

#### 4. Über die Entwicklung der Keimblätter bei den Libellen.

Von Helene Tschuproff.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Berlin.)

(Vorläufige Mitteilung.)

(Mit 1 Figur.)

eingeg. 31. Juli 1903.

Die vielen ursprünglichen Eigenschaften, die in der Morphologie der Odonaten (Libellen) zutage treten, lassen wohl eine genaue Kenntnis ihrer Entwicklungsgeschichte wünschenswert erscheinen. Ich werde in den folgenden Zeilen die Bildung und hauptsächlich die weitere Entwicklung der Keimblätter behandeln, die interessante und für das allgemeine Verständnis der Keimblätter bei den Insekten wichtige Aufschlüsse darbietet.

Einstweilen liegen über die Entstehung der Keimblätter bei den Odonaten nur einige wenige kurze Mitteilungen vor, die Heymons gemacht hat und die in seiner Arbeit: »Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden«<sup>1</sup> enthalten sind. Sie beziehen sich auf Libelluliden.

Bei meinen Untersuchungen verwendete ich Vertreter der beiden Hauptgruppen der Odonaten, sowohl der *Anisoptera* (Libellulidae) wie der *Zygoptera* (Calopterygidae). Den Vorgang der Mesodermbildung beobachtete ich bis jetzt auch nur an zwei Vertretern von Libelluliden (*Ephitheca bimaculata* Charp. und *Libellula quadrimaculata* L.).

Da die Furchung und Blastodermbildung keine Sonderheiten bietet, so beginne ich mit der Entstehung des sogenannten »innern Blattes« früherer Autoren, oder des Mesoderms nach der neuern und meiner Meinung nach richtigen Auffassung.

Bei der Mesodermbildung zeigt sich eine schwach angedeutete Rinne in der Medianlinie des Keimstreifens, von deren Rändern Zellen in das Innere einwandern. Die Rinne liefert nur Mesoderm; es bilden sich aus ihr also keine Zellen, welche als Entoderm gedeutet werden könnten; auch findet man keine Zellanhäufungen an den Stellen der spätern Vorderdarm- und Enddarmsenkungen. Die Mesodermzellen liegen an diesen Stellen ebenso spärlich wie an den andern Teilen des Keimstreifens. In diesen Stadien sind die Keimblätter gesondert. Nach Ablösung des Mesoderms ist die an der Oberfläche zurückbleibende Schicht als Ektoderm zu bezeichnen, während das Entoderm nur von den Dotterzellen repräsentiert wird.

<sup>1</sup> Abhandl. Akadem. d. Wissensch. Berlin. 1896.

Es ist bekannt, daß bei den Insekten (mit Ausnahme der Thysanuren) die Dotterzellen früher oder später während des Verlaufs der Embryonalentwicklung zugrunde gehn. Im Gegensatz zu dieser Tatsache hat Heymons in einer Fußnote seiner Arbeit die kurze Notiz gemacht, daß die Dotterzellen sich bei den Libellen an der Bildung des Mitteldarms beteiligen sollen. Meine Untersuchungen sind in dieser wichtigen Frage sehr eingehende gewesen, sie beziehen sich auf *Epitheca* und *Calopteryx* also auf Repräsentanten der beiden Hauptgruppen (*Anisoptera* und *Zygoptera*). Die Angabe von Heymons konnte ich bestätigen, auch ist es mir weiter gelungen, über die eigenartigen Entwicklungsvorgänge, durch welche sich die Libellen von allen andern bisher untersuchten Insekten scharf unterscheiden, die notwendigen Aufschlüsse zu gewinnen.

Als Resultat hat sich herausgestellt, daß der Mitteldarm bei den von mir untersuchten Odonaten sich aus zwei verschiedenen Keimblättern bildet, indem sein mittlerer Teil aus den Dotterzellen (Entoderm) hervorgeht, der vordere und der hintere Teil dagegen aus dem stomodäalen und proktodäalen Ektoderm entstehen. Die Zellen der beiden genetisch so verschiedenartigen Bestandteile verlieren später ihre charakteristischen Eigentümlichkeiten und stellen dann ein gemeinsames, einheitliches Epithel dar, dessen ektodermale Bezirke sich von dem entodermalen Teil nicht mehr unterscheiden lassen. Es handelt sich hierbei nicht etwa um einen vorübergehenden Zustand, sondern die Bestandteile der beiden Keimblätter bleiben dauernd im Mitteldarm erhalten, indem sich sowohl im entodermalen, wie auch in den ektodermalen Teilen Regenerationskrypten bilden.

Ich bespreche zuerst die Bildung der ektodermalen Teile, welche wie bei andern pterygoten Insekten, Derivate des Vorder- und Enddarms sind. Das Stomodäum und Proktodäum entstehen als Einstülpungen des einschichtigen Ektoderms, nachdem das Mesoderm sich von dem äußern Blatt vollständig abgetrennt hat. Noch einschichtig bleibend, durchdringen die beiden Einstülpungen die dünne Mesodermdecke und wachsen immer weiter nach dem Innern des Dotters zu. Die Mesodermzellen vermehren sich auch und folgen den ektodermalen Darneinstülpungen nach, ohne aber ihre Enden zu erreichen, in welchen sich rege mitotische Teilungen zeigen. Die Teilungen der Epithelzellen veranlassen die Entstehung einer mehrschichtigen kappenartigen Verdickung am proximalen Ende von Vorder- und Enddarm. Sowohl am Vorderdarm wie am Enddarm verdünnt sich die Kappe in ihrer Mitte zu einer dünnen einschichtigen Lage, während ihre Ränder sich weiter und weiter vorschieben und den Dotter in Form einer einschichtigen Epithellage zu umwachsen beginnen.

Ähnlich wie bei andern Insekten entstehen also auch bei den Odonaten ektodermale Epithellamellen. Letztere bleiben aber dauernd klein, ihr Wachstum stockt sehr bald und sie stellen dann zwei kurze kelchförmige Ausstülpungen oder Epithelpolster dar, die vom Vorder- und Enddarm sich abgezweigt haben. Die Basis dieser kelchförmigen Epithelpolster hängt mit den proximalen Enden von Vorder- und Enddarm zusammen, die Öffnung der Kelche ist gegen den zentralen Dotter gewendet. Es ist noch hervorzuheben, daß die Kerne der Epithelpolster gegen Ende der Embryonalperiode sich sehr viel schwächer färben, daß sie verhältnismäßig groß werden und sich durch diese Merkmale dann leicht von den Kernen der Ektodermzellen des Proktodäums und Stomodäums unterscheiden lassen.

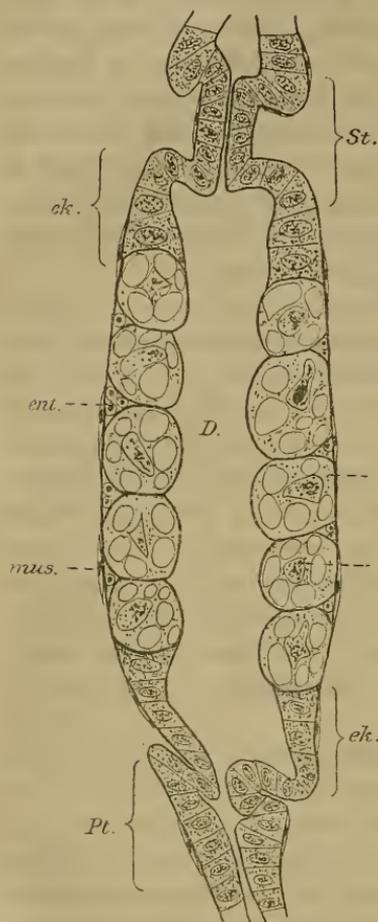
Ich wende mich jetzt zur Besprechung des Entoderms. Als Entodermzellen sind diejenigen Zellen aufzufassen, welche bei der Blätterbildung im Nahrungsdotter zurückgeblieben waren. Schon zur Embryonalzeit gewinnt ein Teil dieser Entodermzellen eine wichtige Funktion und tritt zuerst in Tätigkeit, wenn die Dotterfurchung beginnt. Die Kerne der betreffenden Entodermzellen stellen Zentren dar, in deren Umgebung sich die Dottermasse als ein rundlicher Ballen ansammelt. Der Dotter wird hierdurch segmentiert und zerfällt in zahlreiche rundliche Segmente, in deren Mitte je ein Kern liegt. Die in Rede stehenden Dotterzellen, welche die Dottersegmentierung bedingen, bezeichne ich als Vitellophagen. Mitotische Teilungen habe ich an den Kernen der Vitellophagen (Dottersegmente) niemals bemerkt.

Eine andre Kategorie von Entodermzellen nimmt nicht Anteil an der Zerklüftung des Nahrungsdotters. Diese Zellen bleiben fast während der ganzen Embryonalperiode untätig und embryonal und bewahren die Fähigkeit sich mitotisch zu teilen. Ich bezeichne diese letzteren Zellen als definitive Entodermzellen, im Gegensatz zu den bisher betrachteten vitellophagen Entodermzellen, die nur eine vorübergehende Tätigkeit während der Embryonalperiode haben.

Die Kerne der definitiven Entodermzellen besitzen eine viel geringere Größe, als die sehr groß werdenden Kerne der Vitellophagen, sie sind zur Embryonalzeit im Dotter verteilt, wo sie zwischen den Dottersegmenten eingesprenzt liegen.

Das Darmlumen entsteht im Mitteldarm während der letzten Zeit des Embryonallebens. Es kommt dadurch zustande, daß die wegen des Dotterverbrauches kleiner gewordenen Dottersegmente (Vitellophagen) sich an die Muscularis epithelartig in einer Schicht anschließen. Die Entodermzellen, welche, wie eben erwähnt wurde, bisher zerstreut zwischen den Dottersegmenten lagen, ziehen sich nach der

Peripherie des Dotters hin, wo sie zwischen den Dottersegmenten dicht an der Muscularis liegen. Hiermit ist im zentralen (mittleren) Teil des Mitteldarms ein entodermales Epithel entstanden, das vorn



Sagittaler Längsschnitt durch den mittleren Teil des Darmkanals einer jungen Larve von *Epitheca bimaculata*, nach einigen Schnitten kombiniert. *D*, Lumen des Mitteldarms; *ek*, ektodermales Mitteldarmepithel; *ent*, definitive Entodermzellen; *mus*, Muscularis; *Pt*, Proktodäum; *St*, Stomodäum; *vit.ent*, vitellophage Entodermzellen; *vit.k*, Kerne der vitellophagen Entodermzellen.

und hinten an die ektodermalen kelchförmigen Epithelpolster angrenzt. Auf diesem Stadium schlüpft der Embryo von *Epitheca* aus. Dieses während der Embryonalzeit entstandene erste larvale Epithel funktioniert etwa eine Woche hindurch. Eine äußere Ernährung ist dann noch nicht notwendig, indem die in den Vitellophagen aufgespeicherten Dotterkugeln zur Ernährung ausreichen (vgl. die beistehende Figur).

Wenn dann mit der Resorption der Dottersubstanz die Vitellophagen immer kleiner werden, teilen sich die Kerne der zwischen ihnen eingesprengt liegenden definitiven Entodermzellen mitotisch. Durch Teilungen der letzteren entstehen die sogenannten Krypten, von welchen später die Regeneration des Epithels ausgeht.

Wenn die Larve zwei Tage alt wird, verschwindet der Dotter in dem entodermalen Bezirk des Mitteldarmepithels vollständig und mit ihm gehen auch die meisten Vitellophagen zugrunde, von denen sich zunächst nur einige Vakuolen erhalten, welche aber auch bald verloren gehen. Es bleiben dann nur diejenigen Vitellophagen übrig, welche bei dem

Prozeß der Dotterverdauung noch unverbraucht geblieben sind; dieselben funktionieren einige Zeit als Mitteldarmepithel weiter, indem sie nun Stoffe verdauen, welche von außen, von der von jetzt an fressenden Larve aufgenommen werden.

Aber noch vor der ersten larvalen Häutung wird dieses Vitellophagenepithel allmählich abgeworfen und von den entodermalen Krypten regeneriert. Ist diese Regeneration bei den älteren Stadien erfolgt, so kann man schon keine Grenze mehr zwischen den ento- und den ektodermalen Teilen des Mitteldarms sehen.

Parallel mit der Differenzierung der Dotterzellen geht auch in den ektodermalen Teilen die Differenzierung der Zellen vor sich, indem ein Teil der Zellen sich schnell vermehrt, kleiner wird und sich zu Krypten anordnet, der andre Teil umgekehrt immer größer wird und sich zu den funktionierenden Epithelzellen umbildet.

Das Vorhandensein regenerativer Krypten, sowohl im entodermalen, wie in den ektodermalen Bezirken des Mitteldarms ist ein Beweis, daß beide Keimblätter sich an der definitiven Herstellung des genannten Darmabschnittes beteiligen.

Um zum Schluß die wichtigsten Eigentümlichkeiten im Verhalten der Keimblätter bei den Odonaten nochmals hervorzuheben, so ist zunächst zu bemerken, daß die ektodermalen Epithellamellen (Epithelpolster) noch nicht den gesamten Mitteldarm, sondern nur den vordern und hintern Teil desselben bilden. Hierin spricht sich wohl sicherlich die primitive Organisation der Odonaten im Vergleich zu andern pterygoten Insekten aus, bei denen, wie die embryologischen Forschungen des letzten Jahrzehntes gezeigt haben, bereits der ganze Mitteldarm ein Derivat der ektodermalen Epithellamellen ist.

Als eine weitere Eigentümlichkeit der Odonaten und gleichzeitig als ein weiterer Beweis ihrer primitiven Organisationsstufe ist zu erwähnen, daß nicht wie bei den höheren Insekten, sich das gesamte Entoderm zu Vitellophagen umgestaltet, sondern nur ein Teil desselben. Die embryonalen Vitellophagen gehen wie bei allen Insekten zugrunde. Ein anderer Teil des Entoderms liefert bei den Libellen die Krypten und damit den definitiven mittleren Teil des Mitteldarms.

In der Entwicklung des Entoderms zeigen die Libellen eine große Ähnlichkeit mit den Myriopoden (*Scolopendra*) und den Thysanuren (*Lepisma*), indem bei diesen Tieren nach Heymons ebenfalls nur ein Teil des Entoderms zu embryonalen Vitellophagen wird und später atrophiert, ein anderer Teil aber (entodermale Darmbildungszellen von *Lepisma*, Entodermzellen von *Scolopendra*) das definitive Mitteldarmepithel liefert. Heymons hat auf Grund seiner Befunde die Vitellophagen (Dotterzellen) der Arthropoden als embryonale Trophozyten bezeichnet und die Ansicht geäußert, daß dieselben eben infolge ihrer resorbierenden und sezernierenden Tätigkeit, gerade

wie später die funktionierenden Darmepithelzellen die Fähigkeit der mitotischen Teilung verlieren und dann zugrunde gehn müssen. Zu dieser Ansicht bin ich ebenfalls gekommen, denn auch meine Befunde an Odonaten sprechen dafür, daß nur solche Embryonalzellen, welche in keiner Weise bereits spezialisiert sind, imstande sind, sich mitotisch zu teilen und dauerndes regenerationsfähiges Darmepithel zu liefern.

In theoretischer Hinsicht ist es von Interesse, daß bei den Libellen ein und dasselbe Organ (der Mitteldarm) aus den Komponenten zweier verschiedener Keimblätter gebildet wird, ein Umstand, der sicherlich dafür spricht, daß die Keimblätter der Insekten aus embryonalem, undifferenziertem Zellmaterial bestehen, das später je nach Bedarf bei verschiedenen Formen in verschiedenen Richtungen spezialisiert werden kann.

Berlin, im Juli 1903.

## 5. Die Eireifung und Befruchtung der Süßwasserendrocoelen.

Von E. Mattiesen in Leipzig.

eingeg. 2. August 1903.

In der vorliegenden kurzen vorläufigen Mitteilung fasse ich die Hauptresultate einer Reihe von Untersuchungen über die Eientwicklung und Embryologie der Süßwasserendrocoelen in möglichst gedrängter Form zusammen. Ich habe dieselben im Zoologischen Institut der Universität Dorpat begonnen auf eine Anregung meines hochverehrten Lehrers Prof. J. v. Kennels hin, jedoch im Leipziger Zoologischen Institut, wo die Herren Professoren C. Chun und O. zur Strassen meiner Arbeit das lebenswürdigste Interesse entgegenbrachten, fortgesetzt und beendet.

### A. Die Eireifung.

Die gesamten Eireifungsvorgänge der Süßwasserendrocoelen, ebenso wie die weiteren Umwandlungen des Eikerns bis zur ersten Mitose, sind noch nie Gegenstand einer Untersuchung gewesen. Meine Resultate ergaben eine bedeutende Übereinstimmung dieser Vorgänge mit den entsprechenden bei den Polykladen des Meeres und in manchen Punkten auch mit denen der Trematoden. Ich werde auf diese Ähnlichkeit kurz an den entsprechenden Stellen verweisen.

Das Ovarium besitzt keine Keimzone. Sämtliche Eizellen reifen anfangs ziemlich gleichmäßig heran, späterhin bleiben die peripheren in ihrer Entwicklung zurück. Die reifsten Eier liegen dann mehr zentral im Ovarium, frei im Maschenwerk des Stromas.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: [27](#)

Autor(en)/Author(s): Tschuproff Helene

Artikel/Article: [Über die Entwicklung der Keimblätter bei den Libellen.  
29-34](#)