgeprägte Mittelstellung zwischen ♀♀ und ♂♂ ein. Die Häutungsfrequenz der schwach weiblichen und mittleren Intersexe ist nicht streng festgelegt. Sie kann bei mittleren Intersexen nachweislich durch die Gegenwart eines präkopulierenden ♂ reguliert werden, wobei eine Annäherung an die Häutungsfrequenz der ♀♀ erfolgt.
7. Intersexe treten in natürlichen Populationen mit einer Häufigkeit von höchstens 0,5% auf. In Laborzuchten kann bei Selektion bestimmter Stämme der Anteil der Intersexe beträchtlich (10% und mehr) vergrößert sein.
8. Durch Transplantation der androgenen Drüse in weibliche Tiere wurde experimentell eine Geschlechtsumwandlung in männliche Richtung ausgelöst, wobei verschiedene intersexuelle Zwischenstufen durchlaufen werden. Mitunter wird nur eine partielle Maskulinisierung erzielt, die etwa bis zum Stadium der mittleren Intersexualität führt. Auf Grund dieser und anderer Befunde wird das Zustandekommen intersexueller Geschlechtsausprägung auf eine rudimentäre oder unvollkommene Entwicklung der androgenen Drüse zurückgeführt. Die Entstehung der Intersexualität wird durch eine unzureichende Produktion des androgenen Hormons und durch Selbstdifferenzierung des Ovars erklärt.
9. Anhand von Karyotypanalysen wurde die Chromosomenzahl mit 52 (= 2n) bestimmt. Hinweise für das Vorhandensein von Heterochromosomen liegen nicht vor; diese und andere Ergebnisse deuten auf eine polyfaktorielle Geschlechtsbestimmung hin.
10. Die an *Gammarus duebeni* gewonnenen Befunde werden unter vergleichenden Aspekten zu den Intersexualitätserscheinungen anderer Amphipoden in Beziehung gesetzt. Die Probleme der hormonalen Regulation der Geschlechtsfunktion werden eingehend diskutiert.

## ZITIERTE LITERATUR

- ANDERS, F., 1957. Über die geschlechtsbeeinflussende Wirkung von Farballen bei *Gammarus pulex* ssp. *subterraneus* (SCHNEIDER). *Z. VererbLehre* **88**, 291–332.
- BALESDENT-MARQUET, M.-L. & VEILLET, A., 1958. Note sur la glande androgène de quelques *Orchestia* hermaphrodites. *Bull. Séanc. Soc. Sci. Nancy* **17**, 28–30.
- BERREUR-BONNENFANT, J., 1963. Autodifférenciation ovarienne dans les gonades mâles de Crustacés en culture in vitro. *Bull. Soc. zool. Fr.* **88**, 235–238.
- BOULENGER, C. L., 1908. On the hermaphroditism of the amphipod, *Orchestia deshayesii* AUDOUIN. *Proc. zool. Soc. Lond.* **1908**, 42–47.
- BRIEN, P., 1965. Considérations à propos de la reproduction sexuée des invertébrés. *Ann. biol.* (Sér. 4) **4** < 69 >, 329–365.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1954. Découverte chez un Crustacé Amphipode (*Orchestia gammarella*) d'une glande endocrine responsable de la différenciation des caractères sexuels primaires et secondaires mâles. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris* **239**, 780–782.
- 1955. Le déterminisme hormonal des caractères sexuels d'*Orchestia gammarella* (Crustacé Amphipode). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris* **240**, 1487–1489.
- 1956. Déterminisme hormonal de la différenciation sexuelle chez les Crustacés. *Année biol.* (Ser. 3) **32** < 60 >, 372–399.
- 1957a. Croissance, régénération et déterminisme endocrinien des caractères sexuels d'*Orchestia gammarella* PALLAS (Crustacé Amphipode). *Annl. Sci. nat.* **19**, 411–560.
- 1957b. Déterminisme des phénomènes d'intersexualité chez *Orchestia gammarella*. Premiers résultats. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris* **245**, 1665–1668.
- 1958. Contrôle hormonale de la différenciation du sexe et de la reproduction chez les Crustacés supérieurs. *Bull. Soc. zool. Fr.* **83**, 314–336.
- 1959. Etude comparée du développement post-embryonnaire de l'appareil génital et de la glande androgène chez *Orchestia gammarella* et *Orchestia mediterranea* (Crustacés Amphipodes). Autodifférenciation ovarienne. *Bull. Soc. zool. Fr.* **84**, 105–115.
- 1960. Sex determination. In: *The physiology of crustacea*. Ed. by T. H. WATERMAN. Acad. pr., New York, Vol. 1, 411–447.
- 1962a. Androgenic glands of Crustaceans. *Gen. comp. Endocrinol.* **1**, 241–247.
- 1962b. Déterminisme de l'intersexualité chez les Crustacés supérieurs et particulièrement chez les Amphipodes Talitridae. *Bull. Soc. zool. Fr.* **87**, 338–366.
- 1963. Démonstration expérimentale de la sécrétion d'hormone femelle par le testicule inversé en ovaire de *Talitrus saltator*, Crustacé Amphipode. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris* **256**, 4088–4091.
- & GINSBURGER-VOGEL, T., 1962. Preuve expérimentale de l'autodifférenciation ovarienne chez *Orchestia montagui* AUDOUIN (Crustacé Amphipode). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris* **254**, 2836–2838.
- DAVID, R., 1936. La biologie et l'intersexualité de *Talitrus saltator* MONT. *Bull. biol. Fr. Belg.* **70**, 332–357.
- DELLA VALLE, A., 1893. Gammarini del Golfo di Napoli. *Fauna Flora Golf. Neapel* **20**.
- GOLDSCHMIDT, R., 1931. Die sexuellen Zwischenstufen. *Monogr. Gesamtgeb. Physiol. Pfl. Tiere* **23**, 1–528.
- GRAF, F., 1958. Développement post-embryonnaire des gonades et des glandes androgènes d'*Orchestia cavimana* (HELLER) Crustacé Amphipode. *Bull. Séanc. Soc. Sci. Nancy* **17**, 223–261.
- HARTMANN, M., 1956. Die Sexualität. 2. Aufl. G. Fischer, Stuttgart, 463 pp.
- HEINZE, K., 1932. Fortpflanzung und Brutpflege bei *Gammarus pulex* L. und *Carinogammarus roeselii* GERV. *Zool. Jb. (Allg. Zool. Physiol. Tiere)* **51**, 397–440.
- HYNES, H. B. N., 1954. The ecology of *Gammarus duebeni* LILLJEBORG and its occurrence in freshwater in western Britain. *J. Anim. Ecol.* **23**, 38–84.
- KINNE, O., 1952. Zur Biologie und Physiologie von *Gammarus duebeni* LILLJ., 3. Zahlenverhältnis der Geschlechter und Geschlechtsbestimmung. *Kieler Meeresforsch.* **9**, 126–133.

- 1953a. Zur Biologie und Physiologie von *Gammarus duebeni* LILLJ. 1. Z. wiss. Zool. **157**, 427–491.
- 1953b. Zur Biologie und Physiologie von *Gammarus duebeni* LILLJ., 2. Über die Häutungsfrequenz, ihre Abhängigkeit von Temperatur und Salzgehalt, sowie über ihr Verhalten bei isoliert gehaltenen und amputierten Versuchstieren. Zool. Jb. (Allg. Zool. Physiol. Tiere) **64**, 183–206.
- 1953c. Zur Biologie und Physiologie von *Gammarus duebeni* LILLJ., 4. Über den Ruhezustand (Reduktion der Oostegitenborsten). Zool. Anz. **150**, 41–49.
- 1953d. Zur Biologie und Physiologie von *Gammarus duebeni* LILLJ., 7. Über die Temperaturabhängigkeit der Geschlechtsbestimmung. Biol. Zbl. **72**, 260–270.
- 1954. Zur Biologie und Physiologie von *Gammarus duebeni* LILLJ., 8. Die Bedeutung der Kopulation für Eiablage und Häutungsfrequenz. Biol. Zbl. **73**, 190–202.
- 1959. Ecological data on the Amphipod *Gammarus duebeni*. A monograph. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. **6**, 177–202.
- KOSSWIG, C., 1964. Polygenic sex determination. *Experientia* **20**, 190–199.
- KURUP, N. G., 1963. Crustacean hormones. *J. Anim. Morph. Physiol.* **10**, 113–149.
- LATTIN, G. DE, 1951. Über die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts einiger Oniscoideen (Crust. Isop.). 1. Mitteilung. Untersuchungen über die geschlechtsbeeinflussende Wirkung von Farbfaktoren bei *Porcellio* und *Tracheoniscus*. Z. VererbLehre **84**, 1–37.
- 1952. Über die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts einiger Oniscoideen (Crust. Isop.). 2. Mitteilung. Zur Vererbung der Monogenie von *Cylisticus convexus* (DEG.). Z. VererbLehre **84**, 536–567.
- LE CALVEZ, J., & CERTAIN, P., 1951. *Gammarus chevreuxi* SEXT. et la caryologie des Gammariens. *Arch. Zool. exp. gén.* **88**, 131–141.
- LEGRAND, J.-J., 1956. Détermination polyfactorielle du sexe et double déterminisme des caractères sexuels mâles chez les Oniscoïdes. C. r. hebdom. Séanc. Acad. Sci., Paris **243**, 1565–1568.
- LE ROUX, M.-L., 1933. Recherches sur la sexualité des Gammariens. *Bull. biol. Fr. Belg.* **16** (Suppl.), 1–138.
- LUEKEN, W., 1962. Über Geschlechtsbestimmung bei Landisopoden. Z. wiss. Zool. **166**, 251–351.
- MACCAGNO, T. P., & CUNIBERTI, A., 1956. Intersessualità in *Gammarus pungenis* M. EDW. (Crustacei Amphipodi). *Atti Accad. Sci., Torino* **90**, 171–188.
- NEBESKI, O., 1880. Beiträge zur Kenntnis der Amphipoden der Adria. *Arb. zool. Inst. Univ. Wien* **3**, 24–31.
- NIYAMA, H., 1959. A comparative study of the chromosomes in Decapodes, Isopodes and Amphipods, with some remarks on cytotaxonomy and sex-determination in the Crustacea. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* **7**, 1–60.
- ORIAN, A. J. E. & CALLAN, H. G., 1957. Chromosome numbers of gammarids. *J. mar. biol. Ass. U. K.* **36**, 129–142.
- PASSANO, L. M., 1960. Molting and its control. In: The physiology of crustacea. Ed. by T. H. WATERMAN. Acad. pr., New York, Vol. 1, 473–536.
- SEXTON, E. W., 1924. The molting and growth-stages of *Gammarus*, with description of the normals and intersexes of *G. chevreuxi*. *J. mar. biol. Ass. U. K.* **13**, 340–401.
- SEXTON, E. W. & HUXLEY, J. S., 1921. Intersexes in *Gammarus chevreuxi* and related forms. *J. mar. biol. Ass. U. K.* **12**, 506–556.
- SMITH, G., 1906. Rhizocephala. *Fauna Flora Golf. Neapel* **29**.
- TEISSIER, G., 1960. Relative growth. In: The physiology of crustacea. Ed. by T. H. WATERMAN. Acad. pr., New York, Vol. 1, 537–560.
- TRAUT, W., 1962. Zur Geschlechtsbestimmung bei *Gammarus duebeni* LILLJ. und verwandten Arten (Crustacea, Amphipoda). Z. wiss. Zool. **167**, 1–72.
- ZERBIB, C., 1964. Évolution post-embryonnaire de la voie déférente mâle chez le mâle et chez la femelle normale et masculinisée d'*Orchestia gammarella* PALLAS (Crustacé Amphipode). *Bull. biol. Fr. Belg.* **98**, 391–408.