

3. Über die Lungenentwicklung bei dipneumonen Araneinen.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität München.)

Von Momčilo Ivanić.

(Mit 10 Figuren.)

eingeg. 8. Juli 1912.

In letzter Zeit sind eine Anzahl Arbeiten erschienen, welche die Frage nach der Homologie der Spinnenlungen von verschiedenartigen Gesichtspunkten aus zu lösen versuchten. Die vergleichend-anatomischen und die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen sind aber zu keinem einheitlichen Ergebnis gelangt, und gerade die letzte Arbeit auf diesem Gebiet¹ verschiebt die Fragestellung aufs neue.

Es mag daher gerechtfertigt erscheinen, wenn ich an dieser Stelle kurz die Ergebnisse eigener entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen zu dieser Frage bringe, die, wie ich hoffe, einiges zur Klärung beitragen werden. Die ausführliche Arbeit wird an anderer Stelle erscheinen.

Als Hauptmaterial benutzte ich Kokons bzw. Eier von Arten der Familie der *Lycosidae*, speziell von einer alpinen *Lycosa*, die, vom Herrn Prof. Maas gesammelt und konserviert, in liebenswürdiger Weise mir zur Verfügung gestellt worden waren, ferner von andern *Lycosa*-Species; als Vergleichsmaterial dienten mir Arten der Genera *Epeira*, *Tegenaria*, *Theridium* u. a. Die Untersuchungen wurden sowohl an Totalpräparaten, die bei geeigneter Färbung und Aufhellung schon vieles erkennen lassen, sowie an Schnitten ausgeführt. Es kommt dabei sowohl auf genaue zeitliche Aneinanderreihung der Stadien als auch auf sichere Orientierung nicht nur des ganzen Keimstreifs, sondern auch der einzelnen Lungen- bzw. Extremitätenanlage sehr viel an.

Die Lungenentwicklung der dipneumonen Araneinen steht im engsten Zusammenhang mit der Entwicklung der Extremitätenanlagen, die in den Segmenten des zukünftigen Abdomens zum Vorschein kommen. Diese sind nach ihrem Aussehen wie nach ihrer Genese durchaus den Extremitätenanlagen im Cephalothorax gleich, haben wie diese ein Cölom, nur sind sie wesentlich kleiner. Namentlich ist die Anlage im ersten Abdominalsegment nur rudimentär, so daß hier oft, trotz eines deutlichen Cöloms, nur eine kleinere äußere Hervorwölbung zu erkennen ist. Sehr deutlich sind dagegen die Extremitäten im zweiten, dritten, vierten und fünften Segment des Abdomens, besonders am zweiten. An diesem treten auch die uns interessierenden Vorgänge der Anlage des Atmungsorgans auf, und zwar auf einem frühen Embryonalstadium, noch vor der sogenannten »Umrollung«.

¹ Haller, B., Über die Atmungsorgane der Arachniden. Ein Beitrag zur Stammesgeschichte dieser Tiere. In: Arch. f. micr. Anatomie, Bd. 79, Jhg. 1912.

In Fig. 1 sehen wir, daß die Körpergestalt und Streckung des Embryo wesentlich vom ausschlüpfenden Tier verschieden ist. In diesem Stadium liegt der Keimstreif ganz dem Dotter an und hat sich so stark entwickelt und ausgedehnt, daß der am meisten ventrale Punkt auch die am stärksten nach außen hervorragende Stelle des Embryo darstellt, während an der Dorsalseite Kopf- und Schwanzlappen sich fast berühren. Der Keim hat, wenn man so sagen darf, das maximale embryonale Aussehen erreicht und umspannt den ganzen Dotter. Erst später kommt die Zusammenziehung des Keimes auf eine geringere Fläche und die Knickung zwischen Cephalothorax und Abdomen zustande.

Schon im Totalpräparat sehen wir die Lungenanlage an der betreffenden Extremität (Fig. 1). Währenddem die dritten bis fünften

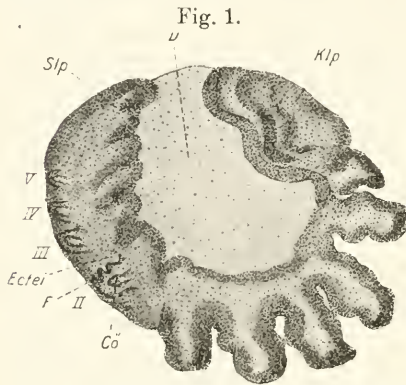


Fig. 1. Totalpräparat eines *Lycosa*-Embryo vor der »Umrollung«, Boraxkarminfärbung. *Klp*, Kopflappen; *Slp*, Schwanzlappen; *II*, *III*, *IV*, *V*, Extremitätenanlagen im zweiten, dritten, vierten und fünften Abdominalsegment; *F*, erste Falte; *Ectei*, Ectodermeinsenkung; *Cö*, Cölo; *D*, Dotter. Leitz, Oc. 2, Obj. 3. In der Objektischhöhe gezeichnet (wie alle weiteren auch).

Fig. 2. Längsschnitt durch eine Extremitätenanlage wie in Fig. 1. Boraxkarmin und Bleu de Lyon. *I*, erste Falte; *Mf*, Material für weitere Falten; *Ect*, Ectoderm; *Ms*, Mesoderm; *Cö*, Cölo; *D*, Dotter; *Dz*, Dotterzellen.

Abdominalsegmente keine Besonderheiten aufzuweisen haben, sehen wir an der Extremitätenanlage hier tiefgehende, klare Einfaltungen, die als Endresultat zwischen sich die erste Falte hervorbringen. Besondere Veränderungen im Epithel, das zuerst gleichartig erscheint, dann aber an bestimmten Stellen Kernvermehrungen und Ansammlungen zeigt, gehen diesem Stadium voran, worüber wir in der ausführlichen Arbeit berichten werden. Hier ist nur zu bemerken, daß diese Faltungen nicht zufällig und gelegentlich auftreten, sondern regelmäßig in diesen Stadien, und daß sie auch in leichter Weise zu demonstrieren sind, wenn man gut fixiertes (Sublimatessig, Carnoy,

Gilson u.s.w.) Material mit Boraxkarmin färbt und nachher gut differenziert.

Fig. 2 zeigt einen Schnitt, der genau längs durch die Extremitätenanlage (darum absichtlich etwas schief zum Keimstreifen!) gelegt ist. Wir können uns nunmehr von den an der Extremität vor sich gegangenen Veränderungen ein genaueres Bild machen. Die dotterwärts gekehrte (dorsale) Seite faltet sich ein. Wie in der Fig. 2 zu sehen ist, das Endresultat dieses Prozesses ist eine sehr klare und regelmäßige Falte. Was sich weiter nach innen zu vorwölbt, ist erst Material für weitere Falten. Insofern können wir der Behauptung von Kautzsch² nicht ganz beipflichten, wonach mehrere Falten gleichzeitig entstehen sollen. Ferner ist hervorzuheben, daß die Extremitätenanlage selbst

Fig. 3.

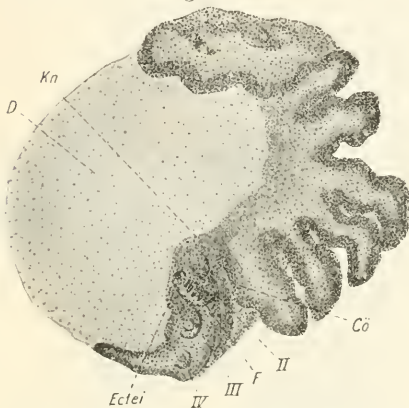


Fig. 4.



Fig. 3. Totalpräparat eines Stadiums fast am Ende der Umrollung, Profilansicht. II, III, IV, Extremitätenanlagen im zweiten, dritten und vierten Abdominalsegment (die fünfte sieht man nicht, weil schon ganz ventral verschoben ist). Boraxkarminfärbung. F, Falten; Cö, Cöloin; Ectei, Ectodermeinsenkung (der zukünftige Luftraum schon begrenzt); Kn, Knickung zwischen Cephalothorax und Abdomen; Do, Dotter. Leitz, Oc. 2, Obj. 3.

Fig. 4. Längsschnitt durch eine Extremitätenanlage mit zwei Falten (1 und 2). Delafeldhämatoxylinfärbung. mf, Material für weitere Faltenbildung; Ect, Ectoderm; Ms, Mesoderm; Cö, Cöloin. Leitz, Oc. 2, Obj. 7.

zur Gesamtembryonalanlage ungefähr horizontal, zum Abdomen aber fast vertikal steht; die Falten nehmen demgegenüber eine senkrechte Richtung ein, also vertikal zur Gesamtanlage (Abdomen und Cephalothorax) und annähernd parallel zum Abdomen.

Die Regelmäßigkeit der Faltung erscheint bedeutsam gegenüber dem von manchen Seiten gemachten Versuch (z. B. von Janeck³), in

² Kautzsch, G., Über die Entwicklung von *Agelena labyrinthica* Clerck. 2. Teil. In: Zool. Jahrb. Abt. Morph., Bd. 30.

³ Janeck, Reinhold, Die Entwicklung der Blättertracheen und der Tracheen bei den Spinnen. In: Jena. Zeit. Naturw., Bd. 44.

den Falten nur zufällige Bildungen zu sehen, die höchstens provisorisch und durch starkes Wachstum bedingt wären und keinen morphologischen Wert hätten.

An der Einfaltung beteiligt sich nur das Ectoderm der Extremitätenanlage. Ebenso sind alle späteren Falten rein ectodermaler Herkunft, ohne mesodermale Beteiligung.

* * *

Für die weitere Entwicklung kommen zwei Umstände in Betracht: erstens die Veränderungen am gesamten Embryo, die unter dem Namen der Umrollung bekannt sind, zweitens die Veränderungen an der Extremitätenanlage selbst.

Der eingebürgerte Name Umrollung ist eigentlich irreführend; man könnte dem Endresultat nach eher von einer Einrollung sprechen, die

Fig. 5.



Fig. 6.

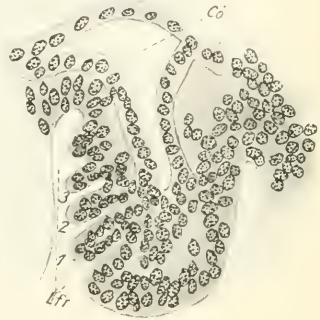


Fig. 5. Längsschnitt durch ein Stadium während der Umrollung. Delafieldhämatoxylin. Zwei klare Falten, die Bildung der dritten im Begriff. In der Extremitätenanlage starke Vermehrung der Kerne, bzw. Zellen. Leitz, Oc. 2, Obj. 7.

Fig. 6. Längsschnitt durch ein Stadium am Ende der Umrollung. Boraxkarmin und Bleu de Lyon. Die Extremitätenanlage ist an der Stelle der Lungen des erwachsenen Tieres gelangt. Ganz klare Falten (1, 2, 3), wie auch der zukünftige Luftraum (*lfr*).

aber durch einen komplizierten Wachstumsprozeß zustande kommt. Vorher nimmt der Embryo am Ei, bzw. Dotter, die ganze Peripherie ein, so daß sich Kopf- und Schwanzende fast berühren; Cephalothorax und Abdomen liegen in einer einheitlichen Curvatur, nachher aber ist zwischen dem Vorderende des Kopfes und dem Hinterende des Abdomens eine freie Fläche (Fig. 3) von beträchtlicher Ausdehnung zu sehen, an der der Dotter, nur durch ein dünnes Epithel gedeckt, nach außen tritt. Cephalothorax und Abdomen haben jedes für sich eine besondere Curvatur und zwischen beiden ist eine Knickung zu erkennen.

Die Cephalothoraxanlagen haben sich dabei von der dorsalen

Seite nach unten verschoben, aber auch etwas ventral seitlich, die Abdominalanlagen ebenfalls nach unten, aber so, daß sich rechte und linke Hälfte in der Mitte nähern; der Dotter ist dabei passiv.

Dadurch werden auch Veränderungen der Lage der ersten Abdominalextremität zu den übrigen hervorgerufen. Während die übrigen Abdominalextremitäten mehr und mehr nach der Ventralseite zusammenrücken und schließlich eine bestimmte Lage, die der späteren Spinnenwarzen, erreichen, macht die erste eine Umdrehung von 90° , so daß sie aus der früher zum Gesamtembryo horizontalen in eine vertikale Lage übergeht (vgl. Fig. 1 und 3). Sie nimmt dann die Stelle ein, wo sich bei erwachsenen Formen die Lunge befindet.

Fig. 7.



Fig. 8.



Fig. 7 und 8. Längsschnitte durch einen Embryo gleich nach der Umrollung. Boraxkarmin und Bleu de Lyon. Klare Falten (1, 2, 3, 4 usw.); schwache Chitinisierung der Lamellen. *Lfr*, Luftraum. Leitz, Oc. 4, Obj. 7.

Die speziellen Veränderungen an der Extremitätenanlage selbst betreffen zunächst die Faltenvermehrung. Nach der ersten Falte entsteht in gleicher Regelmäßigkeit die zweite (Fig. 4 und 5); das Material für weitere Falten ist stets in einer Zellanhäufung hinter der letztgebildeten Falte zu erkennen (vgl. Fig. 2, 4 und 5). Dann bildet sich die dritte, vierte usw. (Fig. 6). Hand in Hand mit der Faltenbildung geht das Wachstum der ganzen Extremitätenanlage, bzw. der Falten.

Eine weitere Veränderung betrifft das Ectoderm hinter der Extremitätenanlage, das schon vorher einzusinken begonnen hat, so daß

zwischen ihr und dem Abdomen ein kleiner Raum entstanden ist (vgl. Fig. 1 und 3). In der Zeit der Umrollung nimmt die unter der Extremität entstandene Einsenkung zu, so daß die Anlage der Lungen in eine Grube zu liegen kommt. Der freie Rand der Extremitätenanlage verwächst dann symmetrisch mit dem dieser Grube, und auf diese Weise entsteht ein Raum, in dem die Falten der Extremitätenanlage bereits in gleicher Weise gelagert sind wie die Lungenlamellen der erwachsenen Tiere. Dadurch, daß die Verwachsung in jeder Extremitätenanlage symmetrisch vor sich gegangen ist, bleibt am hinteren Ende eine Öffnung frei, durch die der Raum mit der Außenwelt in Verbindung steht: das künftige Stigma.



Fig. 9. Etwas fortgeschrittenes Stadium wie in Fig. 7 und 8. Boraxkarmin und Bleu de Lyon. Die Falten eng gepreßt, aber doch klar. Leitz, Oc. 2, Obj. 7.

Es ist *Janeck* gegenüber besonders zu betonen, daß die bis hierher beschriebenen Falten niemals verschwinden, sondern sich dauernd erhalten, wie zeitlich genau seriierte Stadien beweisen. Fig. 7 und 8 stellen Längsschnitte eines und desselben Embryo dar auf einem Stadium, wo *Janeck* keine Falten mehr fand, und das auch von andern Autoren nicht beschrieben wird. Es fällt schon in die sogenannte dritte Periode der Embryonalentwicklung der Araneinen, und zwar unmittelbar nach der Umrollung. Das Tier hat seine definitive Form erreicht. Die Entwicklung der inneren Organe hat schon begonnen (z. B. der Cloacalblase). Die Figuren zeigen, daß trotz der starken Gewebsvermehrung und engeren Lagerung die Falten, bzw. die zukünftigen Lungenlamellen noch deutlich zu unterscheiden sind. Außer einer schwachen Chitinisierung der Lamellen ist der embryonalen Natur entsprechend noch keine weitere histologische Differenzierung vorhanden.

Die Zahl der Lamellen vergrößert sich fortwährend, so daß sie stets sehr eng gegeneinander gepreßt erscheinen (Fig. 9). Es ist darum möglich bei nicht ganz gelungener Fixierung oder bei spärlichem Material anstatt klarer Falten, die uns vorliegen, nur eine kompakte Masse von Kernen, im günstigsten Fall regelmäßig geordnet, zu finden.

Von diesem Stadium bis zu den histologisch differenzierten Lamellen (Fig. 10) ist nur noch ein Schritt von nicht prinzipieller Bedeutung. Daß dabei eine Degeneration einer größeren Zahl der Kerne stattfindet, können wir nach den vorliegenden Präparaten nicht bestätigen; Kernbilder, die als Degeneration aufgefaßt werden könnten, sind nicht zu finden. Wenn auf entsprechendem Raum die Zahl der



Fig. 10. Histologische Differenzierung der Lamellen. Starke Vacuolisierung und Chitinisierung. Keine Degenerationserscheinungen. Delafieldhämatoxylinfärbung. Leitz, Oc. 1, Obj. Ölimm. 12.

Kerne kleiner wird, so bedeutet das keine Kernverminderung, sondern ist nur durch die starke Streckung der Lamellen in dieser Zeit bedingt.

Gegenüber Jaworowski⁴ und Haller möchte ich betonen, daß hier von einer embryonalen Trachee keine Rede sein kann. Was von Jaworowski so bezeichnet wird, ist trotz seiner Verteidigung nichts anderes als die Anlage der Abdominalmuskeln in dieser Region (vgl. auch Purcell⁵ und Kautzsch). Von Jaworowski wird überhaupt kein einziges Stadium während oder gar vor der Umrollung beschrieben. Was ihm als Anfangsstadium gilt, zeigt bereits histologische Differenzierung. Ich werde darauf in der ausführlichen Arbeit zurückkommen.

⁴ Jaworowski, A., Die Entwicklung der sogenannten Lungen bei den Arachniden und speziell bei *Trochosa singoriensis* Laxm., nebst Anhang über Crustaceenkiemen (mit Taf. III u. 2 Fig. im Text). In: Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd 58.

⁵ Purcell, W. F., Development and origin of the Respiratory Organs in Araneae. In: O. Journ. Mic. Sc. (2) Vol. 54.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [40](#)

Autor(en)/Author(s): Ivanic Momcilo

Artikel/Article: [Über die Lungenentwicklung bei dipneumonem Araneinen. 283-289](#)