

Verbundene Zwillinge bei Krebsen

GERHARD SCHOLTZ

Humboldt-Universität zu Berlin, Institut für Biologie/Vergleichende Zoologie
Philippstr. 13, 10115 Berlin; gerhard.scholtz@rz.hu-berlin.de

Vortrag auf der Jahrestagung am 9. Juni 2012 auf der Insel Vilm

Abstract: Conjoined twins in Crustacea. Conjoined twins have been reported for all major animal groups including humans. As one of the most conspicuous malformations, conjoined twins have always fascinated people. This is reflected by numerous accounts and illustrations in early encyclopedic, zoological and anatomical works and by the frequent occurrence of conjoined twins in curiosity cabinets and on today's internet. Furthermore, there is a great scientific interest in this phenomenon, because the study of malformations is generally considered a source for our understanding of developmental mechanisms and evolutionary history. Nevertheless, the causes and mechanisms that lead to conjoined twins are not fully understood. Even the question as to whether human conjoined twins are the result of incomplete separation or fusion of the embryos is still debated. There are numerous reports about conjoined twins in arthropods, mainly insects, myriapods, and chelicerates. In particular, in insects a number of experiments have been conducted to artificially create conjoined twins. In contrast, crustacean conjoined twins have been relatively rarely described and experimental approaches are lacking completely. Here, for the first time, a review of all (so far known) cases of conjoined twins in crustaceans is presented. In addition, two new cases of conjoined twins in the Australian crayfish species *Cherax destructor* are reported. A comparison of crustacean conjoined twins with those of other arthropods shows principal similarities. Based on the various patterns of conjoined twins found in crustaceans (and other arthropods) the conclusion is drawn that the alternatives of incomplete separation or fusion oversimplify the matter. Instead, an initial separation of germ Anlagen leads to a variety of fusion patterns during later stages, depending on the degree of initial separation. Hence, separation and fusion processes both play a role for conjoined twin formation in crustaceans and perhaps in arthropods in general.

Fehlbildungen an Menschen, Tieren oder Pflanzen üben seit jeher große Faszination aus. Dies zeigt sich an zahlreichen Darstellungen derartiger Phänomene in frühen enzyklopädischen, zoologischen oder anatomischen Werken (z. B. SEBA 1735–64, RÖSEL VON ROSENHOF 1755) und nicht zuletzt in Fehlentwicklungen als Schauobjekte in Kuriositäten- und Naturalienkabinetten (BREDEKAMP et al. 2000, MAURIES 2002) bis hin zu Naturkundemuseen und heutzutage vor allem dem Internet. Neben der Auslösung bloßer Faszination bieten Fehlbildungen aber auch die Möglichkeit zu wissenschaftlicher Erkenntnis (BLUMBERG 2009). Die vergleichend-analytische Betrachtung von

Fehlentwicklungen sowie ihre experimentelle Erzeugung erlauben Schlussfolgerungen über Prinzipien organismischer Bildungsprozesse und -mechanismen.

Eine besonders auffällige Kategorie von Fehlentwicklungen stellen die Verbundenen Zwillinge dar, früher häufig auch als Siamesische Zwillinge bezeichnet. Dabei handelt es sich um zwei partiell miteinander „verwachsene“ Individuen, deren Körperteile oder Organe je nach Fall in unterschiedlichem Maße in Einzahl vorhanden sind. Verbundene Zwillinge wurden für Vertreter der meisten großen Tiergruppen einschließlich des Menschen beschrieben (z. B. BATESON 1894, KORSCHOLT 1907, EYSTER 1995, BLUMBERG 2009). Außerdem wurden zahlreiche Experimente an Tieren zur künstlichen Erzeugung derartiger Phänomene durchgeführt (z. B. KRAUSE 1934). Eine Verdopplung von Teilen der Körperlängsachse kann während der frühen Ontogenese entstehen oder durch Regeneration bedingt sein (KORSCHOLT 1907). Auslöser und Ursachen für das spontane Auftreten Verbundener Zwillinge sind dennoch weitgehend unklar. Selbst für den Menschen werden alternativ Fusion zweier Embryonen oder unvollständige Separation bei Verdopplung der Keimanlagen diskutiert (z. B. SPENCER 2000, KAUFMAN 2004).

Für Arthropoden wurden zahlreiche Fälle spontan auftretender sowie experimentell erzeugter Verbundener Zwillinge berichtet. Dies gilt insbesondere für Insekten (z. B. CAPPE DE BAILLON 1927, WOODWORTH 1932, KRAUSE 1934, KALTHOFF & SANDER 1968) und Cheliceraten (z. B. SEBA 1735–64, PATTEN 1896, SCHIMKEWITSCH & DOGIEL 1913, BRAUER 1917, SEITZ 1966, ITOW & SEKIGUCHI 1979) sowie in geringerem Maße für Myriapoden (SELBIE 1913, JUBERTHIE-JUPEAU 1962, 1974, DOHLE 1964, HUBERT 1968, JANSSEN 2013a, b). Für Crustaceen existieren dagegen nur ungefähr zwei Dutzend eher anekdotische Berichte über aufgetretene Verbundene Zwillinge. Experimentell sind meines Wissens derartige Fehlbildungen bei Krebsen bislang überhaupt noch nicht erzeugt worden. Im Folgenden werden zwei Beispiele für Doppelembryonen des australischen Flusskrebses *Cherax destructor* präsentiert. Zusätzlich werden die bislang publizierten Fälle von Verbundenen Zwillingen bei Krebsen dokumentiert, unter verschiedenen Gesichtspunkten klassifiziert und diskutiert.

Zwei Beispiele von Doppelembryonen beim australischen Flusskrebs

Im Rahmen von Untersuchungen zur Embryonalentwicklung der australischen Flusskrebsart *Cherax destructor* an der University of New South Wales in Sydney wurden in ansonsten normalen Gelegen zwei Exemplare von Doppelembryonen oder Verbundenen Zwillingen gefunden (Abb. 1). In beiden Fällen handelt es sich um fortgeschrittene Stadien (85 % bzw. 95–99 % nach SANDEMAN & SANDEMAN 1991), die den kompletten Satz der Segmente und Extremitäten des Schlüpfstadiums zeigen sowie dorsal Herz und Aorten ange-

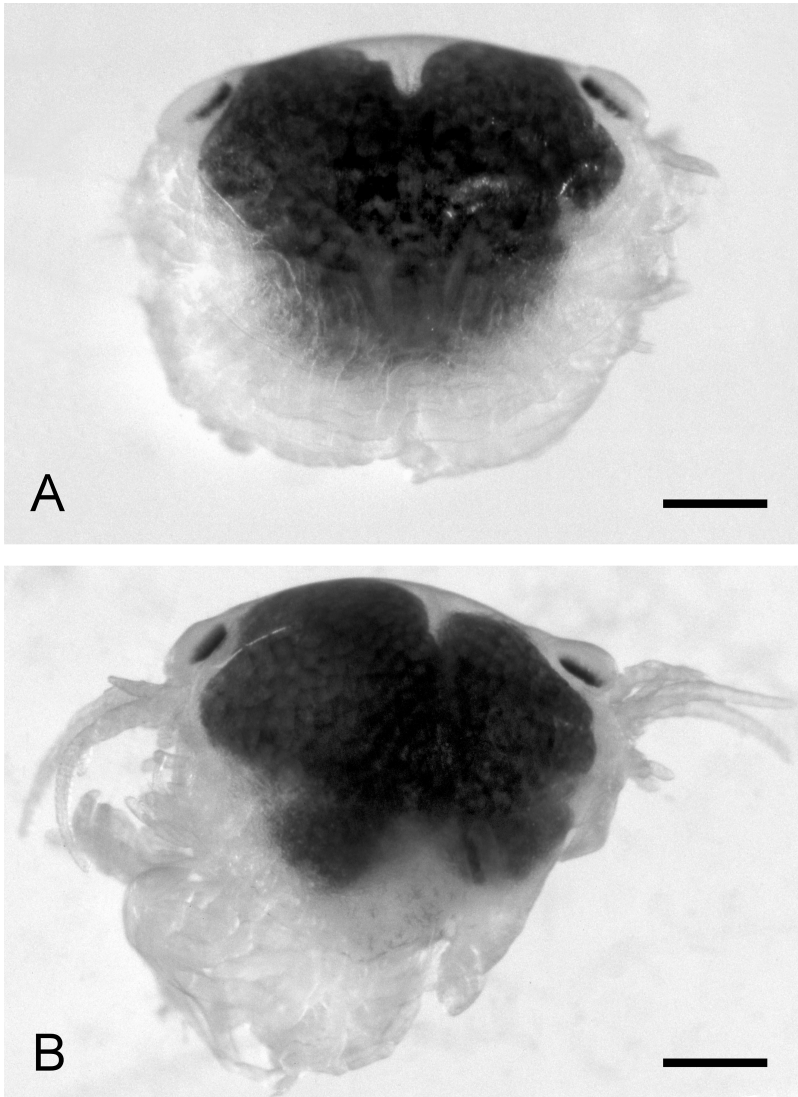


Abb.1: Zwei Fälle von Doppelembryonen mit „Duplicitas completa“ beim australischen Flusskrebs *Cherax destructor*, Seitenansicht. A) Zwei gleichgroße Keime liegen mit den Rückenseiten zueinander orientiert auf einer gemeinsamen dunklen Dottermasse. Oben in der Mitte befindet sich die Herzregion. B) Zwei sehr ungleich entwickelte Keime, der linke Keimstreif vollständig segmentiert, der rechte verkümmert (Beschreibung siehe Text). Eichstriche 0,5 mm. – *Two cases of double embryos of the Australian crayfish *Cherax destructor* with “Duplicitas completa” (lateral aspect). A) Two germ bands of equal size lie back to back on a shared yolk mass. The heart region is situated in the middle on top. B) Two very unequally developed germ bands. The left germ band is fully segmented, the right one shows retarded development and malformations (see text). Scale bars 0.5 mm.*

legt und den Carapax geschlossen haben. Der Durchmesser der Eier unterscheidet sich nicht von dem normal entwickelter Individuen, allerdings wird durch die paarig angelegten Embryonen die ansonsten eher rundliche Form in die Breite gestreckt (Abb. 1).

Die beiden Keime des einen Doppelsembryos sind gleich groß und liegen parallel ausgerichtet Rücken an Rücken (Abb. 1A). Die posterioren Regionen, in denen die Caudalpapillen nach vorne gefaltet sind, liegen nahe beieinander. Der Carapaxrand ist durchgehend. Die Köpfe befinden sich auf gleicher Höhe und sind durch die zentrale Dottermasse separiert. Median zwischen den Kopfanlagen liegt ein gemeinsames dorsales Gefäß, Herz und Aorten umfassend, das im Lebendzustand pulsierte. Ob das Herz aus zwei Anlagen gebildet wurde, konnte nicht geklärt werden.

Auch beim zweiten Doppelsembryo liegen die beiden Keime parallel sowie mit der Dorsalseite zueinander orientiert und zeigen einen durchgehenden Carapaxrand (Abb. 1B). Sie teilen ebenfalls ein gemeinsames dorsales Blutgefäß. Insgesamt ist dieses verbundene Zwillingpaar offensichtlich noch etwas weiter entwickelt als das erste. Der Pigmentanteil in den Komplexaugen ist größer, die Caudalpapille mehr vorgewölbt, und die Extremitäten sind etwas länger. Allerdings sind die beiden Keime in diesem Fall ungleich groß und sehr unterschiedlich ausdifferenziert. Der größere Embryo ist vollständig segmentiert und mit Extremitäten ausgestattet. Der kleinere Embryo enthält weniger Dotter, und nur die vorderen Kopfextremitäten bis zu den Mundwerkzeugen (2. Maxille) sind ausgebildet. Dahinter ist der Embryo weitgehend extremitätenlos. Lediglich am hinteren Ende des Körpers finden sich einige beinartige Anhänge. Der sehr verkürzte Rumpf zeigt keine Differenzierung. Weder eine umgeklappte Caudalpapille noch ein Thorax oder Pleon sind erkennbar.

Fälle von Verbundenen Zwillingen bei Krebsen

Insgesamt gibt es für Krebse mit der jetzigen Studie 15 Publikationen mit mehr als 20 Beobachtungen von Verbundenen Zwillingen (RYDER 1886 erwähnt leider keine genaue Anzahl) bei 14 Arten (Abb. 2–4). Die bei weitem überwiegende Zahl der Fälle betrifft decapode Krebse, insbesondere den europäischen und amerikanischen Hummer (*Homarus gammarus*, *H. americanus*) (BRIGHTWELL 1835, RYDER 1886, HERRICK 1895, HARZSCH et al. 2000) sowie verschiedene Flusskrebsarten (*Astacus astacus*, *Cambarus longulus*, *Cherax destructor*, *Pacifastacus leniusculus*, *Procambarus fallax* f. *virginialis*, *Virilastacus rucapihuelensis*) (REICHERT 1842, ZIPF 1956, HARLIOĞLU 2002, ALWES & SCHOLTZ 2006, RUDOLPH & MARTINEZ 2008, diese Studie). Dazu kommen je ein Vertreter der Anomala (*Aegla abtao*) (JARA & PALACIOS 2001), der Brachyura (*Amarinus lacustris*) (SCHOLTZ et al. 2014) und die Garnelenart *Rimopenaeus similis* (früher *Trachypenaeus similis*) (WILLIAMS

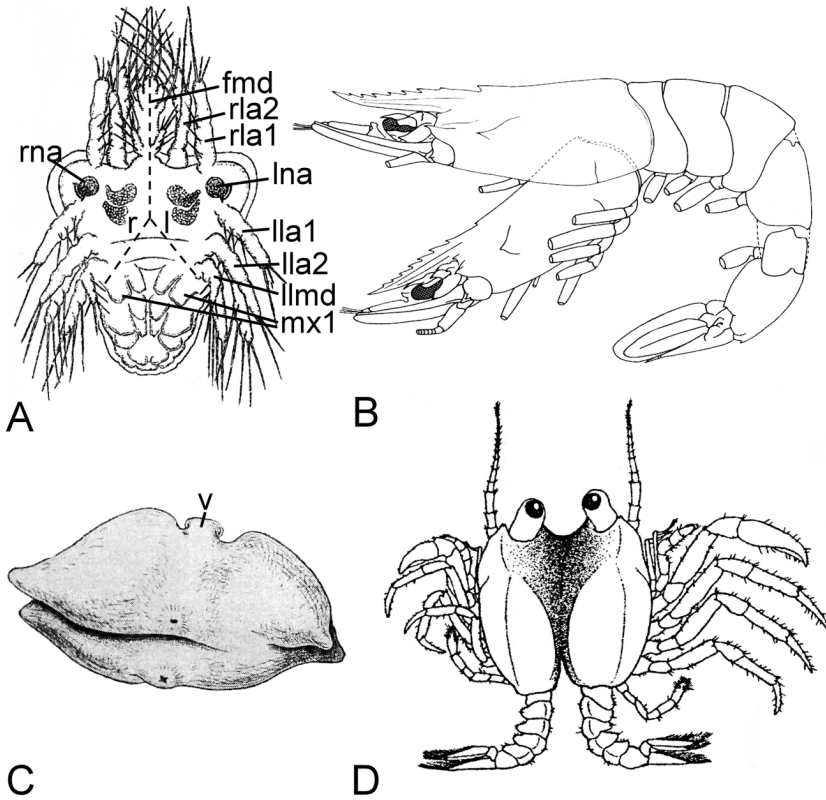
1988). Im Gegensatz dazu liegen nur drei Fälle von Verbundenen Zwillingen bei nicht-decapoden Krebsen vor: ein Befund von CHATTON (1909) über vier Exemplare des Copepoden *Ophioseides cardiocephalus* (früher *O. joubini*) und zwei Berichte von Duplikationen bei der Externa der rhizocephalen Cirripedia *Sacculina carcini* und *Loxothylacus panopaei* (PÉREZ & BASSE 1928, REINHARD 1954). Die Ursachen für diese „Asymmetrie“ in der Häufigkeit der Beobachtungen liegen wohl eher in der Zugänglichkeit, Größe und ökonomischen Bedeutung decapoder Krebse als in der Biologie dieser Tiere. Eine gezielte Suche dürfte vermutlich eine größere Anzahl derartiger Fehlbildungen auch bei anderen Krebsgruppen ergeben.

Die beobachteten Stadien Verbundener Zwillinge

Vergleicht man die Stadien, bei denen Verbundene Zwillinge beobachtet wurden, so wird in über zehn Fällen von Schlüpfstadien oder frühen Larven berichtet. Dabei handelt es sich bei dem Copepoden *Ophioseides cardiocephalus* um Metanaupliuslarven (CHATTON 1909) (Abb.2A), bei den beiden Hummerarten um Zoealarven (BRIGHTWELL 1835, RYDER 1886, HERRICK 1895) (Abb. 3A, B) und bei den verschiedenen Flusskrebsen und *Aegla abtao* mit ihrer direkten Entwicklung um Juvenilstadien nach dem Schlupf (Abb.2D). Fünf Publikationen (REICHERT 1842, HERRICK 1895, HARZSCH et al. 2000, ALWES & SCHOLTZ 2006, dieser Artikel) berichten über insgesamt acht Doppelembryonen (Abb.1, 4). In vier beschriebenen Fällen handelt es sich um erwachsene Tiere: zwei parasitische Rhizocephala (PÉREZ & BASSE 1928, REINHARD 1954), eine penaeide Garnele (WILLIAMS 1988) (Abb.2B, C) und eine Krabbe (SCHOLTZ et al. 2014). Die große Seltenheit später Larvenstadien oder gar adulter Krebse lässt sich offensichtlich mit der geringeren Überlebensfähigkeit freilebender Verbundener Zwillinge erklären. Die komplexen Oberflächenstrukturen erschweren die sowieso schon problematischen regelmäßigen Häutungsvorgänge, und auch Fortbewegung sowie Nahrungsaufnahme werden sicherlich beeinträchtigt. Die wenigen Erwähnungen verbundener Embryonalstadien wiederum können mit der geringen Zugänglichkeit und Beobachtbarkeit früher Entwicklungsstadien erklärt werden.

Die Muster Verbundener Zwillinge

Klassischerweise wird bei Verbundenen Zwillingen neben anderen Mustern, die insbesondere bei Säugetieren einschließlich des Menschen (z.B. SPENCER 2000, KAUFMAN 2004), aber auch bei Arthropoden (z.B. PATTEN 1896, BRAUER 1917) beobachtet werden, zwischen dem doppelten Auftreten vorderer Strukturen – z.B. dem Kopf – als „Duplicitas anterior“ (DA) und dem hinterer Körperregionen als „Duplicitas posterior“ (DP) unterschieden. Mit Abstand die meisten der bei Krebsen beobachteten Fälle zeigen eine DP (BRIGHTWELL



1835, RYDER 1886, HERRICK 1895, HARZSCH et al. 2000, HARLIOĞLU 2002, ALWES & SCHOLTZ 2006) (Abb. 3, 4). Dies gilt für die Flusskrebse und Hummer. Nur die vier Metanaupliuslarven des oben genannten Copepoden (CHATTON 1909) (Abb. 2A), die adulte Garnele (WILLIAMS 1988) (Abb. 2B), die ebenfalls adulte Krabbe (SCHOLTZ et al. 2014) sowie möglicherweise ein Beispiel eines Flusskrebs-Juvenilstadiums (RUDOLPH & MARTINEZ 2008) (s. u.) repräsentieren eine DA. Die Garnele *Rimipeneus similis* bildet dabei insofern eine Besonderheit, als die beiden Vorderkörper nicht neben- sondern übereinander liegen und damit ein Muster bilden, das schwer zu erklären ist. Möglicherweise handelt es sich eher um eine verunglückte Häutung als um einen Fall von Verbundenen Zwillingen (WILLIAMS 1988) (Abb. 2B). Mit zwei Rostren, drei Augen und einer zusätzlichen dorsalen antennenartigen Struktur zeigt die brachyure Krabbe *Amarinus lacustris* ein Muster, das nur indirekt als DA erschlossen werden kann (siehe SCHOLTZ et al. 2014). Die Doppelstrukturen der Externa der beiden Rhizocephala-Arten sind ebenfalls nicht leicht interpretierbar, da die extreme Abwandlung der Körperorganisation bei diesen parasiti-

Abb.2: Verbundene Zwillinge bei Krebsen. A) „Duplicitas anterior“ bei einem Meta-nauplius des Copepoden *Ophioseides cardiocephalus* (Ventralsicht) (nach CHATTON 1909). Zwei anteriore Naupliusregionen (linke Naupliusregion l, rechte Naupliusregion r: diese sind durch gestrichelte Linien markiert) mit je einem unpaaren Naupliusauge (l_{na}: Auge der linken Naupliusregion; r_{na}: Auge der rechten Naupliusregion) und paarig angelegten 1. und 2. Antennen (z.B. l_{la1}: linke 1. Antenne der linken Naupliusregion; r_{la1}: rechte 1. Antenne der linken Naupliusregion; l_{la2}: linke 2. Antenne der linken Naupliusregion; r_{la2}: rechte 2. Antenne der linken Naupliusregion). Die rechte Mandibel der linken und die linke Mandibel der rechten Naupliusregion sind verwachsen (fmd). Die jeweiligen Gegenstücke sind normal ausgebildet (z.B. l_{lmd}: linke Mandibel der linken Naupliusregion). Die 1. Maxille (mx₁) ist das erste einfach paarig angelegte Extremitätenpaar. B) „Duplicitas anterior“ bei einem Adultus der Garnele *Rimapenaeus similis* (Lateralsicht). Die vertikale Anordnung der verdoppelten Cephalothorax-Regionen ist ungewöhnlich (siehe Text) (nach WILLIAMS 1988). C) „Duplicitas anterior“ der Externa von *Sacculina carcini* (siehe Text) (v: Verbindungsstiel zur Interna im Körper des Krabbenwirtes) (nach PÉREZ & BASSE 1928). D) „Duplicitas completa“ des frühen Postembryonalstadiums des südamerikanischen Süßwasserkrebse *Aegla abtao* (Lateralsicht) (nach JARA & PALACIOS 2001). Die beiden Individuen sind dorsal mit der Cephalothoraxregion verwachsen. Dieses Muster entsteht aus Doppelpembryonen, wie in Abb.1 gezeigt. – *Conjoined twins in crustaceans. A) “Duplicitas anterior” of a metanauplius of the copepod Ophioseides cardiocephalus (ventral view) (after CHATTON 1909). Two anterior naupliar regions (left naupliar region l, right naupliar region r: they are marked by dotted lines) each equipped with an unpaired nauplius eye (l_{na}: eye of the left naupliar region; r_{na}: eye of the right naupliar region) and paired 1st and 2nd antennae (e.g. l_{la1}: left 1st antenna of the left naupliar region; r_{la1}: right 1st antenna of the left naupliar region; l_{la2}: left 2nd antenna of the left naupliar region; r_{la2}: right 2nd antenna of the left naupliar region). The right mandible of the left and the left mandible of the right naupliar region are conjoined (fmd). The counterparts are normal (e.g. l_{lmd}: left mandible of the left naupliar region). The 1st maxilla is the first normal paired limb. B) “Duplicitas anterior” of an adult decapod shrimp, Rimapenaeus similis (lateral view). The vertical arrangement of the duplicated cephalothorax region is unusual (see text) (after WILLIAMS 1988). C) “Duplicitas anterior” of the externa of Sacculina carcini (see text) (v: stalk that connects the externa with the interna in the crab host’s interior) (after PÉREZ & BASSE 1928). D) “Duplicitas completa” of the early postembryonic stage of the South American freshwater anomalan decapod Aegla abtao (lateral view) (after JARA & PALACIOS 2001). The dorsal cephalothorax regions of the two individuals are conjoined. This pattern develops from double embryos as shown in Fig. 1.*

schen Krebsen die Achsenverhältnisse verschleiert (Abb.2C). Der allgemeinen Sichtweise der Orientierung der Externa folgend würde es sich in beiden beobachteten Fällen ebenfalls um eine DA handeln (PÉREZ & BASSE 1928, REINHARD 1954).

Etwas anders gelagert sind die Fälle einer dorsalen Verwachsung der Cephalothorax-Region bei frisch geschlüpften Hummern, Flusskrebse und *Aegla abtao* (RYDER 1886, ZIPF 1956, JARA & PALACIOS 2001, RUDOLPH & MARTINEZ 2008) (Abb.2D). Ein derartiges Muster kann als „Duplicitas com-

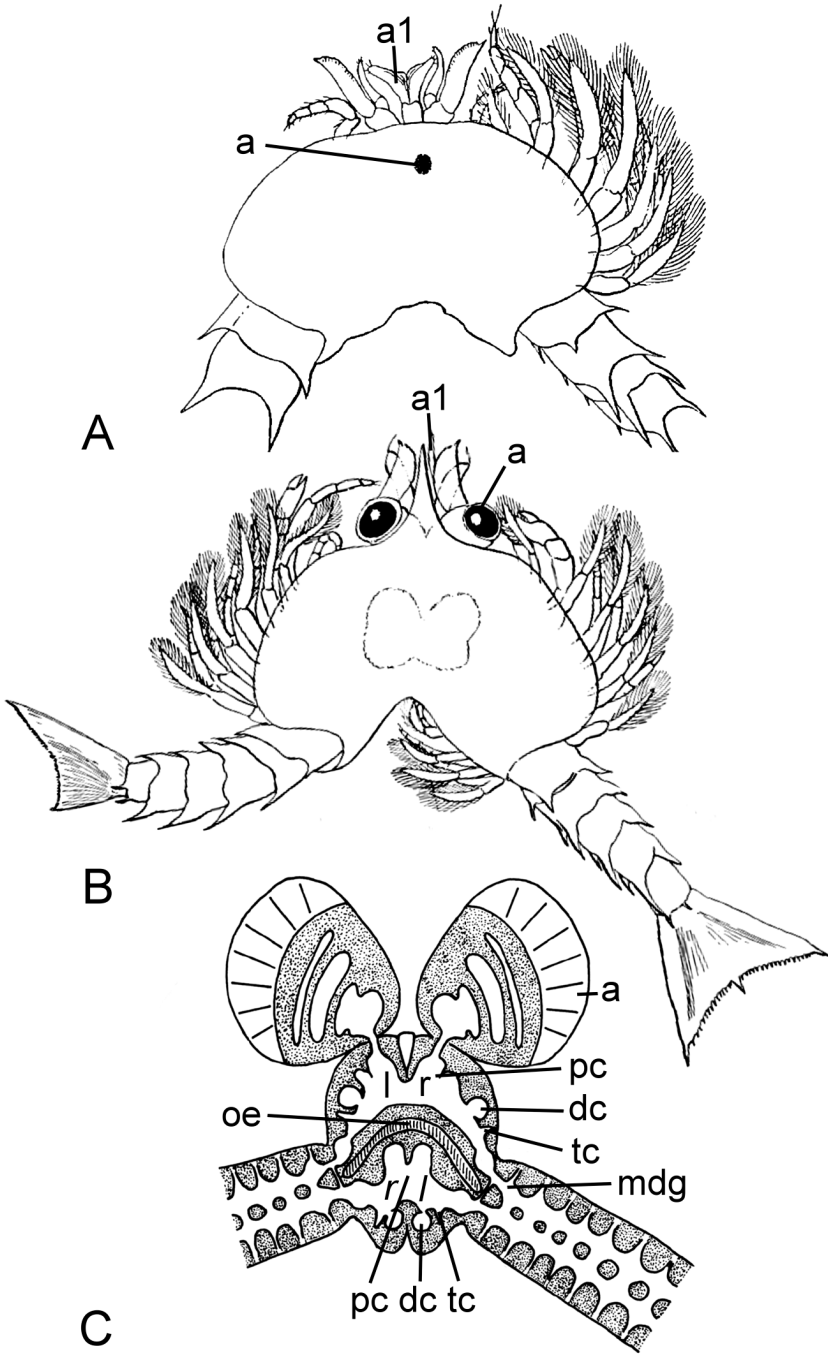


Abb. 3: Verschiedene Fälle von „Duplicitas posterior“ beim amerikanischen Hummer *Homarus americanus* mit unterschiedlichen Graden anteriorer Verschmelzung (Dorsal-sicht). A) Zoelarve mit nur einem medianen Augenfleck (a) und verwachsener 1. Antenne (a1) sowie partiell verschmolzener Cephalothoraxregion und doppeltem Pleon. B) Zoelarve mit paarigen Augen (a) und einschließlich der 1. Antenne (a1) paarigen Extremitäten sowie partiell verschmolzener Cephalothoraxregion und doppeltem Pleon. C) Zentralnervensystem eines Embryos, der zu einer Larve wie in B) führen könnte. Normal aussehende anteriore Hirnregion mit paarigen Augenanlagen (a) und den Anlagen der Hirnabschnitte Protocerebrum (pc), Deutocerebrum (dc) und Tritocerebrum (tc). Es handelt sich aber möglicherweise um die kombinierten rechten Kopfteile (r) einer rechten Embryoanlage und den linken Kopfteilen (l) einer linken Embryoanlage. Im Bereich der Aufspaltung liegen eine fusionierte Protocerebrumanlage sowie klar getrennte Deuto- und Tritocerebrumanlagen. In diesem Fall handelt es sich um die rechten Abschnitte (r) des linken und die linken Abschnitte (l) des rechten Embryos. Vom Deutocerebrum an sind alle Teile des Zentralnervensystems vollständig und doppelt angelegt. (mdg: Mandibelganglion, oe: paariger Oesophagus, der zu einer Mundöffnung führt) (A und B nach HERRICK 1895, C nach HARZSCH et al. 2000). – *Various cases of “Duplicitas posterior” in the American lobster Homarus americanus showing different degrees of conjoined anterior parts (dorsal view). A) Zoea larva with one median eye spot (a), conjoined 1st antenna (a1), and partly conjoined cephalothorax region with double pleon. B) Zoea larva with paired eyes (a), paired appendages including the 1st antenna, and partly conjoined cephalothorax region with double pleon. C) Central nervous system of an embryo, which might have developed into a larva as shown in B). Normal appearing anterior brain region with paired Anlagen of the eyes (a) and the brain parts protocerebrum (pc), deutocerebrum (dc), and tritocerebrum (tc). Alternatively, this could represent a combination of right head parts (r) of a right embryonic Anlage and the left head parts (l) of a left embryonic Anlage. In the area of the bifurcation, a conjoined Anlage of the protocerebrum and clearly separate Anlagen of the deuto- and tritocerebrum are present. These are the right parts (r) of the left embryo and the left parts (l) of the right embryonic Anlage. Beginning with the deutocerebrum, all elements of the central nervous system are complete and paired. (mdg: mandibleganglion, oe: paired esophagus, leading to one mouth opening) (A and B after HERRICK 1895, C after HARZSCH et al. 2000).*

pleta“ (DC) bezeichnet werden und muss in Verbindung zu den Doppelmembryonen mit jeweils einer eigenen Körperachse gesehen werden, wie sie von REICHERT (1842), HERRICK (1895) und in dieser Arbeit beschrieben werden (Abb.1). Das Muster dorsal verbundener Juvenilstadien entsteht aus zwei getrennten ventralen Keimstreifanlagen, deren Rückseiten bei der Umwachsung des Dotters verschmelzen (siehe auch HERRICK 1895).

Erstaunlich ist das Beispiel der beschriebenen dorsalen Verschmelzung des gesamten Körpers beim Flusskrebs *Virilastacus rucapihuelensis* (RUDOLPH & MARTINEZ 2008). Bei Flusskrebse, wie ursprünglich bei den Malacostraca überhaupt, werden die posteriore Thoraxregion sowie das Pleon im Embryo mittels einer teloblastischen Wachstumszone in der ventralwärts geklappten Caudalpapille angelegt (SCHOLTZ 2000, ALWES & SCHOLTZ 2006). In dem

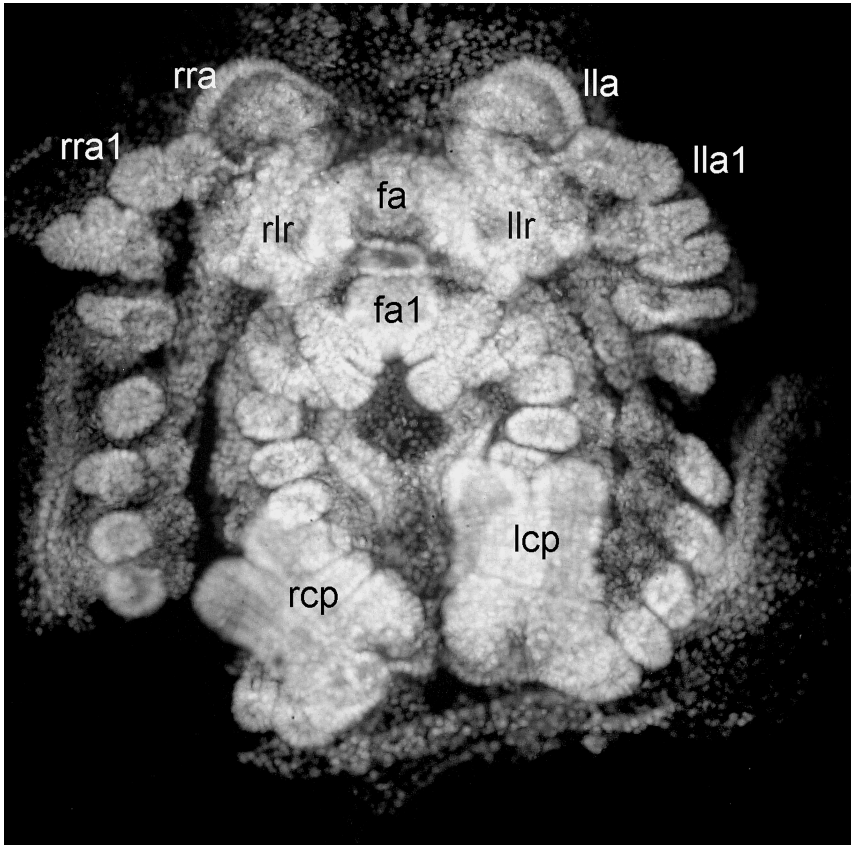


Abb.4: Doppelembryo des Marmorkrebses *Procambarus fallax* f. *virginalis* (Ventral-sicht) (nach ALWES & SCHOLTZ 2006). In diesem Fall sind ein linker und ein rechter Keimstreifen samt linker und rechter Caudalpapille (lcp, rcp) ausgebildet, die im vorderen Kopfbereich verwachsen sind. Das führt zu den Verwachsungsprodukten eines medianen reduzierten Auges (fa) und einer medianen verdickten 1. Antenne (fa1). Von der 2. Antenne an sind alle Strukturen normal. (lla: linkes Auge, lla1: linke 1. Antenne des linken Embryos; rra: rechtes Auge, rra1: rechte 1. Antenne des rechten Embryos; llr, rlr: Labrum des linken bzw. des rechten Embryos). – *Conjoined double embryo of the Marmorkrebs Procambarus fallax f. virginalis (ventral view) (after ALWES & SCHOLTZ 2006). Here, a left and a right germ band are differentiated including a left and right caudal papilla (lcp, rcp), which are conjoined in the anterior head region. This leads to a conjoined median, somewhat reduced, eye (fa) and to a median thickened 1st antennae (fa1). Posterior to the 2nd antennae all structures are normally differentiated. (lla: left eye, lla1: left 1st antenna of the left embryo; rra: right eye and rra1: right 1st antenna of the right embryo; llr, rlr: labrum of the left and the right embryo, respectively).*

von RUDOLPH & MARTINEZ (2008) beschriebenen Schlüpfstadium von *Virilastacus* müssen daher die beiden frühen Keimstreifen eine Wachstumszone geteilt haben. Dementsprechend könnte dieser Fall während der frühen Embryonalphase als DA betrachtet werden. Das Schlüpfstadium stellt aber einen extremen Fall einer DC dar.

Sowohl bei DA wie bei DP gibt es häufig verwachsene Strukturen. Dies betrifft natürlich und vor allem die Teile, die im Bereich des Überganges zwischen einfacher und doppelter Körperachse liegen. Beispiele dafür sind die verdickte Mandibel in der medianen Region der DA des Metanauplius von *Ophioseides cardiocephalus* (CHATTON 1909) (Abb.2A), die offensichtlich aus Teilen der Mandibel der beiden Kopfanlagen besteht, oder die gemeinsamen vorderen Hirnabschnitte und der Vorderdarm der DP von *Homarus americanus* (HARZSCH et al. 2000) (Abb.3C). Darüber hinaus ist auffällig, dass in vielen Fällen von DA und DP auch die nicht verdoppelte Region verändert ausgebildet ist und unterschiedliche Grade von Verwachsungen aufweist. So beschreiben RYDER (1886) und HERRICK (1895) für die verschiedenen DP bei Hummerlarven Köpfe mit einer regulären Ausstattung mit paarigen Augen und Antennen, aber auch welche mit nur einem medianen Augenfleck und unpaarigen Anhängen (Abb.3A, B). ALWES & SCHOLTZ (2006) berichten von einer Marmorkrebs-DP, welche die Anlagen eines mittleren dritten Auges und einer ersten Antenne zeigt, die jeweils aus entsprechenden Anteilen beider Köpfe gebildet wurden (Abb.4). Auch der von CHATTON (1909) abgebildete Metanauplius mit einer DA besitzt gegenüber einer normalen Larve eine verbreiterte posteriore Körperregion (Abb.2A). Das bedeutet, dass es sich streng genommen bei der DA und der DP nicht notwendigerweise und nicht immer einfach um eine Aufspaltung eines Stückes der Längsachse des Körpers handelt, sondern dass sich zwei Körperachsen partiell überlagern und sich je nach Winkel zueinander verschiedene Grade von Verwachsung ergeben. Bei einer parallelen Orientierung der Keimanlagen kommt es zunächst zu keiner Überlappung und damit zu keiner Verwachsung. Erst in einem späteren Stadium fusionieren dann zwangsläufig die beiden Keime, da sie auf einem gemeinsamen Dotter heranwachsen.

Andere Arthropoden

Verbundene Zwillinge wurden auch von Vertretern anderer Arthropodengruppen beschrieben. Dies gilt für Myriapoda (SELBIE 1913, JUBERTHIE-JUPEAU 1962, 1974, DOHLE 1964, HUBERT 1968, JANSSEN 2013a, b), Chelicerata (z.B. SEBA 1735–64, PATTEN 1896, SCHIMKEWITSCH & DOGIEL 1913, BRAUER 1917, SEITZ 1966, ITOW & SEKIGUCHI 1979) und Hexapoda (z.B. CAPPE DE BAILLON 1927, WOODWORTH 1932, KRAUSE 1934, KALTHOFF & SANDER 1968). Insbesondere für die beiden letzteren Gruppen wurden in vielen Fällen Verbundene Zwillinge durch Bestrahlung, Chemikalien, Anste-

chen und Schnürungsversuche experimentell erzeugt. Ebenso wie bei den Krebsen umfassen die Berichte Embryonen, postembryonale oder larvale Stadien und adulte Tiere. Auch die vorkommenden Muster entsprechen weitgehend den bei Krebsen beobachteten Fällen. Es gibt DA und DP sowie komplette Doppelembryonen. Allerdings kommen kreuzweise angeordnete Verbundene Zwillinge, „*Duplicitas cruciata*“, und weitere von Reduktionen des Kopfes und anderer Körperteile gekennzeichnete Muster hinzu (z.B. PATTEN 1896, BRAUER 1917, KRAUSE 1934), die bei Crustaceen bislang nicht beschrieben wurden.

Fusion oder unvollständige Separation?

Die Ursachen für die Bildung Verbundener Zwillinge sind nach wie vor nicht vollständig verstanden. Zunächst stellt sich die generelle Frage, zu welchem Zeitpunkt der Entwicklung Verbundene Zwillinge entstehen und ob sie aus einer Fusion zweier Keime oder durch unvollständige Teilung eines Keimes gebildet werden. Selbst für die beim Menschen vorkommenden Fälle wird dies kontrovers diskutiert (z.B. SPENCER 2000, KAUFMAN 2004). Dementsprechend wurden auch für die Gründe der bisher bei Krebsen beschriebenen Beispiele für Verbundene Zwillinge eine Reihe unterschiedlicher Hypothesen aufgestellt. ZIPF (1956) postuliert, dass es sich im Falle dorsal verwachsener Flusskrebse um die Verschmelzung zweier Embryonen innerhalb einer Eihülle handelt. RYDER (1886) erklärt die beim amerikanischen Hummer gefundenen DP durch eine Fusion zweier Embryonalanlagen im Zusammenhang mit der Gastrulation. Dabei bestimmt der Winkel der Longitudinalachsen der Keime zueinander den Grad der Fusion. Er lässt allerdings offen, wie es zuvor zu der Verdopplung des Gastrulationszentrums im Ei kommt. Basierend auf den von ihm beim amerikanischen Hummer beobachteten Doppelembryonen, die alle vollständig getrennt waren, widerspricht HERRICK (1895) der Ansicht RYDERS und nimmt an, dass die Fusion erst relativ spät während der Keimstreifdifferenzierung erfolgt. Allerdings thematisiert auch HERRICK die Ursachen der Verdopplung der Embryonalanlagen nicht. HARLIOĞLU (2002) vermutet eine Entstehung des Flusskrebszwillings während des frühen Keimstreifstadiums, wobei die separate Entwicklung der beiden Keime mit der Bildung des Carapax gestoppt wird und zu einer DP führt. ALWES & SCHOLTZ (2006) schließen vom Muster der anterior verwachsenen Marmorkrebs-Doppelembryonen, dass diese Verbundenen Zwillinge spätestens im Keimscheibenstadium entstanden sein müssen. PÉREZ & BASSE (1928) und REINHARD (1954) nehmen für die beiden Verbundenen Zwillinge der Rhizocephala an, dass bereits eine Aufspaltung des frühen Infektionsstadiums eine Zwillingsbildung verursacht hat.

Die Fusion zweier Oocyten oder bereits befruchteter Eier kann ziemlich sicher ausgeschlossen werden, da Dottergehalt und Größe der Eier bei den

Verbundenen Zwillingen denen einfacher regulärer Embryonen entspricht. Kein Autor erwähnt diesbezüglich irgendwelche Besonderheiten bei Doppel-embryonen. HERRICK (1895) spricht ausdrücklich von einer ansonsten normalen Ausprägung eines Hummerdoppelembryos. Die hier beschriebenen Doppelembryonen von *Cherax destructor* zeigen ebenfalls keine von anderen Eiern dieser Art abweichende Größe oder einen höheren Dottergehalt (ca. 2 mm, siehe Abb. 1).

Die Existenz zweier kompletter und vollständig separierter Keimstreifen auf einem Dotter (REICHERT 1842, HERRICK 1895, diese Studie) spricht für eine verdoppelte frühe Keimanlage. Diese Dopplung kann – durch innere oder äußere Störeinflüsse bedingt – bereits auf der Ebene von achsenbildenden Gradienten in der frühen Zygote oder während der Furchung angelegt sein oder durch Teilung einer ursprünglich einheitlichen Keimanlage erfolgen. Es ist also in jedem Fall von einem initialen Trennungsprozess auszugehen, der zu einer Verdopplung der Keimanlage führt. Im Prinzip stellen dabei die beiden vollständig separaten Keimstreifen noch gar keine Verbundenen Zwillinge dar, da nur extraembryonale, d.h. nicht formative Regionen geteilt werden. Erst im Laufe späterer Stadien erfolgt die Fusion der Individuen zu Verbundenen Zwillingen.

Schwerer zu erklären sind partiell verwachsene frühe Keime, wie sie von HARZSCH et al. (2000) und ALWES & SCHOLTZ (2006) beschrieben werden (Abb.3, 4). Dabei stellt sich die Frage, ob in diesen Fällen zwei zunächst separate Keimanlagen wieder fusionieren, oder ob eine einzelne Anlage unvollständig getrennt wird. Das Auftreten verschiedener Grade von Überlappungen bei Larven und anderen Postembryonalstadien und die unterschiedlichen Winkel der Embryonen zueinander, wie sie von REICHERT (1842), RYDER (1886), HERRICK (1895), ZIPF (1956), HARZSCH et al. (2000), JARA & PALACIOS (2001), HARLIOĞLU (2002), ALWES & SCHOLTZ (2006) und RUDOLPH & MARTINEZ (2008) berichtet werden, sprechen für einen einheitlichen Prozess der Doppelbildung von Keimanlagen. Dementsprechend stellen komplett getrennte Doppelembryonen nur einen extremen Fall eines Kontinuums unterschiedlich weit voneinander entfernter und mit unterschiedlichen Winkeln zueinander liegender Keime dar. Je nach Neigung zueinander resultiert daraus eine DA oder eine DP. Je nach Nähe und Lage der beiden Keime erfolgt früher oder später eine kleinere oder größere Fusion. Fusionen entstehen bei getrennten Keimanlagen durch partielle Überlappungen und daraus resultierende Verwachsungen der betroffenen Strukturen. Derartige Überlappungen müssten entweder durch Wanderung der Keimanlagen oder im Rahmen der Ausdehnung bei Wachstum und Differenzierung nahe zusammenliegender Keimanlagen entstanden sein. Eine Wanderung differenzierter Keimscheiben kann ziemlich sicher ausgeschlossen werden, aber die Überlappung von Teilen getrennter, doch nahe zusammen liegender Keimanlagen während des Wachstums ist durchaus plausibel. Eine Fusion muss aber bei den dotterreichen Eiern der Arthropoden in jedem Falle erfolgen, da die getrennten

Keimanlagen – selbst wenn sie zunächst vollständig getrennt sind – gemeinsam auf dem Dotter liegen. Spätestens beim Schlüpfen handelt es sich dann um auch morphologisch Verbundene Zwillinge. Die frühen Fusionen betreffen dabei ventrale und terminale Aspekte des Keimes wie das Nervensystem, die Extremitäten oder den Vorderkopf, die späten Fusionen dorsale Teile wie den Carapax, Tergite oder das Herz.

Die Beispiele bei Krebsen machen deutlich, dass die einfache Alternative „Separation oder Fusion“ als mögliche Ursachen für Verbundene Zwillinge den beobachteten Vorgängen nicht gerecht wird. Tatsächlich muss man davon ausgehen, dass sowohl Separation als auch Fusion an der Bildung Verbundener Zwillinge von Krebsen beteiligt sind. Zunächst muss eine frühe Trennung der Keimanlagen erfolgen. Diese individuellen Keime verschmelzen dann je nach Nähe und Ausrichtung der Achsen zueinander zu unterschiedlichen Zeiten der Entwicklung und in verschiedenem Maße miteinander. Dies gilt zumindest für Krebse mit dotterreichen Eiern und einer superfiziellen Furchung. Ähnliches scheint auch bei anderen Arthropoden mit einem entsprechenden Entwicklungsmodus vorzuliegen, wie die Beispiele von Skorpionen (BRAUER 1917), Xiphosuren (PATTEN 1896) und Myriapoden (DOHLE 1964, JANSSEN 2013a, b) zeigen. (Die beiden letzt genannten Autoren gehen allerdings davon aus, dass es sich im Falle der DP von Embryonen von *Glomeris marginata* um eine Teilung der Wachstumszone in Kombination mit einem ungeteilten Kopf handelt.) Es bleibt zu klären, inwieweit Arthropoden mit dotterarmen Eiern und totaler Furchung übereinstimmende Vorgänge zeigen. Die Beispiele der eine Totalfurchung durchlaufenden Copepoden, Rhizocephalen und möglicherweise auch penaeiden Decapoden (CHATTON 1909, PÉREZ & BASSE 1928, REINHARD 1954, WILLIAMS 1988) machen deutlich, dass durchaus ähnliche Muster Verbundener Zwillinge auftreten wie bei anderen Arthropoden. Beschreibungen von frühen Ontogenesestadien wie Doppel-embryonen fehlen hier aber bislang vollständig.

Literatur

- ALWES, F. & SCHOLTZ, G. (2006): Stages and other aspects of the embryology of the parthenogenetic Marmorkrebs (Decapoda, Reptantia, Astacida). *Development Genes and Evolution* 216: 169–184.
- BATESON, W. (1894): *Materials for the Study of Variation*. MacMillan & Co., London.
- BLUMBERG, M.S. (2009): *Freaks of Nature – What anomalies tell us about development and evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- BRAUER, A. (1917): Über Doppelbildungen des Skorpions (*Euscorpius carpathicus* L.). *Sitzungsberichte der Königlich Preußischen Akademie der Wissenschaften* 12: 208–221.
- BREDEKAMP, H.; BRÜNING, J. & WEBER, C. (Eds.) (2000): *Theater der Natur und Kunst – Katalog*. Henschel, Berlin.

- BRIGHTWELL, T. (1835): Description of the young of the common lobster, with observations relative to the questions of the occurrence and non-occurrence of transformations in crustaceous animals. *Magazine of Natural History* 8: 482–486.
- CAPPE DE BAILLON, P. (1927): Recherches sur la tératologie des insectes. Lechevalier, Paris.
- CHATTON, E. (1909): Sur un nauplius double anadyne d'*Ophioseides joubini* Chatton. *Comptes Rend. Soc. Biol.* 67: 482–484.
- DOHLE, W. (1964): Die Embryonalentwicklung von *Glomeris marginata* (Villers) im Vergleich zur Entwicklung anderer Diplopoden. *Zoologische Jahrbücher, Anatomie und Ontogenie der Tiere* 81: 241–310.
- EYSTER, L. S. (1995): Conjoined twins, triplets, and quadruplets in the gastropod *Crepidula fornicata*. *Invertebrate Biology* 114: 307–323.
- HARLIOĞLU, M. M. (2002): The first report on the occurrence of twins in a freshwater crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Decapoda, Astacoidea). *Folia Biologica (Kra-kow)* 50: 215–216.
- HARZSCH, S.; BENTON, J. & BELTZ, B. S. (2000): An unusual case of a mutant lobster embryo with double brain and double ventral nerve cord. *Arthropod Structure and Development* 29: 95–99.
- HERRICK, F. H. (1895): The American lobster: a study of its habits and development. *Bulletin of the US Fisheries Commission* 15: 1–252, pl. 54.
- HUBERT, M. (1968): Sur des cas de monstruosités doubles observés chez des larves de *Glomeris marginata* (VILLERS) (Myriapode, Diplopode, Oniscomorpe, Glomeridia). *Bulletin de la Société zoologique de France* 93: 443–450.
- ITOW, T. & SEKIGUCHI, K. (1979): Induction of multiple embryos with NaHCO₃ or calcium free sea water in the horseshoe crab. *Roux's Archives of Developmental Biology* 187: 245–254.
- JANSSEN, R. (2013a): Developmental abnormalities in *Glomeris marginata* (VILLERS 1789) (Myriapoda: Diplopoda): implications for body axis determination in a myriapod. *Naturwissenschaften* 100: 33–43.
- (2013b): A curious abnormally developed embryo of the pill millipede *Glomeris marginata* (VILLERS 1789). *ZooKeys* 276: 65–75.
- JARA, C. G. & PALACIOS, V. L. (2001): Occurrence of conjoined twins in *Aegla abtao* Schmitt, 1942 (Decapoda, Anomura, Aeglididae). *Crustaceana* 74: 1059–1065.
- JUBERTHIE-JUPEAU, L. (1962): Dédoublement de la région postérieure du corps chez une larve de *Scutigera pagesi* JUPEAU (Myriapodes, Symphyles). *Bulletin de la Société zoologique de France* 86: 732–736.
- (1974): Action de la température sur le développement embryonnaire de *Glomeris marginata* (Villers). *Symposia of the Zoological Society London* 32: 289–300.
- KALTHOFF, K. & SANDER, K. (1968): Der Entwicklungsgang der Mißbildung „Doppel-abdomen“ im partiell UV-bestrahlten Ei von *Smittia parthenogenetica* (Dipt., Chironomidae). *Wilhelm Roux' Archiv* 161: 129–146.
- KAUFMAN, M. H. (2004): The embryology of conjoined twins. *Child's Nervous System* 20: 508–525.
- KORSCHULT, E. (1907): Regeneration und Transplantation. Fischer, Jena.

- KRAUSE, G. (1934): Analyse erster Differenzierungsprozesse im Keim der Gewächshauschrecke durch künstlich erzeugte Zwillings-, Doppel- und Mehrfachbildungen. Wilhelm Roux's Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen 132: 115–205.
- MAURIES, P. (2002): Das Kuriositätenkabinett. DuMont, Köln.
- PATTEN, W. (1896): Variations in the development of *Limulus polyphemus*. Journal of Morphology 12: 17–148.
- PÉREZ, C. & BASSE, E. (1928): Sur un monstre double de Sacculine. Bulletin de la Société zoologique de France 53: 139–145.
- REICHERT, K.B. (1842): „Zwillingsbildung von einem ... Hühner-Embryo“. Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin 1839–1859 (1912): 43–44.
- REINHARD, E.G. (1954): A case of conjoined twins in *Loxothylacus* (Crustacea, Rhizocephala). Proceedings of the Helminthological Society 21: 67–71.
- RÖSEL VON ROSENHOF, A.J. (1755): Der monatlich herausgegebenen Insecten-Belustigung dritter Theil. Nürnberg.
- RUDOLPH, E.H. & MARTINEZ, A.W. (2008): Conjoined twins in the burrowing crayfish, *Virilastacus rucapihuelensis* Rudolph & Crandall, 2005 (Decapoda, Parastacidae). Crustaceana 81: 1347–1355.
- RYDER, J.A. (1886): The monstrosities observed amongst recently hatched lobsters. American Naturalist 20: 742–743.
- SANDEMAN, R. & SANDEMAN, D. (1991): Stages in the development of the embryo of the fresh-water crayfish *Cherax destructor*: Roux's Archives of Developmental Biology 200: 27–37.
- SCHIMKEWITSCH, W. & DOGIEL, V. (1913): Ueber Regeneration bei Pantopoden. Bulletin de L'Académie Impériale des Sciences de St. Pétersbourg, VI Ser. 7: 1147–1156.
- SCHOLTZ, G. (2000): Evolution of the nauplius stage in malacostracan crustaceans. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research 38: 175–187.
- ; NG, P.K.L. & MOORE, S. (2014): A crab with three eyes, two rostra, and a dorsal antenna-like structure. Arthropod Structure and Development 43: 163–173.
- SEBA, A. (1735–64): Locupletissimi rerum naturalium thesauri. Reprint 2001, Taschen Verlag, Köln.
- SEITZ, K.-A. (1966): Normale Entwicklung des Arachniden-Embryos *Cupiennius salei* KEYSERLING und seine Regulationsbefähigung nach Röntgenbestrahlungen. Zoologische Jahrbücher, Anatomie und Ontogenie der Tiere 83: 327–447.
- SELBIE, C.M. (1913): A new variety of *Polydesmus coriaceus* PORAT, and note of a centipede monstrosity. The Annals and Magazine of Natural History, IIX Ser. 12: 439–443.
- SPENCER, R. (2000): Theoretical and analytical embryology of conjoined twins: Part I: Embryogenesis. Clinical Anatomy 13: 36–53.
- WILLIAMS, A.B. (1988): Conjoined twin adult shrimp (Decapoda: Penaeidae). Fishery Bulletin 86: 595–597.
- WOODWORTH, C.E. (1932): A wireworm double monster (*Limoniuss canus* Lec., Elateridae, Coleoptera). Psyche 39: 37–40.
- ZIPF, E.M. (1956): Conjoined twinning in crayfish. Virginia Journal of Science 7: 291–292.