

Sitzungsberichte

der

mathematisch-physikalischen Klasse

der

K. B. Akademie der Wissenschaften

zu München.

Band XXXVIII. Jahrgang 1908.

München

Verlag der K. B. Akademie der Wissenschaften

1909.

In Kommission des G. Franz'schen Verlags (J. Roth).

Über den Ursprung der Urgeschlechtszellen bei *Rana esculenta*.

Vorläufige Mitteilung

von **Sergius Kuschakewitsch**

(aus dem Zoologischen Institut in München).

(Eingelaufen 8. Juli.)

Schon im Jahre 1880 hat Nußbaum¹⁾ die Vermutung ausgesprochen, daß die Urgeschlechtszellen, die er in der Mesenteriumwurzel zwischen den beiden Wolffschen Kanälen bei sehr jungen Ranaembryonen gefunden hatte, keine Abkömmlinge des Peritonealepithels seien, sondern von den Blastomeren eines späteren Furchungsstadiums stammen.

Bouin (1900)²⁾ geht in seiner ausführlichen Darstellung der Entwicklung der weiblichen Geschlechtsdrüse von *Rana temporaria* von einem Stadium aus, wo die Genitalanlage als ein unpaarer, im Querschnitte dreieckiger Strang erscheint, der von der Aorta, der Radix mesenterii und den beiden Venae cardinales umgeben, in dem letzten Drittel des Rumpfes liegt. Den Ursprung der den Strang zusammensetzenden großen dotterreichen Zellen konnte er nicht genau eruieren. Einerseits sprachen das frühe Erscheinen der Genitalanlage, ihre morphologische Beziehung zu dem Dottersack und die große Ähnlichkeit der Zellen der ersteren mit denen des letzteren für die Annahme einer Migration von Dotterzellen aus dem Dottersack

¹⁾ Nußbaum M., Zur Differenzierung des Geschlechtes im Tierreich. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVIII.

²⁾ Bouin M., Histogenèse de la glande femelle chez *Rana temporaria*. Arch. Biol. T. XVII.

an die Stelle der Entstehung der Genitalanlage. Andererseits hielt der Verfasser die Möglichkeit nicht für ausgeschlossen, daß die in Frage kommenden Zellen umgewandelte Mesenchym- resp. Peritonealepithелеlemente sind, die sich sehr früh mit Dotterplättchen beladen hätten, wie es auf späteren Stadien der Entwicklung der Genitalanlage nach seinen Beobachtungen der Fall ist.

Seitdem sind, meines Wissens, keine weiteren Tatsachen für die Lösung der Frage nach dem Herkommen der Urgeschlechtszellen der Batrachier beigebracht worden.

Seit dem Frühjahr 1907 beschäftige ich mich mit dem Studium der Entwicklungsgeschichte der männlichen Geschlechtsdrüse von *Rana esculenta*. Dabei habe ich auf Grund von sehr großem und verschiedenartigem Material die erste Entstehung der Urgeschlechtszellen zu verfolgen versucht und möchte hier in aller Kürze über die gewonnenen Resultate berichten.

Als Untersuchungsmaterial haben mir zweierlei Kulturen von *Rana esculenta* gedient. Erstens — die „normalen“, d. h. solche, in welchen die Tiere von unter gewöhnlichen Bedingungen abgelegten Eiern stammten. Zweitens — „Spätbefruchtungskulturen“, in denen die Kaulquappen sich aus überreifen Eiern nach einer künstlichen Befruchtung entwickelt hatten.¹⁾ Da in beiden Fällen große Verschiedenheiten in der Bildung der Genitalanlage zur Beobachtung kamen, werde ich diese getrennt behandeln. Dabei werde ich vorläufig nur je eine Kultur berücksichtigen, die beide von demselben Froschpärchen stammen. Die Normalkultur (die ich „A“ bezeichnen werde) hat, nach den ausmetamorphosierten Tieren zu beurteilen, die Sexualitätsverhältnisse 54% ♂ zu 46% ♀ gezeigt. Die Spätbefruchtungskultur — A' — (die künstliche Befruchtung wurde 92 Stunden nach dem Beginn der spontanen Eiablage vorgenommen) hat lauter Männchen (100%) gegeben.

¹⁾ Genaueres über das nach Angaben von R. Hertwig vorgenommene Verfahren werde ich in meiner ausführlicheren Arbeit auseinandersetzen.

I. Kultur A.

Die ersten Andeutungen einer Genitalanlage erscheinen bei $6\frac{1}{2}$ —7 mm langen Tieren. Wenn man einige Schnittserien durch das letzte Drittel von Kaulquappen dieser Größe durchmustert, vollzieht sich der Prozeß folgendermaßen. Zuerst (Fig. 1)¹⁾ ist auf der dorsalen Mittellinie der Dottermasse eine Leiste von Dotterzellen zu sehen, die unten mit der Dottermasse in Verbindung steht, oben durch eine ziemlich scharfe Abgrenzungslinie von der axialen Mesenchymmasse getrennt ist, seitlich an die Seitenplatten sich anlehnt. In den letzteren ist stellenweise die Leibeshöhleanlage zu sehen, die als eine Spalte zwischen dem einschichtigen Parietalblatt und dem mehrschichtigen Visceralblatt hervortritt.

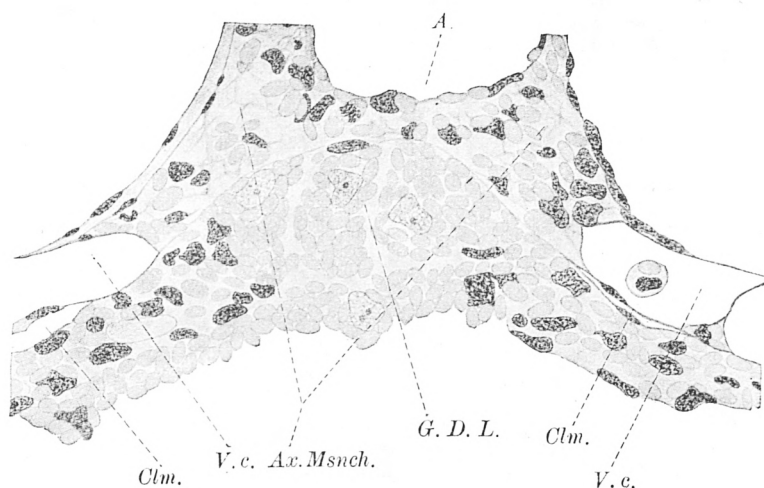


Fig. 1.

¹⁾ Sämtliche Figuren wurden mit Hilfe des Abbéschen Zeichenapparates auf der Höhe des Objektstisches (Kompensationsocul. 4, homog. Immers. 2 mm von Zeiß) entworfen und bei der Reproduktion auf $\frac{2}{3}$ des Durchmessers verkleinert.

Auf dem nächsten Stadium (Fig. 2) ist diese Leiste von dem Dottersack durch eine Schicht von Zellen abgetrennt, die offenbar von dem medialen Rande der Seitenplatten stammen.

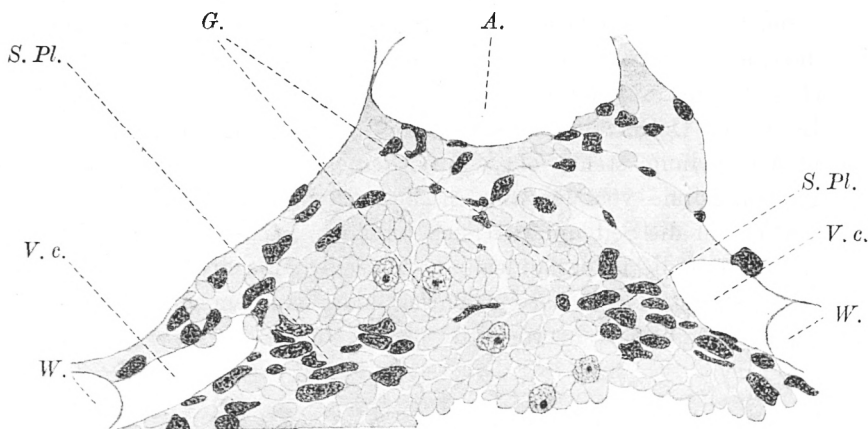


Fig. 2.

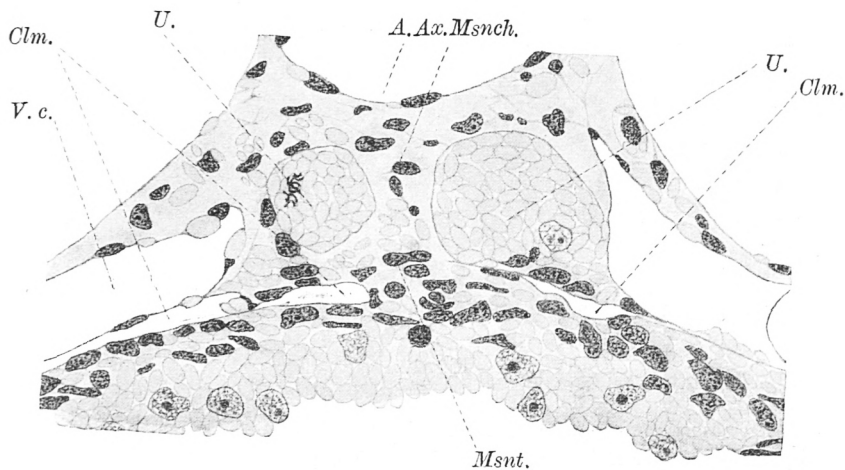


Fig. 3.

Dann rücken die beiderseitigen Seitenplatten aneinander und vereinigen sich in der Medianlinie, so daß der Dottersack dorsal seine definitive Abgrenzung erhält (Fig. 3). Zu gleicher Zeit erscheinen die Seitenplatten unter Bildung von Coelomschlitzten vollständig gespalten. Nur längs der Mittellinie unterbleibt die Spaltung des Mesoderms, entsprechend der Stelle der nachfolgenden Bildung eines Mesenteriums. Die Dotterzellen der ehemaligen Leiste sind indessen etwas dorsal vorge-rückt und ordnen sich in zwei Längsreihen, die in dem Winkel verlaufen, welcher beiderseits von dem parietalen Blatt des Coelomepithels und der unteren Wand der Vena cardinalis gebildet ist. Diese Zellen sind von dem Mesenchym umgeben und haben ihren früheren Charakter noch beibehalten. Nur hie und da teilen sie sich auf mitotischem Wege (Fig. 3). Zwischen den beiden Zellenreihen besteht ein mit Mesenchym-elementen ausgefüllter spaltförmiger Raum, der die Verbindung des axialen Mesenchyms mit der medianen ungespaltenen Strecke der Mesodermsplatte vermittelt.

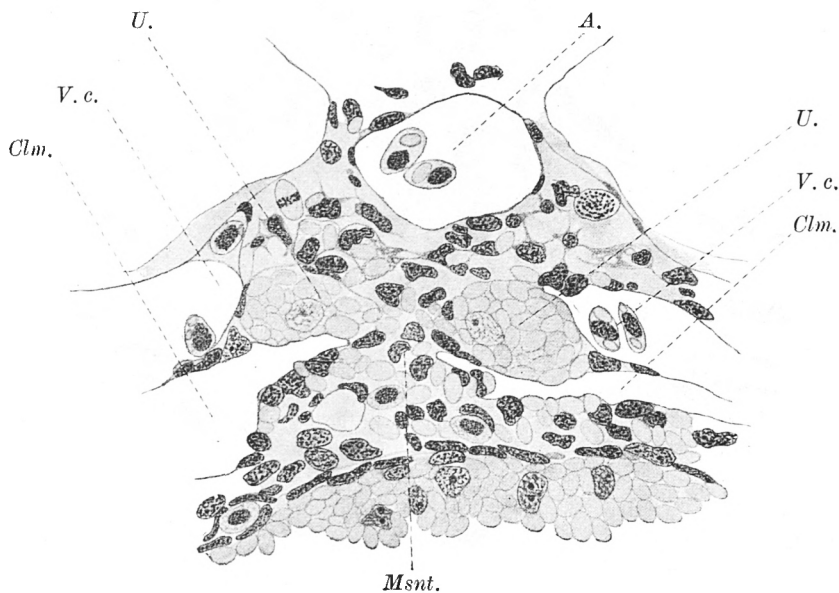


Fig. 4.

Von diesem Momente an beginnt die Bildung eines deutlichen Mesenteriums unter Erweiterung der Leibeshöhle. Zuerst (Fig. 4) hat die Mesenteriumsanlage die Gestalt eines dreikantigen Prismas, dessen breite Grundfläche auf der dorsalen Darmwand ruht und dessen gegenüberliegender stumpfer Winkel zwischen den beiden Längsreihen von Dotterzellen, die wir von jetzt an als primäre Urgeschlechtszellen bezeichnen können, eingekeilt ist. Diese Zellen sind infolge von Teilungen und teilweise durch Resorption der Dotterplättchen etwas kleiner geworden, im ganzen aber behalten sie ihr ursprüngliches Aussehen bei. Es sind große, mit Dotterplättchen reichlich beladene Zellen mit beträchtlichen blassen Kernen. Von den viel kleineren, kleine und stark färbbare Kerne führenden Mesenchymelementen sind sie immer leicht zu unterscheiden (Fig. 4). Mitosen kommen in ihnen auch auf diesem Stadium vor.

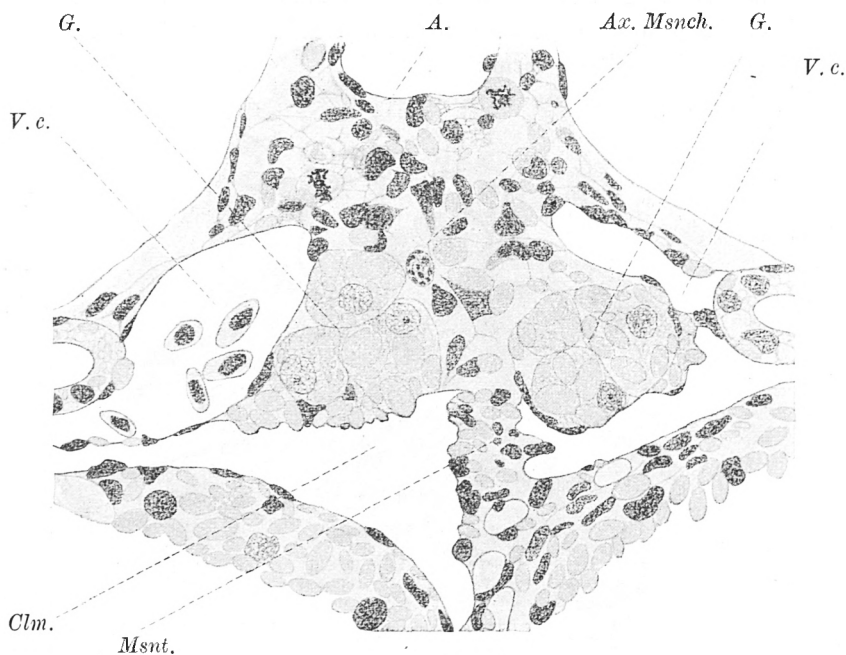


Fig. 5.

Während nun die Coelomhöhle sich noch mehr erweitert und das Mesenterium die Gestalt einer sagittal orientierten, noch ziemlich dicken Lamelle annimmt, ist die Vermehrung der Urgeschlechtszellen in den beiden Genitalanlagen so weit fortgeschritten, daß auf jedem Querschnitte nicht mehr wie früher jederseits höchstens eine Zelle sichtbar ist, sondern 2—4, meistens 3 Zellen erscheinen. Dieselben sind noch kleiner geworden und die Resorption der Dotterplättchen hat weitere Fortschritte gemacht (Fig. 5).

Auf dem nächsten Stadium, das sonst durch die Ausbildung des Mesenteriums in seine definitive Form und die Vereinigung der beiderseitigen Kardinalvenen zur Vena cava posterior charakterisiert ist, erscheinen die beiden Genitalanlagen als zwei in die Leibeshöhle vorspringende Leisten, die in der Regel 4—8 Urgeschlechtszellen auf jedem Querschnitte zeigen (Fig. 6). Unter den typischen Urgeschlechtszellen mit

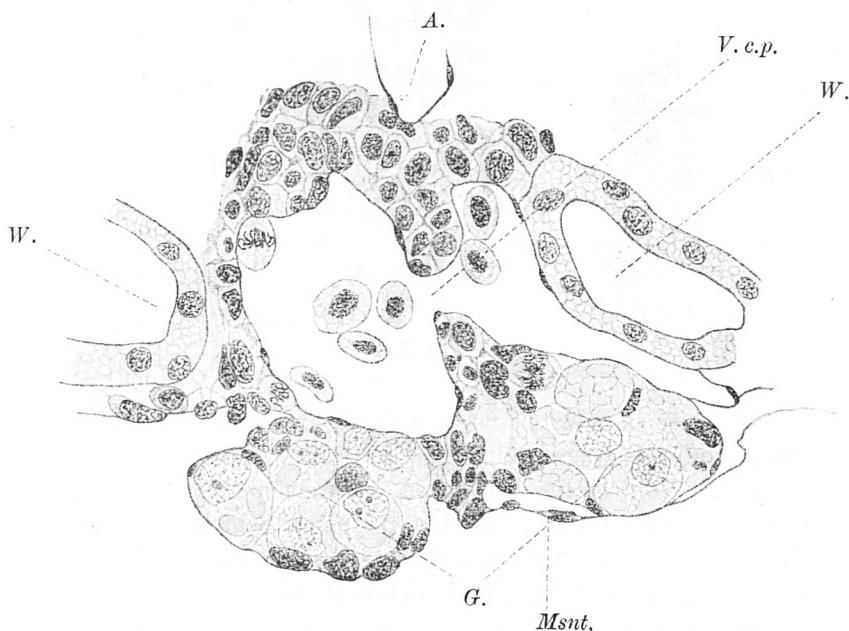


Fig. 6.

großen, blassen Kernen und reichlich mit Dotterplättchen versehenem Plasma, findet man kleinere Elemente eingestreut, die zweifellos eingewanderte Mesenchymzellen sind und den sogenannten „Follikelzellen“ der Autoren entsprechen. Schon auf diesem Stadium bestehen alle Übergänge zwischen den beiden erwähnten Zellkategorien einerseits, zwischen den Urogeschlechtszellen und den im Bereiche der Genitalleisten noch ihren embryonalen Charakter erhaltenden Coelomepithelzellen andererseits, so daß eine Umwandlung von mesodermalen Elementen in Urogeschlechtszellen (secundäre Urogeschlechtszellen) zu erschließen ist, wie es schon von Bouin eingehend geschildert wurde.

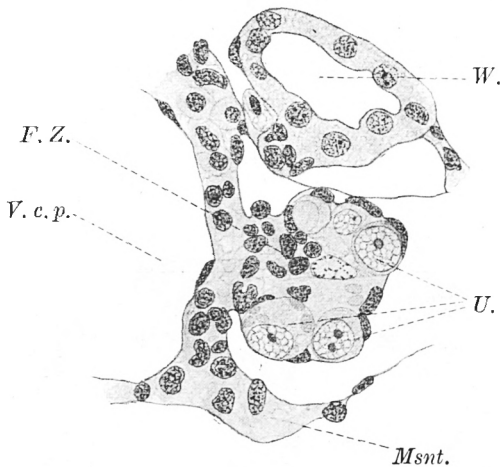


Fig. 7.

Noch einen Schritt weiter, und wir finden die Geschlechtsanlage auf dem Querschnitte in Form eines gestielten Gebildes (Fig. 7). Von einem deutlichen Peritonealepithel überzogen, besteht es aus großen, in eine periphere Schicht gelagerten Urogeschlechtszellen und mehr zentral angesammelten kleinen Follikelzellen, die in kontinuierlichem Zusammenhang mit dem Embryonalgewebe in der Umgebung der Vena cava posterior stehen.

Damit ist die Entwicklung der indifferenten Geschlechtsanlage vollzogen. Deren weiteres Schicksal werde ich in meiner ausführlichen Arbeit schildern.

II. Kultur A'.

Wenn man bei jungen Tieren dieser Kultur Schnittserien durch die der Mesenteriumbildung vorhergehenden Stadien untersucht, ist man nicht imstande einen Vorgang zu finden, der auch nur einigermaßen der Bildung der primären Urogenitalzellen bei den „normalen“ Tieren entspräche. Bei der Vereinigung der Seitenplatten über der dorsalen Mittellinie des Dottersacks wird von diesem keine Dotterleiste abgetrennt.

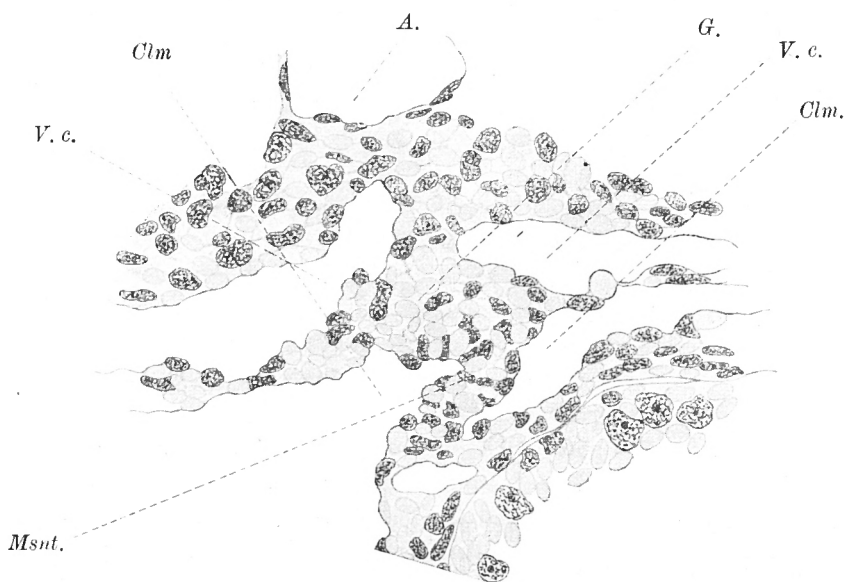


Fig. 8.

Die Fig. 8 zeigt uns ein sonst dem auf der Fig. 4 dargestellten Zustande entsprechendes Stadium: das Mesenterium in Form von einer dicken Lamelle ausgebildet, die beiden Venae cardinales ziemlich aneinandergerückt. Wir finden aber jetzt

in dem von den Coelomhöhlen und den Venae cardinales umgrenzten Raum keine Spur der paarigen Nester von Urgeschlechtszellen, die für die „Normaltiere“ so charakteristisch sind. Der betreffende Raum ist von lauter Zellen mit kleinen dunkeln Kernen erfüllt, die Dotterplättchen in demselben Maß wie andere somatische Elemente führen. Nichtsdestoweniger stellt das im Querschnitt rhombische, von den Coelomhöhlen und den Kardinalvenen begrenzte einheitliche Gebilde die Genitalanlage dar.

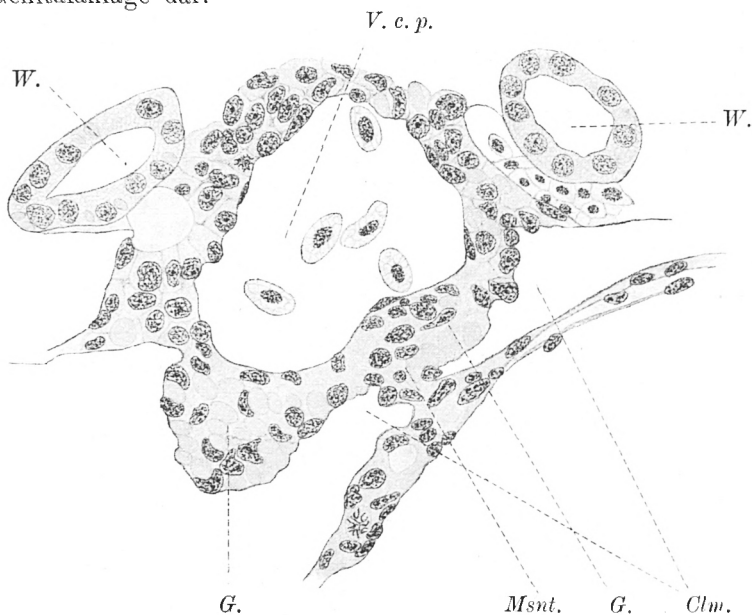


Fig. 9.

Auf dem Stadium der Fig. 9 hat sich die Bildung der einheitlichen Vena cava posterior vollzogen. Dabei hat das sagittal verlaufende und den größten Teil des dorso-ventralen Durchmessers zwischen der Aorta und dem Mesenterium einnehmende Venengefäß die Hauptmasse der Genitalanlage nach beiden Seiten verdrängt. Diese hat nunmehr die Gestalt von zwei in die Leibeshöhle vorspringenden Leisten angenommen, die durch einen medianen schmalen Streifen verbunden sind.

Die Zellelemente der Anlage haben den Charakter des vorhergehenden Stadiums beibehalten.

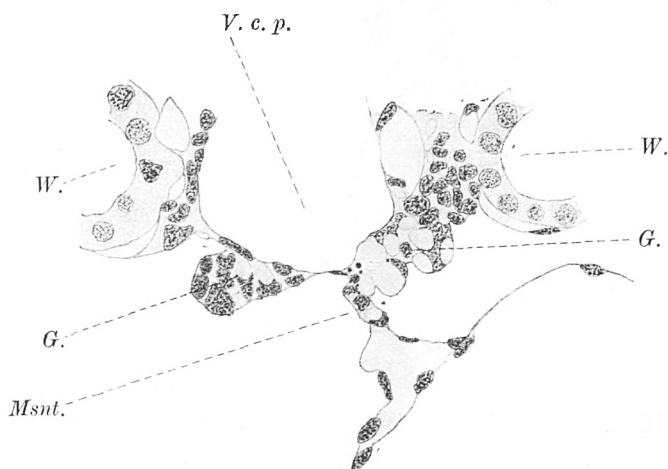


Fig. 10.

Im folgenden (s. Fig. 10) wird der Dotter in der Genitalanlage mehr und mehr resorbiert, und dabei setzt sich die Genitalleiste von jeder Seite viel schärfer von der Venenwand ab. Der Verbindungsstreifen zwischen der linken und rechten Leiste wird allmählich reduziert, so daß zwei getrennte, paarige Genitalanlagen zu unterscheiden sind.

Nach und nach verschwinden die Dotterplättchen in den Genitalanlagen vollständig, und die Zellelemente der letzteren ordnen sich jederseits in eine dünne Lamelle, die aus zwei Schichten von kubischem Epithel besteht, die medial und lateral von der Genitalanlage in den Peritonealüberzug der Vena cava unmittelbar übergehen (Fig. 11).

Mit dem soeben beschriebenen Stadium, das von den 11 mm großen Tieren erreicht wird, schließe ich vorläufig die Schilderung der Entwicklung der Geschlechtsanlage in der Spätbefruchtungsreihe und will jetzt einige vergleichende Betrachtungen über die Vorgänge bei den Tieren aus den zwei berücksichtigten Kulturen hinzufügen.

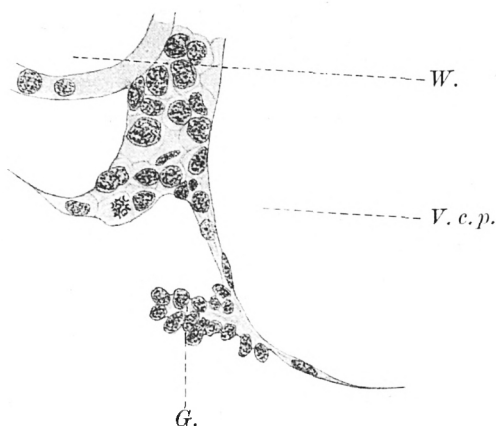


Fig. 11.

Die zwei Entwicklungsstadien der Genitalanlage, mit denen ich meine Schilderung der Vorgänge bei Tieren aus der Normal- und Spätbefruchtungskultur abgeschlossen habe, können insofern als einander entsprechende aufgefaßt werden, als in beiden Fällen die Stufe von einem scharf von der Umgebung abgesetzten Gebilde erreicht ist. Wenn man die Entwicklung, Gestalt und Struktur dieser Gebilde in den beiden Fällen vergleicht, ist man zuerst im Zweifel, ob es sich wirklich um gleiche Anlagen handle. Im ersten Fall finden wir die für die ganze Tierwelt typischen, großen Urgeschlechtszellen mit großen, blassen, blasigen Kernen; im zweiten — keine Spur von denselben. Die Erklärung des Unterschiedes liegt in der verschiedenen, prospektiven Bedeutung der beiden Anlagen. In der Kultur A kann die Genitalanlage sich zu einer weiblichen oder männlichen Geschlechtsdrüse entwickeln. Deshalb finden wir in derselben schon auf den frühesten Stadien Elemente, die einen indifferenten Charakter haben, also den Ovo- und Spermatogonien den Ursprung geben können: es sind die Urgeschlechtszellen. In der Kultur A' ist die Möglichkeit der Bildung eines Ovariums ausgeschlossen. Die Geschlechtszellen brauchen nicht in ihrer Entwicklung das Stadium der indifferenten Geschlechtszelle oder „Urgeschlechtszelle“ durchzu-

machen. Kein Wunder, wenn wir sie auch tatsächlich nicht finden. Das Studium der weiteren Entwicklung der Geschlechtsanlage in der „Spätbefruchtungsreihe“ hat gezeigt, daß die germinativen Elemente in diesem Falle sehr spät, und zwar aus einer anderen Quelle (aus den „Genitalsträngen“) direkt als Spermatogonien gebildet werden. Trotz dieses Unterschiedes in der Entwicklung der Geschlechtsanlage führt sie bei den Tieren aus der Spätbefruchtungskultur zur Bildung eines normalen, für die Tiere aus der Normalkultur typischen Hodens.

Zusammenfassung: Die Urgeschlechtszellen entspringen bei Tieren, die aus einer normalen Kultur von *Rana esculenta* stammen, aus zwei Quellen. Die primären sind umgewandelte Dotterzellen; die sekundären — Mesenchym- und Coelomepithelzellen.

Die Genitalanlage der Tiere aus einer Spätbefruchtungskultur enthält keine Urgeschlechtszellen.

Schon in dieser Mitteilung möchte ich nicht versäumen, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Geheimen Hofrat Professor R. Hertwig für seine ständige und mannigfaltige Unterstützung meiner Untersuchungen meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Erklärung der Figurenbezeichnungen.

- A.* = Aorta.
Ax. Msch. = Axiales Mesenchym.
Clm. = Coelomhöhle.
F. Z. = Follikelzellen.
G. = Genitalanlage.
G. D. L. = Genitaldotterleiste.
Mesnt. = Mesenteriumanlage resp. Mesenterium.
S. Pl. = Seitenplatten.
U. = Urgeschlechtszellen.
V. c. = Vena cardinalis.
V. c. p. = Vena cava posterior.
W. = Wolffscher Gang.

Nachtrag.

Während des Drucks dieser Mitteilung bekam ich die vor 9 Monate erschienene Notiz von B. M. Allen,¹⁾ die sich auf die Entstehung der Urogenitalzellen bei *Rana pipiens* bezieht, zu Gesicht. Der Verfasser hat die Abschnürung von Dotterzellen längs der dorsalen Sagittallinie des Dottersacks im hinteren Teile des Rumpfes beobachtet und die Teilnahme dieser Dotterzellen am Aufbau einer kompakten Mesenterialanlage festgestellt, die Bouin (1900) als „ébauche génitale primordiale“ aufgefaßt hatte. Wie aus meiner Schilderung der entsprechenden Vorgänge in der Normalreihe von *Rana esculenta* zu ersehen ist, kann ich die Angaben von Allen vollständig bestätigen.

¹⁾ Allen B. M., An important Period in the History of the Sex-Cells of *Rana pipiens*. Anat. Anz., Bd. XXXI.