AUS DEM HISTOLOG. LABORATORIUM DER KAISERL. MILIT.-MED. AKADEMIE
ZU ST. PETERSBURG.

ÜBER

DAS ERSTE AUFTRETEN UND MIGRATION

DER

KEIMZELLEN BEI VÖGELEMBRYONEN.

VON

DR. MED. W. RUBASCHKIN,

Priv.-Dozent der Kaiserl. milit.-mediz. Akademie zu St. Petersburg.

Mit 12 Abbildungen auf den Tafeln 1/3.

Bekanntlich galt seit den berühmten Arbeiten von Waldeyer (9) die allgemein angenommene Meinung, dass der Ursprungsort der Genitalzellen das Coelomepithel der medialen Oberfläche des Wolffschen Körper erscheint, das Keimepithel, aus welchem sich die primordiale Genitalzellen (Ureier) differenzieren. Diese Ureier treten dieser Ansicht nach zuerst im Gebiete der Keimdrüsenanlage auf und stellen eine besondere Art speziell differenzierter Coelomzellen dar.

Die Untersuchungen der letzteren Zeit, besonders die bahnbrechende Arbeit von Boveri (4) über die Keimbahn bei *Ascaris*, führen aber zu einer ganz anderen Schlussfolgerung über den Ursprung und den Charakter der Keimzellen; sie sondern sich nach diesen Angaben schon bei den ersten Furchungsstadien von dem System der somatischen Zellen ab, stellen, im Gegensatz zur Waldeyerschen Lehre, wenig, vielleicht gar nicht differenzierte Zellen vor und stehen nach ihrem Bau dem befruchteten Ei näher, als den hoch differenzierten Zellen des embryonalen Körpers. In den Keimzellen bleibt nämlich die volle Menge der chromatischen Substanz erhalten, während bei der Differenzierung der somatischen Zellen eine Ablösung der Enden der Chromosomen stattfindet, die im Zellprotoplasma dann liegen bleiben und darin resorbiert werden. Mit anderen Worten: die somatischen Zellen entstehen durch eine gewisse Differenzierung, indem sie einige Bestandteile, die den nicht differenzierten Zellen eigen sind (die Enden der Chromosomen) und die in den Keimzellen unversehrt erhalten bleiben, verlieren.

Indem Felix (5), ein Anhänger der neuen Richtung in der Lehre über Ursprung der Keimzellen, diese Ergebnisse mit denjenigen vergleicht, die sich auf die Entstehung des Mesoderms bei wirbellosen Tieren beziehen, gelangt er zu dem Schlusse, dass es theoretisch unrichtig sei, »die Genitalzellen als besonders differenzierte Mesodermzellen zu bezeichnen, im Gegenteil die Genitalzellen entsprechen den ursprünglichen Mesodermzellen; die übrigen Mesodermzellen samt den Coelomzellen sind weiter differenzierte Zellen« (s. 620). Nach Felix besass jede Zelle des Mesoderms die Fähigkeit, ein Ei zu produzieren und später blieb aber diese Fähigkeit nur einigen Zellen, bloss an einer bestimmten Stelle, erhalten, während den übrigen Zellen, die sich zu somatischen Zellen differenziert hatten, diese Fähigkeit verloren ging.

Natürlich ist es nicht so leicht, so auffallende Unterschiede zwischen den Keimzellen und somatischen Zellen bei den Wirbeltieren festzustellen, doch gewähren die Untersuchungen der letzten Jahre, die an Wirbeltieren ausgeführt werden, die Möglichkeit, diese Ansicht auch auf die Genitalzellen der Wirbeltiere in der Richtung auszudehnen, dass der Ort der ersten Entstehung der Keimzellen nicht im Gebiete der Keimdrüsenanlage zu suchen wäre, sondern dass sie zuerst in einem anderen Bezirk des Embryo auftreten und in das Keimepithel erst später gelangen.

Beard (1) und Wood (10), die den Ursprung der Keimzellen an verschiedenen Selachiern (Rajo, Pristiurus u. s. w.) untersucht haben, wiesen auf den ausserembryonalen Ursprung der Keimzellen hin, die sich schon in den ersten Entwicklungsstadien, vielleicht schon während der Furchung lösen und sich dann auf dem Grunde der Furchungshöhle ablagern. Von hier aus gelangen sie zuerst in die Splanchnopleura des extraembryonalen Coeloms und wandern dann mittelst amoeboider Bewegungen nach dem Mesenterium, dem retro-

peritonealen Gebiete und erreichen endlich die Keimdrüsenanlage an der medialen Oberfläche des Wolffschen Körpers.

Bouin (3) fand bei den Amphibien das erste Auftreten der Keimzellen, die durch einen reichen Gehalt an Dotterplättchen charakterisiert waren, unter der Aorta, und zwar zwischen dieser und dem Mesenterium, von wo aus sie dann in das Gebiet des Geschlechtswalls wandern.

Schliesslich erhielt Bennet Allen (2) bei den Reptilien Resultate, die den von Beard und Wood an Selachiern erhaltenen Ergebnissen entsprechen.

Diese Ergebnisse besitzen eine so grosse Bedeutung, dass die Untersuchung einer möglichst grossen Zahl von Vertretern verschiedener Tierklassen als durchaus wünschenswert erscheint.

Beziehentlich der auf die Reptilien folgenden Klasse, der Vögel, besteht die Vermutung, dass die Sache hier ebenso steht, wie bei den untersuchten Tieren.

Nussbaum (7) fand nämlich im Jahre 1901 bei einem 2-tägigen Hühnerembryo in der Splanchnopleura grosse, Dotterplatten enthaltende Zellen, die sich durch mitotische Teilung vermehrten, und der Verfasser sprach damals die Vermutung aus, dass dieselben als die primordialen Geschlechtszellen anzusehen wären: »Für das Hühnchen ist man genötigt, eine Wanderung von Zellen anzunehmen, wenn man sich zu der Vorstellung bekennen will, dass die im Keimepithel am 4. Tage auftretenden Ureier die Abkömmlinge der schon weit früher in der Splanchnopleura vorhandenen Geschlechtszellen sind. Die Wanderung wird man nicht so leicht verfolgen können. Ich glaube also, dass die Ureier Abkömmlinge der Geschlechtszellen sind, die am 2. Tage seitlich in der Splanchnopleura des hinteren Körperabschnitts vereinzelt liegen, sich von der Zeit an mitotisch teilen und medianwärts vorrücken. Ein sicher zwingender Beweis ist beim Hühnchen nicht zu bringen.« (S. 39).

In Vergleichung mit diesen Nussbaumschen Angaben erhalten auch die älteren Beobachtungen Schmigelows (8), Hoffmanns (6) und anderer eine gewisse Bedeutung, da diese Autoren darauf hinweisen, »dass die grösseren Zellen, die nur durch ihre Lage von den Primordialeiern getrennt sind, anfangs im ganzen Stroma (nicht allein in der Nähe des Epithels) zerstreut zu sehen sind.« (Schmigelow).

Der Zweck meiner Untersuchung ist, an Schnittserien verschiedener Entwicklungsstadien von Vögelembryonen die Bedeutung der grossen Zellen, die im Gebiete der Splanchnopleura erscheinen, und die von Nussbaum unter dem Namen primordiale Keimzellen beschrieben worden sind, festzustellen und die Beziehung derselben zur Keimdrüsenanlage zu studieren.

Als Material dienten mir Hühner- und Entenembryonen im Stadium von 2. bis zum 5. Bebrütungstage. Als fixierende Flüssigkeit benutzte ich grösstenteils die Zenkersche Flüssigkeit, teils Zenkerformol (Zenkersche Flüssigkeit, in der die Essigsäure durch 5 cc. Formalin ersetzt ist) und die Flemmingsche Flüssigkeit. Als Färbemittel diente mir grösstenteils Eisenhämatoxylin nach Heidenhain.

Das erste Auftreten der Keimzellen.

Das erste Auftreten der Zellen, die Nussbaum bei einem Hühnerembryo schon am 2. Tage der Bebrütung beobachtete, konnte ich erst am Anfang des dritten Tages entdecken. Nussbaum bestimmt das Alter jenes Embryo, an dem diese Beobachtung gemacht wurde, nicht genau, weswegen sich nicht feststellen lässt, wie gross in diesem Falle der Unterschied zwischen meinen und Nussbaums Ergebnissen ist. Um

möglichst genaue Vergleichungsergebnisse zu erhalten, zählte ich die Segmente in jedem Embryo, wobei eine solche Zählung an Schnitten ausgeführt wurde, was genauere Resultate ergab, als die Zählung der Segmente beim ganzen Embryo. Der jüngste Hühner-Embryo, in dem sich die Nussbaumschen Zellen zeigten, hatte 27 Segmente nach einer Bebrütung von 2 Tagen 8 Stunden. In der Visceralplatte des mittleren Keimblattes zeigten sich im Epithel grosse Zellen, deren allgemeine Beschreibung ich der Darstellung der Resultate beziehentlich der einzelnen Embryonen verschiedener Stadien vorausschicken möchte.

Wie schon bei geringer Vergrösserung (Fig. 1, 2) ersichtlich ist, finden sich zwischen den kleinen Zellen des Epithels der Visceralplatte grosse Zellen mit einem grossen Kern, die die benachbarten epithelialen Zellen an Umfang um mehrere Male übertreffen. Ihre grossen blasenförmigen Kerne unterscheiden sie scharf von den anderen Zellen des Visceralblattes, die die kleine, bisweilen etwas langgestreckte Kerne haben. Das Chromatin des Kernes ist, theils in einem, manchmal auch in mehreren Kernkörperchen angesammelt, von denen dünne Fäden achromatischer Substanz nach der Kernperipherie ausgehen, die mit kleinen Chromatinkörnern besät waren (Fig. 3—4). Der Kern ist im Vergleich zum Zellenumfang gross und nimmt einen grossen Teil der Zelle ein. Die Zellen haben theils eine regelmässige Kugelgestalt, theils haben ihre Grenzen keine bestimmte Form, da sich aus ihnen zarte kurze protoplasmatische Fortsätze ausstrecken. (Fig. 5, 9, 10).

Das Zellenprotoplasma stellt eine zarte, körnige Masse dar, die grösstenteils keine Dotterkörner enthält. In einigen Fällen jedoch, besonders bei der Fixierung in Zenker-Formol, sieht man darin eine grössere oder geringere Menge Dotterkörner verschiedener Grösse, die sich in Eisenhämatoxylin intensiv färben (Fig. 3, 4). Doch trifft man solche Zellen auch bei der Fixierung

im Zenker-Formol verhältnismässig selten an, die meisten weisen keine Dotterkörner auf. Man entdeckt dann in den Zellen helle Höhlungen von verschiedener Grösse, die ihrer äusseren Form nach den Dotterkörnern entsprechen, weshalb ihr Protoplasma mehr oder weniger stark vacuolisiert erscheint.

Was die Centrosomen betrifft, so lassen sich dieselben in den späteren Stadien sehr leicht in der Form schwarzer Gebilde konstatieren (Fig. 9, 10); in den früheren Entwicklungsstadien aber, so lange die Zellen noch in der Visceralplatte liegen, lassen sich die Centrosomen nicht mit genügender Sicherheit nachweisen.

Die beschriebenen Zellen, die zuerst im Gebiete der Splanchnopleura auftreten, lassen sich, wie im Folgenden gezeigt werden wird, bei einer ganzen Reihe von Embryonen bis zu jenem Moment beobachten, indem sie die für die Ureier charakteristische Lage einnehmen, d. h. bis sie den medialen Teil des embryonalen Körpers erreichen, wobei sie, je nach dem Entwicklungsgrad des Embryo, in verschiedenen Bezirke derselben liegen. Wir werden diese Zellen in Übereinstimmung mit Nussbaum »Keimzellen« nennen und deren Schicksal an Serien verschiedener Embryonen verfolgen.

Hühnerembryo mit 27 Segmenten (2 Tage 8 Stunden).

Die Keimzellen lagern sich ausschliesslich im Gebiete der Visceralplatte, von jenem Winkel an, wo dieses Blatt vom Körper ausgeht. Grösstenteils liegen sie im Epithel selbst in der Gestalt von grossen kugelförmigen Körpern, teils zwischen dem Epithel und dem inneren Blatte inmitten der Mesenchymzellen. Manchmal ordnen sie sich auch in Reihen, indem sie Ketten grosser Zellen bilden, die vom Epithel nach unten gehen.

Das Gebiet ihrer Verbreitung beginnt erst mit dem 24. Segment; und als vordere Grenze derselben erscheint die art. omphalo-mesenterica; vor derselben werden sie nicht angetroffen, hinter derselben wurden sie bei dem beschriebenen Embryo bis zum 26. Segment beobachtet, wobei der grösste Teil der Zellen auf die vorderen Segmente entfällt, der kleinste Teil aber auf die letzten Segmente. Von der Gesamtzahl der Zellen (55) kamen 49 auf die ersten 3 Segmente und nur 6 lagen im 26. Segment. Am dichtesten waren sie im 24. und 25. Segment gelagert.

Hühnerembryonen mit 29 Segmenten (2 Tage 10 Stunden), 30 Segmenten (2 Tage 12 Stunden), 31 Segmenten (2 Tage 17 Stunden); Enten-Embryo mit 31 Segmenten (3 Tage 14 Stunden). (Fig. 1, 2, 5).

Bei Embryonen dieses Alters bleiben die topographischen Verhältnisse im allgemeinen dieselben (Fig. 1, 2), nur mit dem Unterschied, dass sich die Zahl der unter dem Epithel im Mesenchym gelagerten Zellen bedeutend vergrössert. Dabei kann man sehen, dass im Winkel, wo die epitheliale Körperdecke in das Epithel der Visceralplatte übergeht, auch Keimzellen erscheinen (Fig. 1). Als Grenze ihrer Ausbreitung erscheint nach der lateralen Seite hin jener Teil der Visceralplatte, welcher der Stelle entspricht, wo die embryonale Seitenfalte in die seitliche Amnionfalte übergeht. Hier bildet das Epithel der Visceralplatte nicht selten (besonders beim Huhn) eine kleine Erhöhung, die sich der hier abbiegenden Parietalplatte des Mittelblattes nähert. Bis dicht an diese Erhöhung heran werden die Keimzellen angetroffen. Ausserhalb derselben nehmen die epithelialen Zellen der Visceralplatte bedeutend an Umfang ab, werden fast flach und bilden ein dünnes Blättchen, das in die area pellucida übergeht. Ausserhalb der erwähnten Grenze waren keine Keimzellen zu beobachten.

Auf diese Weise erscheint als Grenze des Gebietes, in dem die Keimzellen auftreten, jener Punkt, der gleichzeitig die Grenze zwischen der embryonalen und extraembryonalen Leibeshöhle bildet. Im extraembryonalen Gebiete gibt es keine Keimzellen und in ihrer Beziehung zum Embryo sind sie nicht als dem Embryo heterogene Zellen zu betrachten, wie dies nach den Beschreibungen Allens, Woods und Beards bei den Reptilien und Selachiern stattfinden soll, wo die Keimzellen zuerst weit entfernt in der Visceralplatte des extraembryonalen Coeloms beobachtet werden und erst secundär in die Spanchnopleura des embryonalen Coeloms geraten.

In jedem gegebenen Falle muss übrigens in Betracht gezogen werden, dass es beim Aufsuchen der Keimzellen in den frühen Entwicklungsstadien des Keims leicht möglich ist, dieselben mit den grossen Mesenchymzellen, besonders mit den grossen Blutzellen zu verwechseln. Derartige Zellen sind ihrer Grösse nach den Keimzellen mitunter ziemlich ähnlich und werden in bedeutender Menge zwischen der Visceralplatte und dem inneren Keimblatt des extraembryonalen Coeloms angetroffen, und nur die Verfolgung ihres weiteren Schicksals führt zu der Schlussfolgerung, dass sie an Ort und Stelle verbleiben, indem sie sich später in echte Blutkörperchen verwandeln und sich nicht nach dem Epithel der das embryonale Coelom auskleidenden Visceralplatte weiter bewegen.

Der Entwicklung des Embryo entsprechend, geht eine bedeutende Vermehrung der Keimzellen vor sich. Während bei dem Embryo mit 27 Segmenten ungefähr 55 Keimzellen angetroffen wurden, zählte man bei einem solchen mit 30 Segmenten ungefähr 100, was einen so bedeutsamen Unterschied darstellt, dass ein hier leicht möglicher Fehler bei der Zählung als bedeutungslos erscheint.

Wie geht nun die Vermehrung dieser Zellen vor sich?

Nussbaum nimmt an, dass die Vermehrung dieser Zellen auf dem Wege der mitotischen Teilung stattfindet, was ich nicht als vollkommen der Wirklichkeit entsprechend anerkennen kann. Zwar kommen unter den Keimzellen, so lange sie sich noch in der Splanchnopleura befinden, Mitosen vor, doch gehören solche Fälle zu den Ausnahmen. Der Grösse der Zellen entsprechend machen sich deren Mitosen durch einen bedeutenden Umfang bemerkbar und ihre Chromosomen übertreffen an Grösse diejenigen anderer somatischer Zellen, z. B. die Chromosomen der benachbarten Epithel- oder Mesenchymzellen.

Diese Teilungsfähigkeit der Keimzellen muss jedoch in der beschriebenen Periode als äusserst schwach bezeichnet werden und als unfähig, das ziemlich rasche Anwachsen der Zahl dieser Zellen zu erklären. Unter den vielen Hunderten der von mir untersuchten und gezählten Zellen wurden Teilungsfiguren nur als vereinzelte Ausnahmen angetroffen. Sie kommen nicht in jeder Serie vor und die Gesamtzahl der Zellen, die Teilungserscheinungen zeigen, ist durchaus nicht gross, obgleich sich verschiedene andere Zellen gewöhnlich in einem Zustande energischer Vermehrung befanden. Andererseits werden in den späteren Stadien, über die weiter unten gesprochen werden wird, unter den Keimzellen ziemlich häufig Mitosen angetroffen.

Es muss zugegeben werden, dass in dieser Beziehung bei den Vögeln dieselben Verhältnisse vorhanden sind, wie bei den Selachiern, wo nach John Beard bis zu einer gewissen Grösse (bis 42 mm) Mitosen in Form einer seltenen Ausnahme angetroffen werden.

Dieser Widerspruch zwischen der raschen Vermehrung der Keimzellen und der unbedeutenden Menge der sich teilenden Zellen, zwingt uns, einen anderen Ursprung dieser Zellen zu suchen.

Bei genauer Untersuchung der Zusammensetzung der Visceralplatte, besonders in den distalen Segmenten des Verbreitungs-

gebietes der Keimzellen lenkt das Vorhandensein nicht klar ausgesprochener Formen von Keimzellen die Aufmerksamkeit auf sich. Diese Zellen entsprechen im allgemeinen den Keimzellen, haben grosse Kerne, die ihrer Grösse nach den Kernen der Keimzellen nahe kommen. In Fig. 5 sehen wir ausser 3 grossen Keimzellen, die inmitten der Mesenchymzellen gelagert sind, im Epithel noch 3 Zellen von geringerem Umfang. Sie unterscheiden sich wesentlich von den epithelialen Zellen, die eine mehr oder weniger langgestreckte zylindrische Form und ovale Kerne haben. Die beschriebenen Zellen lassen sich wohl schwerlich als etwas Anderes erklären, als die jungen, noch wachsenden Formen der Keimzellen, die ihr typisches Aussehen noch nicht erlangt haben.

Wir lassen hier die Frage bei Seite, ob diese Zellen aus dem Epithel stammen, und also als ein Produkt derselben erscheinen oder ob sie spezifische Zellen *sui generis* sind, die in einer gewissen Periode aus einem latenten verborgenen Zustande in einen aktiven (sekundäre Zellen nach Felix) übergehen. Wir konstatiren nur die Tatsache, dass als Vermehrungsquelle der Keimzellen das Epithelgebiet der Visceralplatte des embryonalen Coelom erscheint, und dass die Keimzellen zuerst ausserhalb der späteren Keimdrüsenanlage auftreten.

Der Vermehrung der Keimzellen entsprechend vergrössert sich auch bei Embryonen von 29—30 Segmenten im Vergleich zu einem solchen mit 27 Segmenten das Verbreitungsgebiet der Keimzellen. Als vordere Grenze derselben erscheint auch hier das 24 Segment (die *arteria omphalo-mesenterica*); hinter demselben verbreiten sich die Keimzellen weiter, als bei dem vorhergehenden Embryo, nämlich bis zum 27—28 Segment. Dabei bleiben die Dichtigkeitsverhältnisse ihrer Verbreitung dieselben wie bei dem Embryo mit 27 Segmenten: man trifft sie nämlich am häufigsten im 24., 25. und 26. Segment an und am seltensten im 27. Von den 98 Zellen, die in dem Embryo mit 30 Seg-

menten angetroffen wurden, entfielen auf die 3 oberen Segmente ungefähr 85, auf das 27. Segment aber nur 13.

Zu derselben Gruppe gehört auch der jüngste der von mir untersuchten Entenembryonen (31 Segmente 3 Tage 14 Stunden) (Fig. 2.) Die Verhältnisse sind hier dieselben, wie bei den Hühnerembryonen; das Auftreten der Keimzellen beginnt im 24. Segment und ihr Gebiet erstreckt sich bis zum 26. Segment. Bei der Ente zieht die geringe Anzahl der Keimzellen im Vergleich zu den Hühnerembryonen die Aufmerksamkeit auf sich. Bei der Ente mit 31 Segmenten wurden nur 24 Zellen angetroffen. Die Anordnung derselben aber entspricht derjenigen der Hühnerembryo: im 24. Segment fand man 4 Keimzellen, im 25. Segment 15 und im 26. Segment 5.

In allen vorhergehenden Stadien wurden die Keimzellen nur im Gebiete der Splanchnopleura angetroffen, und der Unterschied zwischen den verschiedenen Embryonen bestand nur in der Anzahl der Keimzellen und in der allmählichen Ausdehnung ihres Verbreitungsgebietes. In den folgenden Stadien wird eine Wanderung der Keimzellen beobachtet; sie verlassen den Ort ihres ersten Auftretens und wandern nach dem Gebiete der zukünftigen Anlage der Keimdrüse. Dieser Prozess endigt verhältnismässig spät, bei Entenembryonen erst gegen Ende des 5. Brütungstages; am lebhaftesten geht er im Verlauf des 4. Tages vor sich.

Die Wanderung der Keimzellen.

(Entenembryonen mit 36 Segmenten, 3 Tage 18 Stunden alt und 39 Segmenten 3 Tage 23 Stunden alt, Hühnchen mit 35 Segmenten, 2 Tage 22 Stunden alt.)

Die Wanderung der Keimzellen kam bei Entenembryonen mit 36 Segmenten (bei Hühnchen mit 35 Segmenten) derartig

zum Ausdruck, dass dieselben teils im Mesenterium, teils im retroperitonealen Gebiete beobachtet wurden, wobei eine gewisse Anzahl derselben noch ihre frühere Lage in der Splanchnopleura beibehält. Gleichzeitig mit der Auswanderung der Keimzellen aus der Splanchnopleura erscheinen in den distalen Abteilungen, die bei den Embryonen früherer Stadien keine Keimzellen enthielten, solche in grosser Menge. Während bei dem Entenembryon mit 31 Segmenten sich nur bis zum 26. Segment Keimzellen vorfanden, erstreckte sich deren Verbreitungsgebiet bei einem Entenembryo mit 36 Segmenten bis zum 30. Segment (das letztere eingeschlossen). In Anbetracht dessen, dass die Keimzellen der höheren Niveaus in grösserer oder geringerer Menge auswandern, während die Keimzellen der hinteren Segmente, als die später aufgetretenen, noch an Ort und Stelle verbleiben, erhält man von der Verbreitung der Keimzellen auf den verschiedenen Niveaus des Keimes ein verschiedenes Bild.

In den vorderen Segmenten, im 24., 25. und 26., treffen wir die Keimzellen hauptsächlich im retroperitonealen Gebiete, unterhalb der Aorta, unter den Zellen des Mesenchyms an. Zum Teil lagern sie sich auch schon in der Nähe des Epithels der medialen Fläche des Körpers des Embryo ab, an der Stelle, wo sich das Mesenterium abzweigt, wie dies auf Fig. 8 von einem 3 Tage 23 Stunden alten Embryo dargestellt ist, wo eine derartige Anordnung die vorherrschende ist. Ein grosser Teil derselben hat jedoch das Epithel noch nicht erreicht (Fig. 6, 7 und 9) und sie liegen in grösserer oder geringerer Entfernung von demselben im Mesenterialgewebe.

Die Zellen dieses Gebietes sind fast alle in der angegebenen Weise angeordnet, dennoch befindet sich ein sehr kleiner Teil derselben noch in der Splanchnopleura, wie dies auf Fig. 9 dargestellt ist, wo ausser den 3 Zellen, die in das retroperitoneale Gebiet ausgewandert sind, eine Zelle ihre frühere Lage beibehalten und ihre Emigration noch nicht begonnen hat. Eine

solche Lage der Keimzellen dieses Gebietes gehört jedoch zu den Ausnahmen. Von 24 Zellen, die auf dem Niveau des 24., 25. und 26. Segmentes liegen, befinden sich 22 im retroperitonealen Gebiete und nur 2 in der Visceralplatte.

Schon auf den beschriebenen vorderen Niveaus liegen einige der im retroperitonealen Gebiete gelagerte Zellen tiefer im Mesenterialgewebe, im 27. und 28. Segment sehen wir sie hauptsächlich in diesem Gebiete; Fig. 6, die einen Schnitt durch das 28. Segment darstellt, zeigt diese Verhältnisse. Hier treffen wir die Keimzellen auf ihrem Wege zwischen dem Epithel und dem retroperitonealen Gebiete an. Die Zahl der Zellen beträgt in diesen beiden Segmenten 17.

In den distalen Segmenten, dem 29. und 30. endlich finden wir die Keimzellen nur in der Visceralplatte, wo sie teils im Epithel, teils unterhalb desselben liegen; im übrigen bleiben die Verhältnisse fast dieselben, wie bei den früheren Entwicklungsstadien. Auf dieses Gebiet entfällt der grösste Teil der Zellen, nämlich 45.

Natürlich gleichen sich die erwähnten Unterschiede in der Keimzellenverteilung der verschiedenen Gebiete an den Übergangsstellen aus einem Gebiete in das andere aus, da an diesen Stellen die eine wie die andere Anordnung der Keimzellen stattfinden kann.

Die Fortsetzung desselben Migrationsprozesses der Genitalzellen liess sich auch an dem Embryo mit 39 Segmenten (3 Tage 23 Stunden) beobachten (Fig. 8 und 10). Die Zahl der Keimzellen blieb fast dieselbe (84), eine Vermehrung derselben wird nicht beobachtet, doch ordnen sie sich hauptsächlich im retroperitonealen Gebiete und im Epithel des Körpers des Embryo. Von den 84 Zellen dieses Stadiums fanden sich 70 in diesem Gebiete, während die übrigen 14 ihre Emigration noch fortsetzten und vorwiegend im Mesenterium angetroffen wurden; nur ausnahmsweise fanden sie sich im Epithel der Visceralplatte. Dabei lässt sich ein Streben der Keimzellen nach einer dichteren Ablagerung

in den vorderen Abteilungen beobachten; dementsprechend vermindert sich ihre Zahl in den hinteren Segmenten. Auf das 24. bis 26. Segment kamen 60 Zellen, auf das 27. bis 29. ungefähr 25.

Auf diese Weise zeichnen sich die Embryonen mit 36 und 39 Segmenten im Vergleich zu den früheren Stadien (Enten-embryo mit 31 Segmenten) vor allem durch eine Vermehrung der Gesamtzahl der Keimzellen aus. Anstatt der 22 Zellen, die bei dem Embryo mit 31 Segmenten gefunden wurden, ergaben sich hier 84—86 Zellen. Was aber besonders die Aufmerksamkeit auf sich lenkt, ist die Tatsache, dass bei diesen beiden Embryonen die Zahl der Zellen fast dieselbe bleibt, d. h. eine weitere Vermehrung durch das Auftreten neuer Zellen in der Splanchnopleura findet nicht statt. Dabei vergrößert sich das Verbreitungsgebiet der Keimzellen, das sich jetzt bis zum 30. Segment erstreckt, während es bei dem vorhergehenden nur bis zum 26. reichte.

Die Zellen früheren Ursprungs, namentlich die sich auf dem Niveau des 24., 25. und 26. Segments ordnen, erweisen sich hier als aus der Visceralplatte in das retroperitoneale Gebiet ausgewandert, die neu erschienenen Zellen aber des 27.—30. Segmentes befinden sich jetzt teils im Migrationszustande durch das Mesenterium hindurch, teils treffen wir sie noch im Gebiete ihres ersten Auftretens, in der Splanchnopleura. Ferner zieht jener Umstand die Aufmerksamkeit auf sich, dass bei dem Embryo mit 36 Segmenten, bei dem sich die Migration und das Neuauftreten der Keimzellen im vollen Gange befindet, die Zahl der Keimzellen des retroperitonealen Gebietes (24) genau der Anzahl dieser Zellen bei dem Embryo mit 31 Segmenten entspricht, d. h. also, dass im Gebiete des 24.—26. Segments keine neuen Zellen hinzugekommen und nur die früher gebildeten Zellen ausgewandert sind. Die Vermehrung der Gesamtzahl der Keimzellen fällt also nur auf die hinteren Segmente, indem im Epithel der Splanchnopleura neue Keimzellen erscheinen.

**Entenembryonen mit 44 Segmenten (4 Tage 13 Stunden),
47 Segmenten (4 Tage 18 Stunden) und 52 Segmenten (5 Tage).**
(Fig. 11 und 12.)

Bei den Embryonen dieses Stadiums neigt sich der Migrationsprozess der Keimzellen seinem Ende zu. Bei dem Embryo von 4 Tagen 13 Stunden findet sich eine ganz unbedeutende Anzahl dieser Zellen im Mesenterium, beim Embryo von 4 Tagen 18 Stunden kommen sie im Mesenterium nur als seltene Ausnahme vor und bei dem 5-tägigen Embryo sind im Mesenterium überhaupt keine Keimzellen mehr anzutreffen. Gleichzeitig vollzieht sich hier der Übergang der Zellen aus dem retroperitonealen Gebiete in das Epithel des medialen Teils der Leibeswand, das jetzt zu wachsen beginnt und sich in das Keimepithel verwandelt. Die Keimzellen lagern sich dicht unter dem Epithel in Form von Ketten ab, wie dies in Fig. 11 dargestellt ist, wo 5 Zellen unter dem Epithel selbst liegen, während sich 2 noch im Zustand der Migration befinden, indem sie aus dem retroperitonealen Gebiet in das Keimepithel übergehen. In derselben Zeit (4 Tage 18 Stunden) beginnt auch die verstärkte Vermehrung der Keimzellen, deren Zahl jetzt bedeutend steigt. Wir finden jetzt bei einem Embryo von 4 Tagen 18 Stunden ungefähr 160 Zellen anstatt der 84—86 des vorhergehenden Stadiums. Das Verbreitungsgebiet der Keimzellen bleibt jedoch dasselbe; es beginnt beim 24. Segment und endigt mit dem 30. Die Mitosen kommen in diesen Stadien ziemlich oft vor.

Infolge dieser Vermehrung der Keimzellen durch mitotische Teilung, sowie durch das fortwährende Hinzukommen neuer Zellen aus dem retroperitonealen Gebiete zum Keimepithel, beginnt die Bildung kleiner Gruppen, die aus Keimzellen bestehen und in die Körperhöhle hineinragen (Fig. 12). Diese Keimzellenhäufchen stellen sich bei dem Embryo von 4 Tagen 18 Stunden, wo sie zuerst auftreten, als von einander isolierte

Gebilde dar, die an verschiedenen Stellen des Genitalgebietes erscheinen. Bei der Bildung solcher Häufchen pressen sich die Keimzellen gewissermassen in das Körperepithel hinein, dessen Zellen auseinander gehen, so dass die äusseren Keimzellen unmittelbar an die Körperhöhlung grenzen. Doch nicht alle Zellen gelangen bis zum Epithel selbst; ein Teil derselben verbleibt unter demselben in grösserer oder geringerer Entfernung von dem Epithel.

Das Wachsen des Epithels, das schon bei dem Embryo von 4 Tagen 18 Stunden beginnt und im Anfang nur schwach zum Ausdruck kommt, erreicht gegen den 5. Tag eine bedeutende Entwicklung; die Epithelzellen bedecken die Keimzellen, die in das Epithel eingedrungen sind und überwachsen auch jene Keimzellen, die unter dem Epithel liegen. Es bildet sich die Genitaldrüsenanlage.

Schluss.

Auf Grund der angeführten Ergebnisse stellen sich die ersten Entwicklungsstadien des Genitalsystems in folgender Weise dar: Das erste Auftreten der Keimzellen und deren Vermehrung findet in den frühesten Entwicklungsstadien auf Kosten des Epithels der Splanchnopleura des embryonalen Coeloms statt. Hier erscheinen die Keimzellen zuerst, wobei diese Fähigkeit des Epithels nur auf das Gebiet des 24.—26. Segmentes beschränkt ist; bis zu einer gewissen Entwicklungsperiode (nicht weiter als bis zum Stadium mit 36 Segmenten) geht das Erscheinen immer neuer Zellen in der Splanchnopleura weiter vor sich und an der Bildung dieser Zellen nehmen immer neue, weiter hinten gelegene Teile der Splanchnopleura teil; die Keimzellen erscheinen im 27., 28. bis zum 30. Segment. Das Gebiet vom 24.—30. Segment erscheint beziehentlich des ausgebildeten Embryo als Schlussgrenze und bleibt auch in den späteren Stadien erhalten, wie ich dies bei den

Keimen von 6, 7 und 8 Tagen nachweisen konnte. Vom Stadium des 36. Segmentes an (vielleicht auch noch etwas früher) beginnt die Migration der Keimzellen aus der Splanchnopleura; die früher erschienenen Keimzellen der vorderen Segmente (24.—26.) gehen in das Mesenterium über, indem sie sich nach dem retroperitonealen Gebiete wenden; in den hinteren Abteilungen der Splanchnopleura aber dauert die Bildung neuer Keimzellen fort, die nach und nach den vorangegangenen Zellen auf demselben Wege nach dem Mesenterium folgen. Infolge dieses Unterschieds in der Zeit ihres Auftretens ergibt sich der Umstand, dass die Keimzellen das Ziel ihrer Wanderung, das Keimepithel, nicht gleichzeitig erreichen und in einem gegebenen Moment der Entwicklung an verschiedenen Stellen angetroffen werden; während ein Teil der Keimzellen schon das Epithel erreicht hat, befinden sich andere noch im retroperitonealen Gebiet und im Mesenterium. Dem Umfang der Migration entsprechend vermindert sich die Zahl der Keimzellen in der Splanchnopleura, während sie sich in den anderen Gebieten steigert und gegen den 5. Tag hin haben sämtliche Keimzellen die Splanchnopleura verlassen. Während der ganzen Zeit der ersten und zweiten Periode, d. h. während des Auftretens und der Migration der Keimzellen findet keine Vermehrung derselben statt, oder wenn eine solche vorkommt, so geschieht dies in einem so beschränkten Umfange, dass man durch sie unmöglich das Steigen ihrer Anzahl erklären kann. Die letztere wird in den früheren Entwicklungsstadien durch das Erscheinen neuer Zellen in der Splanchnopleura und durch Migration erreicht. Erst nachdem die Keimzellen das Epithel der medialen Fläche erreicht haben, beginnt eine energische Vermehrung der Zellen, die deren Zahl rasch anwachsen lässt.

Literatur-Verzeichnis.

1. Beard, John. The germs-cells. Raja batis. Zool. Jahrb. Abt. An. u. Ont. d. Tiere. Bd. 16.
— The germs-cells of Pristiurus. An. Anz. Bd. 21. 1902.
 2. Bennet, Allen. The origin of the germs-cells of Chrysemys. An. Anz. 29.
 3. Bouin. Histogenèse de la glande femelle chez Rana tempor. Arch. de Biol. I. XVII. 1900.
 4. Boweri, Th. Die Entwicklung von Ascaris meg. mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschr. f. C. v. Kupffer. Jena 1899.
 5. Felix. Die Entwicklung der Keimdrüsen und ihren Ausführungsgängen. Hertwigs Handbuch d. verg. u. exp. Entwickl. III. 1.
 6. Hoffman. Etude sur le développement de l'appareil urogénital des oiseaux. Verh. d. Kon. Ak. d. Wiss. Amsterd. 1892.
 7. Nussbaum, J. Zur Entwicklung des Geschlechts beim Huhn. An. Anz. Heft XV. 1901.
 8. Schmiegelow. Studien über die Entwicklung des Hodens und Nebenhodens. Arch. f. An. u. Entw. 1882.
 9. Waldeyer. Eierstock und Ei. Ein Beitrag zur Anat. und Entw. d. Sexualorg. Leipzig 1870.
 10. Wood. The origin and migration of the germs-cells in Acanthias. Amer. Jour. An. V. 1.
-

Erklärung der Abbildungen.

Bezeichnungen.

Kz. Keimzellen, Po. Primitive Aorten, E. Epithel, Wg. Wolffscher Gang,
En. Entoderm, Mz. Mesenchymzellen, Dk. Dotterkörnchen, M. Mesenterium,
A. Aorta.

- Fig. 1. Querschnitt durch einen 2 Tage 10 St. alten Hühnerembryo mit 29 Segm. Apoch. Zeiss 3,0 mm. c. oc. 2.
- Fig. 2. Querschnitt durch einen 3 Tage 14 St. alten Enteembryo mit 31. Segm. Apoch. Zeiss 8,0 mm. c. oc. 4.
- Fig. 3 und 4. Zwei Keimzellen bei stärkerer Vergrößerung. Apoch. Zeiss 3,0 mm. c. oc. 18.
- Fig. 5. Querschnitt durch die Splanchnopleura von einem Hühnerembryo mit 30 Segm. (2 Tage 12 St.) Apoch. Zeiss 3,0 mm. c. oc. 8. Übergangsformen der Keimzellen.
- Fig. 6. Querschnitt durch einen 3 Tage 18 St. alten Enteembryo mit 36 Segm. Apoch. Zeiss 3,0 mm. c. oc. 8.
- Fig. 7. Längsschnitt durch das retroperitoneale Gebiet eines 3 Tage 18 St. alten Enteembryo. Apoch. Zeiss 3,0 mm. c. oc. 2.
- Fig. 8. Querschnitt durch einen 3 Tage 23 St. alten Enteembryo mit 39 Segm. Apoch. Zeiss 8,0 c. oc. 4.
- Fig. 9. Querschnitt durch einen 3 Tage 18 St. alten Enteembryo mit 36 Segm. Apoch. Zeiss 3,0 mm. c. oc. 6.
- Fig. 10. Querschnitt durch das retroperitoneale Gebiet eines 3 Tage 23 St. alten Enteembryo mit 39 Segm. Apoch. Zeiss 3,0 mm. c. oc. 4.
- Fig. 11. Querschnitt durch dasselbe Gebiet eines 4 Tage 13 St. alten Enteembryo mit 44 Segm. Apoch. Zeiss 3,0 mm. c. oc. 4.
- Fig. 12. Querschnitt durch dasselbe Gebiet eines 4 Tage 18 St. alten Enteembryo mit 47 Segm. Apoch. Zeiss 3,0 mm. c. oc. 4