

Möglichkeit entbehrt. Im speziellen könnte man aber noch manches einwenden, worauf wir jedoch hier nicht eingehen wollen. Wozu mit so gewaltigen Annahmen und daraus gezogenen Schlußfolgerungen zu operieren, um das Alte, Wahrscheinlichere und Natürlichere aus dem Felde zu räumen?

5. Zur Ovogenese und Entwicklungsgeschichte von *Ixodes reduvius*.

Von Erik Nordenskiöld (Helsingfors).

(Mit 4 Figuren.)

eingeg. 13. Juli 1909.

Im Anschluß an meine in dieser Zeitschrift (Bd. XXXIV. Nr. 16/17 S. 512—516) erschienene Mitteilung über die Spermatogenese von *Ixodes reduvius* will ich hier die Hauptergebnisse meiner ebenfalls größtenteils im Zoologischen Institut der Universität Marburg ausgeführten Untersuchung über die Ovogenese desselben Tieres veröffentlichen.

In seiner Arbeit über die Embryonalentwicklung von *Ixodes calcaratus* gibt J. Wagner¹ eine Übersicht der ersten Entwicklung der Gonade, welche bis jetzt die einzige nennenswerte Darstellung ihrer Art geblieben ist. Den Ursprung der Urgeschlechtszellen stellt er freilich dahin — »sie entstehen aus entodermähnlichen Zellen« —, aber ihr erstes Auftreten als zwei Zellhaufen, welche später verwachsen und ein hufeisenförmiges Organ bilden, stellt er vorzüglich dar. Die ersten Stadien, die ich beobachtet habe, stehen noch auf dem Standpunkte des paarigen Zellhaufens, dessen embryonale Vorgeschichte außerhalb des Gebietes meiner Untersuchung liegt. Diese Zellhaufen sind ein wenig rückwärts vom Nervencentrum, beiderseitig nach innen von der Anlage des Excretionsorgans und hinter dem großen vorderen vertikalen Körpermuskelpaare gelegen. Sie zeigen auf ihren frühesten Stadien schon zwei deutlich zu unterscheidende Zellenarten; eine größere aus rundlichen Zellen mit großem bläschenförmigen Kern, und eine kleinere, von länglicher Form mit abgeflachten Kernen. Die erstgenannten sind die Urgeschlechtszellen (Fig. 1 E). Sie zeichnen sich schon an den frühesten von mir untersuchten Stadien durch deutliche Zellgrenzen, ein sehr gleichmäßig feinkörniges Protoplasma und einen großen bläschenförmigen Kern aus. Der Kern nimmt den bei weitem größten Teil der Zelle ein, zeigt eine stark hervortretende Membran, in gleichmäßigen feinen Körnern verteiltes Chromatin und einen großen Nucleolus. Die

¹ J. Wagner, Die Embryonalentwicklung von *Ixodes calcaratus*. Arbeiten aus dem zootomischen Laboratorium zu St. Petersburg, Nr. 5, 1894. Über die Anlagen der Geschlechtszellen siehe Fig. 66 bis 83, nebst Text, S. 236.

kleineren Zellen (Fig. 1, *F*) zeigen Kerne, welche in Vergleich mit denjenigen der Geschlechtszellen länglicher, fast eckig geformt und weit reicher an Chromatin sind. Sie haben wenig Protoplasma und schwach sichtbare Zellmembranen. An jüngst ausgeschlüpften Larven liegen diese beiden Zellenarten als getrennte Zellhaufen nebeneinander; später wird die Masse der kleinen Zellen von den Urgeschlechtszellen teilweise umwachsen (Fig. 1). Dann fängt die Zellmasse beiderseits an sich nach hinten in die Länge zu strecken, so daß ihre Enden schließlich hinter der Cloake verschmelzen. So wird die von Wagner charakterisierte hufeisenförmige Masse gebildet, und zwar nehmen fortwährend

Fig. 1.

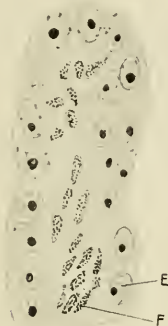


Fig. 2.

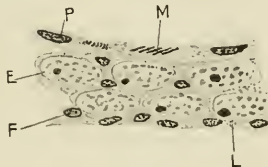


Fig. 4.

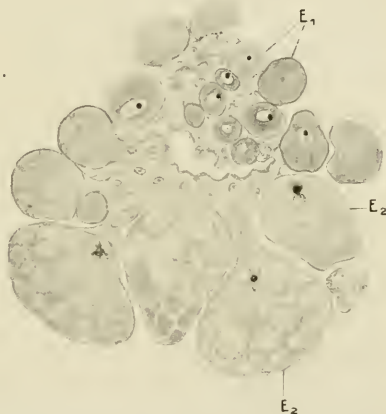


Fig. 3.

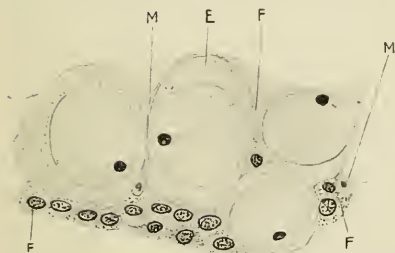


Fig. 1. Gonadenanlage einer jungen sechsfüßigen Larve. Zeiß, Apochr. 2, Komp.-Oc. 12. *E*, Eizellen; *F*, Follikelzellen.

Fig. 2. Aus dem Ovarium einer Nymphe vor dem Vermehrungsstadium der Ureier. Apochr. 2, Oc. 6. Bezeichnung wie Fig. 1, außerdem *L*, Lumen der Ovariums; *P*, Peritonealepithel; *M*, Anlage der Muskelfibrillen.

Fig. 3. Aus dem Ovarium nach der 2. Häutung. Vergr. und Bezeichnung wie Fig. 2.

Fig. 4. Querschnitt eines Ovariums. Apochr. 16, Oc. 4. *E*₁, Unreife Eier in der Dorsalfalte; *E*₂, Eier mit Dotterbildung und Amöboidenkern.

die Geschlechtszellen hauptsächlich den äußeren, die kleineren Zellen den inneren Teil der strangförmigen Zellenmasse ein (Fig. 2 *E* und *F*); vorn hören die Geschlechtszellen auf, und die kleineren Zellen bilden allein die weit schmalere Anlage des strangförmigen Ausführungsganges.

Außerdem muß hervorgehoben werden, daß das ganze Organ vom Anfang an von einer Lage ganz dünner Epithelzellen umgeben ist, welche mit dem allgemeinen Peritonealepithel des Körpers zusammenhängen und aus abgeflachten Kernen und einer dünnen Protoplasmaschicht gebildet werden (Fig. 2 *P*).

In dieser Weise gestaltet und auf derselben Entwicklungsstufe bleibt die Anlage des Ovariums bis Ende der zweiten Larvenperiode. In derselben Zeit, wo die zweite Häutung stattfindet, bemerkt man unter den Urgeschlechtszellen eine lebhafte mitotische Teilung: es ist ihre Vermehrungsperiode, und zwar wird zu dieser Zeit ihre definitive Zahl festgestellt, denn später findet man unter ihnen, soweit ich habe beobachten können, keine Vermehrungsstadien. Auch die kleinen Zellen vermehren sich: einige von ihnen dringen zwischen die Geschlechtszellen ein und ordnen sich um diese, bilden also die Elemente der Follikel, die meisten aber bleiben als eine anfangs kompakte Masse in der Mittelpartie des Ovariums. In dieser Zellmasse bildet sich bald eine Längsspalte, die Anlage des Ovariallumens. Jetzt geht die Entwicklung weiter unter Größenzunahme aller Elemente (Fig. 3: die Eizellen wachsen und schieben sich hierbei fortwährend nach außen, die kleinen, das Ovariallumen umgebenden Zellen ordnen sich als eine einfache cylinder-epithelartige Lage um das Lumen. Wenn die Eizellen unter immer zunehmender Volumvergrößerung über die Oberfläche des Ovariums hervortreten anfangen (Fig. 3 *E*), folgen die Follikelzellen dieser Entwicklung nicht (Fig. 3 *F*): eine dünne Plasmaschicht ums Ei zurücklassend, ziehen sie sich nach der unteren Seite des Eies zurück und gehen in der Bildung des Eistieles auf, an dessen Entstehen auch die Zellen des Ovarialrandes teilnehmen: der Eistiel vergrößert sich durch erneuerte Mitosen und schiebt dadurch das Ei immer weiter in die Körperhöhle hinein. Das Ovarium bekommt somit das Aussehen, welches für die Arachnoiden so typisch ist. Es entwickelt sich nun weiter, teils durch Längenwachstum, indem es sich zwischen die Eingeweide des Körpers hineindrängt, teils durch Flächenzunahme, indem es seiner ganzen Länge nach eine dorsal verlaufende Einbiegung ausbildet (Fig. 4). In dieser Falte sind immer die am wenigsten entwickelten Eier zu sehen (Fig. 4 *E*₁), wogegen die nach außen gekehrten Eier am meisten entwickelt an der der Falte gegenüber liegenden ventralen Linie des Ovariums liegen (Fig. 4 *E*₂). Da man diese ungleiche Entwicklung, wie aus dem obenstehenden hervorgeht, nicht auf Altersunterschied zurückführen kann, so muß man vorläufig ihre Ursache in den Nahrungs- und Raumverhältnissen des Ovariums suchen: die in der Falte eingeklemmten Eier haben weniger Nahrungszufuhr und Entwicklungsmöglichkeiten als die andern und dienen sozusagen als Reserve für diese.

Vom Peritonealepithel nimmt ein für die weitere Entwicklung des Ovariums wichtiges Gewebeelement seinen Ursprung, nämlich die Ovarialmuskulatur, welche schon vor der letzten Häutung in Form sehr dünner contractiler Fädchen in den Epithelzellen sich zu differenzieren anfängt (Fig. 2 *M*), später als deutlich gestreifte Quer- und Längsbündel das Ovarium und die Eistiele umgeben und natürlich sowohl zur Festigkeit wie zur Kontraktionsfähigkeit des Organs dient (Fig. 3 *M*).

Die Ausbildung der einzelnen Eizelle bietet im allgemeinen zu Beginn wenig auffallendes dar. Der anfangs ziemlich chromatinreiche Kern nimmt allmählich den gewöhnlichen Bläschencharakter an, indem sein Volumen zunimmt, sein geformter Inhalt aber bis auf den Keimfleck und einige Lininfädchen schwindet. Der Keimfleck ist rund, stark basophil, von mehreren Vacuolen erfüllt, welche zuweilen zusammenfließen und den Keimfleck hohlkugelartig machen. Parallel mit dem Verschwinden des Chromatins im Kern geht im Protoplasma, welches ursprünglich äußerst gleichmäßig feinkörnig war, die Bildung größerer geformter Bestandteile vor sich. Diese treten zuerst in der unmittelbaren Nähe der Kernmembran als runde Körner auf, vermehren sich hauptsächlich im inneren Protoplasma, lösen sich in helle Tropfen auf, welche zu größeren zusammenfließen und schließlich durch Aufnahme neuer Substanz sich trüben und die charakteristischen Eigenschaften der Dotterkugeln annehmen. Die Eier der Zecken sind, wie diejenigen anderer Arthropoden, sehr dotterreich, aber zur Bildung eines Dotterkernes oder eines entsprechenden Gebildes, wie sie so oft bei den Arachnoiden beobachtet wurde, kommt es hier nicht.

Die Ernährung der Eier scheint auf zwei verschiedenen Wegen vor sich zu gehen: einerseits durch direkte Aufnahme von Nährstoffen aus der Körperflüssigkeit und andererseits durch die Stielzellen. Die erstere Ernährungsweise ist wohl besonders nur bei jungen Eiern ohne Chorion möglich; für deren Dasein scheint das Vorkommen von Tropfenbildungen im Ei von derselben Färbung wie die umgebende Blutmasse sowie die große Anhäufung von mit Nährtropfen reichbeladenen Leucocyten in den das Ovarium umgebenden Körperhöhlungen zu sprechen. Die zweite Ernährungsweise kann an geeigneten Präparaten beobachtet werden: in den Stielzellen häufen sich Nährstoffe an, welche das Ei durch seine dünne Dotterhaut hindurch aufnimmt. Diese Stoffe nehmen die Stielzellen wiederum aus der Ovarialhöhle, wohin sie von den Ovarialepithelzellen secerniert werden. Die Ovarialhöhle enthält zur Zeit der intensivsten Eientwicklung eine eiweißartige acidophile Flüssigkeit, und die Ovarialepithelzellen haben zu dieser Zeit völlig den Charakter eines intensiv secernierenden Cylinderepithels.

Bei der weiteren Ausbildung des Eies ist vor allen Dingen das

Verhalten des Kernes von Interesse und zeigt bei unserm Objekt recht auffallende Eigentümlichkeiten. Als flüssigkeitsgefülltes, chromatin- und lininarmes Keimbläschen mit deutlicher Kernmembran und vacuolisiertem Keimfleck findet man sie, wie gesagt, bei jungen Eiern (Fig. 4 *E*). Etwas später, zu der Zeit, da die Tropfen im Plasma auftreten, fängt die Kernmembran an, gleichzeitig sich zu falten und undeutlich zu werden und zugleich trübt sich allmählich der Inhalt des Keimbläschens. Das Bläschen schrumpft zu einem unregelmäßigen, trüben Klümpchen zusammen, in welchem der Keimfleck als einziger regelmäßig geformter Bestandteil hervortritt. Schließlich fängt der Kern an, sich unter Aussendung amöboider Fortsätze nach dem Eierstiel zu bewegen (Fig. 4 *E*₂), und bleibt da in der Nähe der Dotterhaut, einen Plasmahof mit nur wenig Dotter um sich sammelnd, liegen. Hier wird die Kernmembran und das Chromatin wiedergebildet, und die Ausstoßung der Richtungkörper erfolgt nun nach Wagners Beobachtung erst nach der Eiablage. Dieser Prozeß ist von Wagner mit Genauigkeit dargestellt worden und wird darum vorläufig hier nicht weiter verfolgt.

Von den Eihüllen bleibt die Dotterhaut immer eine dünne Membran. Dagegen bildet sich in der schmalen Schicht zwischen jener und der Membrana propria ein Chorion aus. Es scheiden sich zuerst längs der ganzen Lage vereinzelt gelblich gefärbte Körner aus, welche sich, immer an Zahl zunehmend, dichter aneinander drängen, sich in die Richtung des Eiradius verlängern und somit schließlich eine von Poren durchgezogene, aus prismatischen Einzelementen zusammengesetzte Eischale darstellen, welche mit entsprechenden Bildungen andrer Arthropodeneier große Übereinstimmung zeigt. Außer den Poren beobachtet man an der Schale verschiedenerorts größere und kleinere blasenförmige Lacunen, deren Verbreitung unregelmäßig zu sein scheint. Die Chorionbildung schließt an der Seite, wo das Ei mit dem Stiele zusammenhängt, zuletzt ab.

Während in dieser Weise das Ei weiter ausgebildet wird, fallen die Ovarialepithelzellen einer immer zunehmenden Erschöpfung anheim. Diese zeigt sich zuerst an den Stielzellen, deren anfangs lebhaft tätiges, mit Nährprodukten beladenes Plasma erst einen gleichmäßig trüben, später einen mehr und mehr zusammensinkenden Charakter annimmt; die Kerne verlieren gleichzeitig ihr Chromatin und schrumpfen auch sichtbar zusammen. In dieser Weise werden die Stielzellen zugunsten des Eies aufgebraucht, und dasselbe geschieht später auch mit den Zellen der Ovarialwände; sie verlieren ihren Secretininhalt und werden immer kleiner und flacher. Eine entsprechende Rückbildung der Hodenelemente habe ich schon früher konstatiert; beides hängt natürlich

damit zusammen, daß sich die Tiere nur einmal begatten und einmal Eier legen. Wie die Eier in das Ovariallumen gelangen, habe ich nicht beobachtet; es kann aber kaum anders als durch Vermittlung der Tunica propria bewirkt werden.

Vergleichen wir jetzt den Vorgang bei der Bildung der männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukte, unter Heranziehung meiner früheren, oben zitierten Mitteilung.

Die Grundanlagen der beiden Geschlechter sind anfangs natürlich indifferent, aber schon am Ende des ersten Larvenstadiums zeigen sich Anfänge einer Trennung, und nach der ersten Häutung geht die Entwicklung schnell in verschiedener Richtung vor sich, indem die Ursamenzellen sich lebhaft teilend in Gruppen ordnen, in welchen sie ihre spätere Entwicklung durchmachen, wogegen die Ureier sich durch Zuwachs vergrößern und vereinzelt von Follikelzellen umgeben werden. Die Hodenanlage breitet sich durch Zuwachs ihrer Elemente schnell aus und nimmt bei der zweiten Häutung den größten Teil des Hinterkörpers ein, wogegen das Ovarium zu dieser Zeit noch die Form eines gleichmäßigen Stranges hat und erst sich nach der erwähnten Häutung zu vergrößern beginnt, zu einer Zeit, in welcher die Spermien schon fertig gebildet sind. Die Eier erfordern in der Tat zur Entwicklung ihrer großen Dottermasse sowohl an Raum als an Nahrung alles, was der durch das Saugen gewaltig ausgedehnte Körper des Weibchens darzubieten hat. Und wie die zeitlichen, so sind auch die räumlichen Entwicklungsverhältnisse verschieden; während die Spermatozoen sich von vorn nach hinten ausbilden, geschieht die Ausbildung der Eier, wie wir gesehen haben, gewissermaßen von oben nach unten, indem die am wenigsten entwickelten Eier längs der dorsalen Seite des Ovariums, die am meisten ausgebildeten dagegen längs der Ventralseite sitzen. Die Form des Ovariums und die Entwicklungsweise der Eier stimmt in der Tat mit den Anforderungen überein, welche die Entwicklung des weiblichen Zeckenkörpers während des Saugens durchmacht. Auf die Veränderungen an den Geweben des gesamten Zeckenkörpers während dessen Entwicklung werde ich später zurückkommen.

Nach der Beendigung dieser Mitteilung erhalte ich eine Arbeit von Katarina Samson, Zur Anatomie und Biologie von *Ixodes ricinus*, Zeitschrift für wiss. Zoologie Bd. 93, Heft 2. Da diese jedoch, was die Oogenese anbetrifft, nichts Wesentliches darbietet, so werde ich erst in meiner ausführlichen Arbeit auf diese Publikation zu sprechen kommen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [35](#)

Autor(en)/Author(s): Nordenskiöld Adolph Erik

Artikel/Article: [Zur Ovogenese und Entwicklungsgeschichte von Ixodes redivivus. 30-35](#)