

# Beiträge zur Spermatogenese und Oogenese der Myriopoden.

Von

Carl Tönniges.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Marburg.)

---

Mit Tafel XIX und XX und 3 Figuren im Text.

---

## I. Die Bildung der Spermatogonien und Oogonien in den Genitalorganen von *Lithobius forficatus*, mit besonderer Berücksichtigung ihrer Nährzellen.

### Einleitung.

Die Samenzellen der Myriopoden gehören zu denjenigen Spermatozoenformen, welche sich, wie die der Nematoden, Crustaceen, Acarinen, durch eine abweichende Gestalt von den gewöhnlichen geschwänzten oder geißelzellenartigen Samenfäden auszeichnen. Zuweilen wie bei den Diplopoden ist diese Gestalt eine ganz besonders abweichende und eigenartige, während sich bei anderen Diplopoden und bei den Chilopoden fadenförmige Spermatozoen finden. Offenbar sind diese jedoch nicht ohne Weiteres mit den gewöhnlichen Samenzellen zu vergleichen, d. h. Kopf und Schwanz lassen sich nicht direkt nachweisen, ähnlich wie sich dies bei den ebenfalls fadenförmigen Spermatozoen der Ostracoden, Cirrhipedien und Isopoden verhält.

Auch die Spermatogenese, so weit sie überhaupt bekannt ist, scheint das Verständnis dieser Spermatozoen nicht wesentlich zu fördern und den Vergleich mit den typischen Samenfäden kaum zu erleichtern. Da wir nun in der Abtheilung der Myriopoden neben einander ganz abweichend geformte Spermatozoen (Diplopoden) und solche von Fadenform finden (Diplopoden und Chilopoden), so lag es nahe, aus der Entstehung der letzteren festzustellen, in wie weit diese mit derjenigen der typischen Spermatozoenformen übereinstimmt und in wie weit ein Vergleich mit den letzteren möglich ist.

Da die Kenntnis der Spermatogenese in den letzten Jahrzehnten große Fortschritte gemacht hat und die Methoden durch das Studium der Samenreifung sehr verbessert worden sind, durfte ich hoffen, die Frage nach der Entstehung der Spermatozoen bei den Myriopoden durch ein möglichst eingehendes Studium der verschiedenen Entwicklungsstadien des Hodens fördern zu können, obwohl die Erfahrungen, welche von anderen Autoren bezüglich der Spermatogenese der Crustaceen gemacht wurden, recht wenig ermutigend sind und die Schwierigkeit der ganzen Frage nicht verkennen lassen. Diese Schwierigkeiten häufen sich ganz besonders beim Studium der Umwandlung der Spermatide in das Spermatozoon, wesshalb meine diesbezüglichen ausgedehnten Untersuchungen mich noch nicht zu einem völlig bestimmten Ergebnis führten, so dass ich diese Untersuchungen noch zurückhalten möchte; dagegen habe ich eine Anzahl von Beobachtungen gemacht, welche sich auf die frühen Stadien der Spermatogenese beziehen und meines Erachtens nicht ganz ohne Interesse sind. Da dieselben eine gewisse Abrundung gewannen, möchte ich sie zunächst und unabhängig von den späteren Stadien der Samenbildung hierdurch zur Mittheilung bringen.

Meine Untersuchungen wurden vom Frühjahr 1900 bis jetzt auf dem zoologischen Institut zu Marburg ausgeführt und sollen als Einleitung zu einer Reihe vergleichend-spermatologischer Untersuchungen über den Myriopodenhoden dienen. Aus diesem Grunde macht vorliegende kleine Abhandlung keinen Anspruch auf Vollständigkeit.

Während der ganzen Zeit war mir Herr Prof. KORSCHULT mit Rath und That bei meiner Untersuchung behilflich, wofür ich ihm auch hier meinen Dank aussprechen möchte.

### Untersuchungsmethoden.

Die Hodenelemente wurden, so weit es möglich war, in physiologischer Kochsalzlösung zuerst frisch untersucht. Durch Zerzupfen der Keimdrüse gelingt es in den meisten Fällen, wenn sie nicht zu jung ist, ihre Zellen zu isoliren und durch geeignete Behandlung mit Reagentien ihre Form und Struktur deutlich zu machen. Durch Anwendung des altbewährten Mittels der Essigsäure kann man bei schwachem Zusatz sowohl die Kerne der Keimzellen wie auch ihre sonstige Struktur ziemlich klar zur Anschauung bringen, wenn auch nur für einige Zeit, da die Zellen sehr schnell zerfallen. Um Letzteres zu vermeiden, war es nöthig, die zerzupften Elemente zu fixiren. Dieses ließ sich am besten und ohne Verlust von Material dadurch erreichen, dass man den betreffenden Objektträger mit dem die Hodenelemente enthaltenden Tropfen umgekehrt für eine kurze Zeit (1—2 Minuten) über Osmiumdampf hielt, wodurch die Zellen nicht nur vorzüglich konservirt wurden, sondern auch eine leichte Bräunung erhielten, die ihr Auffinden und Studium bedeutend erleichterte.

. Diese so fixirten Objekte wurden dann mit einer schwachen Methylengrünlösung gerärbt (siehe RIPART etc.). Wenn man den Rand des Deckglases mit Lack verschlossen hatte, so hielten sich diese Präparate einige Zeit. Diese Methode wurde schon von GILSON (7) bei der Untersuchung des Myriopodenhodens in Anwendung gebracht, und er verdankt ausschließlich ihr seine Resultate. Bei jüngeren und jüngsten Hoden ist sie indessen, wenn überhaupt, nur im beschränkten Maße anwendbar, da bei ihnen durch das im Inneren vorhandene Zellsyncytium ein Zerzupfen zur Isolirung der Elemente nicht möglich ist. Denn während bei den älteren Hoden und Ovarien die Zellen beim Zerzupfen ohne Weiteres hervorquellen, ist es bei den jüngeren Keimdrüsen nicht der Fall, da ihr Inhalt aus einer zähen, weißlichen Masse, eben jenem Zellsyncytium, besteht. An eine Trennung der Zellelemente ist also in diesem Falle gar nicht zu denken.

Bessere Resultate erhielt man mit der Schnittmethode, die ich im Gegensatz zu meinen Vorgängern hauptsächlich anwandte. Sowohl Konservirung als auch Einbettung der zum Schneiden bestimmten Geschlechtsorgane musste mit großer Sorgfalt geschehen, da im entgegengesetzten Falle die Objekte nahezu unbrauchbar waren. In Folge ihrer gut ausgebildeten Muscularis und der im Hoden enthaltenen eiweißartigen Masse, welche zur Ernährung der heranwachsenden Spermamutterzellen verwendet wird, splitterten bei unrichtiger Behandlung die eingebetteten Hoden, und aus den zerrissenen Schnitten ließ sich kein natürliches Bild der Lagerung der einzelnen Zellgruppen zu einander gewinnen. Obgleich die starke peritoneale Hülle und Muscularis das Eindringen der Konservierungsflüssigkeit sehr erschwert, so habe ich trotzdem immer noch die Osmiumgemische, unter ihnen die HERMANN'sche Lösung, am geeignetsten zur Gewinnung guter Präparate gefunden, da Sublimatgemische oder absoluter Alkohol zumeist selbst bei vorsichtigster Anwendung große Schrumpfungen innerhalb des Hodens hervorriefen. Ich habe immer die Vorsicht gebraucht, gleich nach der Konservirung den bereits fixirten Hoden in zwei Theile zu zerschneiden, um der Flüssigkeit die bessere Möglichkeit zum Eindringen zu geben. Zerschneidet man jedoch den frischen Hoden vor seiner Konservirung, so quillt sofort an den Schnittflächen ein Theil des Inhaltes heraus, und die Lagebeziehungen der Zellen sind dadurch natürlich vollständig gestört.

Zumeist ließ ich die Objekte zwei Stunden in der Konservierungsflüssigkeit, um sie dann sofort zum Auswaschen in 60%igen Alkohol zu übertragen. Bei kleineren Hoden genügt auch bereits eine kürzere Zeit, nach der sie vollständig mit HERMANN'scher Lösung durchtränkt sind.

Nach genügender Härtung in absolutem Alkohol (ungefähr 24 Stunden) wurden die Objekte vorsichtig durch Alkohol-Chloroformgemische in reines Chloroform übertragen, um dann nach gründlicher Durchtränkung in ein Chloroform-Paraffingemisch zu kommen, in dem ich sie 24 Stunden ließ. Die eigentliche Einbettungsdauer innerhalb des Ofens im reinen Paraffin betrug jedoch nie über zwei Stunden, da die Objekte selbst bei guter Härtung nicht nur im heißen Paraffinbade zu schrumpfen beginnen, sondern außerdem jene unangenehme Härte erwerben, welche ihr nachheriges Schneiden fast unmöglich macht. Zum Einbetten wurde ausschließlich Paraffin vom Schmelzpunkt 60° genommen.

Die Schnittdicke betrug bei sehr jungen Hoden 3  $\mu$ , bei älteren das Doppelte.

Die meisten Färbungen geschahen nach der auch für unser Objekt so vortrefflichen HEIDENHAIN'schen Eisen-Hämatoxylinmethode. Einige Doppelfärbun-

gen mit Eosin, Bleu de Lyon etc. waren zur Unterscheidung der jüngsten Ei- und Samenelemente von ihren Nährzellen von großem Vortheile.

Ich habe die von mir angewendeten Methoden aus dem Grunde so ausführlich angegeben, da meine Versuche, den meines Wissens bisher auf diese Weise noch nicht bearbeiteten Hoden von *Lithobius* in brauchbare Schnittserien zu zerlegen, zunächst ganz misslangen, und da der Erfolg der hier mitgetheilten und besonders auch der späteren Untersuchungen, welche sich auf die Histogenese der Spermatozoen beziehen, wesentlich darauf beruht.

### Der Hoden.

Der Hoden von *Lithobius* besteht aus drei Schläuchen, von denen der mittlere im engeren Sinne das Keimorgan bildet, da in ihm die Entstehung und Entwicklung der Spermatozoen vor sich geht, während die beiden seitlichen Schläuche reife Spermatozoen enthalten und aus diesem Grunde als Vesiculae seminales anzusehen sind. Außer diesen drei Hodenröhren sind zwei Paare von Nebendrüsen vorhanden. Die mittlere Hodenröhre ist die längere von den dreien. Sie ist drehrund und läuft in eine feine Spitze aus. In jungen Thieren liegt sie, wie das Ovarium, dorsal über dem Darne. Sobald die sich vermehrenden Spermamassen ein Wachsthum des Hodens auch in der Längsrichtung veranlassen, legt sich derselbe in verschiedene Schlingen, welche mitunter um das Hinterende des Mitteldarmes herumgewunden sein können. Die seitlichen, kürzeren Schläuche lassen sich von dem mittleren sogleich durch ihre intensiv weißliche Färbung unterscheiden. Hoden und Ovarien weisen in ihren anatomischen und, wie wir später sehen werden, auch in ihren histologischen Verhältnissen große Übereinstimmungen auf. An derselben Stelle, wo beim Männchen, wie schon erwähnt, der unpaare Hoden liegt, findet sich beim Weibchen das ebenfalls unpaare Ovarium, welches späterhin durch stärkere Ausbildung auch die Seiten des Darmes umfassen kann. Den beiden Vesiculae seminales entsprechend, liegen beim Weibchen an derselben Stelle zwei sackförmige Behälter, welche, da sie mit reifem Sperma erfüllt sind, als Receptacula aufgefasst werden müssen. Auch die beiden Drüsenpaare, welche im Männchen als Nebendrüsen bezeichnet worden sind, finden sich an der gleichen Stelle im Weibchen als Kitt- und Schleimdrüsen.

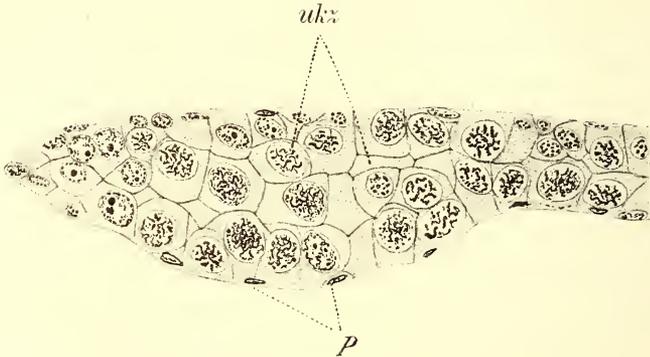
Da der mittlere Hodenschlauch das keimbereitende Organ ist, so beschränkten sich meine Untersuchungen ausschließlich auf ihn, eben so wie dies bei denjenigen GILSON's (7) über die Spermatogenese von *Lithobius* der Fall ist. Es wurden Hoden jeden Alters ge-

schnitten, wenn auch die specielle Untersuchung sich nur bis zur völligen Ausbildung der Spermatogonien erstreckte. Längsschnitte gaben sehr instructive Bilder, und ich habe mich daher auf ihre Wiedergabe beschränkt und nur einen Querschnitt abgebildet (Fig 11), obgleich ich deren viele hergestellt habe.

Zum besseren Verständniß der Ovarialverhältnisse, welche zum Vergleich herangezogen werden sollen, erscheint es nöthig, zunächst einen kurzen Überblick über die Spermatogenese zu geben.

Ich habe die Hoden möglichst junger Thiere untersucht, so weit dies möglich war, und die geringe Größe der Thiere ihr Geschlecht bereits erkennen ließ.

Einige der männlichen Keimdrüsen, welche ich in Schnittserien zerlegt habe, waren nicht ganz 1 mm lang. Hoden jüngeren Alters habe ich mitsammt dem Thier auch geschnitten, jedoch waren ihre Zellelemente noch zu unentwickelt, als dass man an ihnen einige jener Differenzirungsvorgänge hätte bemerken können, welche für uns von Wichtigkeit sind. Auf eine histologische Eigenthümlichkeit



Textfig. 1.

Junge, noch undifferenzierte Keimdrüse von *Lithobius forficatus*. ukz, Urkeimzellen; p, Peritonealhülle. Länge des Thieres ungefähr 8 mm. ZEISS' Apochr. 2 mm (Apert. 1,40) und Comp.-Oc. 4 (Tubuslänge 16 cm).

dieser jungen Keimdrüsen, welche jedoch in etwas älteren Stadien sehr bald verschwindet, möchte ich an dieser Stelle kurz hinweisen. Wir werden sehen, dass im Inhalt des Hodens und Ovariums, sobald sie als solche erkennbar sind, die einzelnen Zellen sich nicht von einander unterscheiden lassen, also anscheinend eine Art von Syncytium vorhanden ist, während im Gegensatz dazu sich diese jüngsten und jungen Stadien für kurze Zeit aus deutlich mit Grenzen versehenen Zellkomplexen zusammensetzen (Textfig. 1).

Ich würde gern die embryonale Entwicklung der Keimdrüsen verfolgt haben, schon aus dem Grunde, um über die Herkunft ihres Zellmaterials genauer orientirt zu sein, als ich es leider in diesem Falle bin. Ich vermag darum über die wichtige Frage, ob sich in den Keimdrüsen von *Lithobius* propagatorische von rein somatischen Zellen scheiden lassen, keine genügende Antwort zu geben, sondern vermute nur auf Grund meiner histologischen Untersuchung, dass aus einem indifferenten Zellmaterial, welches im Keimepithel des jungen Hodens gegeben ist, Ursamenzellen und Nährelemente ihren Ursprung nehmen.

Es lassen sich zwar im jungen Hoden durch Doppelfärbungen (z. B. HEIDENHAIN-Eosin) bereits im Keimepithel sowohl zukünftige Ursamenzellen als auch Nährzellen gut unterscheiden, jedoch finden sich so viele Übergänge zwischen beiden Zellelementen, dass man von histologischem Standpunkte aus genöthigt ist, sie auf einander zurückzuführen und ihnen eine gemeinsame Abstammung zuzuschreiben. Die Auffassung steht wohl, wie ich mir nicht verhehle, auf etwas unsicherem Boden, lässt sich aber nur durch eine embryologische Untersuchung möglicherweise fester begründen. Jedoch würde diese Aufgabe, so wichtig und interessant sie als Grundlage für unsere Anschauungen auch gewesen wäre, den Rahmen der Arbeit überschritten haben (siehe die Notiz am Schluss der Arbeit).

Der jüngste, als solcher deutlich erkennbare Hoden (Fig. 1, Taf. XIX), den ich in Schnittserien zerlegte, war, wie ich schon erwähnte, nicht ganz 1 mm lang. Äußerlich war er in Folge seiner drehrunden, zugespitzten Gestalt als Hoden kenntlich, außerdem jedoch ließ sich auch das ungefähr 5 mm lange Thier an seinen äußeren Geschlechtstheilen als Männchen bestimmen.

Das Innere dieses Hodens wies ein Syncytium verhältnismäßig gleich großer Zellen auf, wenn man die durchschnittliche Größe der Kerne berücksichtigt. Diese zusammenhängenden Plasmamassen (Fig. 1 *st*) erfüllten den ganzen Hoden, von dem nur ein kleiner Theil abgebildet wurde, da das histologische Bild im ganzen Schlauch ungefähr dasselbe ist; sie waren in Folge der vielen eingelagerten Kerne nur an gewissen Stellen, speciell im Centrum, sichtbar. Obgleich kein deutliches Epithel (*kep*) an der Wand des Hodens bemerkbar war, konnte man doch an vielen Stellen die Einwanderung dieser indifferenten Kernmassen (*k*) von der Peripherie in das Innere deutlich beobachten. Es findet innerhalb dieser Masse eine ununterbrochene lebhafteste Kerntheilung statt, wie die vielfachen karyokinetischen Fi-

guren beweisen. Wenn die Kerne aus dem Keimepithel herausrücken, nehmen sie auch Theile vom Plasma mit, welches jedoch sogleich mit dem des ganzen Hodenschlauches verschmilzt, so dass das Syneytium vorläufig in seiner alten Ausdehnung erhalten bleibt.

Äußerlich ist der Hoden von einer dünnen Muscularis (*ms*) und einer Peritonealschicht (*p*) bedeckt.

Wenn wir die Abbildung Fig. 1 betrachten, so sehen wir in der Mitte des Hodens einen deutlich protoplasmatischen Strang mit kleinen spärlichen Kernen. Sie machen ganz den Eindruck degenerirender Gebilde (*dk*), und thatsächlich kann man in diesem Strang ihre Auflösung Schritt für Schritt verfolgen. An der Peripherie sind sie am größten, um nach der Mitte zu immer mehr an Umfang abzunehmen. Schließlich verschwinden sie durch gänzliche Auflösung vollständig. Die Bedeutung dieser, den indifferenten Zellelementen zuzurechnenden Zellen wird aus den älteren Stadien der Spermatogenese ohne Weiteres klar. Sie werden als Nährmaterial für die Ursamenzellen verbraucht und im Laufe der Entwicklung, obgleich sie viel neuen Zuzug erhalten, vollständig resorbirt (Fig. 1—7 u. 8). Zellgrenzen sind, wie erwähnt, auf diesen jungen Stadien nicht vorhanden, wie deren späteres Auftreten, das sich Schritt für Schritt verfolgen lässt, lehrt (Fig. 7 u. 8).

Sobald die jungen Hoden mit einer gewissen Menge von Nährmaterial erfüllt sind (Fig. 1), und auf diese Weise der Boden für eine geeignete Entwicklung der Keimzellen vorhanden ist, bilden sich in der Peripherie des Keimschlauches, also im Keimepithel, wenn wir von einem solchen sprechen dürfen, Kerne von größerem Umfange aus, welche sich leicht von denen der kleineren Nährzellen (*nz*) unterscheiden lassen (Fig. 2 *spg*). Es sind die Kerne zukünftiger Spermatogonien, welche durch ihre beträchtliche Größe und einen intensiv sich färbenden Nucleolus von den übrigen Zellen ausgezeichnet sind. Sie theilen sich lebhaft, mitunter in ganzen Gruppen zusammen (Fig. 3 *spg*). Diese letzteren schieben sich nun, sobald sie keinen Platz im Epithel mehr finden, unter beständigem Wachstum zwischen das Nährmaterial ins Innere des Hodens hinein, indem sie, wie bereits hervorgehoben, eine Partie etwas dunkler gefärbten Plasmas mit sich nehmen (Fig. 4). Sie besitzen, wie die Eier, bereits auf sehr jungen Stadien einen stark hervortretenden Nucleolus, der sie ohne Weiteres von den übrigen Zellen des Hodens unterscheidet.

Deutlich lassen sich auf diesen Stadien Spermatogonien (*spg*)

von Nährzellen (*nz*) unterscheiden. Eben so wenig verschmilzt das Plasma der Keimzellen mit dem Syncytium des Hodens, sondern bleibt gesondert, so dass allmählich Zellstränge mit sehr großen Kernen den Hoden in der Längsrichtung durchsetzen, welche aber nur an ihren Längsseiten Begrenzungen besitzen (Fig. 6 u. 7), während die queren Zellgrenzen noch fehlen. Die zwischen den kleinen Nährzellen in Längsreihen angeordneten Spermatogonien bieten ein recht eigenartiges Aussehen dar, und wenn man die Abbildung (Fig. 5) betrachtet, so könnte man im ersten Augenblick vermuthen, ein Ovarium vor sich zu haben. Jedenfalls ist die Übereinstimmung der Zellelemente dieser jungen Hoden mit den in gleicher Ausbildung stehenden Ovarien sehr auffällig.

Wir haben gesehen, dass das Keimepithel der jüngsten Hoden zuerst ein Zellmaterial von ziemlich gleichmäßiger Beschaffenheit und gleicher Zellgröße liefert, welches allmählich beim Wachsthum des Hodens der Auflösung anheimfällt und zur Ernährung der Ursamenzellen verbraucht wird. Das gleiche Verhalten zeigen uns die jungen Ovarien, welche ebenfalls aus ihrem Keimepithel Gruppen von kleineren Zellen, die denen des Hodens sehr ähnlich sehen, austreten lassen und die sich durch Auflösung in eine faserige Grundmasse zum Nährmaterial der jungen Eier umbilden.

In beiden Fällen gehen die Nährzellen aus demselben Epithel hervor wie die Urkeimzellen, d. h. die Oogonien und Spermatogonien, und lassen sich beide Zellformen durch zahlreiche Übergänge auf einander zurückführen, so dass der Gedanke naheliegt, dass wir es in beiden Fällen mit Zellelementen gleichen Charakters zu thun haben, und diese Annahme wird durch den Nachweis unterstützt, dass sehr häufig in jungen und älteren Ovarien Zellen als Nährmaterial verbraucht werden, welche bereits deutlich den Charakter junger Eier tragen. Es existirt also eine gewisse Verwandtschaft einerseits zwischen Ei- und Nährzellen, andererseits zwischen letzteren und Spermatogonien. Der Vergleich und die Übereinstimmung geht jedoch noch weiter.

Wenn wir einen jungen Hoden, in dem bereits Spermatogonien liegen (Fig. 5), auf Schnitten betrachten, so macht er, wie erwähnt, den Eindruck eines Ovariums, da die Spermatogonien, vereinzelt im Hoden liegend, dicht von Nährzellen umgeben sind, welche ganz den Eindruck eines Follikels hervorrufen (Fig. 13), so dass man diese Zellen direkt als Spermafollikelzellen bezeichnen könnte. Sie haben denselben Ursprung und in gewissem Sinne dieselbe Bedeutung wie

jene. Späterhin verschwinden sie freilich nahezu vollständig, während die Follikelzellen des Eies noch lange erhalten bleiben. Auch diese entstammen dem Keimepithel und liegen lange Zeit zu Gruppen vereint zwischen den jungen Eiern, bis sie sich entweder auflösen oder sich den Eiern als typische Follikelzellen dicht anlegen. Die specielleren Verhältnisse des *Lithobius*-Ovariums werden wir in einem besonderen Kapitel erläutern.

Fig. 7 stellt ein wichtiges und interessantes Stadium der Spermatogenese dar. Zellstränge, mitunter von bedeutender Länge, füllen den ganzen Hodenschlauch der Länge nach aus. Ihr Wachstum ist so intensiv, dass sie das gesammte Nährmaterial, welches im vorhergehenden Stadium (Fig. 6) noch ziemlich reichlich vorhanden war, verbraucht haben. Bei geeigneter Färbung (HEIDENHAIN) treten im Plasma dieser Zellstränge, zumeist in Gruppen um einen Kern angeordnet, zahlreiche Körnchen auf, die wohl als Reservematerial für die heranwachsenden Zellen zu betrachten sind. LEYDIG (16) hielt sie direkt für Plasmastrukturen, d. h. für die Knotenpunkte des protoplasmatischen Zellnetzes, jedoch ist diese Ansicht nicht richtig, wie schon GILSON (7) hervorhebt, welcher gleichfalls die Körnchen nachuntersucht hat. Natürlich kommt es sehr häufig vor, dass sie an den Knotenpunkten des Plasmanetzes liegen, wo sie LEYDIG beobachtet hatte.

Die Kerne scheinen einen gewissen richtenden Einfluss auf die Körnchen auszuüben, da sie sich bis zu einer bestimmten Grenze konzentrisch um ihn anordnen (Fig. 7).

In einigen neueren Arbeiten werden diese Körnchen mehrfach erwähnt. P. und M. BONIN (3) nehmen in ihrer Untersuchung an, dass die Körner in den Spermatogonien durch Zerfall von Fäden entstehen und späterhin ihre Substanz eine Art gallertige Umwandlung durchmachen soll. Auf diese Weise würden paranucleäre Körper, welche bei Beginn der Prophase während der Theilung verschwinden, gebildet werden.

FR. MEVES und K. v. KORFF (18) bezweifeln jedoch diese letzte Angabe von P. und M. BONIN, da sie die Körnchen, wenn auch in kleinere Elemente als zuvor zerfallen, während der ganzen Mitose beobachten konnten. Sie setzen sie in Vergleich zu den von V. LA VALETTE ST. GEORGE beschriebenen Cytomikrosomen der Hodenzellen (den Mitochondrien BENDA's).

Ich muss nach meinen Untersuchungen in Übereinstimmung mit GILSON diese Gebilde für Reservematerial halten, welches, wie die

Dottersubstanz im Ei, durch Aufnahme von Nährmaterial in den Spermazellen abgelagert worden ist. Über den Verbleib der Körnchen in den späteren Stadien kann ich vorläufig keine Auskunft geben.

Kehren wir nach dieser Abschweifung wieder zu unserem Stadium (Fig. 7) zurück. Eine Zellgrenze ist nur im Längsverlauf der Stränge vorhanden, obgleich die künftige vollständige Trennung der noch unter einander in Verbindung stehenden Spermatogonien durch die eigenthümliche Lagerung der Körnchen zum Ausdruck kommt. Im Übrigen haben die Stränge einen ziemlich massigen, säulenartigen Bau und stellen sich im Querschnitt zumeist im Fünf- oder Sechseck dar (Fig. 11).

Da in diesem und den folgenden Stadien Nährzellen zuweilen überhaupt nicht mehr vorhanden sind, so werden häufig ganze Komplexe von Spermatogonien aufgelöst und als Nahrung für die Schwesterzellen verbraucht. In diesen öfters zu beobachtenden Fällen haben wir es also mit echten abortiven Spermatogonien zu thun (Fig. 12 *evk*).

Wiederholt habe ich Hoden, welche ungefähr in dem Alter von Fig. 7 standen, auf dem Objektträger zerzupft und ihren Inhalt konservirt. Sobald die Zellstränge aus dem Inneren der Hodenröhre hervorquellen, reißen sie an beliebigen Stellen ab und kontrahiren sich stark, so dass man sehr häufig zwei, drei oder mehr Kerne in einer rundlichen Plasmamasse bemerken kann. Auf derartigen, in ihrer Form und Lage veränderten Zellmassen beruhen, zum Wenigsten was die Spermatogonien anbetrifft, die meisten Abbildungen der GILSON'schen Abhandlung.

Seine Fig. 16 und 17, Taf. I, können nicht dem richtigen Lagerungsverhältnis der Zellen innerhalb der Hodenröhre entsprechen. Jedenfalls leidet seine Darstellung der Spermatogonien (nach GILSON, Métrocyten) an gewissen Mängeln, welche eben darauf zurückzuführen sind, dass GILSON den Inhalt des Hodens nicht auf Schnitten, sondern an zerzupften Keimdrüsen untersuchte. In meiner zweiten Mittheilung werde ich auf die Untersuchungen GILSON's näher zu sprechen kommen. Diese beginnen übrigens erst mit der Beobachtung und Beschreibung der reifen Spermatogonien, so dass sie mit der vorliegenden Arbeit nur geringe Berührungspunkte haben. Verfasser nimmt nur ein Zellelement des Hodens an, die Nährzellen sind ihm völlig entgangen. Ebenfalls hat er die abortiven Spermatogonien nicht beobachtet.

Wir konnten auf Fig. 7 nur längsverlaufende Abgrenzungen (*zmb*) der Zellen bemerken, während die künftigen Querwände wohl durch hellere Plasmapartien angedeutet, jedoch noch nicht vorhanden waren. Im nächstfolgenden Stadium, von dem ich nur eine Anzahl Zellen aus der Mitte des Hodens unter stärkerer Vergrößerung abgebildet habe, so dass zu beiden Seiten Theile der Hodenwand fehlen, treten bereits vorhandene oder in der Anlage begriffene Querwände deutlich hervor. Die Membranen schieben sich von den bereits vorhandenen Längswänden in das Plasma vor, welches an diesen Stellen auf Schnitten zumeist intensiv gefärbt erscheint. Die Partien des Cytoplasmas, an welchen die Zellmembranen hervortreten werden, sind bereits durch hellere Linien im Plasma angedeutet (Fig. 8).

Nachdem dieser Vorgang beendet ist, tritt uns im Hoden eine große Zahl dicht hinter einander liegender, zumeist vierseitig begrenzter Zellen, Spermatoocyten I. Ordnung entgegen (Fig. 9 *spe*). Sie sind jetzt allseitig scharf begrenzt, besitzen einen großen Kern (*k*) mit stark hervortretendem Nucleolus. Das Reservekörnchenmaterial ist ebenfalls noch vorhanden; es ist jedoch auf dem betreffenden Präparat nicht sichtbar, da die Färbung eine andere war als in Fig. 7 und 8. Nährzellen (*nx*) liegen nur noch in der Nähe des Keimepithels, wo auch fortgesetzt neue Zellstränge zur Bildung zukünftiger Spermatoгонien entstehen (Fig. 9 *kep*).

Nachdem wir die Spermatogenese bis zur definitiven Ausbildung der Spermatoгонien zu Spermatoocyten erster Ordnung kurz überblickt haben, wollen wir zum Schluss noch ein älteres Stadium (Fig. 10) betrachten, welches uns den Übergang zum zweiten Theil, welcher die Histogenese der Spermatozoen von *Lithobius* behandeln soll, vermitteln wird. Dicht der Hodenwand anliegend, finden wir im Keimepithel (*kep*) bekannte Gebilde mit großem Kern und intensiv gefärbtem Nucleolus vor, die Spermatoгонien (*spg*). In ihrer Nähe, auf der Abbildung zufällig nur auf der linken Seite, liegen Zellen mit sehr chromatinarmen, kleinen Kernen. Es sind Spermatoocyten (*spe*) und Spermatoiden (*spt*), welche durch Theilung aus den Spermatoгонien hervorgegangen sind. Diese wandeln sich dann, indem das Plasma in die Länge wächst, zu jenen Bündeln großer Spermatozoen um, welche das Innere des Hodenschlauches vollständig ausfüllen (*sp*). Ihre Bildung werden wir im zweiten Theil specieller kennen lernen.

Die Resultate dieser Untersuchung sind kurz folgende:

1) In den jungen männlichen Keimdrüsen bilden sämtliche Zellelemente ein Syncytium.

2) Dasselbe wird von den heranwachsenden Ursamenzellen größtenteils als Nährmaterial verbraucht.

3) Seine Entstehung lässt sich auf die Auswanderung indifferenten Zellen aus dem Keimepithel zurückführen.

4) Aus demselben Zellmaterial des Keimepithels entstehen Keimzellen, welche zu Spermatogonien und Nährzellen werden.

5) Auch Ursamenzellen werden vielfach als Nährmaterial verbraucht, so dass wir in den Nährzellen des *Lithobius*-Hodens echte abortive Keimzellen vor uns haben.

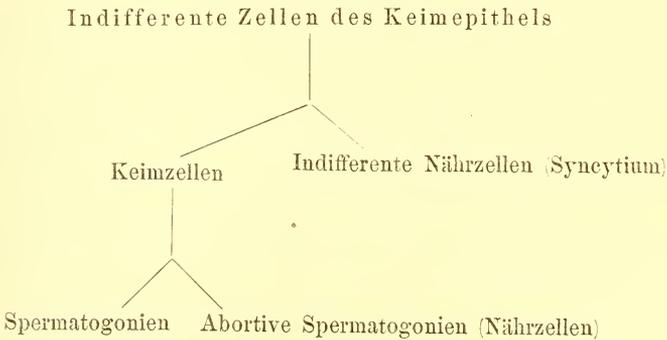
6) Die Spermatogonien wuchern als lebhaft sich theilende Zellkomplexe in das Syncytium des Hodens hinein.

7) Sie bilden lange Zellstränge mit hinter einander liegenden Kernen, welche zunächst nur im Längsverlauf mit Zellgrenzen versehen sind. Erst in späteren Stadien treten Quermembranen zwischen ihnen auf.

8) Sämtliche Nährzellen werden resorbiert.

9) Im Hoden von *Lithobius forficatus* sind zwei verschiedene Zellelemente, Keim- und Nährzellen, vorhanden (gegen GILSON).

#### Genealogie der Zellelemente des Hodens von *Lithobius forficatus*.



#### Das Ovarium.

Das weibliche Genitalorgan nimmt, so lange es noch jung ist, dieselbe dorsale Lage über dem Darm im hinteren Abschnitt des Thieres ein wie der unpaare Hoden. Es sieht ihm auch in diesen Stadien außerordentlich ähnlich und geht erst im späteren Alter aus der schlauchförmigen Gestalt in eine mehr traubige über. Paarige Ausführungsgänge, welche den Darm gabelförmig umfassen, münden

ventral in einer Vulva, und zwar am vorletzten Segment, dem sog. Genitalring, aus. In älteren Individuen wölbt sich das Ovarium durch seine Größenzunahme seitlich rings um den Darm herum. In seinen hinteren Abschnitt münden zwei sackförmige Behälter von weißlicher Färbung ein, welche als Receptacula seminis aufgefasst werden müssen, da sie zumeist mit reifen Spermatozoen erfüllt sind. Sie entsprechen den paarigen Hodenschläuchen, die wohl Vesiculae seminales darstellen. Außerdem liegen, wie beim Männchen genau an der gleichen Stelle, im Hinterende zwei Drüsen, welche ein Sekret zum Zusammenkleben der abgelegten Eier abgeben.

Die Wände des Eierstockes sind sehr zart, so dass es großer Vorsicht beim Präpariren bedarf, um sie nicht zu verletzen. Eine feine Peritoneallamelle umgiebt das ebenfalls nicht sehr stark ausgebildete Epithel des Ovariums.

Je reifer die Eier werden, um so mehr bilden sie in die Leibeshöhle vorspringende Erhöhungen des Ovariums, so dass dieses bei Betrachtung in toto wie gekörnt erscheint. Die Keimdrüse setzt sich in den Eileiter fort, dessen Wände nach der Ausführungsöffnung zu bedeutend an Stärke gewinnen und am Ende mit Längsmuskelfasern versehen sind. Der Eileiter ist Anfangs unpaar und liegt auf der Rückenfläche des Rectums. Nahe seiner Ausmündungsstelle theilt er sich, wie ich schon oben erwähnt habe, in zwei Arme, die das Rectum umfassen, um auf der Ventralseite in einem weiten Sack mit dünner Wandung, der Kloake, einzumünden. Nachdem hier noch die Anfangs beschriebenen Drüsenpaare eingetreten sind, endigt dieser letzte, abermals unpaare Theil des Eileiters in der Vulva. Die für uns zum Vergleich mit ähnlichen Verhältnissen im Hoden wichtigen Ovarien besaßen eine Länge von durchschnittlich  $1\frac{1}{2}$ —10 mm, während die Thiere dem entsprechend in der Länge von 5—20 mm schwankten. Das langgestreckte, unpaare, junge Ovarium besitzt eine ähnliche Form wie der junge Hoden gleichen Alters, wenn auch beide leicht von einander zu unterscheiden sind, da das erstere dorso-ventral abgeplattet ist und kleine Höcker, welche die heranreifenden Eier durch den Druck nach der Leibeshöhle hin hervorgebracht haben, auf seiner Oberfläche erkennen lässt. Der Hoden ist im Gegensatz zu dem Ovarium drehrund, stark zugespitzt und äußerlich von glatter Beschaffenheit. Legt man in dorso-ventraler Richtung (sagittal) Schnitte durch ein junges Ovarium (Fig. 18, Taf. XX, ungefähr 2 mm lang), so geben sie folgendes mikroskopische Bild. Die peritoneale Hülle (*p*) nebst der vorhandenen schwachen

Muscularis (*ms*) ist an der ventralen Seite des Keimstockes (*vent*), im Gegensatz zu der dorsalen, bedeutend stärker ausgebildet, denn während an dieser letzteren nur ein schwaches, weit ausgezogenes Epithel mit spärlich vertheilten Kernen liegt, ist die ventrale Seite bedeutend reichhaltiger an Zelllagen, so dass ein deutlicher Unterschied der beiden Seiten bereits durch die Stärke und die Struktur der peritonealen Hülle und der Muscularis hervortritt (Fig. 18). Dieser Eindruck wird noch verstärkt durch die Ausbildung des Keimepithels (*kep*) an der ventralen Seite, während dasselbe dorsal nur in spärlichen Resten vorhanden ist (Fig. 20 und 21). Aus diesem Grunde ist speciell im Ovarium von *Lithobius forficatus* nur die ventrale Seite als die Keimstätte anzusehen, während das dorsale Epithel wenig oder gar keine Keimzellen liefert (Fig. 18, 20 und 21). Nur ganz vereinzelt liegen in diesem flachen Epithel einige zerstreute Kerne, während an der gegenüber liegenden Seite eine lebhafte Zellauswanderung (Fig. 15) in das Innere des Ovarialschlauches stattfindet. Die Zellelemente drängen sich hier so stark, dass eine Grenze zwischen den eingewucherten Zellen und dem Keimepithel schwer zu ziehen ist. Trotzdem ist sie, wie Fig. 16 zeigt, vorhanden und scheidet, wenn auch nur schwach angedeutet, ein Keimepithel von dem das Innere füllenden Plasma (*st*). Woher dieses Plasma stammt, werden wir gleich zu besprechen haben. Das Keimepithel ist nach außen, d. h. gegen die Peritonealschicht, durch eine intensiv sich färbende Basalmembran (*ms*), welche an der ventralen Seite entsprechend stärker ist, begrenzt.

Wie durch die Untersuchungen FABRE's (6) bekannt geworden ist, entstehen die Keimzellen, sowohl in den Ovarien der *Chilopoden*, wie der *Diplopoden*, an Längsleisten, welche die ganze Keimdrüse der Länge nach durchziehen (Fig. 21, I und II). Dieses Verhalten, speciell bei den *Diplopoden*, würde ein Hinweis darauf sein, dass phylogenetisch das jetzt unpaare Ovarium aus einem paarigen hervorgegangen sein könnte. Wir werden später auf diese Verhältnisse noch zurückzukommen haben.

Das ganze Ovarium ist dicht mit Zellen und Kernen von verschiedener Größe und Aussehen erfüllt (Fig. 18), so dass eine Höhlung in ihm nicht vorhanden ist; das gleiche Verhalten haben wir bereits für den Hoden nachgewiesen. Weiterhin sind in den jungen weiblichen Keimdrüsen, welche wir vorerst zu betrachten haben, die Zellmassen derselben unter einander so dicht verbunden, dass Zellgrenzen nicht vorhanden sind, und das Ovarium an vielen Stellen das Aussehen eines Syncytiums besitzt, wie dieses so häufig bei Arthropoden-

keimstöcken gefunden wird. Die Keimkerne, sowohl die der zukünftigen Eier als auch der Follikelzellen, liegen in einer Protoplasmamasse (*st*), deren Grundstruktur ein feines Wabenwerk zeigt, das an vielen Stellen eine körnige Beschaffenheit besitzt und in dem die Waben nicht mehr ohne Weiteres nachweisbar sind. Über die Entstehung dieser protoplasmatischen Grundmasse geben nur die jüngsten Ovarien Aufschluss (Fig. 15—21, Taf. XX), da sie in den älteren weiblichen Keimstöcken von den heranwachsenden Eiern als Nährmaterial verbraucht ist (Fig. 22 und 23). Große Gruppen von indifferenten Zellen wandern aus der ventralen Fläche des Keimepithels aus (Fig. 15), um zum größeren Theil inmitten der Plasmamasse (*st*) des Ovariums der Auflösung anheimzufallen (*dk*, Fig. 15—21). Dieser Auflösungsprocess lässt sich Schritt für Schritt verfolgen, und zwar geschieht er in der Weise, dass die Auflösung nach der dorsalen Partie des Ovariums immer größer wird, während nahe den Auswanderungspunkten der Keimzellen die Umbildung derselben zu Nährmaterial gering ist (Fig. 18, 20 und 21). Im Plasma suspendirt finden sich, wenn wir von den jungen Eiern (Fig. 18 *oe*) absehen, einestheils halb aufgelöste Kerne (Fig. 20 *dk*), deren Natur noch deutlich erkennbar ist und außerordentlich viele kleine, schwarz gefärbte Partikelchen, welche oftmals gruppenweise zusammenliegen. Sie bestehen einestheils aus den Chromatinbröckchen der zu Grunde gegangenen Kerne, andererseits aus den Nucleolen derselben. Es ließ sich, wie schon hervorgehoben wurde, mit aller Sicherheit nachweisen, dass diese Kerne, welche bei ihrer Einwanderung stets einen Strang Protoplasma hinter sich her ziehen (Fig. 15), aus dem Keimepithel stammen, dass sie einen histologisch ganz indifferenten Charakter tragen und durch ihre Auflösung die Plasmamasse, welche das ganze heranwachsende Ovarium erfüllt, bilden helfen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass sie genetische Beziehungen zu den Ei- und Nährzellen des Ovariums haben und mit den letzteren direkt zu vergleichen sind; mindestens was ihre physiologische Leistung anbelangt. Aus diesem Grunde sehe ich mich veranlasst, sie direkt mit den Nährzellen, welche aus den abortiven Eizellen hervorgehen, zu vergleichen, wodurch sie natürlich durch vielfache Übergänge auch mit den jungen Eizellen aufs innigste verwandt erscheinen.

Sobald diese »Nährzellen« in das Innere des Ovariums eingewandert sind, nimmt ihr Cytoplasma eine unregelmäßige Form an, indem es sich amöboid auszieht und mit dem Plasma, welches das Ovarium erfüllt, verschmilzt. Bald beginnt auch die Kernmembran

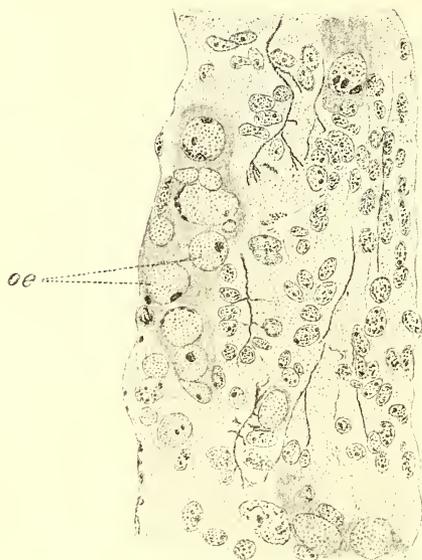
undeutlich zu werden, und der Kern löst sich auf, so dass nur sein intensiv gefärbter Nucleolus als Rest übrig bleibt. Zuletzt verschwindet auch dieser. Der Process der Einwanderung geht unbeschränkt seinen Gang weiter, jedoch gehen von den einwandernden Elementen nicht alle ihrer Auflösung entgegen, sondern bilden sich einerseits durch bedeutenderes Wachstum und durch Bildung einer Zellmembran zu zukünftigen Eiern, andererseits zu Follikelzellen, welche sich den heranwachsenden Eiern anlegen (Fig. 17 f), um. Die meisten gehen jedoch immer noch durch allmähliche Auflösung in das Nährmaterial über, welches das ganze Ovarium erfüllt. In den Eiern der Myriopoden sind auch Dotterkerne beschrieben worden. In jungen Eiern von *Lithobius* treten Anhäufungen von Körnchen auf (Fig. 17), die in älteren Stadien wieder schwinden; sie hier als Dotterkerne zu bezeichnen, scheint mir nicht recht angängig, allem Anschein nach handelt es sich um noch nicht verarbeitetes Nährmaterial im Eikörper.

Nachdem wir die Auswanderung aus dem Keimepithel und die Auflösung des noch indifferenten Zellmaterials beschrieben haben, wollen wir unsere Aufmerksamkeit den Keimzellen, aus denen sich die Oogonien entwickeln, und der Entstehung der Follikelzellen zuwenden.

Die meisten Kerne des Keimepithels tragen histologisch den indifferenten Charakter, den ich schon mehrfach hervorgehoben habe (Fig. 16 *kep*). Das Epithel tritt, wie man aus dieser Figur deutlich sieht, entschieden durch eine feine Begrenzung nach dem Inneren des Ovariums schärfer hervor, als dies im Hoden der Fall war, wo wir von einem wirklichen Epithel überhaupt nicht reden konnten (Fig. 1, Taf. XIX). Es sind indessen auch hier keine queren Zellwände vorhanden, sondern die Zellen sind nur in der Längsrichtung begrenzt. Die scharf hervortretenden Kerne liegen in einer schwachkörnigen Plasmamasse, welche in einer dünnen Schicht den ganzen Innenraum des Ovariums überzieht. Wie beim Hoden ordnen sich die Kerne des Keimepithels in Längsrichtungen an (Textfig. 2) und weisen damit eine gewisse Übereinstimmung mit dem ersteren auf, dessen Spermatogonien gleichfalls hinter einander in Längsreihen angeordnet sind, ohne dass auf diesen Stadien Querwände zwischen den einzelnen Zellen auftreten (Fig. 7, Taf. XIX).

Die jungen Eizellen sind bereits sehr frühzeitig, meistens noch bevor sie aus dem Keimepithel herausgerückt sind, an ihrer histologischen Struktur erkennbar. Zahlreiche Übergänge verbinden sie jedoch mit den indifferenten Zellelementen des Keimepithels, so dass

es mir jedenfalls auf den Stadien, welche ich aus der Entwicklung des *Lithobius*-Ovariums untersucht habe, nicht möglich war, mich von dem Vorhandensein specialisirter Eizellen zu überzeugen, eben so wenig wie ich im Hoden die männlichen Keimzellen von An-



Textfig. 2.

Längsschnitt durch das Keimepithel eines jungen Ovariums von *Lithobius forficatus*. Kerne der Oogonien (oo) in Längsrichtungen angeordnet. ZEISS Aprochr. 2 mm, Apert. 1,40 und Comp.-Oc. 4.

fang an gesondert und besonders ausgezeichnet fand. Ich will damit die Möglichkeit durchaus nicht ausschließen, dass im Ovarium und im Hoden von *Lithobius* die Oogonien oder Spermatogonien als propagatorische Zellen schon sehr frühzeitig zur Anlage kommen und auf diese Weise keinen Vergleich mit den übrigen Elementen des Keimstockes zulassen. Jedoch würde dieses nur durch eine embryologische Untersuchung aufgeklärt werden können (siehe die Notiz am Schlusse der Arbeit). So lange diese nicht vorliegt, muss ich auf Grund meiner histologischen Untersuchung an der älteren, seiner Zeit von KOR-

SCHULT (14) eingehend an Insektenovarien begründeten Auffassung festhalten, dass »die verschiedenen Zellelemente der Eiröhren, Eier, Nährzellen und Epithel aus gleichartigen indifferenten Elementen hervorgehen, welche in dem Inhalt der ersten Anlage der Eiröhren zu suchen sind«.

Was nun die histologische Differenzirung der jungen Eizellen anbetrifft, so macht sie sich, wie ich schon hervorgehoben habe, am Eikern zuerst bemerkbar. Derselbe vergrößert sich, höchst wahrscheinlich durch Aufnahme von Flüssigkeit, ganz außerordentlich und wird bläschenförmig. Das Chromatin, welches sich bald zu größeren Brocken zusammenballt, hat sich gleichfalls stark vermehrt und zwischen ihm macht sich sehr bald ein größerer, durch seine intensive Färbbarkeit stark hervortretender Nucleolus bemerkbar, welcher für die Keimbläschen junger Eier so charakteristisch ist (Fig. 19 oo). Nachdem die Eikerne so weit differenzirt sind, entsteht um sie herum

ein besonderer Plasmahof (Fig. 19 *oe*), der gegen das angrenzende Plasma durch eine schwach angedeutete Membran, deren Entstehung sich Schritt für Schritt verfolgen lässt, geschieden ist.

Jetzt wächst die junge Eizelle sehr schnell heran. Das Keimbläschen wird größer und chromatinreicher; der Nucleolus, welcher häufig mehrere Vacuolen in seinem Inneren aufweist, ist ebenfalls im Wachsen begriffen und das Ooplasma zeichnet sich durch Einlagerung vieler Dotterkörnchen aus (Fig. 17 *oe*). Follikelzellen (*f*) beginnen sich vereinzelt dem jungen Ei anzuschmiegen und versehen es mit weiterem Nährmaterial. Wo die meisten Follikelzellen der Eimembran anliegen, ist auch im Ooplasma die größte Menge von Nährmaterial vorhanden (Fig. 17 und 21, Taf. XX), und es will uns fast scheinen, als wären auf solchen Stadien, wie sie Fig. 17 darstellt, direkte Verbindungen einzelner Dotterkörnchen mit den anliegenden Follikelzellen bemerkbar.

In diesen jungen Ovarien trifft man sehr häufig lebhaftere Theilungen der Oogonien. Ich habe in Fig. 20 ein solches Stadium abgebildet, welches außerdem noch eine interessante Eigenthümlichkeit in so fern besitzt, als zwei Keimbläschen in einer Eizelle liegen (*x*).

Wie Fig. 21 zeigt, sind in diesem etwas älteren Ovarium die Eier beträchtlich größer geworden. Es legen sich ihnen nun mehr und mehr Follikelzellen an, und da diese jetzt ausschließlich das Geschäft der Ernährung übernehmen, so schwindet allmählich das Syncytium (Figg. 18, 20 und 21) mit seinem Nährmaterial aus dem Ovarium (Fig. 22), um ausschließlich den mit einem dichten plattenförmigen Follikelepithel umgebenen Eiern Platz zu machen. Aus den Figg. 22 und 23 sieht man deutlich, dass das gesammte Plasma, welches zwischen den Eizellen lag, resorbirt ist. Dieses Stadium ist mit dem eines Hodens in dem Alter vergleichbar, auf welchem die Nährzellen vollständig verbraucht sind und nur Spermatogonien das Innere des Hodenschlauches ausfüllen. Hier können wir sehr häufig die Beobachtung machen, dass einzelne, bereits vollständig ausgebildete Spermatogonien degeneriren und sich aufzulösen beginnen. Es entsteht auf diese Weise eine in kleinen Kügelchen angeordnete Eiweißmasse (auf der Fig. 12 durch Konservirung mit Osmiumgemisch intensiv schwarz gefärbt), welche, genau wie die Nährzellen, von den Spermatogonien resorbirt wird. Dieses würden nach unserer Auffassung echte abortive Spermatogonien sein und den Übergang zu den Nährzellen aufs beste vermitteln.

Um nun auch den Vergleich mit den Zellelementen des Ovariums

vollständiger zu machen, wollen wir ebenfalls nochmals kurz darauf eingehen. Wir hatten bereits die Nährzellen des Hodens mit den Follikelzellen des Ovariums in Beziehung gesetzt; der Vergleich geht aber noch weiter. Ich hatte oben bereits von der protoplasmatischen Grundmasse gesprochen, welche aus dem Zerfall der Nährzellen hervorgegangen war und zur Ernährung der heranwachsenden Eier vollständig verbraucht wurde. In den älteren Ovarien ist diese Masse zwischen den Eiern völlig resorbirt, und es haben sich nur die Follikelzellen, welche das Ei dicht umschließen, erhalten (Fig. 22, Taf. XX). Es ist selbstverständlich, dass sie länger erhalten bleiben als die gleichen Zellen im Hoden, da das Ei erstens ein bedeutenderes Wachstum nöthig hat als die Samennutterzelle, und weiterhin ihnen auch die Bildung des Chorions obliegt. Sobald dieses ausgebildet ist, gehen sie ebenfalls zu Grunde. Aber noch eine Übereinstimmung zwischen dem Nährmaterial des Hodens und dem des Ovariums will ich nicht unerwähnt lassen. Ich hatte bereits vorstehend den Zerfall ausgebildeter Spermatogonien zu Nährmaterial beschrieben. Auch in jungen Ovarien kommen ähnliche Prozesse vor. Wir können häufig bemerken (Figg. 17 und 18, Taf. XX), dass nicht nur Nährzellen aufgelöst werden, sondern auch bereits typische junge Eizellen mit Keimbläschen (Figg. 17 und 18, Taf. XX, *oe'*), so dass auch im Ovarium, genau wie im Hoden, eine große Übereinstimmung in der Herkunft und Verwendung des Nährmaterials besteht. Wir dürfen also ohne Weiteres von abortiven Eizellen sprechen und sie in Vergleich zu den abortiven Spermatogonien des Hodens setzen. Abortive Eizellen und abortive Spermatogonien sind morphologisch und physiologisch gleichwerthig.

Ich habe jetzt noch auf das dritte Zellelement des Ovariums, auf die Follikelzellen, einzugehen. Bereits Anfangs erwähnte ich, dass nach meiner Auffassung, ähnlich wie es für die Insekten dargestellt wurde, bei denen die verschiedenen Zellelemente der Eiröhren mit Einschluss der Follikelzellen aus gleichartigen indifferenten der Endkammer hergeleitet wurden, auch bei den Myriopoden ein indifferentes Zellmaterial vorhanden ist, aus welchem die Ei- und Nährzellen herkommen. Nach meinen Untersuchungen sehe ich mich zu dieser Auffassung wie gesagt genöthigt, bis eine embryologische Untersuchung das Gegentheil bewiesen hat. Meiner Auffassung nach ist es histologisch unmöglich, einen sichtbaren Unterschied zwischen den in der Anlage befindlichen drei Zellelementen des Ovariums, den Ei-, Nähr- und Follikelzellen, so lange sie noch indifferent im

Keimepithel liegen, aufzufinden. Dass bei den Insekten thatsächlich ein Gegensatz zwischen den Keimzellen und den übrigen Zellelementen des Ovariums nachgewiesen werden konnte, wie dies speciell von Seiten HEYMONS' bei *Phyllodromia*<sup>1</sup> geschah, ist hierbei freilich besonders hervorzuheben, obwohl andererseits immer wieder die Herkunft der verschiedenen Zellelemente des Insektenovariums von einer indifferenten Zellmasse angegeben worden ist.

So weist neuerdings PAULCKE (20) in seiner Arbeit ausdrücklich darauf hin, dass bereits seit längerer Zeit von den meisten Autoren die Ansicht ausgesprochen wird, Eizellen, Nährzellen und Epithelzellen gehen aus gleichartigen, indifferenten Elementen hervor. In der Endkammer des Ovariums ist ein Syncytium vorhanden, in dem Kerne liegen, die sämtlich ein übereinstimmendes Aussehen zeigen. Wir können diese indifferente Keimzone des Ovariums der Bienenkönigin mit dem weiblichen Keimstock von *Lithobius* vergleichen, wenn wir nicht außer Acht lassen, dass der letztere bei Weitem nicht so hoch differenzirt ist wie ein Insektenovarium, sondern an zwei Längsleisten, die das ganze Ovarium durchziehen, jene Keimzonen liegen, die bei den meisten Insekten auf die Endkammer beschränkt sind. Aus diesen indifferenten Keimzonen differenzieren sich nun, auch im Ovarium von *Lithobius*, zweierlei Elemente heraus, nämlich erstens Kerne, welche noch für längere Zeit ihren indifferenten Charakter beibehalten und die später dem Follikelepithel den Ursprung geben, und zweitens Kerne, welche eine bläschenförmige Gestalt annehmen, und meistens ein scharf tingirtes Kernkörperchen besitzen, die PAULCKE als Keimkerne oder Ureikerne bezeichnet und aus denen, nach Bildung eines Zelleibes, Eizellen und Nährzellen werden. Auch bei *Lithobius* ist zuerst ein völlig indifferentes Keimlager mit völlig gleichen Kernen vorhanden; an einigen dieser Kerne macht sich in so fern eine Veränderung bemerkbar, als sie durch Substanzaufnahme ein blasiges Aussehen erhalten, dass das Chromatin grobkörniger wird, und dass zumeist ein intensiv sich färbender Nucleolus auftritt (Fig. 19 *oe*, Taf. XX). Erst durch diese Merkmale unterscheiden sie sich von den übrigen Kernen des Keimlagers, mit denen sie übrigens durch zahlreiche Übergänge verbunden sind.

Auf diese Weise kommen im jungen Ovarium sowohl von *Lithobius*, als auch der Bienenkönigin und vieler anderen Thiere zweierlei, ursprünglich aufs Nächste verwandte Kernarten zu Stande, aus denen dann sowohl das Follikel-epithel, wie auch die Ei- und Nährzellen entstehen. Was hindert uns also, beide Elemente aufs Nächste verwandt zu erklären?

In der Differenzierungszone des Ovariums von *Apis mellifica* entwickeln sich dann allmählich immer deutlicher typische Eizellen, indem die bläschenförmigen Kerne sich mit Plasma umgeben, welches durch Zellgrenzen gegen das Syncytium gesondert wird. Dann treten in der sog. Synapsiszone (siehe PAULCKE) zwischen den Eizellen zahlreiche kleinere Zellen, deren Zellgrenzen sehr bald undeutlich werden und verschwinden, auf, es sind die Nährzellen. Auch sie müssen, wie bei *Lithobius*, aus dem indifferenten Keimlager der Endkammer stammen, müssen also den gleichen Ursprung wie Follikelzellen und Eizellen

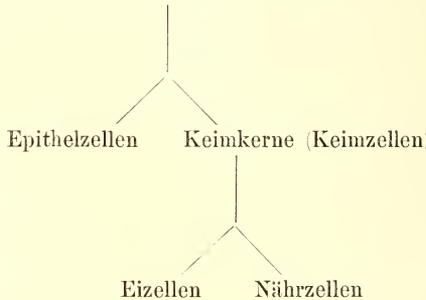
<sup>1</sup> RICHARD HEYMONS, Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von *Phyllodromia (Blatta) germanica* L. In: Diese Zeitschr. Bd. LIII. p. 434 bis 537. Taf. XVIII—XX.

haben. Übrigens treten auch an den Nährzellen des *Apis*-Ovariums sehr bald wieder Zellgrenzen auf.

Während PAULCKE dem Follikelepithel bei *Apis* jede ernährende Thätigkeit abspricht, kann es bei *Lithobius* gar keinem Zweifel unterliegen, dass hier tatsächlich das Wachstum des Eies zum größeren Theil auf die Thätigkeit des Follikels zurückgeführt werden muss, da bereits auf ziemlich jungen Stadien das ganze Nährmaterial aufgezehrt ist.

Nach den Untersuchungen PAULCKE's (20) wird also an *Apis* die bereits von KORSCHULT (14) an anderen Insektenovarien festgestellte Auffassung bestätigt, dass Ei-, Nähr- und Epithelzellen aus gleichartig aussehenden Elementen der Endkammer hervorgehen. Erst in der Synapsiszone erfolgt die Differenzierung dieser Elemente, so dass man sie deutlich von einander sondern kann. Seine Auffassung ergiebt sich aus folgendem Schema:

Indifferente Zellelemente der Endkammer



Wie man sieht, ist die Trennung in Ei- und Nährzellen im Gegensatz zu der Sonderung der Epithel- und Keimzellen eine sekundäre Erscheinung (abortive Eizellen).

Ich habe die Untersuchungen PAULCKE's eingehender besprochen, weil sie gewisse Übereinstimmungen mit den Verhältnissen des *Lithobius*-Ovariums zeigen. Wie mir scheint, lassen auch einzelne neuere Arbeiten über die Geschlechtsorgane der Myriopoden die Annahme möglich erscheinen, dass die Geschlechtsprodukte entwicklungsgeschichtlich aus ähnlichem indifferentem Zellmaterial hervorgehen, wie dies von verschiedenen Autoren für die Insekten behauptet worden ist.

So hat HEYMONS (10) in seiner Untersuchung über die Entwicklung von *Scolopendra* hervorgehoben, dass die Geschlechtszellen erst ziemlich spät in den visceralen Wänden der laterodorsalen Abschnitte der Cölomsäcke nachweisbar sind.

VOM RATH giebt in Übereinstimmung mit HEATHCOTE (9) an, dass bei *Polyxenus* jedes Ei in einer gestielten Kapsel sitzt, welche später gesprengt wird, und dass die Zellen dieser Kapsel unausgebildete Eier sind (25).

Bei *Peripatus* lassen sich nach v. KENNEL<sup>1</sup> die Geschlechtszellen nicht von Anfang an als etwas Distinktes allen übrigen Embryonalelementen gegenüberstellen.

Die Geschlechtsorgane der Collembolen und Thysanuren weisen ebenfalls, wie unter Anderem aus den Beobachtungen von SCHMIDT (26), CLAYPOLE (5)

<sup>1</sup> J. KENNEL, Entwicklungsgeschichte von *Peripatus Edwardsii* Blanch. und *Peripatus torquatus* n. sp. Arb. a. d. Zool. Inst. Würzburg. VIII. Bd. p. 1—93. Taf. I—VI.

und WILLEM (31) hervorgeht, gewisse Übereinstimmungen mit denen der Myriopoden auf.

Am Schluss dieses Abschnittes möchte ich noch kurz einen Vergleich des Ovariums von *Lithobius* mit den Insektenovarien ziehen. Ich zeigte bereits an einem bestimmten Beispiel, dass die oben beschriebenen Vorgänge der Eibildung und Eiernährung gewisse Übereinstimmungen mit denen besitzen, welche in Insektenkeimdrüsen stattfinden. Sie verdienen jedoch noch ein besonderes Interesse, da bei den Myriopoden entschieden einfachere Verhältnisse, speciell in der Eiernährung, vorhanden sind als bei den Insekten. Bei den letzteren haben die Eiröhren dadurch eine Komplikation erfahren, dass die Eier, so weit es Coleopteren, Lepidopteren, Hymenopteren, Dipteren und Neuropteren betrifft, durch eine mehr oder weniger große Anzahl von Nährzellen getrennt sind, welche allmählich zur Ausbildung der Eier verbraucht werden, so dass in der einzelnen Eiröhre Ei- und Nährfächer mit einander abwechseln. Die Zellen beider Fächer mitsammt den Follikelzellen stammen aus einem Syncytium von Zellen mit gleichartigen Kernen, dem Endfach, aus dem sie sich durch Ausbildung eines besonderen Plasmahofes allmählich herausdifferenzieren (KORSCHOLT [14]). Bei *Lithobius* liegen die Verhältnisse in so fern nun noch einfacher, da der Keimstock gleichsam auf der Stufe der Endkammer stehen bleibt und die Nährzellen weiterhin nicht lokalisiert sind, sondern vermischt unter den Eizellen liegen. Der Vergleich mit dem Insektenovarium wird weiterhin dadurch unterstützt, dass zu den Eiern noch Follikelzellen hinzutreten. Wir finden dieselben Elemente wie im Insektenovarium, Ei-, Nähr- und Follikelzellen. Wie dort tritt auch hier zuerst ein Syncytium gleichartiger Zellen auf, und da in diesem Keimfach ebenfalls eine plasmatische Masse liegt, welche sich in ihrem centralen Theil sogar oftmals wie Dottersubstanz verhält, z. B. im Keimfach der Hemipteren und mancher Coleopteren, so kann man diese Masse mit der des *Lithobius*-Ovariums vergleichen und annehmen, dass sie wie diese aus aufgelösten Keimzellen hervorgegangen ist.

Die Scheidung und Differenzirung der erwähnten Zellelemente tritt jedoch in der Insektenendkammer bedeutend später als bei *Lithobius* ein, so dass man gewisse Keimzonen unterscheiden konnte. So hoch differenziert ist dieses Myriopodenovarium nicht, da weder Endkammer noch Ei- und Nährfächer vorhanden sind, sondern die Eizellen, wie auch Nähr- und Follikelzellen im ganzen Verlauf des Ovariums, wenn auch auf die ventrale Wand beschränkt, entstehen können.

Ahnliche Verhältnisse, welche direkt zu den Myriopodengeschlechtsorganen überleiten, finden wir bei den apterygoten Insekten. In dem Ovarium von *Anurida maritima* liegt nach den Untersuchungen von CLAYPOLE (5) das Keimlager nicht im Vorderende der Eiröhre, wie bei den meisten Insekten, sondern lateral weit nach hinten, wie wir dies in gewisser Hinsicht auch bei *Lithobius* nachweisen konnten; nur dass es sich hier durch das ganze Ovarium an der visceralen Wand entlang erstreckt. Im jungen Ovarium liegen wie bei *Lithobius* Plasmamassen, welche in vielen Fällen noch ein stark degeneriertes Keimbläschen haben, so dass sie als abortive Eizellen aufgefasst werden können, inmitten der Röhre. Aus dem Keimlager, welches wie bei der von uns untersuchten Form aus einem Syncytium besteht, entstehen Zellstränge von 6—9 anfänglich gleichartigen Zellen, von denen eine sich zur Eizelle entwickelt, während die anderen als Nährmaterial der Auflösung unterliegen. Neuerdings sind von WILLEM, welcher die Ovarien verschiedener Collembolen und Thysanuren untersucht hat, über die Auffassung der Ei- und Nährzellen in denselben von CLAYPOLE abweichende Angaben gemacht worden, jedoch berühren sie unser Thema zu wenig, als dass wir näher darauf einzugehen nöthig hätten (5).

Wie wir jedoch gesehen haben, bieten die Insektenovarien mit dem des *Lithobius* gewisse Übereinstimmungen, welche durch die verhältnismäßig einfach gebauten Apterygotenovarien vermittelt werden. Letztere lassen sich auf das *Lithobius*-Ovarium zurückführen, was noch auffälliger wird, wenn wir die allmähliche Ausbildung des letzteren verfolgen und sehen, wie sich hier derselbe Differenzierungsvorgang bemerkbar macht, wie wir ihn in der Eiröhre der Insekten von der Endkammer nach hinten verfolgen können. Das sehr junge Ovarium von *Lithobius* besteht aus einem Syncytium gleichartiger Zellen. Dann tritt die Sonderung dieser Zellen durch Bildung der Zellgrenzen ein. Schließlich erfolgt die Differenzierung in Ei- und Nährzellen, von denen die ersteren schließlich von Follikelzellen umgeben werden, während die Nährzellen zu Grunde gehen. Dieser Process erfolgt in den Eiröhren der Insekten, genau in Zonen gesondert, hinter einander.

So ist nicht zu bezweifeln, dass das *Lithobius*- und manche Insektenovarien große Übereinstimmungen in der Bildung und Verwendung ihrer Zellelemente aufweisen, jedoch so, dass das erstere aber entschieden für das Einfachere und Ursprünglichere angesehen werden muss.

1) In den jungen weiblichen Keimdrüsen bilden, wie in der Endkammer der Insekteneiröhren, sämtliche Zellelemente ein Syncytium.

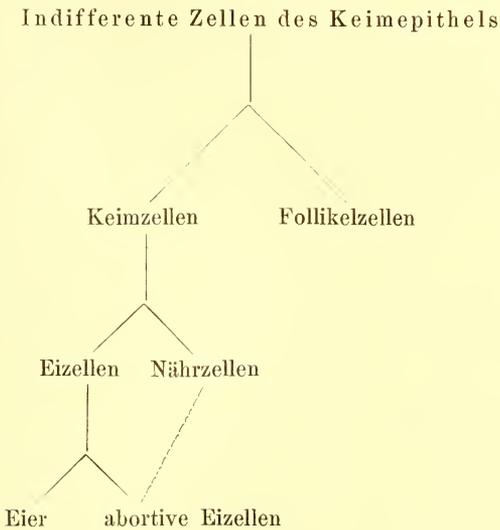
2) Dieses Syncytium wird größtentheils von den heranwachsenden Eiern als Nährmaterial verbraucht.

3) Die Entstehung desselben lässt sich zurückführen auf die Auswanderung und Auflösung indifferenten Zellen aus dem Keimepithel.

4) Aus demselben indifferenten Zellmaterial des Keimepithels entstehen Keimzellen, welche zu Ei- und Nährzellen werden; außerdem liefert es noch Follikelzellen.

5) Typische Eizellen werden vielfach als Nährmaterial verbraucht, so dass wir in den Nährzellen des *Lithobius*-Ovariums echte abortive Eizellen vor uns haben.

Genealogie der Zellelemente des Ovariums von  
*Lithobius forficatus*.



Die vorstehenden Untersuchungen haben sich zum großen Theil mit dem Nachweis des Vorhandenseins von Nährzellen im Hoden (und im Ovarium) von *Lithobius* beschäftigt. Es liege also nahe, über die Bedeutung der Nährzellen des Hodens noch im Allgemeinen zu handeln, jedoch bin ich dieser Mühe bis zum gewissen Grade entzogen, da erstens in dem in Kürze erscheinenden allgemeinen Theil der zweiten Auflage des Lehrbuches der Entwicklungsgeschichte von KORSCHULT und HEIDER eine eingehende Darstellung dieser Verhältnisse mit besonderer Berücksichtigung der wirbellosen Thiere erfolgt und weiterhin PETER (21) bereits eine Zusammenstellung der einschlägigen Litteratur, wenn auch

hauptsächlich in Bezug auf Wirbelthiere, gegeben hat. Einige Punkte dieser letzteren Arbeit wollen wir uns jedoch zum Verständnis vorstehender Zeilen etwas näher ansehen. PETER hat die männlichen Geschlechtsdrüsen von Hecht, Barsch und Schleie auf Nährzellen untersucht und kommt unter Anderem zu der Ansicht, dass wohl die Nährzellen aus Spermatogonien hervorgehen möchten, da sich histologisch alle Übergänge zwischen ihnen nachweisen ließen. Für den Hoden von *Lithobius* kann ich mich dieser Auffassung nur in so weit anschließen, als ich ebenfalls an den gemeinsamen Ursprung beider Elemente aus dem Keimepithel glaube, jedoch niemals die Umwandlung einer typischen Spermatogonie in eine Nährzelle im Sinne PETER's beobachtet habe. Größere Ähnlichkeit mit diesem letzteren Falle würde der von mir beobachtete Zerfall ausgebildeter Spermatogonien im Nährmaterial haben (vgl. Fig. 12, Taf. XIX).

Auch bei den Wirbelthierhodens finden sich viele Angaben, dass die Nährzellen nicht durch Zellgrenzen von einander abgegrenzt sind, sondern ein Syncytium bilden, wie ich es bei *Lithobius* mit aller Deutlichkeit nachzuweisen vermochte. Ich habe mich nur gescheut, für dieses Plasma den Namen Inter-cellularsubstanz zu verwenden, da man darunter gewöhnlich etwas Anderes versteht. Trotzdem findet man diese Bezeichnung in vielen Arbeiten über Wirbelthierspermatogenese.

Wir haben bereits auf sehr frühen Stadien der Spermatogenese bei *Lithobius* nachgewiesen, dass die jungen Spermatogonien, nachdem sie kaum ihre Keimstätte verlassen hatten, sofort von den Nährzellen umgeben wurden. So durchlaufen sie nahezu ihre ganze Entwicklung unter Beihilfe der Nährzellen, was mit dem Verhalten nicht nur bei anderen Wirbellosen, sondern auch Wirbelthieren übereinstimmt.

PETER (21) weist in seiner Zusammenfassung darauf hin, dass die Inter-cellularsubstanz zwischen den Spermatogonien und Spermatocyten aufs innigste mit den Fußzellen im Zusammenhang stehe, dass die Inter-cellularsubstanz demnach ein Theil des Protoplasmas der Fußzellen sei und demnach »die Samenelemente in jedem Stadium ihrer Entwicklung mit den Nährzellen in Verbindung stehen und nicht erst während des Herunterwanderns in die Füße (bei Amnionten) diese Verbindung eingehen«. Das Gleiche gilt für *Lithobius forficatus*.

Nach meinen Untersuchungen an dieser Form kann es gar keinem Zweifel unterliegen, wie ich schon mehrmals hervorgehoben habe, dass Spermatogonien und Nährzellen desselben Ursprungs sind. Sie stammen beide aus dem Keimepithel des Hodens. Bezüglich der Wirbelthiere gehen bei den einzelnen Autoren die Ansichten darüber noch aus einander. So sind NUSSBAUM (19), JUNGERSEN (13) und BENDA (1) z. B. der oben angegebenen Ansicht, während andererseits BROCK (4) die Follikelzellen der Knochenfische mit den Zellen des Zwischengewebes identificirt und sie von dem Stroma, dem gewöhnlichen embryonalen Bindegewebe der Geschlechtsanlage, das aus demjenigen der mit Peritonealepithel bekleideten Genitalfalte entsteht, ableitet. Außerdem hat SEMON (27), um noch einen Fall zu erwähnen, die Ansicht vertreten, dass die Follikelzellen beim Hühnchen von den Genitalsträngen herzuleiten sind (siehe PETER, p. 193 und 194). Wenn nun auch PETER die Auffassung der letzteren Autoren mit Recht verwirft, so geht er meiner Meinung wieder in seiner Ansicht zu weit, wenn er behauptet, dass die phylogenetische Entwicklung der Nährzellen bei den Evertibraten deutlich genug bewiese, dass sie nur besonders umgestaltete Ursamenzellen seien. Die auswandernden Zellen des Keimepithels haben meiner Auffassung nach einen ganz indifferenten Charakter und können sich einestheils zu

Nährzellen, anderentheils zu Spermatogonien entwickeln. Haben sie sich jedoch erst einmal so weit specialisirt, so können sie sich nicht in einander zurückverwandeln, und umgekehrt z. B. aus einer Nährzelle eine Spermatogonie werden.

Ich glaube daher, dass die Nährzellen des *Lithobius*-Hodens bei ihrer Entstehung einen völlig indifferenten Charakter tragen und nicht als umgestaltete Ursamenzellen aufzufassen sind, wobei ich von den zerfallenden (abortiven) Spermatogonien absehe, welche ebenfalls als Nährelemente Verwendung finden.

Wir haben das Gebiet der Nährzellenbildung, so weit es den Wirbelthierhoden betrifft, nur gestreift, müssen jedoch auf das Verhalten der Wirbellosen nach dieser Hinsicht etwas näher eingehen. Es treten hier nicht nur Samen- und Nährzellen auf, sondern die Verhältnisse werden dadurch unübersichtlicher, dass mitunter überhaupt keine Nährelemente vorhanden sind, mitunter solche ohne Kerne, also aus reinem Plasma bestehend, und schließlich typische Nährzellen auftreten können. PRENANT (24).

Zu der ersteren Gruppe ohne Nährelemente rechnet PRENANT auch die Myriopoden. Dass dieses für *Lithobius* keineswegs zutrifft, habe ich in dieser Arbeit eingehend nachgewiesen (gegen GILSON [7]).

Wenn im Hoden von *Lithobius* noch späterhin, nachdem die eigentlichen Nährzellen sämtlich verbraucht sind, sich ausgebildete Spermatogonien auflösen und zur Ernährung ihrer Schwesterzellen beitragen, so stimmt dieses mit den Untersuchungen JENSEN's (12) an dem Mollusk *Triopa clavigera* überein, wo der gleiche Vorgang vermittels degenerirender Samenzellen stattfindet, wie bei *Lithobius forficatus*. In dieser Beziehung lassen sich beide Formen gut mit einander vergleichen. Abweichend sind die Angaben BLOOMFIELD's (2) bei *Lumbricus* und PLATNER's (22) bei Pulmonaten, dass die Nährzellen sich direkt aus Spermatogonien entwickeln sollen. Ob diese Auffassung richtig ist, entzieht sich meiner Beurtheilung.

GILSON (7) hat bei Arthropoden, speciell bei Crustaceen, die Nährzellen eingehender studirt und ist zu ähnlichen Resultaten gekommen wie ich bei *Lithobius*, d. h. er fand, dass die Nährzellen wohl denselben Urprung haben wie die Spermatogonien, jedoch nicht aus ihnen hervorgehen, sondern unabhängig von denselben entstehen. Ob die »VERSON'sche Zelle« der Insekten eine ähnliche Verwandtschaft mit dem Keimepithel besitzt, wie die Nährzellen der übrigen Arthropoden, muss die Zukunft lehren. Wahrscheinlich ist es jedenfalls.

Im Allgemeinen kann man wohl mit den verschiedenen Autoren derselben Ansicht sein, dass wir es in den meisten Fällen, wo Nährzellen im Hoden sowohl der Wirbelthiere als Wirbellosen auftreten, mit denselben physiologisch gleichwerthigen Gebilden zu thun haben, so dass die SERTOLI'schen Zellen der Wirbelthiere, die Follikel- oder Cystenzellen, die Basalzellen, Cytophor, Blastophor, Spermatophor, VERSON'sche Zellen etc. sämtlich unter den Begriff der »Nährzelle«, d. h. nur im physiologischen Sinne, fallen. Hierüber dürfen wir von weiteren Untersuchungen gewiss noch manche interessante Aufschlüsse erwarten. Die Myriopoden treten jedenfalls aus ihrer Ausnahmestellung anderen Arthropoden und Wirbellosen gegenüber heraus und sind, wie die vorstehenden Mittheilungen gezeigt haben, denjenigen Wirbellosen zuzurechnen, die sich im Besitz von Nährzellen befinden.

Nach Abschluss dieser Abhandlung liegt mir eine soeben erschienene Arbeit von HEYMONS (11) über die Entwicklung von *Scolo-*

*pendra* vor, die in wünschenswerther Weise die Lücken unserer Kenntnis über die embryonalen Verhältnisse der Geschlechtsorgane der Myriopoden ausfüllt.

Da meine Arbeit druckfertig ist, so sehe ich von der Umarbeitung jener Stellen des Textes ab, an denen von mir verschiedentlich der Wunsch ausgesprochen wurde, zur sicheren Beurtheilung der Histologie der jungen *Lithobius*keimdrüse eine genauere embryologische Untersuchung der Chilopodengeschlechtsorgane, wie sie uns jetzt in der Arbeit von HEYMONS vorliegt, zu besitzen. Ich sehe um so lieber davon ab, da eine durchgehende Übereinstimmung zwischen den Auffassungen HEYMONS und den meinigen besteht.

Die Anlage der Geschlechtsorgane von *Scolopendra* findet nach HEYMONS aus den dorsalen Theilen der Ursegmente statt. Sie besteht aus zwei, dicht neben einander liegenden Röhren, welche durch Dissepimente gekammert sind und so noch längere Zeit deutlich auf ihre Entstehung aus dem Cölom der Leibeshöhle hinweisen. Diese beiden abgeplatteten Genitalsäcke, welche zwischen Rückengefäß und Darm liegen, verschmelzen zu einer unpaaren Röhre. Sehr frühzeitig lassen sich in ihr größere Zellen unterscheiden, welche, wie HEYMONS richtig vermuthet, zu den männlichen und weiblichen Fortpflanzungszellen werden. Da sie indessen auf diesen embryonalen Stadien noch nicht als Genitalzellen erkennbar sind, weil aus ihnen sowohl Geschlechtszellen als auch Follikelepithelzellen hervorgehen, so bezeichnet sie HEYMONS ganz zutreffend als Genitalepithelzellen, welche mit den indifferenten Zellen des Keimepithels in den Genitaldrüsen der von mir untersuchten Form identisch sind.

Nach HEYMONS sollen die Genitalepithelzellen bei *Scolopendra* hauptsächlich an der ventralen Seite der beiden Genitalröhren auftreten. Wie aus meiner Beschreibung hervorgeht, trifft dieses Verhalten bei *Lithobius* nur für die weibliche Keimdrüse zu, während die männliche Genitalröhre eine allseitige Einwanderung der Keimzellen erkennen lässt. Kleinere Zellen, welche die Genitalepithelzellen umgeben, werden späterhin zur Muscularis. Für *Lithobius* gilt das gleiche Verhalten; auch ich habe die Umwandlung dieser Zellen in die vorerwähnte Schicht beobachtet.

Beifolgende Textfig. 3 lässt die von HEYMONS für *Scolopendra* angegebene epitheliale Anordnung der Genitalepithelzellen ganz in gleicher Weise auch für *Lithobius* erkennen (*kep*). Histologische Unterschiede sind an diesen Zellen nicht bemerkbar, worauf ich im Vorstehenden mehrfach hingewiesen habe.

Auch bei *Lithobius* kommt es erst nach Beendigung der Embryonalentwicklung zur erkennbaren Sonderung von Genitalzellen aus dem indifferenten Keimepithel, so dass eine frühzeitige Differenzierung der Keimzellen, wie wir sie von vielen Insekten (Dipteren, Dermapteren, Chrysomeliden etc.) kennen, nicht festzustellen ist. Während in diesen letztgenannten Keimdrüsen bereits eine frühzeitige Sondernung der sog. propagatorischen Zellen, welche die Fortpflanzungselemente liefern, von somatischen Zellen, die nur Follikelepithel zu bilden vermögen, stattfindet, konnte sowohl von HEYMONS bei *Scolopendra*, als auch von mir bei *Lithobius* ein solcher Nachweis nicht erbracht werden, wenn ich auch trotzdem mit HEYMONS in der Annahme frühzeitiger Sondernung der Keimzellen übereinstimme, obwohl ein direkter Nachweis bei diesen beiden Formen nicht möglich war. Es kann demnach keinem Zweifel unterliegen, dass aus dem indifferenten Keimepithel (Genitalepithelzellen HEYMONS) sowohl Geschlechtszellen, als auch Follikelzellen hervorgehen.

Meine Ergebnisse stimmen sonach mit denen HEYMONS' vollständig überein, worauf ich zum Schluss dieser Abhandlung nochmals hingewiesen haben möchte. Es lag ursprünglich in meiner Absicht, die embryonale Entstehung der Geschlechtsorgane von *Lithobius* auf das Vorkommen frühzeitiger Sondernung der Geschlechtszellen zu untersuchen, was nun durch die Abhandlung HEYMONS' nicht mehr als unbedingt notwendig erscheint. Was ich von jüngeren Genitalröhren von *Lithobius* gesehen habe, weist eine so weitgehende Übereinstimmung mit den Befunden HEYMONS' an *Scolopendra* auf, dass wohl der Schluss auf ihre weitere Übereinstimmung betreffs der Anlage der Genitalzellen erlaubt sein kann.

Marburg i. H., Juli 1901.



Textfig. 3.

Längsschnitt durch die Anlage einer jungen Keimdrüse von *Lithobius forficatus*. *kep*, Keimepithel; *p*, Peritonealepithel. ZEISS' Apochr. 2 mm (Apert. 1,40) und Oc. 2. (Tubuslänge 16 cm.)

## Litteraturverzeichnis.

1. C. BENDA, Die neuesten Publikationen auf dem Gebiete der Samenlehre. Intern. Centralbl. f. d. Physiologie u. Pathologie der Harn- u. Sexualorgane. Bd. I. 1890.
2. BLOOMFIELD, On the development of the Spermatozoa. Part. I. Lumbricus. Quart. Journ. of micr. Sc. 1880.
3. P. u. M. BONIN, Sur la présence et l'évolution des formations ergastoplasmiques dans les cellules séminales de *Lithobius forficatus*. Bibliogr. anat., ann. 1899.
4. J. BROCK, Untersuchungen über die Geschlechtsorgane einiger Muränoiden. Mitth. a. d. Zool. Station zu Neapel. Bd. II. 1881.
5. ANGNES MARY CLAYPOLE, The Embryology and Oögenesis of *Anurida maritima*. Journ. of Morphology. Vol. XIV. 1898.
6. M. FABRE, Recherches sur l'anatomie des organes reproducteurs et sur le développement des Myriopodes. In: Ann. Sc. nat. 4. sér. Zool. Tom. III. 1855.
7. G. GILSON. Étude comparée de la Spermatogénèse chez les Arthropodes. La cellule. Tome I, II, IV. 1884—1887.
8. AUG. GARBE, Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsorgane bei den Ctenophoren. Diese Zeitschr. Bd. LXIX. 4. Heft. 1901.
9. F. G. HEATHCOTE, The post-embryonic Development of *Iulus terrestris*. Proc. R. Soc. London. Vol. XLIII. p. 243—245.
10. R. HEYMONS, Zur Entwicklungsgeschichte der Chilopoden. Sitzungsberichte der königl. Akad. der Wiss. Berlin. XVIII. 1898.
11. — Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica. Bd. XIII. Heft 33. 2. u. 3. Lief. Stuttgart 1901.
12. O. S. JENSEN, Die Struktur der Samenfäden. Bergen 1879.
13. H. F. E. JUNGERSEN, Entwicklung der Geschlechtsorgane bei den Knochenfischen. Arb. a. d. zool. Institut zu Würzburg. IX. 1889.
14. E. KORSCHULT, Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellelemente des Insektenovariums. Diese Zeitschr. Bd. XLIII. 4. Heft. 1886.
15. FR. LEYDIG, Beiträge zur Kenntnis des thierischen Eies im unbefruchteten Zustande. Zool. Jahrbücher. Morph. Abth. III. Bd. p. 287—432.
16. — Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere. Bonn.
17. H. LUDWIG, Über die Eibildung im Thierreiche. Würzburg 1874.
18. FR. MEVES u. R. v. KORFF, Zur Kenntnis der Zelltheilung bei Myriopoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVII. Heft 3. 1901.
19. M. NUSSBAUM, Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVIII. 1880.
20. WILH. PAULCKE, Über die Differenzirung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin (*Apis mellifica* ♀). Zool. Jahrbücher. Anat. und Ontogenie. Bd. XIV. 2. Heft. 1900.
21. KARL PETER, Die Bedeutung der Nährzelle im Hoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LIII. 1899.
22. G. PLATNER, Über die Spermatogenese bei den Pulmonaten. Ebenda. Bd. XXV. 1885.

23. PRENANT, Recherches sur la Signification des Elements du Tube séminifère adulte des Mammifères. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. 1887.
24. — Sur la signification de la cellule accessoire du testicule. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. XXVIII. 1892.
25. O. VOM RATH, Zur Biologie der Diplopoden. Ber. Naturw. Ges. Freiburg. Bd. V. p. 161—199. 1891.
26. PETER SCHMIDT, Beiträge zur Kenntnis der niederen Myriopoden. Diese Zeitschr. Bd. LIX. 1895.
27. R. SEMON, Die indifferente Anlage der Keimdrüsen beim Hühnchen und ihre Differenzierung zum Hoden. Jen. Zeitschr. XXI (XIV). 1887.
28. FR. STEIN, Über die Geschlechtsverhältnisse der Myriopoden. MÜLLER's Arch. f. Anat. u. Physiol. p. 238. 1842.
29. FR. STUHLMANN, Die Reifung des Arthropodeneies. Bericht der naturforsch. Gesellsch. zu Freiburg i. B. Bd. I. 1886.
30. VOIGT u. YUNG, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Bd. II.
31. VICTOR WILLEM, Recherches sur les Collemboles et les Thysanoures. Bruxelles 1900.

### Erklärung der Abbildungen.

#### Allgemeine Bezeichnungen:

<i>ch</i> , Chorion;	<i>kep</i> , Keimepithel;	<i>sp</i> , Spermatozoen;
<i>d</i> , Dotter;	<i>kern</i> , Kernmembran;	<i>spe</i> , Spermatoocyten;
<i>dk</i> , degenerirende Kerne;	<i>ms</i> , Muscularis;	<i>spp</i> , Spermato gonien;
<i>ewk</i> , Eiweißkugeln;	<i>n</i> , Nucleolus;	<i>spt</i> , Spermatischen;
<i>f</i> , Follikelepithel;	<i>nx</i> , Nährzelle;	<i>st</i> , Stroma;
<i>idfx</i> , indifferente Zellen;	<i>oe</i> , Ovarialeier;	<i>ukz</i> , Urkeimzellen;
<i>k</i> , Kern;	<i>oe'</i> , abortive Eier;	<i>vac</i> , Vacuolen;
<i>kbl</i> , Keimbläschen;	<i>p</i> , Peritonealhülle;	<i>zmb</i> , Zellmembran.
<i>kf</i> , Keimfleck;	<i>rm</i> , Ringmuskulatur;	

Sämtliche Figuren sind unter Benutzung des ABBE'schen Zeichenapparates entworfen. Jeder Zeichnung ist die entsprechende Vergrößerung beigefügt worden.

#### Tafel XIX (Spermatogenese).

Fig. 1. Längsschnitt durch einen noch undifferenzierten Hoden von *Lithobius forficatus*. Länge des Thieres ungefähr 5 mm, Hodenlänge 1 mm. Das Innere des Hodens ist von einem Syncytium gleichgroßer Zellen erfüllt. ZEISS, homog. Immers. 2,0 mm, 1,40 Apert.

Fig. 2. Längsschnitt durch die Wand eines etwas älteren Hodens wie Fig. 1. Länge des Thieres ungefähr 6 mm, Hodenlänge 1,5 mm. Bildung der Spermato gonien (*spp*). ZEISS, homog. Immers. 2,0 mm, 1,40 Apert.

Fig. 3. Keimepithel desselben Hodens. Keimzellen (*spp*) in lebhafter Karyokinese. ZEISS, homog. Immers. 2,0 mm, 1,40 Apert.

Fig. 4. Längsschnitt durch den Hoden eines 7—10 mm langen Thieres. Die Kerne der zukünftigen Spermato gonien (*spp*) wandern unter Mitnahme von Protoplasma in Form von Strängen in das Innere des Hodens hinein. LEITZ, Immers. 1/12 und Oc. 4.

Fig. 5. Längsschnitt durch den Hoden eines etwas älteren Thieres wie Fig. 4. Die stark vergrößerten Spermato gonienkerne (*spp*) ordnen sich in Längs-

## 358 Carl Tönniges. Beitr. zur Spermatogen. und Oogenese der Myriopoden.

reihen an. Zu beiden Seiten liegen große Mengen von Nährzellen (*nz*). LEITZ, Immersion 1/12 und Oc. 4.

Fig. 6. Längsschnitt durch den Hoden eines 10—12 mm langen Thieres. Die Spermatogonienkerne haben sich stark vermehrt und liegen in Längsreihen angeordnet hinter einander. Die Nährzellen (*nz*) beginnen sich zurückzubilden. LEITZ, Immersion 1/12 und Oc. 4.

Fig. 7. Längsschnitt durch den Hoden eines 12—14 mm langen Thieres. Das Syncytium der Spermatogonien (*spg*) beginnt im Längsverlauf der Reihen Zellgrenzen zu bilden. Nährzellen (*nz*) fast vollständig verbraucht. ZEISS, Obj. D. und Comp.-Oc. 4.

Fig. 8. Mittlerer Theil aus einer längsgeschnittenen Hodenröhre eines 14 bis 18 mm langen Thieres. Die queren Zellgrenzen der Spermatogonien (*spg*) beginnen sich auszubilden. ZEISS, Obj. D und Comp.-Oc. 4.

Fig. 9. Die Spermatogonien in ihrem Übergang zu dem Spermatocytenstadium I. Ordnung. Sämmtliche Zellen sind stark herangewachsen. ZEISS, Obj. D und Comp.-Oc. 4.

Fig. 10. Längsschnitt durch einen reifen Hoden von *Lithobius forficatus*. An der Peripherie liegen Spermatogonien (*spg*), Spermatoocyten (*spe*) und Spermatischen (*sp*). In der Mitte des Hodens liegen längsverlaufende Bündel von Spermatozoen (*sp*). ZEISS, Obj. C und Comp.-Oc. 4.

Fig. 11. Querschnitt durch einen Hoden vom Stadium 7—9. Säulenförmige Anordnung der Spermatogonien (*spg*). ZEISS, Obj. C und Comp.-Oc. 4.

Fig. 12. Stück eines Hodens mit Nährmaterial (*ewk*), welches durch Auflösung von Spermatogonien entstanden ist. ZEISS, Obj. D und Comp.-Oc. 4.

Fig. 13 u. 14. Spermatogonie und Oogonie mit ihren Nährzellen. LEITZ, 1/12, homog. Immers. und Comp.-Oc. 6.

## Tafel XX (Oogenese).

Fig. 15. Keimepithel eines jungen Ovariums von *Lithobius forficatus*. Einwanderung der Nährzellen (*nz*). ZEISS, homog. Immers. 1,5 mm, Apert. 1,30 und Comp.-Oc. 6.

Fig. 16. Keimepithel aus der ventralen Wand eines jungen Ovariums. Die Abgrenzung der Zellen des Keimepithels gegen das Innere des Ovariums ist deutlich sichtbar. ZEISS, homog. Immers. 1,5 mm, Apert. 1,30 und Comp.-Oc. 6.

Fig. 17. Junges Ei (*oe*) mit einigen anliegenden Follikelzellen (*f*). ZEISS, homog. Immers. 1,5 mm, Apert. 1,30 und Comp.-Oc. 6.

Fig. 18. Längsschnitt durch das Ovarium eines jungen *Lithobius* (5—7 mm). Das Innere ist mit Nährzellen erfüllt. Zu Grunde gehende Oogonien gehen ebenfalls noch in Nährmaterial (*oe'*) über. ZEISS, homog. Immers. 1,5 mm, Apert. 1,30 und Comp.-Oc. 6.

Fig. 19. Sehr kleine Eier (Oogonien) aus der Nähe des Keimepithels. ZEISS, homog. Immers. 1,5 mm, Apert. 1,30 und Comp.-Oc. 6.

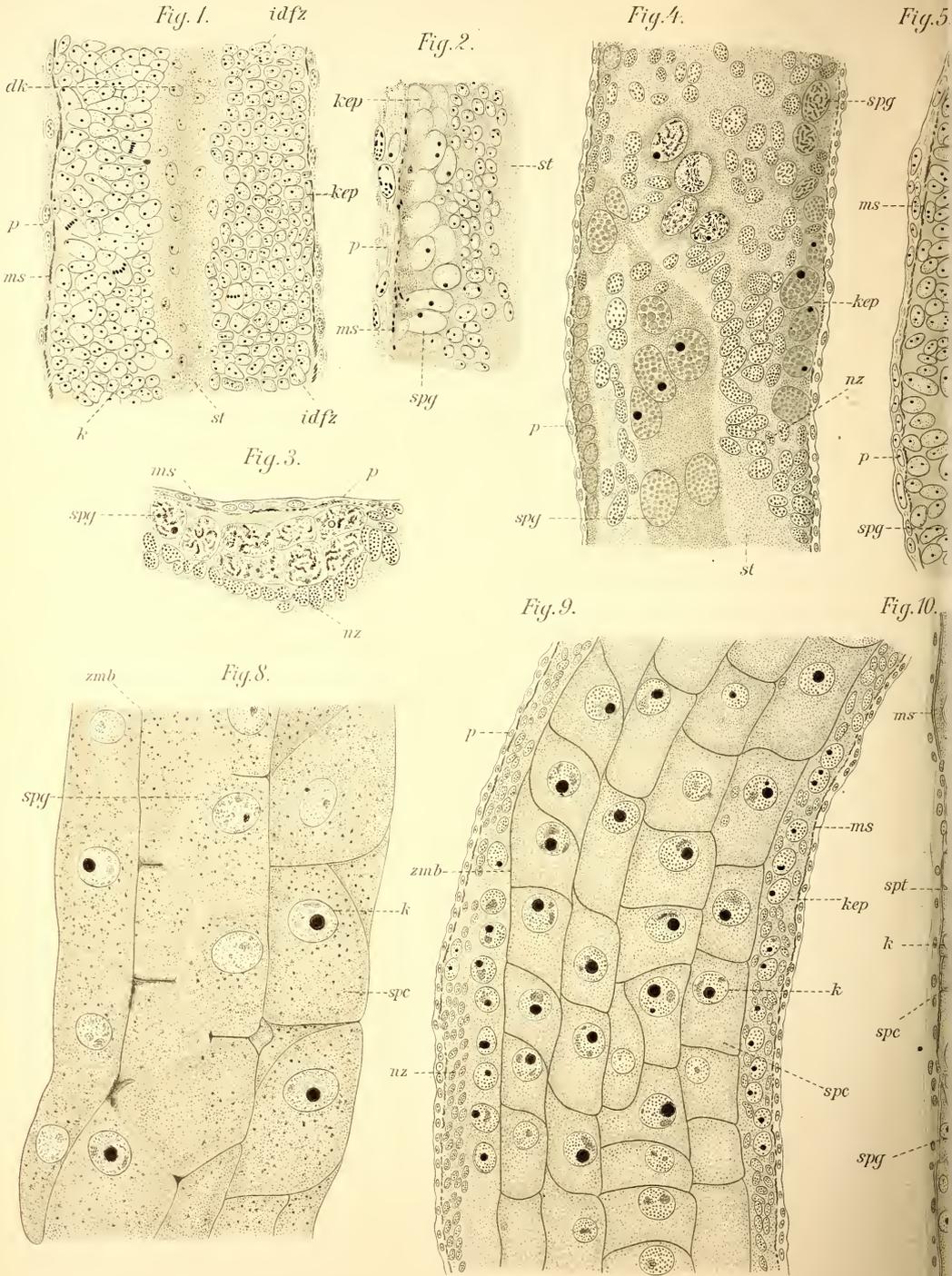
Fig. 20. Querschnitt durch ein Ovarium vom Stadium der Fig. 18. Entstehung der Oogonien aus der ventralen Wand der Keimdrüse. In *x* ein Ei mit zwei Keimbläschen. ZEISS, homog. Immers. 2,0 mm, Apert. 1,30 und Comp.-Oc. 6.

Fig. 21. Desselichen. Die Eier sitzen auf Stielen an den beiden längsverlaufenden Keimleisten (*I* und *II*). ZEISS, homog. Immers. 2,0 mm, Apert. 1,30 und Comp.-Oc. 6.

Fig. 22. Querschnitt durch ein älteres Ovarium von *Lithobius* (Länge des Thieres 10—12 mm). Das Nährmaterial ist verbraucht. Follikelkelepitel (*f*) sehr gut sichtbar. ZEISS, Obj. C und Comp.-Oc. 4.

Fig. 23. Längsschnitt durch ein Ovarium in demselben Alter wie Fig. 22 mit degenerirenden Oocyten (*oe'*). ZEISS, Obj. C und Comp.-Oc. 4.

Fig. 24. Stück eines völlig reifen Eies von *Lithobius forficatus*. Chorion und Follikelkelepitel (*ch* und *f*) sehr deutlich. ZEISS, Obj. D und Comp.-Oc. 4.



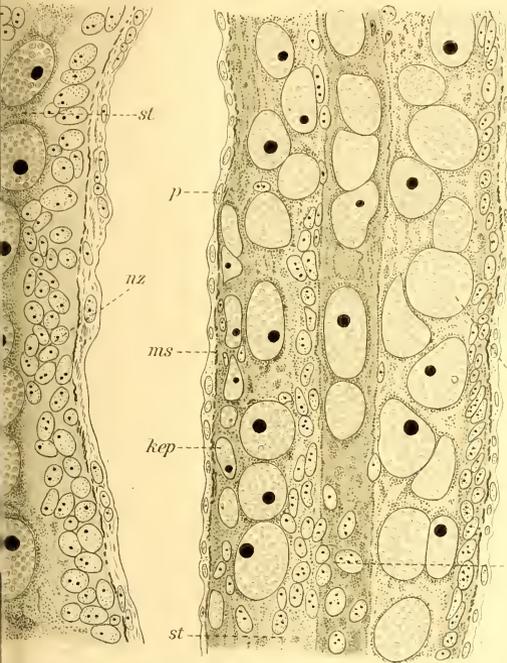


Fig. 6.

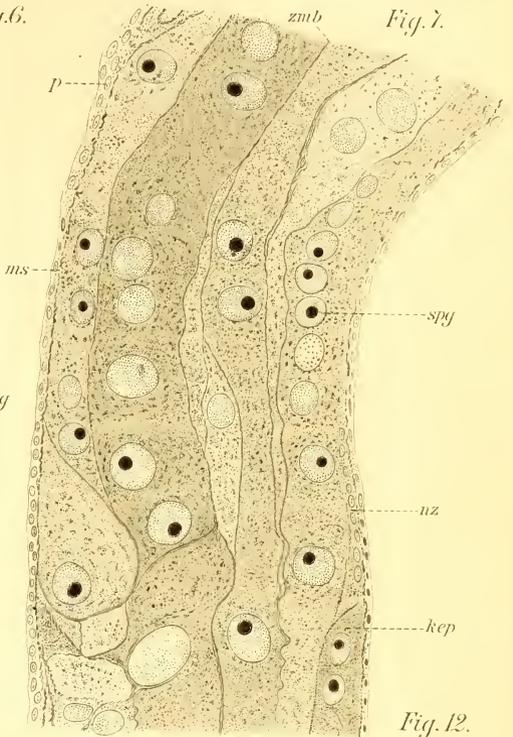


Fig. 7.

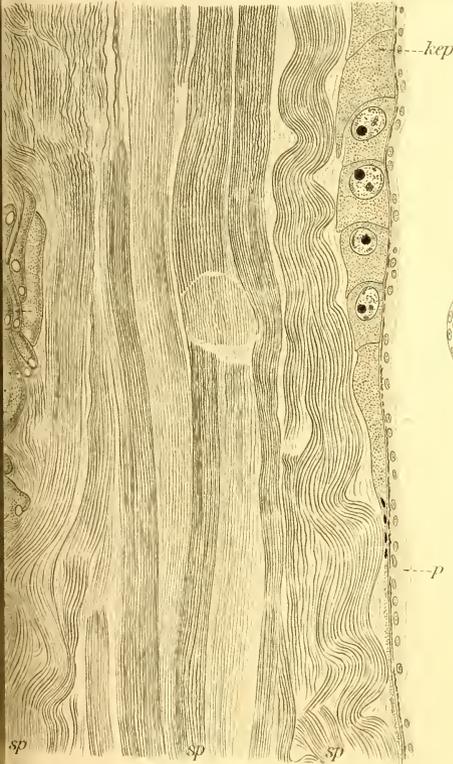


Fig. 12.

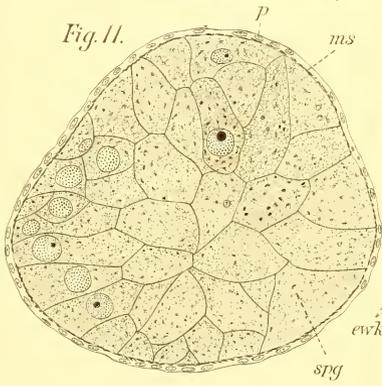


Fig. 11.

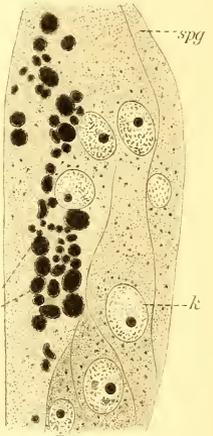


Fig. 13.

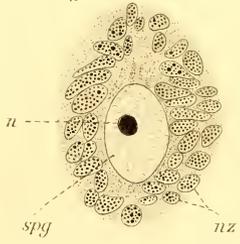
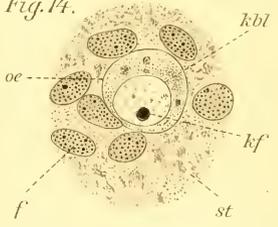


Fig. 14.



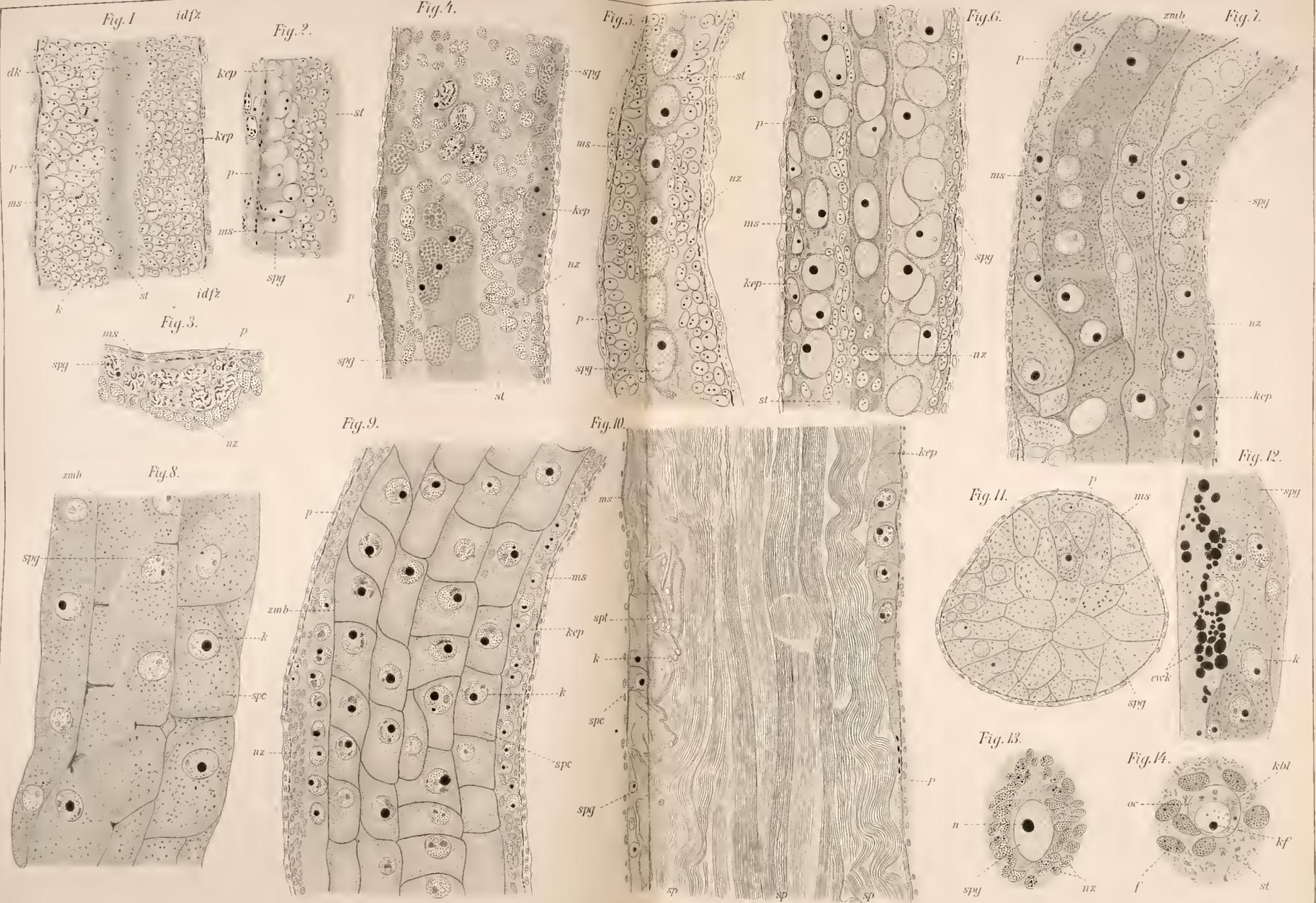


Fig. 15.

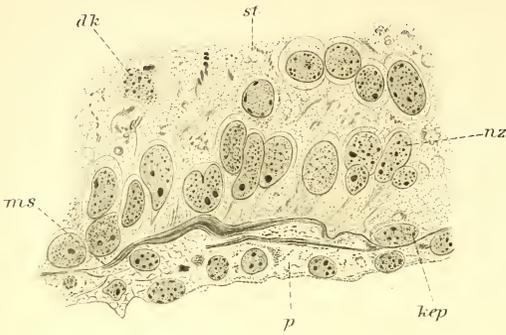


Fig. 16.

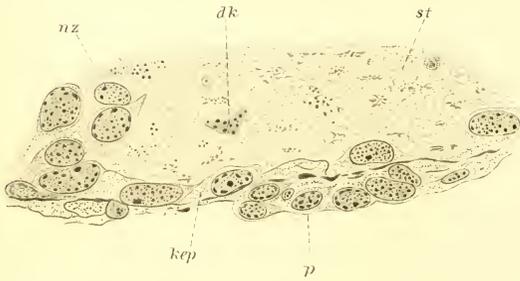


Fig. 17.

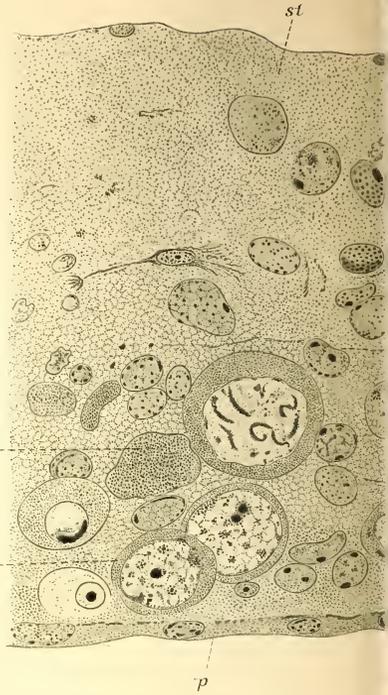
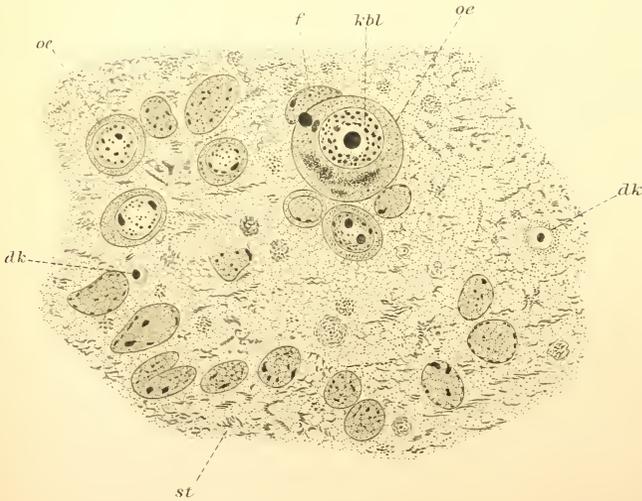


Fig. 23.

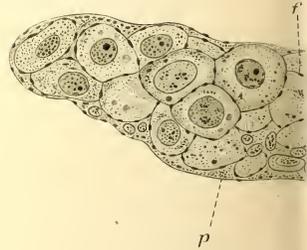


Fig. 19.

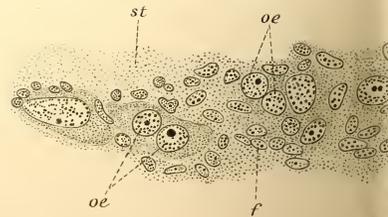


Fig. 18.

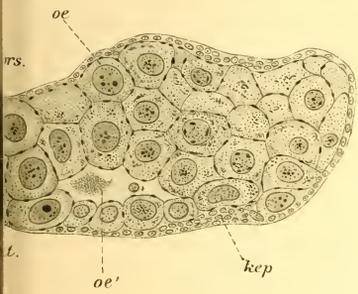
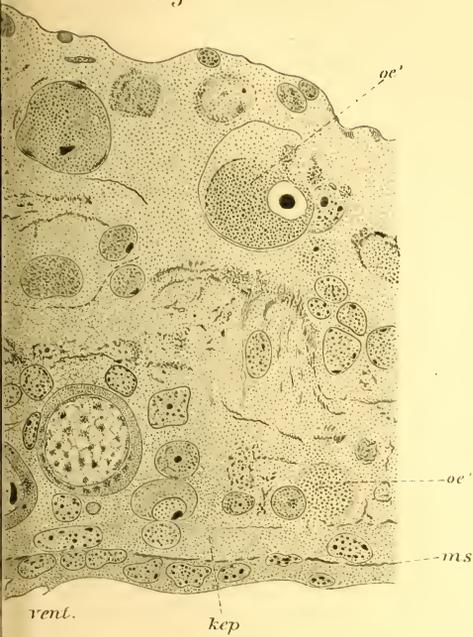


Fig. 24.

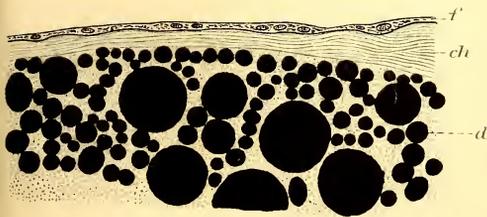


Fig. 20.

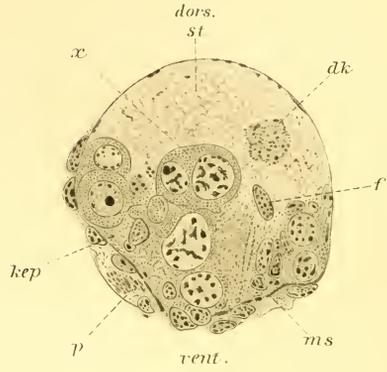


Fig. 21.

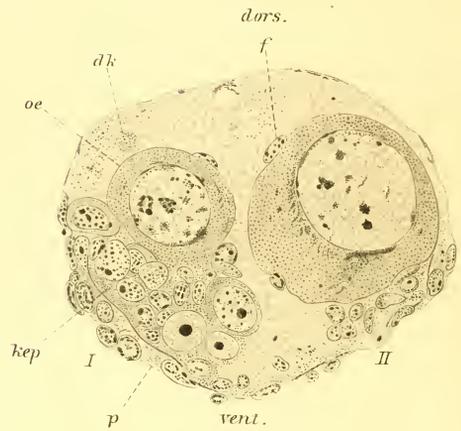


Fig. 22.

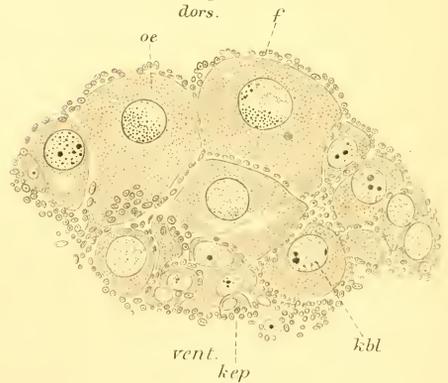


Fig. 15.



Fig. 16.

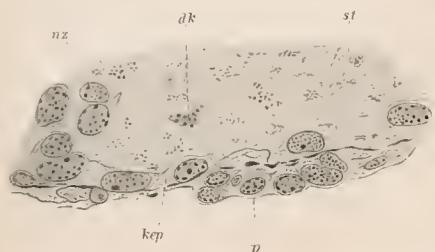


Fig. 17.



Fig. 18.

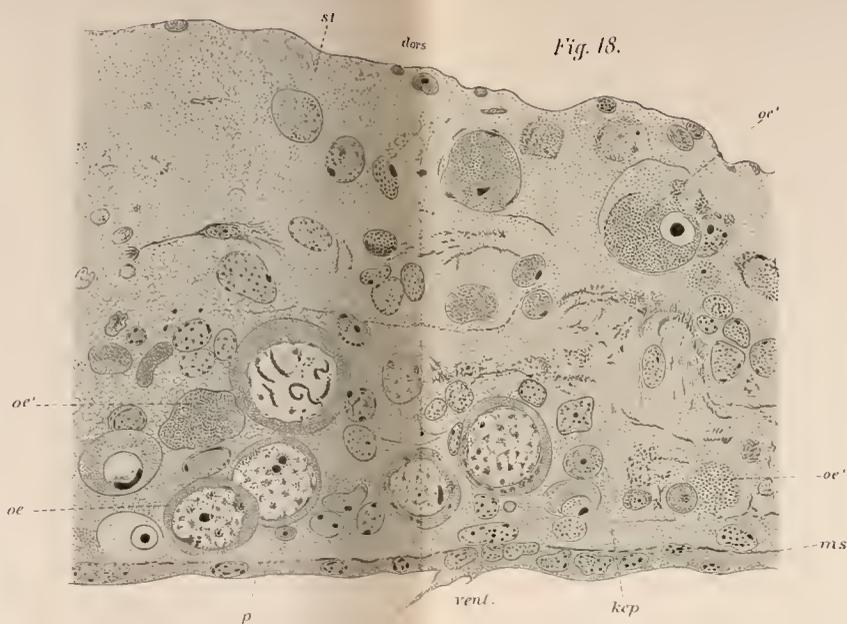


Fig. 23.

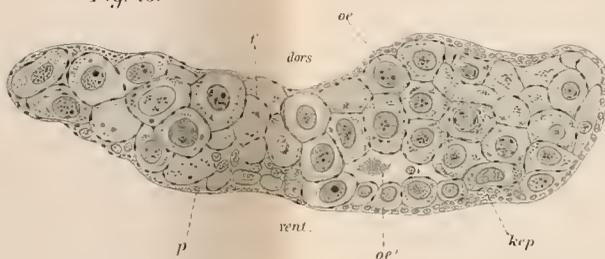


Fig. 19.

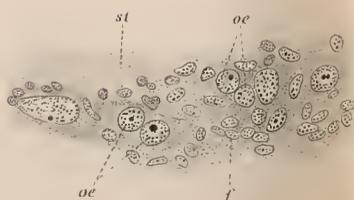


Fig. 24.

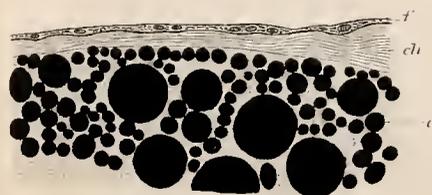


Fig. 20.

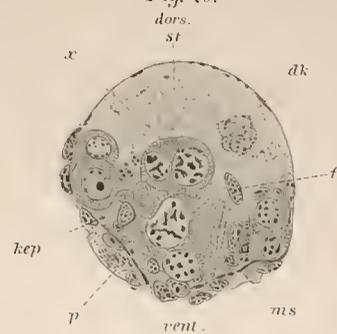


Fig. 21.

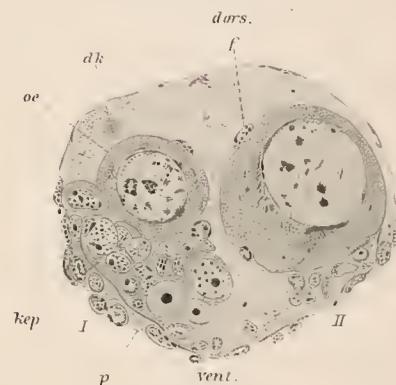
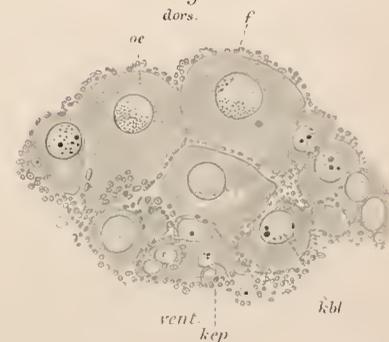


Fig. 22.



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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: [71](#)

Autor(en)/Author(s): Tönniges Carl

Artikel/Article: [Beiträge zur Spermatogonese und Oogenese der Myriopoden 328-358](#)