



Die Cytologie des Hühnereies während der ersten Phasen der Ovogenese

<https://hdl.handle.net/1874/346467>

A. qm. 192, 1940

**DIE CYTOLOGIE DES HÜHNER-
EIES WÄHREND DER ERSTEN
PHASEN DER OVOGENESE**

J. W. SLUITER

ht

**DIE CYTOLOGIE DES HÜHNEREIES WÄHREND DER ERSTEN PHASEN
DER OVOGENESE**

Diss. Utrecht, 1940

**DIE CYTOLOGIE DES HÜHNEREIES
WÄHREND DER ERSTEN PHASEN
DER OVOGENESE**

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN
DOCTOR IN DE WIS- EN NATUURKUNDE
AAN DE RIJKS-UNIVERSITEIT TE UTRECHT,
OP GEZAG VAN DEN RECTOR-MAGNIFICUS
DR H. R. KRUYT, HOOGLEERAAR IN DE
FACULTEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE
VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAAT DER
UNIVERSITEIT TEGEN DE BEDENKINGEN VAN
DE FACULTEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE
TE VERDEDIGEN OP
MAANDAG 23 SEPTEMBER 1940,
DES NAMIDDAGS TE 3 UUR

DOOR

JAN WILLEM SLUITER
GEBOREN TE VUGHT.

DIE CYTOLOGIE DES HÜHNEREIES
WÄHREND DER ERSTEN PHASEN
DER OVOGENESE

PROFESSCHRIFT

DER VERBOND VAN ONZE ERVEN VAN
DOCTOR IN DE WIS- EN NATUURKUNDE
AAN DE WILHELMUS-UNIVERSITEIT TE UTRECHT
OP VERZAC VAN DEN RECTOR-MAGISTRUS
DR. H. H. KRAUJ, HOOGLERAAR IN DE
NATUURKUNDE, WIS- EN VERBODKUNDE
VORZITTER RAAD VAN DEN VERBOND
DE WILHELMUS-UNIVERSITEIT
TE UTRECHT



JAN WILLEM SUIJTER

LEZKEN TE VUGHT

Aan mijn ouders

Aan Trineke

Het verschijnen van dit proefschrift biedt mij een welkome gelegenheid alle Hoogleraren en overige docenten, wier colleges en practica ik gevolgd heb, in het bijzonder mijn promotor Prof. Dr. H. J. Jordan, van harte dank te zeggen voor alles, wat zij tot mijn vorming aan de Universiteit hebben bijgedragen.

Een speciaal woord van dank ben ik verschuldigd aan U, Zeergeleerde Hirsch, niet alleen voor de groote en daadwerkelijke belangstelling, die Gij mij steeds betoond hebt tijdens de bewerking van dit proefschrift, dat geheel onder Uw deskundige leiding tot stand is gekomen en waarvan Gij zelfs de vertaling op U hebt willen nemen, maar ook voor de buitengewoon hartelijke wijze, waarop Gij mij — nu al jaren geleden — in de kring Uwer medewerkers hebt opgenomen. Aan de vele uren, die ik in Uw kamer heb mogen vertoeven om te beraadslagen over mijn proefschrift of over zaken, het onderwijs betreffende, zal ik altijd een bijzonder prettige herinnering behouden. Dat Gij mij hebt uitgenoodigd ook na het beëindigen van mijn studie als assistent aan Uw Afdeeling verbonden te blijven, heeft mij dan ook ten zeerste verheugd. Ook U, Mevrouw Hirsch, dank ik voor de gastvrije ontvangst, die ik steeds te Uwen huize genoten heb.

Voorts betuig ik mijn dank aan het technisch en administratief personeel van het Zoölogisch Laboratorium voor de zoo vriendelijk verleende hulp.

Tenslotte dank ik de Redactie van „Protoplasma“ voor het opnemen van mijn proefschrift als artikel in dit tijdschrift en de firma Borntraeger voor haar welwillende medewerking bij het uitgeven daarvan.

DIE CYTOLOGIE DES HÜHNEREIES WÄHREND DER ERSTEN PHASEN DER OVOGENESE

von J. W. SLUITER

(Aus dem Laboratorium für Experimentelle Histologie, Zoologisches Institut der Universität Utrecht; Leiter: G. C. Hirsch)

Teil I:

DIE EXTRAFOLLIKULÄRE PERIODE

Mit 57 Einzelfiguren im Text

Inhalt

	Seite
Allgemeine Einleitung und Fragestellung	2
Material und Technik	3
Allgemeiner Teil	6
Die Organogenese der Gonaden	6
Die erste Anlage der Gonaden und die Herkunft der Urgeschlechtszellen	6
Die weitere Entwicklung der Gonaden; erste Proliferation des Keimepithels: Medullabildung	8
Weitere Entwicklung des linken Ovariums; zweite Proliferation des Keimepithels: Cortextbildung	9
Die Eizelle	10
Durchmesser der Zelle als Zeitmesser	10
Die Kernstruktur der Eizelle als Zeitmesser; die Herkunft der Oogonien, Strukturveränderungen des Oocytenkerns	10
Spezieller Teil	16
Die Nomenklatur	16
Urgeschlechtszelle und Oogonium	18
Vitalbeobachtungen: Fett, Mitochondrien, Neutralrot-Granula, Protoplasma und Kerne	18
Fixierte Präparate: Fett, Golgi-Körper, Centrosphäre, Mitose	21
Der Oocyt erster Ordnung	24
Trajekt A.	
Vitalbeobachtungen: Mitochondrien, Centrosphäre, Neutralrot-Granula	25
Fixierte Präparate: Mitochondrien, Centrosphäre, Golgi-Körper	26
Trajekt B.	
Vitalbeobachtungen: Fett, Mitochondrien, Centrosphäre	27
Fixierte Präparate: Fett, Mitochondrien, Centrosphäre, Golgi-Körper	27
Trajekt C.	
Vitalbeobachtungen: Fett, Mitochondrien, Centrosphäre	29
Fixierte Präparate: Fett, Mitochondrien, Centrosphäre, Golgi-Körper	29
Besprechung der Ergebnisse und Literaturbesprechung: Kern, Golgi-Körper, Neutralrot-Granula, Mitochondrien, Centrosphäre, die Eizelle als Ganzes	32

Einleitung und Fragestellung

Das Problem, welches mich bei meiner Untersuchung geleitet hat, ist das folgende: welchen Formwechsel durchlaufen die cytologischen Bestandteile des Hühnereies während der ersten Phasen der Eientwicklung und wie können diese Formveränderungen funktionell erklärt werden?

Die Veränderungen, welche während des langen Prozesses der Ovogenese im Cytoplasma stattfinden, sind sehr groß; dieses steht in Verbindung mit den verschiedenen Funktionen, welche die Eizelle auf ihren verschiedenen Entwicklungsstadien ausführen muß: im Anfang besitzt sie das Vermögen sich amoeboid fortzubewegen, danach während einer kurzen Zeit sich intensiv zu vermehren und schließlich stark zu wachsen.

Das Objekt ist schon mehrfach untersucht worden. Zwei Probleme sind es, die bisher die Untersucher besonders interessierten:

1. das Keimbahnproblem, bei welchem die cytologischen Merkmale als Kriterium zur Unterscheidung von Urgeschlechtszellen und somatischen Zellen viel gebrauchte Argumente sind;

2. das Problem der Dotterbildung, bei welchem Prozeß vor allem in älteren Entwicklungsstadien sehr große Mengen von metaplasmatischen Einschlüssen aufgebaut werden.

Trotzdem sind gerade in den jüngsten Entwicklungsstadien der Eizelle, in denen noch kein eigentlicher Dotter gebildet wird, noch große Lücken in unserer Kenntnis über die Form und Funktion der feineren Strukturelemente. Es fehlt zwar nicht an genauen Beschreibungen der Strukturveränderungen des Kernes; aber die Vorgänge im Plasma sind unvollständig untersucht. So kann man sich über die Eizelle als Ganzes in den ersten Phasen ihrer Entwicklung noch kein Bild machen. Dieses liegt vor allem daran, daß man die Protoplasmastrukturen nur von einem statischen Gesichtspunkte aus betrachtet hat. Bei älteren Stadien der Eientwicklung sind die feineren Protoplasmastrukturen zwar beschrieben worden; es herrschen hier aber noch recht verschiedene Meinungen. Schließlich haben die Untersucher sich darauf beschränkt, nur einen Abschnitt der Ovogenese (z. B. die intrafollikuläre Periode) näher zu studieren; so fehlt bisher eine Untersuchung, welche alle Strukturteile, die wir heute mikroskopisch darstellen können, in einer geschlossenen Reihe untersucht.

Es schien darum der Mühe wert, die Strukturveränderungen im Cytoplasma und in den Kernen Schritt für Schritt während mehrerer Phasen der Ovogenese zu untersuchen. Hierbei strebte ich danach, diese Strukturveränderungen in Zusammenhang zu bringen mit den morphologischen und physiologischen Eigenschaften, welche die Zelle als Ganzes auf einer bestimmten Entwicklungsstufe besitzt.

Ich folgte hierbei der dynamischen Methode, welche G. C. Hirsch in die Strukturuntersuchung eingeführt hat. Die Objekte für die Untersuchungen von G. C. Hirsch und seinen Schülern waren Zellen, in denen ein bestimmtes Sekret als Produkt aufgebaut wird; z. B. die Drüsen von Schnecken und des Krebses, die Darmzellen von *Ascaris*, die Pankreas- und Speicheldrüsenzellen der Säugetiere. Hierbei wurde eine möglichst große Zahl aufeinanderfolgender

Arbeitsstadien in ihrem Zusammenhang studiert. Durch experimentelle Eingriffe konnte dieser Arbeitsprozeß nach Wunsch zum Abrollen gebracht werden. Mit dieser Methodik, welche unter dem Namen Stufenuntersuchung bekannt geworden ist, ist es möglich, eine Art „Film“ herzustellen, mit dessen Hilfe der Weg des Arbeitsprozesses in einer Zelle objektiv und beweiskräftig rekonstruiert werden kann, denn auf diese Weise kann man nicht nur hypothetisch, sondern durch zahlenmäßigen Beweis die Reihenfolge der Teilprozesse feststellen und damit auch den Form- und Stoffwechsel der feineren Strukturteile näher untersuchen.

Bei meiner Untersuchung ist diese Methode der Stufenuntersuchung auch angewendet worden, jedoch bei einem ganz anderen Zelltypus; während man bei erwachsenen Drüsenzellen bestimmte Arbeitsstadien untersuchte, wird hier bei wachsenden Eizellen eine möglichst große Anzahl von Entwicklungsstadien analysiert und zu einer filmartigen Reihe vereinigt. Während bei einer Drüsenzelle die Zeit nach einem bestimmten Reize als Maßstab für den Arbeitszustand der Zelle gilt, mußte ich für die Eizelle nach einem anderen Zeitmesser suchen. Es ergab sich, daß in den jüngeren Stadien die Kernstruktur ein vortrefflicher Zeitmesser ist, während in älteren Stadien der Durchmesser der Zelle als Zeitmesser dient.

Die Untersuchung ist eingeteilt in zwei Teile: in dem ersten wird die extrafollikuläre Periode behandelt, in welcher die Eizelle noch nicht mit Follikelzellen umgeben ist; diese Periode bildet hinsichtlich der cytologischen Einzelheiten ein ziemlich abgeschlossenes Ganzes. Im zweiten Teil wird die intrafollikuläre Periode beschrieben werden, in welcher das Ei durch eine Schicht Follikelzellen umgeben wurde.

Jeder Teil umfaßt einen allgemeinen Teil, in welchem bestimmte Eigenschaften der Eizelle beschrieben werden, die wichtig sind für die Beurteilung derjenigen cytologischen Einzelheiten, welche in dem darauffolgenden speziellen Teile behandelt werden.

Eine Zusammenfassung und ein Schriftenverzeichnis findet man am Ende des zweiten Teiles.

Aufrichtigen Dank schulde ich meinem Lehrer G. C. Hirsch für die Anregung zu dieser Untersuchung und für seine wertvolle Kritik und Hilfe.

Material und Technik

Das Material bestand aus Hühnern der Rasse „Noord-Hollandsche Blauwen“. Sie wurden als Bruteier oder ebengeschlüpfte Kücken stets von demselben Züchter bezogen und in unserem Laboratorium in einem elektrischen Brutkasten ausgebrütet. Die Brutzeit beträgt normaliter 21 Tage; trotzdem Temperatur und Feuchtigkeit gleichmäßig gehalten wurden, differierte der Zeitpunkt des Schlüpfens häufig um 24 Stunden. Auch andererseits ergab sich, daß die Bebrütungszeit keinen sicheren Maßstab für den Entwicklungsgrad bildet.

44 Embryonen und 78 Kücken wurden untersucht; das Alter der Tiere variierte von 3 bis 21 Tage und von 21 bis 135 Tage. — Die Embryonen wurden getötet durch Enthauptung; die Kücken wurden in Chloroform narkotisiert und danach enthauptet. Unmittelbar nach der Tötung wurde das linke Ovarium auspräpariert und fixiert.

Für die Analyse des allgemeinen histologischen Baues und der Organogenese wurde das Ovarium als Ganzes fixiert, wobei die Fixierungsmittel von Bouin und Carnoy die

besten Ergebnisse erzielen; die Objekte wurden über Alkohol, Methylbenzoat-Zelloidin-Lösung und Benzol in Paraffin eingebettet. Die Dicke der Schnitte betrug 7—10 μ . Sie wurden gefärbt in Eisenhämatoxylin, evtl. nachgefärbt mit Safranin. Hierbei wurden die Schnitte nach der Alkoholreihe einige Sekunden in eine gesättigte Lösung von Safranin in Xylol-Alkohol (1 : 1) gebracht, sehr kurz in absolutem Alkohol differenziert und über Xylol in Canadabalsam eingeschlossen. Das Resultat ist: schwarze Kernstruktur und dunkle Zellwände, Protoplasma rot. Diese Technik ergab besonders für die Kernstrukturen gute Ergebnisse.

Für cytologische Einzelheiten wurde das Ovarium stets in Osmium-haltigen Flüssigkeiten fixiert; vor allem Champy gab gute Resultate.

Die für Mitochondrien-Färbung bestimmten Stücke wurden 24 Stunden in Champy fixiert, einige Stunden in Wasser gespült, 4—6 Tage in 3 % Kalium-Bichromat-Lösung nachbehandelt, wieder in Wasser gespült und binnen 6—10 Stunden durch die Alkoholreihe geführt und in Paraffin eingebettet. Die Schnittstärke betrug 2—4 μ . — Sie wurden gefärbt nach der Technik von Swift (1914), welche ich etwas abgeändert habe: Altmanns Säurefuchsin wurde kombiniert mit Wrights „Bloodstain“ (Brillant-Chresylblau); die hier angebrachten Änderungen sind die folgenden: 1. zur Wegnahme des überschüssigen Säurefuchsin wurde in der gebräuchlichen alkoholischen Pikrinsäurelösung differenziert, in Alk. 96 % gespült und erst danach gefärbt mit Wrights „Bloodstain“, da in dieser Flüssigkeit allein die Differenzierung nicht schnell genug vor sich geht. — 2. Nach dieser letzten Färbung wurde erst kurz in dest. Wasser gespült und erst danach in Alkohol 95 %, da durch das Weglassen des dest. Wassers Salze niederschlagen, welche das Bild trüben. Ergebnis: Chromatin, Kernmembran und Zellwände blau-violett; Nukleolen und Centrosomen rot-violett; Mitochondrien und fuchsinophile Granula scharf rot; Cytoplasma gelb mit schwacher violetter Anfärbung. — Der Vorteil dieser Technik liegt in ihrer Kürze von etwa einer halben Stunde und ihrer vielfarbigem und spezifischen Färbung. Einschluß in Canadabalsam.

Für Golgi-Körper wurden die Stücke fixiert in Champy, danach imprägniert mit 1—2 % OsO_4 während 3—5 Tage bei 37° C. Es ergab sich, daß die Golgi-Körper hie und da überladen waren mit OsO_4 ; dann wurde mit Kalium-Permanganat und Oxalsäure gebleicht. Durch eine Kontrolle mit ungebleichten Präparaten wurde festgestellt, daß durch diese Bleichung keine Artefakte in der Zelle auftreten. Diese Bleichung ist außerdem notwendig, um den Widerstand zu erkennen, welchen verschiedene Zellteile typischerweise gegen die Bleichung besitzen. Die weitere Technik ist die gleiche wie oben beschrieben. Die Präparate wurden nachgefärbt mit einer Safraninlösung in Alkohol 50 %.

Für eine gleichzeitige Färbung von Golgi-Körpern und Mitochondrien wurden die obengenannten Präparate nachgefärbt mit Altmanns Säurefuchsin; die Ergebnisse waren für topographische Schlußfolgerungen brauchbar.

In osmierten Präparaten wurde das Bild häufig getrübt durch andere OsO_4 -adsorbierende Zellteile, vor allem Fette, welche nicht zu den Golgi-Körpern gehören. Zur Unterscheidung wurden zwei Wege besprochen: 1. durch Bleichung werden Fette schneller entfärbt als Golgi-Körper; 2. mikrochemische Reaktionen auf Fett durch eine Technik, bei welcher Golgi-Körper im allgemeinen nicht sichtbar werden: hierzu wurde fixiert in Formalin 10 %, eingebettet in Gelatine nach der Technik von Heringa und Ten Berge und geschnitten mit dem Gefriermikrotom 7—10 μ . Die Schnitte wurden mit Sudan III gefärbt, aufgeklebt, von der Gelatine befreit, nachgefärbt mit Hämalaun und eingeschlossen in Gelatinebalsam. — Außerdem wurden ungefärbte Gefrierschnitte nach dem Aufkleben in eine 2 % Lösung von OsO_4 bei 35—40° C gelegt. Durch ständige Kontrolle unter dem Mikroskop kann auf diese Weise der Verlauf des Osmierungsprozesses verfolgt werden, und die reagierenden

Körper können mit gleichen Körpern in den imprägnierten Präparaten einerseits und mit den gleichen Körpern nach Sudanfärbung andererseits verglichen werden.

Ein wesentlicher Teil der Untersuchung geschah an Eizellen ohne Fixierung. Für diese vitalen Beobachtungen wurde ein kleines Stückchen der Cortex eines frischen Ovariums mit zwei scharfen Nadeln auf einem Objektträger zerzupft in einer Kochsalzlösung von 0,9 %, mit einem Deckglas bedeckt und mit der Ölimmersion beobachtet. Hierdurch wurden die Eizellen sehr junger Ovarien größtenteils ohne Beschädigung aus dem Gewebeverband gelöst, so daß sie in kleinen Haufen von 2—20 Stück aneinandergeklebt oder isoliert als durchscheinende Kugeln zu studieren sind. In älteren Entwicklungsstadien ist jede Eizelle durch eine Schicht Follikelzellen umgeben, wodurch das Bild sehr kompliziert wird. Die schnelle Massenzunahme der Eizelle, die schon kurz vor dem Anfang der intrafollikularen Periode beginnt, erschwert die Lebendbeobachtung dieser späteren Stadien.

Zur Vitalfärbung wurden die Farbstoffe in 0,9 % Kochsalzlösungen aufgelöst. Janusgrün für Mitochondrien ergab in Verdünnungen von 1 : 20000 bis 1 : 50000 gute Resultate. Neutralrot, in einer Verdünnung bis zu 1 : 20000 gab eine wenig konstante Reaktion. Auch Gemische dieser beiden Farbstoffe wurden den Zellen angeboten: die Mitochondrien waren stets normal blaugrün gefärbt, andere Zellteile wurden hier und da rot oder blieben ungefärbt. Auch hier wurde wieder die recht wechselnde Reaktion mit Neutralrot beobachtet. War die Vitalfärbung vollendet, dann wurde die Flüssigkeit mit Filtrierpapier weggesogen und ersetzt

	Fixierung	Nachbehandlung	Färbung	Kurze Deutung der Technik
Kernstruktur	Bouin od Carnoy	—	Eisen-hämatoxylin-Safranin	—
Mitochondrien (fixiert)	Champy	Kaliumbichromat 3 %	Säurefuchsin-Brillant-Cresylblau	Champy-Fuchsin-Cresylblau
Mitochondrien (vital)	—	—	Janusgrün	—
Neutralrot-Granula (vital)	—	—	Neutralrot	—
Golgi-Körper	Champy	OsO ₄ -Imprägnation bei 37° C	Safranin	Champy-OsO ₄ -Safranin
Golgi-Körper-Mitochondrien	Champy	OsO ₄ -Imprägnation bei 37° C	Säurefuchsin	Champy-OsO ₄ -Fuchsin
Fett	Formol	—	Sudan III-Hämalaun	Formol-Sudan
Osmiophile Körper (fixiert)	Formol	OsO ₄ -Imprägnation bei 37° C	—	Formol-OsO ₄
Osmiophile Körper (post-vital)	—	OsO ₄ -Reaktion bei 37° C	—	—

durch Salzlösung. Die Färbung hielt sich etwa 1—2 Stunden, in einigen Fällen auch länger; danach wird das Protoplasma diffus violett und die Kerne violett bis blaugrün; die Zelle ist dann abgestorben.

Zur Vergleichung mit fixierten und mit OsO_4 imprägnierten Präparaten wurden auch frische Eizellen in 2 % OsO_4 gelegt und mit einem Deckglas bedeckt. Am Rande des Deckglases wurde eine Schicht von Canadabalsam angebracht, um die Verdunstung zu verhindern. Es war auf diese Weise möglich, die Reaktion in ein und derselben Eizelle mehrere Tage lang an jedem gewünschten Augenblick zu kontrollieren.

In der vorstehenden Tabelle gebe ich noch eine kurze Übersicht über die Zellstrukturen und die Art ihrer Analyse. Ich füge hinzu einige kurze Termen, mit denen ich in Zukunft die Technik andeuten möchte.

Allgemeiner Teil

Die Aufgabe dieses Kapitels ist, einige allgemeine Eigenschaften der Eizelle zu beschreiben, welche für die Beurteilung der späteren cytologischen Einzelheiten wichtig sind. Mich leiteten dabei die folgenden Fragen:

1. Welches ist die Vorgeschichte und der Ursprung der „Urgeschlechtszellen“, welche bei sehr jungen Embryonen gefunden werden?
2. Sind die endgültigen Oogonien, wie sie in älteren Ovarien gefunden werden, wirklich von diesen Urgeschlechtszellen abzuleiten?
3. Gibt es bestimmte Kennzeichen für eine deutliche Unterscheidung der Eizelle in all ihren Entwicklungsstadien von den somatischen Zellen — und wie kann man die Reihenfolge feststellen, in welcher diese Entwicklungsstadien durchlaufen werden? Gibt es in dieser Hinsicht einen bestimmten Zeitmesser?

Das Schicksal der ganzen Eizelle ist eng verbunden mit der Differenzierung des Ovariums; es scheint mir deswegen notwendig, zunächst eine kurze Übersicht über die Organogenese der Ovarien zu geben.

Die Organogenese der Gonaden

Die erste Anlage der Gonaden und die Herkunft der Urgeschlechtszellen

In einem Hühnerembryo von reichlich drei Tagen findet man als erste Anlage der Gonaden weiße längliche Körperchen von 1—2 mm Länge. Sie liegen vorn in der Bauchhöhle an dem medialen Rande der Mesonephroi, zu beiden Seiten dicht an der medialen Linie. Auf einem Querschnitt sieht man kleine Ausbuchtungen des Coelomepithels, angefüllt mit Mesenchymgewebe (Fig. 1). Die im übrigen ziemlich flachen Epithelzellen des Coeloms haben an diesen Stellen eine zylindrische Form angenommen und bilden nach Waldeyer (1870) das Keimepithel. In dem darunterliegenden mesenchymatischen Stroma erscheinen während des 4. Lebenstages des Embryos nach Firket (1914) 16 massive Gewebstränge, die sich erstrecken von den Bowmanschen Kapseln des Mesonephros bis dicht unter das Keimepithel der Gonaden: die sogen. Retestränge, welche die Urogenitalverbindung bilden. — Bei stärkerer Vergrößerung (Fig. 1) sieht man in der Gonade einige Zellen, welche durch ihre Größe und durch besondere Anordnung des Chromatins in ihren großen runden Kernen auffallen. Waldeyer

hat diese Zellen „Urcier“ genannt; sie werden gegenwärtig noch allgemein als die Urgeschlechtszellen betrachtet. Sie liegen in diesem Stadium stark konzentriert im Keimepithel, teilweise aber auch in dem Mesenchym. Schließlich findet man sie auch außerhalb der eigentlichen Gonade in dem Coelomepithel, welches die Splanchnopleura bildet, und zwar in der Nähe der Radix mesenterii.

Welches ist der Ursprung dieser Urgeschlechtszellen?

Hierüber bestehen zwei verschiedene Auffassungen, welche mit dem Problem der Keimbahn im Zusammenhange stehen. Nach Waldeyer (1870) entstehen die Urgeschlechtszellen durch Umbildung aus den Coelomepithelzellen, in einem bestimmten Gebiete der Coelomwand; — Nussbaum dagegen meinte, daß die Urgeschlechtszellen direkt aus der Eizelle abzuleiten sind, ohne daß Generationen von somatischen Zellen dazwischen geschaltet wären.

Seitdem haben viele Untersucher sich mit dem Problem beschäftigt. Hoffmann (1893) fand als einer der ersten bei Vögeln Zellen, welche er nach ihrem Aussehen für Urgeschlechtszellen hielt, in der Splanchnopleura sehr junger Embryonen, bei denen das Keimepithel noch nicht differenziert war. Dies gab schon Zweifel an der Auffassung von Waldeyer. Und Swift (1914) kam durch eine morphologische Untersuchung zu den folgenden Ergebnissen: die Urgeschlechtszellen („primordial germ-cells“) entstehen bei Stadien bis zu drei Somiten in einem besonderen Teile des Entoderms des Keimwalles; der Keimsichel, welcher an dem vorderen Rande der Zona pellucida liegt. Durch amoeboiden Bewegungen begeben sie sich zum Mesoderm und in die dort entstehenden Blutgefäße. Wenn der Embryo das Stadium von 20 Somiten erreicht hat, trifft man diese Zellen hauptsächlich in den Blutgefäßen des Darmmesoderms. Während des 23—25 Somitenstadiums verlassen die Zellen die Blutgefäße und begeben sich in das Mesodermgewebe unter der Splanchnopleura, dicht bei dem Coelomwinkel. Schließlich liegen sie im Stadium von 30—33 Somiten (Embryo von ungefähr drei Tagen) in der Radix mesenterii in dem Coelomepithel und in dem daruntergelegenen Mesenchym zu beiden Seiten des Coelomwinkels. Bei der Differenzierung des Keimepithels werden sie in großer Anzahl darin aufgenommen (Fig. 1).

1908 hat V. Dantschakoff schon das Schicksal bestimmter Zellen beschrieben, welche sie „Entodermale Wanderzellen“ nannte; diese ähneln den schon beschriebenen Urgeschlechtszellen so, daß Swift zu dem Ergebnis kam, daß die Wanderzellen identisch seien mit seinen Urgeschlechtszellen.

1929 begann Dantschakoff mit einer Reihe experimenteller Untersuchungen, um die Identität der beiden Zellen zu beurteilen. Bei sehr jungen Embryonen vernichtete sie mit einer heißen Nadel die „Keim-Sichel“: die Stelle, wo die Wanderzellen zum erstenmal auftreten. Sie sah dann, daß die Wanderzellen in den Blutgefäßen und schließlich die Urgeschlechtszellen in den Gonadenanlagen bei der weiteren Entwicklung nicht auftraten. Doch

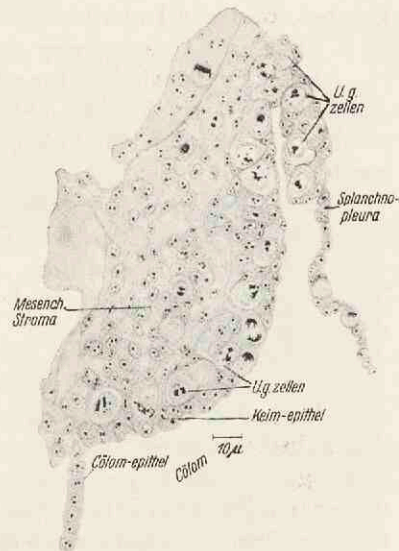


Fig. 1. Querschnitt durch die linke Gonade eines Embryos von 3 Tagen, stärker vergrößert. Die Urgeschlechtszellen finden sich vor allem im Keimepithel, im Mesenchym, aber auch in der Splanchnopleura. — Hämatox. — Safr.

waren die Embryonen nach dieser eingreifenden Operation meist nicht mehr lebensfähig. Auf Grund von negativen Resultaten mit Kulturen, worin Wanderzellen zusammen mit Keimepithelzellen gezüchtet wurden, kommt sie zu dem Schlusse, daß kein induktiver Einfluß von den Wanderzellen ausgeht, durch welchen die Keimepithelzellen sich in Urgeschlechtszellen hätten verändern können. Dies ist also auch ein Argument dafür, daß das Keimepithel keine Potenz besitzt, Urgeschlechtszellen zu liefern.

Hiermit hat Dantschakoff es sehr wahrscheinlich gemacht, daß nicht das Keimepithel, sondern nur die „Keim-Sichel“ die Quelle der Urgeschlechtszellen ist, und daß diese Zellen die erste Strecke durch eigene Bewegung, die zweite Strecke passiv in den Blutgefäßen zur zukünftigen Gonadenanlage sich begeben, dort zur Ruhe kommen und sich vermehren.

Für meine Untersuchung sind die folgenden Punkte wichtig:

1. Die cytologischen Einzelheiten der Keimepithelzellen können nicht als Vorstadien der cytologischen Strukturen in den Urgeschlechtszellen betrachtet werden, da die Urgeschlechtszellen nicht von den Keimepithelzellen abgeleitet werden dürfen.

2. Die Urgeschlechtszellen eines bestimmten Ovariums befinden sich in verschiedenen Entwicklungsstadien. Wo Urgeschlechtszellen mit Pseudopodien neben solchen mit runder Form angetroffen werden, ist es sehr wahrscheinlich, daß die runden Zellen sich in einem späteren Stadium befinden als die Zellen mit Pseudopodien.

Die weitere Entwicklung der Gonaden

Nach dem 5. Tage beginnt das Keimepithel, das inzwischen aus zwei bis drei Zellschichten besteht, sich an einzelnen Stellen zu verdicken. Diese Verdickungen bilden fingerförmige Ausstülpungen in das Mesenchym. Dies ist die erste Proliferation des Keimepithels, welche bis zum Ende des 6. Tages dauert. Swift weist darauf hin, daß diese Zellwucherungen nur die Folge sind einer besonderen Aktivität der Epithelzellen und nicht der dazwischen liegenden Urgeschlechtszellen. Diese Gewebestränge, welche auch einzelne Urgeschlechtszellen enthalten, machen sich schnell los von dem Keimepithel und wachsen selbständig weiter. Sie werden bei dem ♂ zu den eigentlichen Geschlechtssträngen, aus denen die Hodenkanälchen entstehen. Das ursprüngliche Mesenchym bildet dazwischen das interstitielle Gewebe, während das ursprüngliche Keimepithel bei den ♂ die Gonade als eine dünne Schicht flacher Zellen bedeckt. Bei dem ♀ werden die Stränge der ersten Proliferation zur Medulla, welche im Beginn die Hauptmasse des Ovariums bildet, aber später stark degeneriert (vgl. vor allem Firket 1914 und 1920).

Am Ende des 6. Tages beginnen die anatomischen Unterschiede zwischen der männlichen und weiblichen Gonade deutlich zu werden. Der Unterschied in der Größe zwischen der linken und rechten Gonade, welcher von Anfang an in beiden Geschlechtern besteht, ist bei dem ♀ stärker ausgeprägt als bei dem ♂. Das Keimepithel des linken Ovariums ist viel dicker (3 Zellschichten) als das des rechten Ovariums oder der beiden Testes und enthält auch mehr Urgeschlechtszellen. Wie bekannt, entwickelt sich das rechte Ovarium bei Vögeln kaum und geht meist zugrunde,

Vom 8. Tage ab beginnt im linken Ovarium die zweite Proliferation des Keimepithels, woraus die Cortex des Organes entsteht. Diese Bildung ist größtenteils der Aktivität der Urgeschlechtszellen zuzuschreiben, welche von jetzt ab besser Oogonien genannt werden: diese teilen sich vom 8. Tage ab stark, mit dem 10. Tage als Höhepunkt, um am 21. Tage, also etwa zur Zeit des Schlüpfens, mit den Zellteilungen aufzuhören. In einigen Fällen scheinen auch im rechten Ovarium Spuren einer Cortexbildung aufzutreten (Brode 1928); aber meist besteht dieses Organ nur aus medullärem Gewebe, bedeckt mit einer niedrigen Schicht von Epithelzellen. Die Übereinstimmung im Bau mit den jüngsten Stadia von normalen Testes ist auffallend.

Weitere Entwicklung des linken Ovariums

In Fig. 16 (Seite 14) ist das linke Ovarium eines Embryos von 11 Tagen im Querschnitt schematisch wiedergegeben: die Bildung der Cortex ist noch in vollem Gange; sie ist in der Mitte des Organs schon weiter gefördert als an den Rändern. Die Oogonien (in Fig. 16 angegeben mit X) befinden sich in großer Anzahl in der Cortex zwischen den Keimepithelzellen; es kommen aber auch in der Medulla ziemlich viel vor. Hier und da sieht man Teilungsstadien von Oogonien (angegeben mit ··). Die Cortex ist durch eine, zum Teil breite Zone von losem Bindegewebe (die primäre Tunica albuginea) von dem medullären Gewebe geschieden.

In einem Embryo von 18 Tagen besteht die Cortex aus einer großen Anzahl von Strängen (Fig. 17, S. 14), von denen einer in der Fig. 2 vergrößert gezeichnet ist. Die Stränge sind stark gewachsen und sind durch eine Bindegewebeschicht voneinander geschieden. Sie bestehen hauptsächlich aus Eizellen, die stark vermehrt sind und größtenteils zu Oocyten erster Ordnung geworden sind. Dazwischen findet man einige viel kleinere Zellen von epithelialem Ursprung; die zukünftigen Follikelzellen. In dieser Zeit trifft man nur noch selten Mitosen der Oogonien. Die Cortexstränge machen sich allmählich vom Keimepithel los; sie werden von diesem getrennt durch eine besondere Bindegewebeschicht: die endgültige Tunica albuginea.

Fig. 18 (Seite 14) zeigt, wie bei einem Kücken von 6 Tagen die Cortex je länger je mehr die Medulla im Umfang übertrifft. Diese Größenzunahme der Cortex besteht weniger in einer Vermehrung der Zellen als in einer Zunahme des Volumens jedes Oocyten. Dieses bewirkt, daß die Bindegewebehüllen, welche die einzelnen Stränge umgeben, zerstört werden; auf diese Weise werden die Grenzen zwischen den Strängen immer undeutlicher. Das Gewebe der Medulla zeigt Degenerationserscheinungen und große Höhlen. Die Eizellen

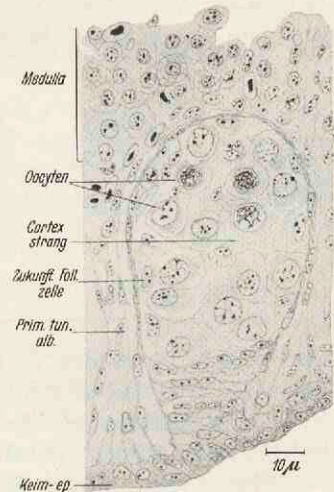


Fig. 2. Kleiner Teil aus dem Ovarium eines Embryos von 18 Tagen, stärker vergrößert. Cortexbildung weiter fortgeschritten. — Hämatox. — Safr.

haben schon teilweise die intrafollikuläre Periode erreicht; deswegen wird hier die Beschreibung der Organogenese des Ovariums abgebrochen; sie wird in Teil II fortgesetzt werden.

Die Eizelle

Zur Unterscheidung der Eizellen von den somatischen Zellen und als Kennzeichen für das Entwicklungsstadium, in welchem die Eizelle sich befindet, könnte man zwei Eigenschaften der Zelle gebrauchen:

1. Der Durchmesser der Eizelle: die Eizelle ist stets bedeutend größer als die somatischen Zellen, welche das Ovarium enthält; während des größten Teiles der extrafollikulären Periode bleibt jedoch der Durchmesser der Eizelle beinahe konstant. Als ein Zeitmesser für das Alter ist also der Durchmesser der Zelle nicht brauchbar.

2. Die Kernstruktur der Eizelle: für eine richtige Beurteilung des Wertes der Veränderungen der Kernstrukturen als Zeitmesser ist es nötig, eine genauere Beschreibung hiervon zu geben. Zum Studium dieser Veränderungen

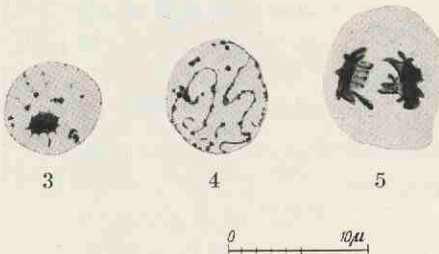


Fig. 3, 4 und 5. Oogonien-Kerne und Oogonien während der Mitose, bei Embryonen von 7—15 Tagen. — Hämatox. — Safr. — Fig. 3. Ruhender Oogonien-Kern: protobrock. — Fig. 4. Oogonien-Kern in Vorbereitung zur Mitose. — Fig. 5. Oogonium in Mitose.

eignen sich am besten in Bouin oder Carnoy fixierte Präparate, gefärbt mit Eisenhämatoxylin-Safranin. Doch auch andere Techniken und auch ungefärbte Vitalbeobachtungen genügen, um den entsprechenden Entwicklungspunkt, in welchem sich die Eizelle befindet, festzulegen.

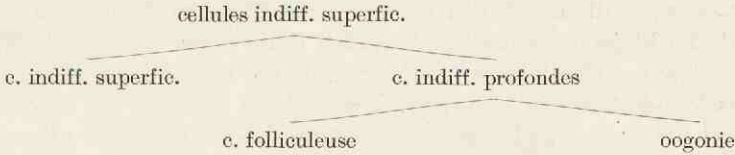
Die **Urgeschlechtszelle** ist zu erkennen an ihrer Kernstruktur (Fig. 1): der Kern hat einen Durchmesser von $8-9\mu$; er ist rund bis eiförmig. Das Chromatin ist konzentriert in zwei großen länglichen Haufen von unregelmäßigem Umriß; diese liegen mehr oder weniger zentral dicht beieinander. Um sie herum liegt ein weitmaschiges Netz feiner Drähte, welche von den zentralen Anhäufungen zur Kernmembran ausstrahlen; auf diesen liegen feine schwarze Körnchen. Besondere Nucleolen kommen nicht vor, scheinen sich aber teilweise im Chromatinhaufen zu befinden (v. Berenberg-Gossler 1912; Dantschakoff 1931).

Die Kernstruktur des **Oogoniums** ähnelt der der Urgeschlechtszellen. In den Figuren sind einige Kerne von Oogonien wiedergegeben: im Ruhezustand (Fig. 3), in Mitose (Fig. 5) und in einem Stadium zur Vorbereitung der Mitose (Fig. 4). Die Abbildungen sind gezeichnet nach Präparaten von Embryonen im Alter von 7—15 Tagen.

Die Kernstruktur in den Urgeschlechtszellen und in Oogonien ist also, ebenso wie der Durchmesser der ganzen Zelle, so konstant, daß sie nicht als Zeitmesser dienen kann. —

Eine andere Frage, welche man gerade mit Hilfe der Kernstruktur oft hat lösen wollen, ist die Frage nach der Herkunft der Oogonien. Es gibt hierfür zwei Möglichkeiten: entweder sie stammen ohne Ausnahme von den Urgeschlechtszellen — oder Keimepithelzellen können übergehen in Oogonien.

Schon d'Hollander (1904) hat in dieser Periode eine große Zahl von Übergangsformen gefunden zwischen den länglichen, kleineren Kernen der Keimepithelzellen und den großen runden Kernen der Oogonien. Er stellt eine Reihe auf, aus welcher nach seiner Meinung hervorgehen müßte, daß eine große Anzahl von Keimepithelzellen übergehen in Oogonien; ein anderer Teil der Keimepithelzellen würde demnach übergehen in Follikelnzellen. d'Hollander gibt das folgende Schema:



Die meisten Untersucher haben dieses Schema übernommen, auch bei Säugetieren (z. B. v. Winiwarter 1901).

Firket (1914) kommt zu dem Schlusse, daß die Oogonien bei Vögeln einen doppelten Ursprung haben: von den Urgeschlechtszellen und von den Keimepithelzellen. Die ersteren (primäre Oogonien) sollen schon im Beginn der Ovogenese ausnahmslos zugrunde gehen, so daß nur die Oogonien aus den Keimepithelzellen (sekundäre Oogonien) übrigbleiben sollen. Swift (1915) dagegen hat die durch d'Hollander beschriebenen Übergangsformen nicht finden können.

In meinen eigenen Präparaten habe ich zwar gewisse Kerne gesehen, welche morphologisch in der Mitte stehen zwischen denen der Keimepithelzellen und Oogonien. Ich kann darum die Richtigkeit der Beobachtungen an sich von d'Hollander nicht bezweifeln; aber seine Schlußfolgerung ist nicht zwingend, denn solche künstlichen Reihen können nur dann eine Beweiskraft erhalten, wenn sie unterstützt werden durch experimentelle Beobachtungen. — Weiterhin findet man in Ovarien von 7—14 Tagen eine große Anzahl von Oogonien in Stadien der Mitose; dies scheint mir genügend, um die bedeutende Zunahme in der Zahl der Zellen während dieser Periode zu erklären, so daß die Annahme einer Produktion von Oogonien aus dem Keimepithel nicht notwendig ist.

Dantschakoff hielt in jungen Stadien das Entstehen der Urgeschlechtszellen aus dem Keimepithel für nicht wahrscheinlich (1929). Im Jahre 1932 hat sie diese Frage bei viel älteren Ovarien, bei denen die Cortex schon größtenteils aus endgültige Oogonien besteht, experimentell untersucht. Durch schwache Bestrahlung mit Röntgenstrahlen von Eiern, die 6 Tage bebrütet waren, erhielt sie sterile Embryonen, die sich weiter entwickelten und am 17. Tage ein Ovarium besaßen mit einer typischen Cortex und einer Medulla, in welchem Ovarium jedoch Oogonien vollständig fehlten. Die Cortexbildung weist auf die Aktivität des Keimepithels nach der Bestrahlung; trotzdem konnte das Epithel in dem Zeitraume von 6—17 Tagen keine neuen Oogonien bilden. Die Untersucherin erhielt auch Fälle, bei denen die Bestrahlung nicht alle Urgeschlechtszellen getötet hatte: hier fand eine lokal beschränkte Regeneration der Oogonien statt, und zwar dort, wo überlebende Urgeschlechtszellen gefunden worden waren. Übergangsformen zwischen Keimepithelzellen und Oogonien waren nicht zu finden.

Diese Ergebnisse sind noch keine endgültigen Beweise, aber doch starke Argumente für die Meinung, daß auch zwischen 10 und 15 Tagen das Keim-epithel keine Geschlechtszellen liefern kann.

Für meine cytologische Untersuchung scheint mir dieses wichtig zu sein: die feineren Strukturelemente in der Zelle der Oogonien müssen abgeleitet werden von den feineren Strukturelementen in den Urgeschlechtszellen und nicht von denen in den Keimepithelzellen.

Oogonien und Oocyten unterscheiden sich durch die Tatsache, daß der Oocyt sich nicht mehr mitotisch teilt; es ist aber während der Interphase nicht zu sehen, ob die Eizelle das Vermögen zur Mitose noch besitzt oder schon verloren hat. Es ist jedoch auffallend, daß bei Embryonen von 14—15 Tagen die Kerne der Eizellen eine feinere Struktur erhalten, indem die großen Chromatinhaufen auseinanderfallen in kleinere, welche sich im Zentrum des Kernes konzentrieren rund um einen Nucleolus; dieser Nucleolus verhält sich gegen Farbstoffe wie

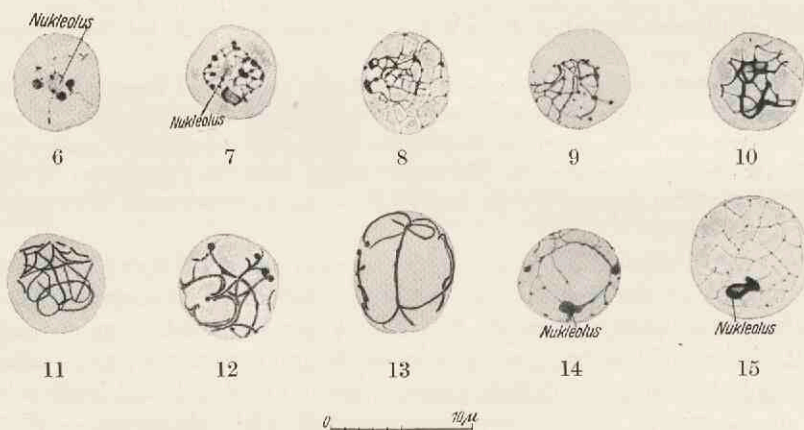


Fig. 6—15. Kernstrukturveränderungen während der extrafollikulären Periode des Oocyten erster Ordnung. — Hämatox. — Safr. — Fig. 6 und 7. Kern: Deutobrock. — Fig. 8. Kern: Leptotän. — Fig. 9 und 10. Kern: Synaptän. — Fig. 11, 12 und 13. Kern: Pachytän. — Fig. 14. Kern: Diplotän. — Fig. 15. Kern: Dictyé.

das Protoplasma (Fig. 6). Außerdem ist die Anzahl der Mitosen in der Cortex in diesem Alter geringer als in den Ovarien jüngerer Embryonen. Ich betrachte daher diese eben beschriebene Veränderung in der Struktur des Kernes als ein Kriterium für das Erreichen des Stadiums des Oocyten (im Anschluß an d'Hollander). —

Im Oocyten erster Ordnung durchläuft der Kern Strukturveränderungen, welche so gesetzmäßig aufeinanderfolgen, daß man sie als Zeitmesser für die Reihenfolge der Prozesse im Protoplasma gebrauchen kann. Die folgende oberflächliche Beschreibung möge hier genügen; nähere Einzelheiten geben d'Hollander (1904) und Sonnenbrodt (1908).

Auf Seite 12 sieht man 10 Oocytenkerne in bestimmter Reihenfolge abgebildet. Bevor ich die Gründe beschreibe, welche mich dazu geführt haben, diese Reihenfolge für richtig zu erachten, gebe ich zunächst eine Beschreibung:

Im Anfang zeigt der Kern wenig Chromatin; es ist zentral in kleinen Stückchen um den Nucleolus angeordnet, von denen sehr feine Drähte zur Kernmembran verlaufen (Fig. 6). Dann nimmt die Masse des Chromatins zu, während allmählich der ganze färbbare Kerninhalt sich von der Kernmembran zurückzieht (Fig. 7). Darauf nimmt das Chromatin weiter in Masse zu und bildet ein Netzwerk von Fäden, welche mit Körperchen bedeckt sind, die oft einen helleren Inhalt haben. Dieses Netzwerk breitet sich so aus, daß es schließlich den ganzen Kern wieder anfüllt (Fig. 8). Die größeren Chromatinhäufen sind inzwischen verschwunden. Das Netzwerk zieht sich zum zweiten Male von der Peripherie zurück und liegt als ein dichtes Knäuel dicker werdender Fäden an einem der Kernpole (Fig. 9 und 10). Der Nucleolus ist verschwunden. In Figur 11 hat das Knäuel sich umgebildet in einen langen glattrandigen Faden, welcher aus schwer zu entwirrenden Schleifen besteht.

In Fig. 12 ist der Faden noch dicker geworden und allmählich in Stücke auseinandergefallen; diese Stücke legen sich zuerst parallel dicht nebeneinander, so daß sie doppelt erscheinen; schließlich ordnen sie sich nach der Grenze des Kernes zu. Dadurch entstehen in dem Zentrum leere Räume (Fig. 13). Die Fäden erhalten knäuelartige Anschwellungen an ihren Enden. Schließlich entsteht (Fig. 14 und 15) durch Längsteilung der Fadenstücke wiederum ein Netzwerk von feineren Fäden, bedeckt mit sehr kleinen Chromatinstückchen. Außerdem besitzt der Kern jetzt wieder ein oder zwei Nucleolen, welche sich (im Gegensatz zu den in den Oogonien beschriebenen) mit Eisenhämatoxylin schwarz und mit Safranin scharf rot färben.

Die Ordnung in dieser Reihe beruht auf folgendem:

1. Die feste Beziehung zwischen der Zahl, in welcher ein bestimmter Kerntypus auftritt, und dem Alter des Ovariums. Diese Beziehung wurde schon von d'Hollander (1904) entdeckt. Er kennzeichnete die Typen der Kernstrukturen mit den Buchstaben a, b, c usw., zwischen denen Übergangsformen zu finden waren. Ein bestimmter Kerntypus erscheint im Ovarium zu einer bestimmten Zeit: erst geringer in Anzahl, dann in seinem Maximum, um sodann wieder zu verschwinden. Wenn nun z. B. der Typus b früher erscheint, auch früher sein Maximum erreicht und verschwindet als der Typus c, dann kann man schließen, daß der Typus b übergeht in Typus c.

Die Reihenfolge der Kerntypen in Fig. 6—15 stimmt überein mit der Reihenfolge, welche d'Hollander auf Grund seiner Beobachtungen aufstellte. Ich kann mich also im folgenden auf die Reihenfolge von d'Hollander hinsichtlich der Kerne stützen.

2. Die topographische Verteilung der Kerntypen im Ovarium. Fig. 16, 17 und 18 geben die Ovarien von zwei Embryonen (11 und 18 Tage alt) und eines Kückens von 6 Tagen im Durchschnitt wieder. Hier sind durch Zeichen die Stellen angedeutet, an denen sich Oogonien und Oocyten in ihren verschiedenen Stadien befinden; die Stadia wurden bestimmt durch die Struktur

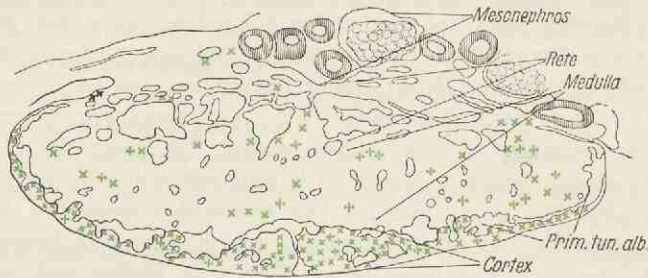


Fig. 16. Ovarium eines Embryos von 11 Tagen im Querschnitt. Cortexbildung in der Mitte weiter gefördert als an den Rändern (grünes \times = Oogonien; grünes \cdot = Oogonien in Mitose, vgl. Fig. 3—5).

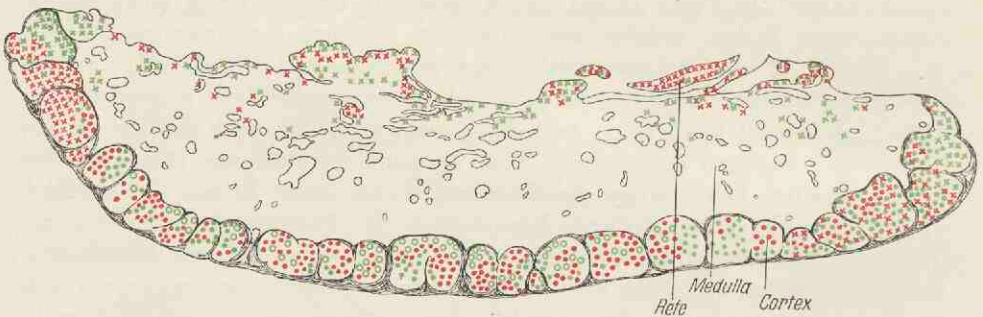


Fig. 17. Ovarium eines Embryos von 18 Tagen im Querschnitt. Cortexstränge, von Bindegewebe umgeben. Rotes \times = Oocyte mit deutobrockem Kern (vgl. Fig. 6). Grüner \bullet = Oocyte mit deutobrockem Kern (ältere Stadien; vgl. Fig. 7). Roter \bullet = Oocyte mit leptotänem Kern (vgl. Fig. 8). Grüner \circ = Oocyte mit synaptänem Kern (vgl. Fig. 9 u. 10). Die Oocyten besitzen einen höheren Entwicklungsgrad, je dichter sie bei der Medianlinie liegen.

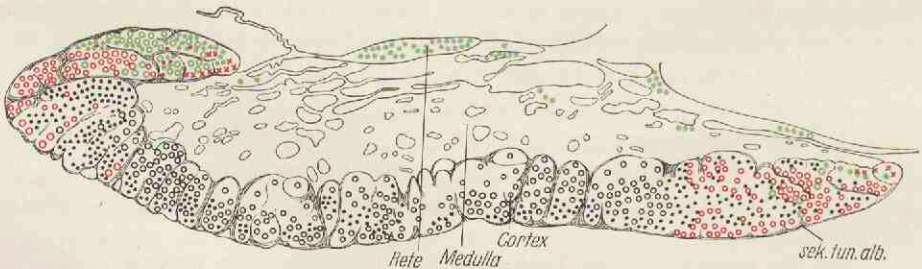


Fig. 18. Ovarium eines Kückens von 6 Tagen im Querschnitt. Bindegewebehüllen der Cortexstränge werden durchbrochen. Roter \circ = Oocyt mit pachytänem Kern (vgl. Fig. 11 und 12). Schwarzer \bullet = Oocyt mit pachytänem Kern (ältere Stadien; vgl. Fig. 13). Schwarzer \circ = Oocyt mit diplotänem und dictyé Kern (vgl. Fig. 14 und 15).

der Kerne. Diese Bilder sind abhängig von der Stelle, an welcher der Durchschnitt durch das Ovarium gemacht wurde: caudal und cranial ist die Cortexbildung immer zurückgeblieben gegenüber der mittleren Zone des Organs und die Eizellen sind weniger differenziert. Deswegen sind die Bilder keine quantitative Untersuchung; aber sie geben die Lagen der Eizellen wieder, welche bis zu einem gewissen Grade kennzeichnend für die Ovarien einer bestimmten Lebenszeit sind, vor allem weil die verschiedenen Altersstufen ziemlich weit auseinanderliegend gewählt wurden.

Man kann aus der Vergleichung dieser drei Stadien folgende Schlüsse ziehen:

1. Die Cortex eines bestimmten Ovariums hat eine sehr verschiedene Zusammenstellung hinsichtlich der Oocyten, da diese Oocyten sich in den verschiedensten Stadien ihrer Differenzierung befinden. Für die Beschreibung der cytologischen Einzelheiten im Protoplasma will ich hier auf die folgenden Punkte weisen:

a) das Alter eines bestimmten Ovariums ist kein brauchbarer Maßstab für die Stufe der Differenzierung, auf welcher die Oocyten sich befinden;

b) es ist möglich, auf einem einzigen Schnitte Oocyten in verschiedenen Entwicklungsstadien nebeneinander zu untersuchen; dies hat den Vorteil, daß alle Oocyten eines Schnittes auf die gleiche Weise behandelt worden sind; damit ist die Basis für ihre Vergleichung gegeben.

2. Die Bildung der Cortex beginnt früher in der mittleren Zone des Ovariums als lateral. Bei einem Embryo von 11 Tagen (Fig. 16) nimmt die Entwicklung langsam von der Mitte zum Rande ab. Also beendigen die Oogonien an den Rändern ihre Teilungsperiode später; und die hieraus entstandenen Oocyten (Fig. 17 und 18) sind in ihrer Entwicklung zurück gegenüber den median gelegenen. Hierbei muß noch darauf hingewiesen werden, daß die Cortex an den Rändern in diesen späteren Stadien sicher nicht dünner ist und auch nicht weniger Eizellen enthält als in der Mitte. Es ergibt sich, daß die Oocyten sich auf einem höheren Differenzierungsgrad befinden müssen, je dichter sie bei der Medianlinie in der Cortex liegen; tatsächlich besitzen — bei der von mir gewählten Reihenfolge — die Oocyten einen höheren Entwicklungsgrad, je dichter sie bei der Medianlinie liegen: also ist die gewählte Reihenfolge die richtige.

3. Auch in der Medulla und in der Rete des Ovariums liegen Eizellen, welche sich im Oogonien-Stadium (Fig. 16) noch ziemlich stark vermehren, im Oocyten-Stadium dagegen weniger entwickelt sind als die Oocyten in der Cortex desselben Ovariums. Sie sind in der Fig. 18 beinahe ganz aus der eigentlichen Medulla verschwunden, werden aber in der Rete noch zurückgefunden bis dicht zu der Stelle, wo das Ovarium in den Mesonephros übergeht. Alle diese Oocyten außerhalb der Cortex gehen zugrunde (Firket 1914). —

Die extrafollikuläre Periode des Oocyten dauert 10—15 Tage und endet 4—6 Tage nach dem Schlüpfen des Kückens. Der Durchmesser des Kerns nimmt zu von 6—12 μ . Während der hierauf folgenden intrafollikulären Periode

wächst der Kern sehr stark bis zu bedeutender Größe; die Strukturveränderungen enden bei den Reifungsteilungen; diese erfolgen, wenn das Huhn ungefähr 6 Monate alt ist. Die große Aktivität des Kernes in dem Oocyten erster Ordnung ist wohl eine lange Vorbereitung für die Reifungsteilungen; sie kommt daher allgemein bei Tieren und Pflanzen vor: so durchläuft der durch v. Winiwarter (1901) ausführlich beschriebene Oocytenkern der Säugetiere Stadia, welche in vieler Hinsicht denen ähneln, welche wir bei Vogelocyten antreffen.

In der folgenden Tabelle sind die Kerntypen während der extrafollikulären Periode der Oogonien und Oocyten bei Vögeln und bei Säugetieren verglichen. Bei der weiteren Beschreibung werden die Kerntypen bezeichnet mit den bekannten Termen, die auch von v. Winiwarter gebraucht wurden. Es stellte sich heraus, daß die Veränderungen im Cytoplasma des extrafollikulären Oocyten eine Einteilung dieses Teiles der Entwicklung in drei Trajekten notwendig machten; diese Trajekte sind in der letzten Kolumne mit Buchstaben angedeutet. Auf diese Weise kann man schon hier das Verhalten des Kernes während der verschiedenen Perioden der Geschehnisse im Cytoplasma übersehen.

Säugetiere	Vögel		
Nach de Winiwarter	Nach d'Hollander	Kernstruktur in den Figuren abgebildet	Einteilung nach Veränderungen im Cytoplasma
Protobrocque	a (Oogonium)	Fig. 3—5	Trajekt A
Deutobrocque	b (Oocyt)	Fig. 6	
Deutobrocque	c	Fig. 7	
Leptotène	d	Fig. 8	
Synaptène	e	Fig. 9	
Synaptène	f	Fig. 10	Trajekt B
Pachytène	g	Fig. 11	
Pachytène	h	Fig. 12 und 13	
Diplotène	i	Fig. 14	Trajekt C
Dietyé	j	Fig. 15	

Spezieller Teil

Die Nomenklatur

Bevor ich mit einer Beschreibung der Formveränderungen der cytoplasmatischen Einschlüsse beginne, ist es notwendig, einige Termen näher zu definieren, weil in der Literatur häufig dieselbe Erscheinung mit verschiedenen Namen belegt wird und umgekehrt.

Centriolen (Centralkörperchen, Centrosomen): Centrosomen, welche während der Interphase kurz vor und nach einer Mitose in der Zelle gefunden werden.

Centrosphäre (Attractionsphere, Archoplasmazone, Corps vitellin de Balbiani, Yolknucleus, Idiosom): eine kleine etwa kugelförmige Verdichtung

im Protoplasma, dicht neben dem Kern gelegen, ein oder mehrere Centriolen enthaltend.

Mitochondrien (Chondriokonten, Pseudochromosomen, Chondriosomen, teilweise auch Chromidien): granuläre oder drahtförmige Körperchen mit einer spezifischen Affinität für Janusgrün. Sie lösen sich in Alkohol oder Essigsäure; werden gut fixiert in Flüssigkeiten mit Chromosmium und sind dann färbbar (jedoch nicht spezifisch) mit Säurefuchsin, Kristallviolett und Eisenhämatoxylin.

Golgi-Körper. (Die zahlreichen anderen Ausdrücke hierfür vergleiche in dem Buch von Hirsch 1939): Körper mit einer nichtspezifischen, aber doch typischen Affinität für Metalle, nach einer besonderen Vorbehandlung. Eine rein chemische oder färberische Definition der Golgi-Körper stößt jedoch noch auf die folgenden Schwierigkeiten:

1. Mit den bekannten „Golgi-Techniken“ ist es in den meisten Zellarten nicht möglich, die Golgi-Körper vollständig getrennt darzustellen von anderen Zellstrukturen; hinzu kommt, daß der chemische Aufbau der Golgi-Körper durch ihren Stoffwechsel fortgesetzt wechselt.

2. Die Körper verändern damit gleichzeitig ihre Form. In der Literatur entstand dadurch eine nicht geringe Verwirrung, daß die verschiedenen Untersucher nur eine der verschiedenen Erscheinungsformen der Golgi-Körper beobachtet und als typisch beschrieben haben. Alle Versuche, eine rein statische Definition dieser Körper zu geben, müssen deswegen fehlschlagen.

Um nun meine Wahl aus dem Überfluß an „Golgi-Termen“, von denen Hirsch in seinem Buche 122 zusammengestellt hat, zu begründen, ist es notwendig, hier schon etwas näher einzugehen auf die Ergebnisse dieser Untersuchung: die hier weiterhin beschriebenen Erscheinungsformen der Golgi-Körper können nach meiner Meinung erklärt werden durch die Phasen-Theorie von Hirsch. Nach dieser Theorie wechseln die Golgi-Körper ihre chemische Zusammenstellung, ihre physikalischen Eigenschaften und damit ihre Form, indem sie einen bestimmten Entwicklungsprozeß durchlaufen, dessen Endresultat ein für die betreffende Zelle spezifisches Produkt ist. Der Ausgangspunkt des Form- und Stoffwechsels ist bei verschiedenen Zellen auffallend ähnlich, das Produkt dagegen verschieden. Bei Eizellen besteht das Produkt in jenen metaplastischen Einschlüssen, welche unter dem Sammelbegriff „Dotter“ zusammengefaßt werden, bei Spermien im Acrosom, bei Drüsen im Sekrete, usw. Hirsch hat die verschiedenen Perioden, welche der Golgi-Körper durchläuft, eingeteilt in drei Abschnitte:

a) Golgi-Präsubstanz: runde oder drahtförmige Körper, welche mit Metallen imprägniert werden können (Os, Silber, Eisen, Kupfer, Gold) und von denen nachgewiesen werden kann, daß aus ihnen durch Bildung einer inneren Vakuole Golgi-Systeme hervorgehen.

b) Golgi-Systeme: entstehen durch Vakuolenbildung in der Präsubstanz; bestehen nach bestimmter Vorbehandlung aus einem Golgi-Externum (einem durchimprägnierten außenliegenden Kugelmantel oder Schalenteil) — und einem Golgi-Internum, welches Metalle nicht mehr adsorbiert und eine allmählich wechselnde chemische Zusammensetzung hat. Die Golgi-Systeme

können als völlig isolierte Systeme im Protoplasma vorkommen oder auch aufeinandergehäuft sein zusammen mit anderen Protoplasteilen; eine solche Anhäufung nennt Hirsch das Golgi-Feld. — An Stelle von einem einzigen System können auch größere Einheiten mehrerer Systeme sich bilden, welche Hirsch Golgi-Polysysteme genannt hat. Die Golgi-Systeme vermindern allmählich die durchimprägnierbare Substanz des Golgi-Externums, während die Masse des Golgi-Internums immer mehr zunimmt. Doch kann von der Substanz des Externums ein „Golgi-Rest“ übrigbleiben, aus welchem eventuell neue Präsubstanz den Mutterboden für neue Golgi-Systeme bilden kann.

c) Das Golgi-Produkt: Es entsteht als ein besonderer chemischer Körper durch den Stoffwechsel im Golgi-Internum.

Bei dieser Produktion eines spezifischen Produktes können auch Stoffwechsellerscheinungen der Mitochondrien und des Plasmas mit behilflich sein.

Die drei angegebenen Perioden werden zusammengefaßt zu einer Golgi-Phase. Es kann vorkommen, daß im Laufe des Lebens einer Zelle nur eine Golgi-Phase abläuft; meist aber sind mehrere Golgi-Phasen hintereinander geschaltet, die sich oft dachziegelartig überdecken können.

„Fett“. (Fatty yolk, Fettdotter): Sammelname für die mit Sudan III färbbaren Substanzen, worunter Kay und Whitehead in Gatenbys Vademecum die folgenden Stoffe verstehen: Fettsäuren und ihre Glyceryl-Ester, Seifen, Sterole und ihre Ester, Phosphatide und Cerebroside.

Osmiophile Stoffe: alle Stoffe, welche sich in gewissen Zeitgrenzen mit OsO_4 schwärzen. Die chemische Zusammensetzung dieser Stoffe kann nicht mit Sicherheit angegeben werden; aber nach Tennent-Gardiner-Smith reagieren vor allem ungesättigte Fettsäuren mit OsO_4 . Nicht alle osmophilen Stoffe sind Golgi-Körper.

Urgeschlechtszelle und Oogonium

Die Cytologie des Hühnereies ist in diesen Stadien schon an fixierten Präparaten untersucht worden (Rubaschkin 1907, Tsachin 1910, v. Berenberg-Gossler 1912, Woodger 1925, Swift 1914—1915, Dantschakoff 1931). Ziel ihrer Untersuchungen war vor allem, den Unterschied zwischen Geschlechtszellen und den umringenden somatischen Zellen festzustellen.

Mein Ziel ist, die Reihenfolge der Strukturveränderungen in der Eizelle aufzudecken und dadurch die Bedeutung dieser Änderungen zu finden. Hierzu wurden die Ergebnisse von verschiedenen Techniken bei fixierten und bei unfixierten Eiern, im vitalen oder postvitalen Zustande verglichen.

Das morphologische Bild dieser Stadien wird beherrscht durch zwei Eigenschaften der Eizelle, welche später fehlen: 1. die amoeboiden Beweglichkeit und 2. das mitotische Vermehrungsvermögen.

Vitalbeobachtungen

Ich beobachtete die lebende Urgeschlechtszelle und ihre Pseudopodien: die in Fig. 19 wiedergegebene Zelle stülpte deutlich ihre Pseudopodien aus und zog sie wieder ein, während an anderen Stellen neue Pseudopodien ent-

standen. Diese Bewegungen verlaufen sehr langsam, da die Eizelle sich bei Zimmertemperatur in einer physiologischen Kochsalzlösung befand. Diese sich bewegendenden Zellen sind zweifellos in einem vitalen Zustand beobachtet worden.

Andere Zellen bewegten sich nicht (ältere Stadien), zeigten aber dieselbe Struktur und Lichtbrechung des Cytoplasmas und bestimmter metaplasmatischer Einschlüsse. Daraus schließe ich, daß auch diese Zellen sich in einem vitalen Zustand befanden.

Vital nenne ich weiterhin die Anfärbungen mit den Farbstoffen Janusgrün und Neutralrot, welche in starken Verdünnungen nicht giftig sind. Postvital dagegen nenne ich die Beobachtung nach Hinzufügung einer zweiprozentigen Lösung von OsO_4 .

Fett. Konopacka (1933) beschreibt, wie schon während der ersten Bebrütungstage Dotter in die Zellen des Embryos eindringt und wie die Eiweißkomponenten dieses Materials direkt verbraucht werden für den Aufbau von Kernen und Cytoplasma, während die Fette, welche im Dotter vorkommen, als große mit Sudan III färbbare Klumpen vorläufig ungebraucht in den Zellen liegenbleiben.

Die Urgeschlechtszellen in jungen Embryonen (bis etwa 12 Tage alt) fallen auf durch ihren Reichtum an orange gefärbten Einschlüssen nach Behandlung mit Formol-Sudan. Dies ist Fett (Fig. 20), welches in dieser Periode des Zellebens als Reservematerial dient und allmählich verbraucht wird. Im Anfang besitzen alle embryonalen Zellen solches Material, welches jedoch in der Regel dort früher verbraucht wird als in den Urgeschlechtszellen (vergl. auch Swift 1914).

Bei vitaler Beobachtung (Fig. 19, 21, 22 und 23) erscheinen diese Fettkörper als gleichmäßig gelbgrün gefärbte, stark lichtbrechende Körper, welche weder Janusgrün noch Neutralrot aufnehmen.

Die Fettkörper kommen in den jüngsten Urgeschlechtszellen (Fig. 19), welche gekennzeichnet sind durch ihre unregelmäßige Form, stets zahlreich vor und wechseln in Größe: Durchmesser maximal ungefähr 4μ . In älteren Zellen nimmt die Zahl und die Größe der Fettkörper allmählich ab (Fig. 22 und 23).

Mitochondrien. Zwischen den Fettkörpern liegen die mit Janusgrün gefärbten Mitochondrien (Fig. 19, 22 und 23): sehr feine, kurze, blaugrüne Fäden. Ihre Oberfläche ist nicht glatt, sondern zeigt eine Reihe kleiner Anschwellungen; dadurch erhält man den Eindruck, als ob sie aus einer Kette von Körnchen zusammengestellt wären. Sie liegen teilweise ganz isoliert, teilweise in engem Verbande mit den Fettkörpern. Man könnte hieraus schließen, daß die Mitochondrien eine Rolle beim Abbau des Fettes spielten; aber ich habe keine weiteren Argumente für diese Auffassung.

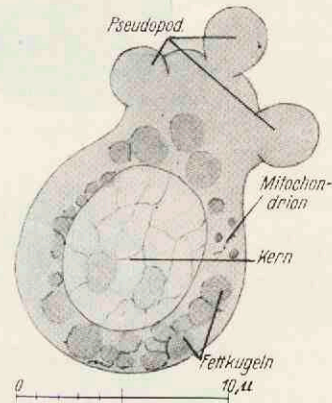


Fig. 19. Vital-Janusgrün. — Urgeschlechtszelle mit Pseudopodien.

Im Zusammenhang mit der Keimbahnfrage beobachteten Rubaschkin (1907) und Tschin (1910), daß die Mitochondrien in den Urgeschlechtszellen stets „körnig“ wären; diese Form sollte ein Kriterium bilden für den Unterschied mit den somatischen Zellen, welche nur stäbchenförmige Mitochondrien besitzen sollen. Da auch die Mitochondrien der Blastomeren körnig sind, so könnte man hierdurch vielleicht nachweisen, daß die Urgeschlechtszellen direkt von den Blastomeren abstammen. Aber schon Dantschakoff (1931) bezweifelt mit Recht, ob die Mitochondrien überhaupt ein brauchbares Kriterium sind und zweitens ob sie in Eizellen immer körnig sind. Meine Vitalbeobachtung unterstützt diesen Zweifel: ein Mitochondrium besteht aus einer kleinen Kette sehr kleiner Körnchen; deswegen

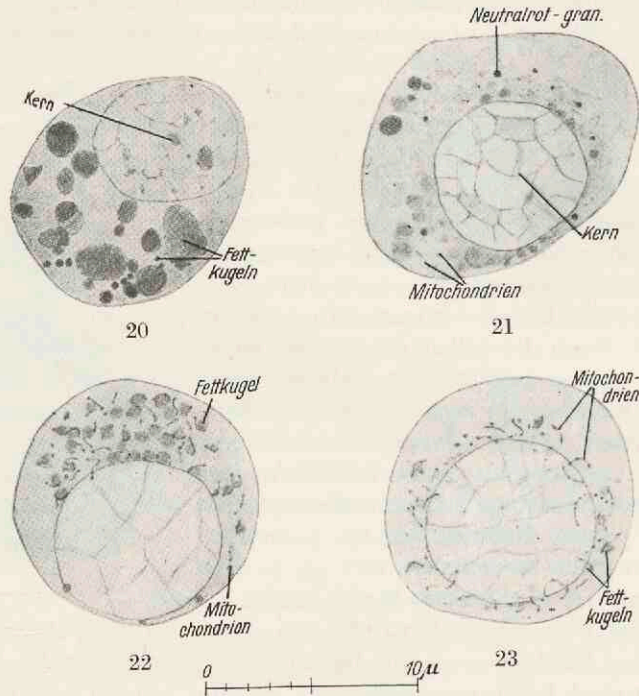


Fig. 20—23. Urgeschlechtszellen. Die Zellen von ungefähr runder Form sind die älteren. Das Fett ist anfänglich reichlich vorhanden, wird aber allmählich aufgezehrt. Die Mitochondrien liegen zwischen den Fettkugeln. Der Kern gehört dem protobrocken Typus an. — Fig. 20. Formol-Sudan. — Fig. 21. Vital-Neutralrot. — Fig. 22 und 23. Vital-Janusgrün.

ist der Unterschied zwischen drahtförmigen und körnigen Mitochondrien nicht durchzuführen. Auch an anderen Objekten haben andere Untersucher (z. B. Hirsch, Ries, Hirsch-Bretschneider, Rinkel, Järvi u. a.) nachgewiesen, daß die Mitochondrien je nach dem Funktionszustande der Zelle ihre Form wechseln.

Neutralrotgranula. In Fig. 21 sieht man eine Eizelle, in welcher einige mit Neutralrot gefärbte Granula zwischen den Fettkörpern liegen. Trotzdem diese Zelle nicht mit Janusgrün behandelt war, sieht man doch die Mitochondrien als eben sichtbare graugrüne Drähtchen. Die mit Neutralrot-Färbung erhaltenen Resultate sind sehr wenig konstant: in einigen Zellen wurden Körnchen

mit Neutralrot angefärbt, in anderen Zellen von der gleichen Entwicklungsstufe dagegen nicht.

Fügt man der Umgebung der vitalen mit Neutralrot gefärbten Zellen eine Lösung von 2% OsO_4 hinzu, so verändert sich das Bild plötzlich: die roten Granula verschwinden, während das Protoplasma, welches ursprünglich nicht angefärbt war, jetzt eine rosa Farbe annimmt; hieraus ergibt sich, daß der rote Farbstoff nicht an fixierbare Granula adsorbiert worden war — und zweitens, daß es sich hier nicht um eine Krinombildung handelt im Sinne von Chlopin, welche charakterisiert ist durch das Auftreten eines Eiweißträgers, der unter Einfluß des eindringenden Neutralrotes sich neu in der Zelle bildet.

Protoplasma und Kerne. Das Protoplasma erscheint in allen unfixierten Eizellen als eine gleichmäßige, graue, sehr durchscheinende Masse. Die Kerne bilden ziemlich deutlich umgrenzte, gegenüber dem Plasma helle Kugeln. In den Kernen ist mit einiger Übung alsbald die charakteristische Struktur zu erkennen: der protobrocke Typus, wie er in Fig. 3 auf Seite 10 wiedergegeben ist.

Nach einem Aufenthalt von 1—2 Stunden in Janusgrün werden die Kernstoffe und das Protoplasma diffus violett. Das Chromatin beginnt sich allmählich stärker zu färben. Dies sind alles postvitale Erscheinungen.

Fixierte Präparate

In Präparaten, welche mit Champy- OsO_4 -Safranin behandelt wurden (Fig. 24 und 25), sind die Fettkörper ganz und gar schwarz gefärbt. Bisweilen

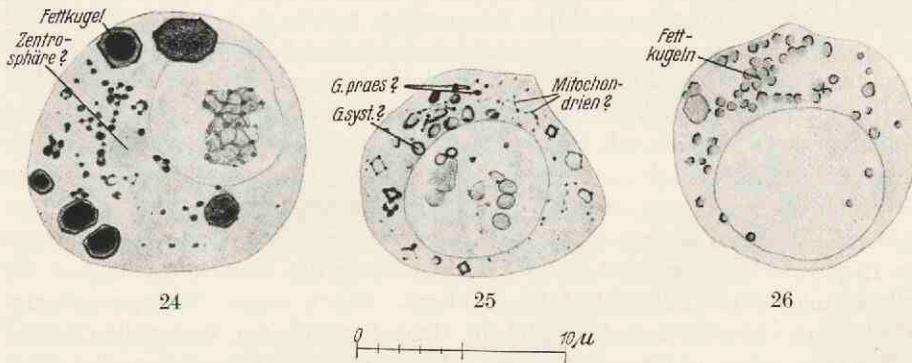


Fig. 24—26. Urgeschlechtszellen mit OsO_4 -Imprägnation. — Fig. 24 und 25. Champy- OsO_4 -Safranin. — Fig. 26. 7 Stunden in OsO_4 , 2% bei 37°C .

trifft man an dem Rande eine hellere Zone: dies macht den Eindruck, als ob sie in einer Vakuole lägen (Fig. 24). In anderen Fällen sind die Körper nicht homogen, sondern zeigen durch eine verschiedene Färbung von schwarz und grau eine kompliziertere Struktur.

Golgi-Körper. In jüngeren Zellen (Fig. 24) liegen zwischen den großen Fettkörpern kleine mit OsO_4 durchimprägnierte Körperchen. Sie sind teilweise

isoliert, teilweise in kleinen Gruppen zusammengefaßt. Ihrer Imprägnation mit OsO_4 zufolge könnten diese Körper eine Golgi-Präsubstanz im Sinne von Hirsch darstellen, falls man nachweisen kann, daß diese imprägnierten Körper durch Bildung einer inneren Vakuole in Golgi-Systeme übergehen. Und in der Tat findet man in älteren Zellen (Fig. 25) Körper, welche aufgebaut sind aus einem zentral liegenden, hellen, gelb-grau gefärbten Teile, um welchen ein mehr oder weniger unregelmäßiger schwarzer Rand vorkommt, welcher also durchimprägniert ist mit OsO_4 . Solche Körper wären nach der Definition von Hirsch als Golgi-Systeme anzusprechen, wenn man nachweisen kann, daß aus ihnen bestimmte Produkte hervorgehen.

Fig. 26 gibt eine nicht fixierte Eizelle wieder, welche während 7 Stunden in einer 2 % Lösung von OsO_4 bei 37°C gelegen hat. Sie enthält einige kleine, grünelbe Körper, welche alle an ihrer Oberfläche eine schwarze Kappe einer Substanz zeigen, welche mit OsO_4 durchimprägniert ist; andere Körperchen zeigen einen geschlossenen Mantel dieser osmiophilen Substanz. Diese Körper sind einerseits identisch mit den soeben beschriebenen vermutlichen Golgi-Systemen, welche mit Champy- OsO_4 behandelt waren (vgl. z. B. Fig. 26 mit Fig. 25); die Gleichheit ergibt sich aus ihrer Form und ihrer Verteilung in der Zelle und ihrem Verhalten gegenüber OsO_4 . Andererseits sind diese Körper auch identisch mit jenen gelbgrün gefärbten Körperchen, welche in der lebenden Zelle zu sehen sind (vergl. z. B. Fig. 26 mit Fig. 22); die Gleichheit ergibt sich aus ihrer Verteilung, ihrer Zahl, ihrer Größe und ihrer eigentümlichen Lichtbrechung.

Zur Erklärung der Struktur solcher osmiophiler Gebilde in den Urgeschlechtszellen gibt es meiner Meinung nach zwei Möglichkeiten:

1. Die kleineren osmiophilen Körperchen, welche u. a. in Fig. 24 und 25 vorkommen, könnten *ausnahmslos* entstanden sein durch Abbau der großen Fettkörper und demnach nicht zu den Golgi-Körpern gehören. Daß ein solcher Abbau überhaupt besteht, ergibt sich aus den folgenden Tatsachen: a) auch die kleineren Körperchen färben sich mit Sudan III (Fig. 20); sie bestehen also ebenso wie die größeren Körperchen aus Fett; b) in den älteren Urgeschlechtszellen nehmen die größeren Fettkörper an Zahl ab, während gleichzeitig und in steigendem Maße die kleineren Körper an Anzahl zunehmen; c) gegen Ende des Stadiums der Urgeschlechtszellen sind alle Fettkörper, auch die kleineren, ganz aus der Zelle verschwunden, also jedenfalls abgebaut. Durch diesen Abbauprozess wird jedoch (nach Champy- OsO_4 -Safranin) die Doppelstruktur der osmiophilen Körper (z. B. in Fig. 25) nicht genügend erklärt. Man müßte dafür annehmen, daß durch den Abbau das Fett in dem Zentrum eines Körpers so verändert in seiner chemischen Zusammensetzung, daß das Vermögen zur Adsorption und Reduktion der OsO_4 verlorengeht.

2. Die zweite Möglichkeit ist diese: die kleineren osmiophilen Kugeln in der Fig. 24 und 25 könnten (wenigstens zum großen Teile) wirkliche Golgi-Körper sein, welche einen bestimmten Entwicklungsprozeß durchlaufen: von einem durchimprägnierten Stadium der Golgi-Präsubstanz über Golgi-Systeme bis zur Bildung eines Produktes; dieses Produkt müßte dann auf Grund der Reaktion mit Sudan III aus Fett bestehen.

Falls beide Möglichkeiten hier verwirklicht sind, würden sich also gleichzeitig zwei entgegengesetzt verlaufende Prozesse in der Eizelle abspielen: erstens der Abbauprozess und zweitens ein Fettaufbau mit Hilfe von Golgi-Körpern. Für einen solchen Aufbauprozess spricht, daß man in den jüngsten Urgeschlechtszellen stets eine große Anzahl sehr kleiner durchimprägnierter osmiophiler Granula findet, in älteren Zellen daneben größere typische Systeme mit einer Doppelstruktur, so daß man aus dieser Reihenfolge in der Zeit den berechtigten Schluß ziehen kann, daß hier Golgi-Präsubstanzen in Golgi-Systeme übergehen. Jedoch das Fehlen einer selektiven Technik für Golgi-Körper und die Anwesenheit von osmiophilen Fettkörpern mitten im Abbauprozess machen die Beurteilung der osmiophilen Körper in diesem Stadium sehr schwer. Deswegen ist es mir nicht möglich zu beweisen, daß die wahrgenommenen kleinen osmiophilen Körper wirklich Golgi-Körper sind; darum bleibt der vermutete Aufbauprozess von Fett vorläufig noch eine Hypothese.

Neben diesen von mir soeben beschriebenen Körpern sind sicher auch in diesem Stadium noch andere und unzweideutige Golgi-Körper in der Eizelle vorhanden:

v. Berenberg-Gossler (1912) fand in den Urgeschlechtszellen von Embryonen am dritten und vierten Tage der Bebrütung mit der Arsen-Silbertechnik einen „Netzapparat“: er besteht aus einer kleinen Anhäufung durcheinanderliegender kurzer Fäden, dicht bei dem Kern, dort wo der Abstand zwischen Kernmembran und Zellwand am größten ist. — Und Dantschakoff (1931a), welche die gewöhnliche Technik von Kolatschew anwandte, beschreibt den „Golgi-Apparat“ in sehr jungen Urgeschlechtszellen als ein „labiles Gebilde“; entweder bestehend aus Körnern und „Schlingen“, welche in der Zelle verteilt sind, oder in Form einer Anhäufung, welche wohl mit dem „Netzapparat“ von v. Berenberg-Gossler übereinstimmt. — Woodger (1925) arbeitete mit Silber-Imprägnation; er hatte Schwierigkeiten bei dem Auffinden deutlich umschriebener Golgi-Strukturen bei den jungen Urgeschlechtszellen.

Der, durch die beiden ersten Autoren beschriebene, „Netzapparat“ kann nicht entstanden sein als eine Folge des Fettabbauprozesses. Eine solche Form der Golgi-Körper wurde auch von mir gefunden in etwas älteren Stadien; sie diente als Ausgangspunkt für die gleich näher zu beschreibende Reihe von Formveränderungen der Golgi-Körper in den Oogonien und Oocyten.

Centrosphäre. Schließlich wurde durch die Untersucher Swift (1914), Dantschakoff (1931a) u. a. eine ziemlich große Centrosphäre als ein charakteristischer Zellkomponent für die Urgeschlechtszellen beschrieben. Ich habe von Embryonen, welche jünger sind als 14 Tage, keine brauchbaren Champy-Fuchsin-Cresylblau-Präparate. In meinen Champy-OsO₄-Safranin-Präparaten konnte ich eine Centrosphäre nicht mit Sicherheit sehen, teils weil sich die Technik hierfür nicht eignet, teils weil die große Menge von Fettkörpern störend wirkt. Die Zelle der Fig. 24 enthält jedoch eine runde hellrot gefärbte Plasmaverdichtung, welche wahrscheinlich eine Centrosphäre ist, in welcher aber keine Centriolen gefärbt sind. In vitalgefärbten Zellen habe ich die Centrosphäre nicht gesehen.

Mitose. In Fig. 27 und 28 sieht man einige Oogonien in mitotischer Teilung. In Champy-Fuchsin-Cresylblau-Präparaten (Fig. 27) erscheinen rot

gefärbte Fäden und Körner, welche mit den **Mitochondrien** übereinstimmen, die in Fig. 22 und 23 mit Janusgrün gefärbt sind. Sie liegen zuerst in einer ringförmigen Zone rund um die Chromosomen und werden später mehr oder weniger gleichmäßig auf beide Tochterzellen verteilt (Dictyokinese). In den Champy-OsO₄-Safranin-Präparaten (Fig. 28) sind die oben beschriebenen osmiophilen Gebilde auch während der Mitose der ersten Oogonien noch stets anwesend.

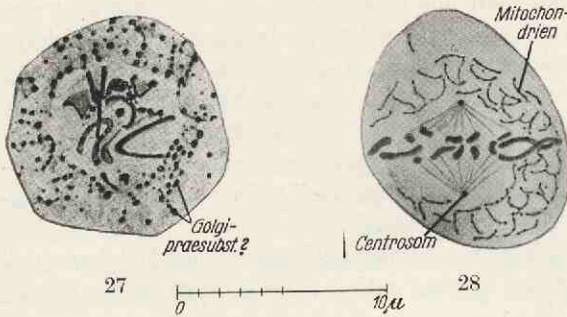


Fig. 27 und 28. Oogonien während der Mitose. Fig. 27. Champy - Fuchsin - Cresylblau. — Verteilung der Mitochondrien auf beide Tochterzellen, während der Mitose der Oogonien. — Fig. 28. Champy-OsO₄-Safranin. — Verteilung der osmiophilen Körper.

In älteren Oogonien ist das Fett größtenteils verbraucht; die Mitochondrien haben sich nun rund um die Centrosphäre gruppiert (Swift). Zwischen einem Oogonium und den jüngsten Oocyten besteht hinsichtlich der Plasmastrukturen kein besonderer Unterschied.

Die Urgeschlechtszelle hat, nachdem sie die regelmäßige ovale bis runde Form erreicht hat, einen Durchmesser von 12—14 μ , gemessen an der lebenden Zelle. Der Durchmesser des Kernes beträgt 7—9 μ . Die Oogonien sind in der Regel etwas kleiner, was wahrscheinlich zusammenhängt mit ihrer mitotischen Teilung.

Der Oocyt erster Ordnung

Die cytoplasmatischen Einzelheiten sind bisher nicht oder nur oberflächlich untersucht: besonders über die Golgi-Körper findet man nur wenige Angaben, z. B. daß diese Körper bei den extrafollikulären Oocyten gering an Zahl sind und einen wenig entwickelten „Golgi-Apparat“ bilden dicht bei dem Kern.

Das Stadium der Oocyten ist gekennzeichnet durch zwei neue und wichtige Eigenschaften der Eizelle:

1. Die Vorbereitungen zur Reifungsteilung, die sich ausdrücken in einer ständigen Veränderung der Kernstruktur;
2. Wachstum bis zu außerordentlicher Größe sowohl der Zelle als auch des Kernes. Diese Größenzunahme geht Hand in Hand mit einer starken Bildung von Dotter. Kurz nach dem Beginn dieses Wachstums- und Dotterbildungs-Prozesses werden die Eier durch Follikelzellen umgeben.

Ich beschreibe hier zunächst die extrafollikuläre Periode des Oocyten, der ungefähr 15 Tage dauert und nur einen kleinen Teil der ganzen Wachstumsperiode bildet, welche total wenigstens 6 Monate dauert.

Ordnet man die Oocyten nach der Reihenfolge der Veränderungen ihrer Kernstruktur, dann ergibt sich, daß diese kurze Periode der Oogenese nach den Veränderungen im Cytoplasma in drei Trajekte eingeteilt werden kann.

Trajekt A

Die Kerne verändern während dieses Trajektes A von dem deutobrocken über das leptotäne zu dem synaptänen Stadium (Fig. 6—9, S. 12).

Vitalbeobachtung (Fig. 29 und 30). Es ergibt sich, daß der Dotter nun ganz abgebaut ist: es findet sich keine Spur mehr von den Fettkörpern; dasselbe zeigt sich nach der Formol-Sudan-Technik. — Die Mitochondrien haben sich an der Seite des Kernes angehäuft, dort wo die Zone des Cytoplasmas am breitesten ist. Auf diese Weise entsteht ein halbmond- oder kugelförmiges Ganzes, welches ich weiterhin die Mitochondrienkappe nennen werde. In

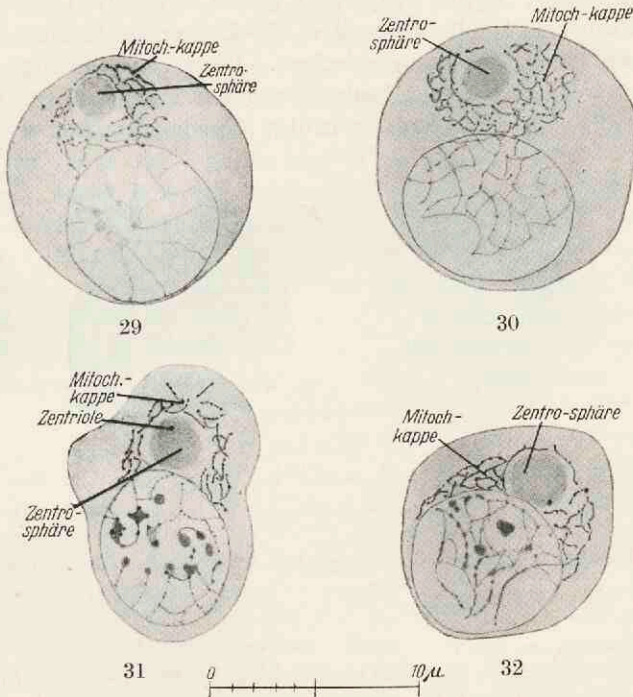


Fig. 29—32. Oocyten erster Ordnung in Trajekt A der extrafollikulären Periode. — Fig. 29 und 30. Vital-Janusgrün. — Kern: deutobrock (Fig. 29), synaptän (Fig. 30). In den Oocyten haben die Mitochondrien sich in Form einer Kappe bei dem Kern angeordnet, rund um die Centrosphäre. Das Fett ist verschwunden. — Fig. 31. Champy-Fuchsin-Cresylblau. — Kern: deutobrock. Mitochondrienkappe rund um die Centrosphäre. — Fig. 32. Champy-Fuchsin-Cresylblau. — Kern: synaptän.

den meisten Fällen liegt der konkave Rand dieser Kappe an der Kernmembran; aber es kommt auch vor, daß diese Kappe um 180° gedreht ist (Fig. 30). Vielleicht ist diese Umdrehung künstlich hervorgerufen durch die Behandlung, was darauf hinweisen würde, daß die Mitochondrienkappe ein mehr oder weniger zusammenhängendes Ganzes bildet. Im Inneren dieser Kappe liegt ein rundlicher Hohlraum, in welchem eine gewisse Protoplasmaverdichtung

zu sehen ist; diese Protoplasmaverdichtung entspricht deutlich der in Fig. 31 gezeichneten Centrosphäre. Die Centrosphäre färbt sich weder mit Neutralrot noch mit Janusgrün.

Die Kernstruktur in der lebenden Zelle unterscheidet sich in den groben Zügen nicht von der Struktur in fixierten Zellen; hieraus ergibt sich, daß in dieser Hinsicht die Struktur kein Kunstprodukt ist.

Fixierte Präparate. Mit der Technik Champy-Fuchsin-Cresylblau (Fig. 31 und 32) findet man die in der lebenden Zelle wahrgenommenen Strukturen unverändert wieder.

Golgi-Körper. In den Präparaten nach Champy-OsO₄-Safranin (Fig. 33 und 34) fällt ein osmiophiles netzartiges Gebilde von sehr feinen Fäden auf, welche hie und da Anschwellungen zeigen. Dieses Gebilde liegt deutlich an dem Orte, auf welchem bei Vitalbeobachtung und nach der Technik Champy-Fuchsin-Cresylblau die Centrosphäre in der Mitochondrienkappe zu sehen ist.

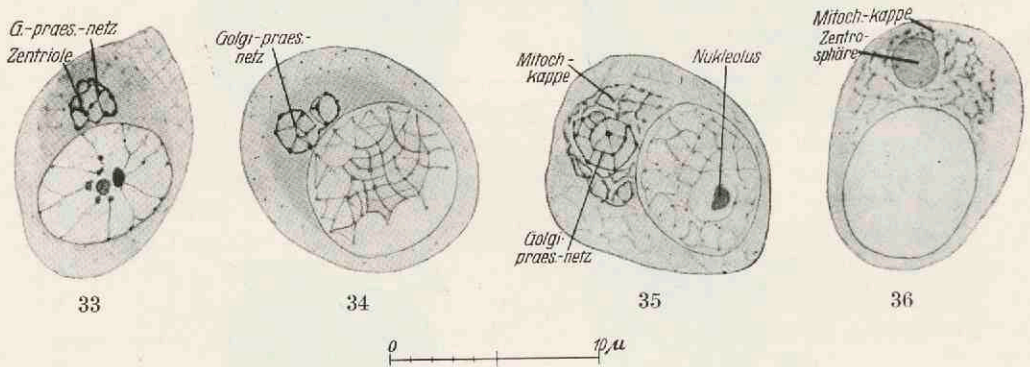


Fig. 33—36. Oocyten erster Ordnung in Trajekt A der extrafollikulären Periode. — Fig. 33. Champy-OsO₄-Safranin. — Kern: deutobrock. Im osmiophilen Netz liegt eine Centriole. — Fig. 34. Champy-OsO₄-Safranin. — Kern: Synaptän. — Fig. 35. Champy-OsO₄-Fuchsin. — Kern: leptotän. Das osmiophile Netz nimmt die Stelle der Centrosphäre ein. — Fig. 36. 7 Stunden OsO₄-Reaktion bei 37° C. — Keine Spur von Golgi-Körpern.

Diese Kappe ist nach Behandlung mit Champy-OsO₄-Safranin noch eben sichtbar als eine dunkelbraune, gleichmäßige Masse, in welcher die einzelnen Mitochondrien jedoch nicht zu unterscheiden sind.

Auch in den Präparaten nach Champy-OsO₄-Fuchsin (Fig. 35), in denen die Mitochondrien deutlich gefärbt sind, ergibt sich, daß das osmiophile Netz stets die Stelle der Centrosphäre einnimmt. Es ist mir auch nicht geglückt, in dieser Periode neben dem Netzwerk eine besondere Centrosphäre zu beobachten; aber in dem Netz konnte ich ein Centriol finden (Fig. 33), das mit Safranin rot gefärbt ist. Dieser Befund weist darauf hin, daß die Centrosphäre von dem schwarzen Netzwerk umgeben ist.

In Fig. 36 ist die Eizelle ohne vorhergehende Fixation 7 Stunden lang in einer 2% Lösung von OsO₄ bei 37° C gewesen. Die Centrosphäre und die

Mitochondrienkappe sind nur schwach sichtbar und jedenfalls nicht osmiophil. Merkwürdigerweise fehlt das osmiophile Netzwerk nach dieser Behandlung, selbst wenn ich sie 10 Tage lang fortsetzte. Dagegen ist nach vorheriger Fixation dieses Netzwerk schon nach drei Tagen Osmierung tief schwarz gefärbt.

Was bedeutet nun das osmiophile Netzwerk? Ich habe es in jüngeren Stadien nicht finden können. Doch möchte ich annehmen, daß es dort schon vorhanden war, weil von Berenberg-Gossler (1912) und später Dantschakoff (1931) ein ähnliches Netzwerk schon in sehr jungen Urgeschlechtszellen wahrgenommen haben. Auch sie stellten die topographische Verbindung mit der Centrosphäre fest.

Die Erscheinung des osmiophilen Netzwerkes kann zwei Bedeutungen haben:

1. Das Netzwerk kann eine Anhäufung von Golgi-Systemen darstellen, etwa in dem Sinne, wie Hirsch (1939) während der Spermiogenese und in mehreren anderen Zellen ein Polysystem beschrieben hat. In diesem Falle würde man vor allem das Golgi-Externum als ein schwarzes Netzwerk sehen, während in den Maschen dieses Netzes die Golgi-Interna liegen würden, welche kein OsO_4 adsorbieren. Es würde dann die Centrosphäre als Golgi-Internum funktionieren. Diese Centrosphäre jedoch macht weder bei Vitalbeobachtung noch nach Fixation und Färbung den Eindruck einer Anhäufung von mehr oder weniger selbständigen Körpern; sie ist stets ziemlich homogen konstruiert.

2. Die zweite Möglichkeit ist diese: das osmiophile Netzwerk besteht aus Fäden und runden Körperchen von Golgi-Präsubstanz. Diese Körper würden dann in einem engen topographischen Verbands mit der Centrosphäre liegen. Ein Beweis für diese Vermutung ist nur dadurch zu erbringen, daß man nachweist, daß aus diesen vermutlichen Präsubstanzen sich Golgi-Systeme entwickeln. Ich werde dieser Frage sogleich im Trajekt B nachgehen.

Trajekt B

Die Kerne durchlaufen während des Trajektes B das pachytäne und das diplotäne Stadium (Fig. 11—14, Seite 12).

Vitalbeobachtung (Fig. 37). Es zeigen sich neue Körper in dem Zellplasma: mehrere kleine grüngelbe Kugeln von $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$ μ Durchmesser; sie liegen meistens zu einem, seltener zu mehreren Haufen vereinigt. Sie geben mit Sudan III eine deutliche Fettreaktion (Fig. 41). Die neuen Körper liegen nicht an einer bestimmten Stelle in der Zelle, aber doch meistens in der Nähe der Centrosphäre. Wenn man ältere Stadien beobachtet, so sieht man, daß die Fettkörper bis zu 1 μ Durchmesser gewachsen sind.

Fixierte Präparate. Nach Champy-Fuchsin-Cresylblau (Fig. 38), bei welcher Technik fettlösende Stoffe gebraucht werden, erscheinen regelmäßig mehrere leere Flecke in der Nähe der Centrosphäre; diese sind zweifellos entstanden durch Auflösung der vitalbeobachteten Fettkörper. Sie sind in den Abbildungen angegeben mit X. Die Mitochondrienkappe und die Centrosphäre sind seit dem Trajekt A nicht verändert.

Golgi-Körper. Nach Champy- OsO_4 -Safranin erscheint wiederum ein osmiophiles Netzwerk. Es stimmt scheinbar überein mit dem Netzwerk, welches

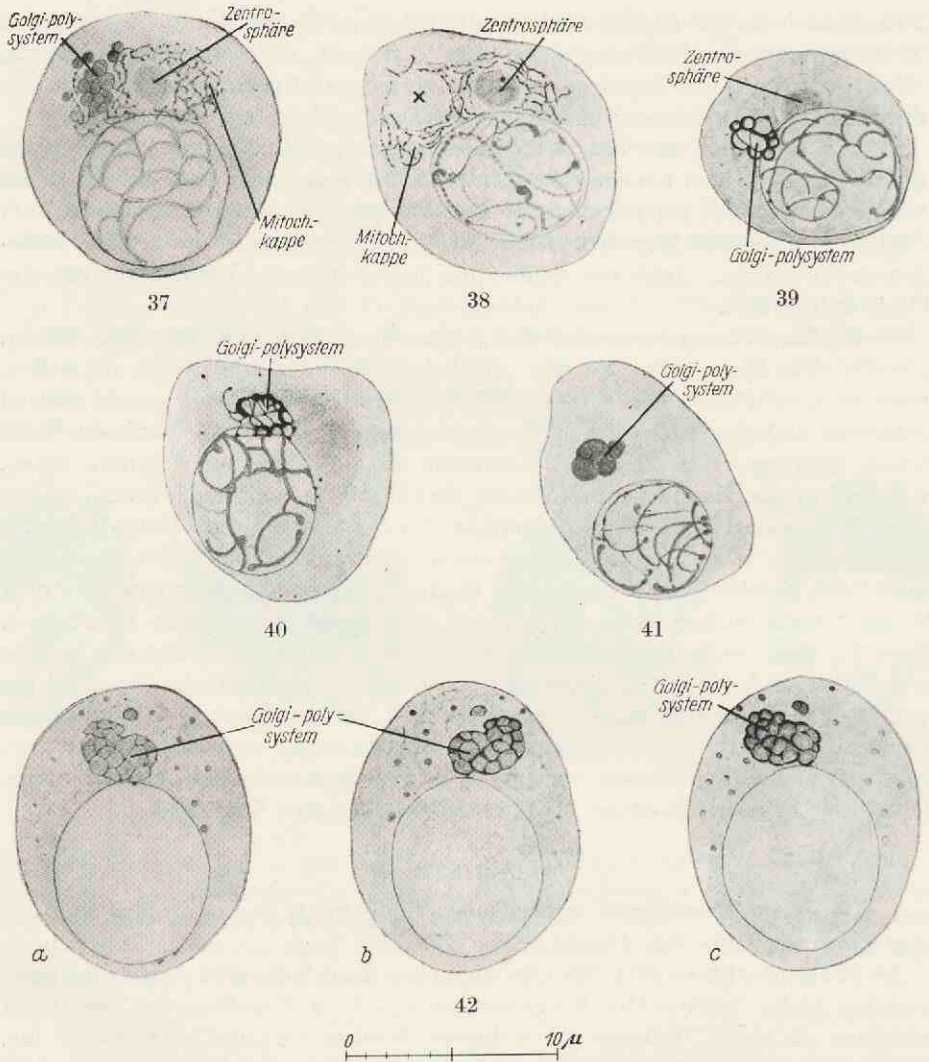


Fig. 37—42. Oocyten erster Ordnung in Trajekt B der extrafollikulären Periode. — Fig. 37. Vital-Janusgrün. — Kern: pachytän. Das Golgi-Polysystem wächst. — Fig. 38. Champy-Fuchsin-Cresylblau. — Kern: pachytän. Ein leerer Fleck (×), entstanden durch Auflösung des Golgi-Polysystems liegt neben der Centrosphäre in der Mitochondrienkappe. — Fig. 39. Champy-OsO₄-Safranin. — Kern: pachytän. Ein osmiophiles Netz (= Externa des Golgi-Polysystems) liegt neben der Centrosphäre. — Fig. 40. Champy-OsO₄-Safranin. — Kern: pachytän. Die Externa der Golgi-Systeme werden hier und da sehr dünn: Übergang von Systemen in Produkte. — Fig. 41. Formol-Sudan. — Kern: pachytän. Das Golgi-Polysystem zeigt Sudan-Reaktion: die Golgi-Interna bestehen aus Fett. — Fig. 42. Die Abbildungen *a*, *b* und *c* zeigen dasselbe Golgi-Polysystem nach 15 Minuten, 12 Stunden und 96 Stunden OsO₄ 2% Behandlung bei 37° C. Die Externa der Golgi-Systeme schwärzen sich nach längerer Zeit, auch ohne vorhergehende Fixierung.

im Trajekt A beschrieben wurde; es liegt aber nicht länger im Zentrum der Mitochondrienkappe, so daß nun auch die Centrosphäre zum Vorschein kommt (Fig. 39). Hiermit wird also bewiesen, daß die ebengenannte erste Möglichkeit: die Centrosphäre sei gleich einer Menge von Golgi-Interna, nicht richtig sein kann.

Jetzt ist jedoch ein neuer Bestandteil in der Zelle aufgetreten, welcher vielleicht als Golgi-Internum betrachtet werden könnte: die vital sichtbaren Fettkügelchen. Die folgenden Argumente sprechen für die Identität dieser vital sichtbaren Fettkügelchen mit den Golgi-Interna:

1. Nach Champy-OsO₄-Safranin ist außer dem osmiophilen Netzwerk nichts zu finden, was auch nur einigermaßen übereinstimmt mit den vital sichtbaren Fettkügelchen, auch keine leeren Flecke, in denen die Kügelchen gelegen haben könnten, bevor sie durch die Präparation aufgelöst wurden. Dagegen findet man wohl helle Stellen einer offenbar aufgelösten Substanz in dem osmiophilen Netzwerk.

2. Es besteht eine auffallende Übereinstimmung zwischen dem Netzwerk und den Fettkügelchen hinsichtlich ihres Platzes in der Zelle und hinsichtlich ihres Baues; man vergleiche hierzu Fig. 37, 38 und 39.

3. Die Fettkügelchen sind an ihrer Oberfläche stark osmiophil. In Fig. 42, Abb. a, b und c sieht man drei Zeichnungen von ein und derselben Eizelle: diese Zelle hatte ohne vorhergehende Fixation 15 Minuten, 12 Stunden und 96 Stunden in einer 2 % Lösung von OsO₄ bei 37° C gelegen: es zeigt sich hier die langsame Imprägnation der Oberfläche der Kügelchen, während das Zentrum jedes Kügelchens nur sehr wenig gefärbt ist: selbst nach 14 Tagen zeigte es nur eine gelbbraune Farbe.

Aus diesen drei Beobachtungen schließe ich, daß der Zusammenhang zwischen dem osmiophilen Netzwerk und den Fettkügelchen so erklärt werden muß: in dem Trajekt B befindet sich neben der Centrosphäre ein Golgi-Polysystem, welches aus einzelnen individuellen Golgi-Systemen zusammengestellt ist. Jedes Golgi-System ist aufgebaut aus zwei Komponenten: aus einem fetthaltigen, aber nicht osmiophilen und vital sichtbaren Golgi-Internum — und aus einem osmiophilen, vital unsichtbaren Golgi-Externum. Allmählich geht jene Substanz, welche das Golgi-Externum bildet, in der Masse zurück (Fig. 40). Der Zusammenhang wäre demnach folgendermaßen: in einer durchimprägnierten Golgi-Präsubstanz entwickeln sich Vakuolen als Golgi-Interna, in welchen allmählich Fett aufgebaut wird.

Trajekt C

Während dieses Trajektes C gehören die Kerne alle zum Typus „Dictyö“ (Fig. 15, Seite 12).

Der Oocyt ist während der ersten beiden Trajekte A und B nicht oder nur ganz gering gewachsen: der Durchmesser der lebenden Zelle beträgt 11 bis 14 μ , der Durchmesser des Kernes 7—8 μ . In dem dritten Trajekt C beginnt die eigentliche Wachstumsperiode des Oocyten: der Durchmesser nimmt zu von ungefähr 12—24 μ , der Kern von etwa 8—12 μ . Das Wachstum äußert sich außerdem in starken Veränderungen der Strukturen des Cytoplasmas.

Vitalbeobachtung. Es ergibt sich: die Golgi-Systeme liegen anfänglich noch zu einem Haufen zusammen und bilden ein Polysystem (Fig. 43); später verbreiten sie sich über die Zelle (Fig. 49), wobei sie bedeutend an Größe zunehmen bis zu $2\ \mu$ Durchmesser.

Fixierte Präparate. Nach Champy-Fuchsin-Cresylblau (Fig. 44 und 48) sind die Golgi-Systeme aufgelöst. Die mit einem X gezeichneten Stellen deuten an, wo sie gelegen haben. Die Anzahl der Mitochondrien wächst jetzt stark; sie bleiben in Form einer ziemlich großen Kappe gegen den Kern liegen. Die Centrosphäre ist noch stets vorhanden (Fig. 44); sie wächst noch einigermaßen, verändert aber offenbar ihre Struktur nicht. Gelegentlich findet man mehrere kleinere Centrosphären in einer Zelle liegen. Die Nucleolen in den Kernen

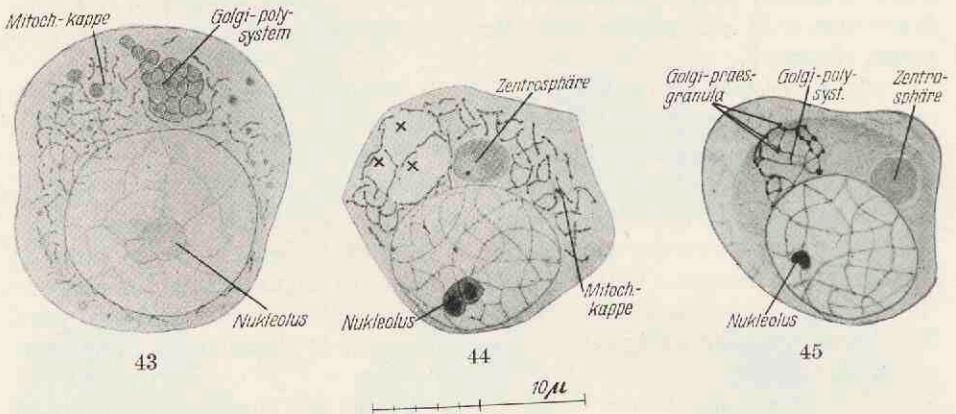


Fig. 43—45. Oocyten erster Ordnung der extrafollikulären Periode in Trajekt B und C. — Fig. 43. Vital-Janusgrün. — Kern: dictyé. Trajekt C. Die Systeme verlassen das Polysystem und gehen über in Produkte. — Fig. 44. Champy-Fuchsin-Cresylblau. — Kern: dictyé. Trajekt C. Der leere Fleck (X) des Polysystems liegt neben der Centrosphäre. — Fig. 45. Champy-OsO₄-Safranin. — Kern: diplotän. Trajekt B. Das Polysystem liegt neben der Centrosphäre. Auf den sehr dünnen Resten der Externa erscheinen kleine Anschwellungen: Präsubstanzen der 2. Golgi-Phase.

wachsen schnell: von 1 bis zu $3\ \mu$ Durchmesser. Sie sind auch vital sichtbar; nach Champy-Fuchsin-Cresylblau zeigen sie einen eigentümlichen und komplizierten Bau (Fig. 48).

Golgi-Körper. In Präparaten nach Champy-OsO₄-Safranin zeigen sich zwei verschiedene Erscheinungen von osmiophilen Gebilden: 1. entweder das in dem Trajekt B beschriebene Polysystem; es ist jedoch seitdem größer geworden. 2. In den meisten Zellen dieser Phase finden wir jedoch etwas anderes: auf den recht dünn gewordenen Fäden des osmiophilen Netzwerkes (Golgi-Externum) erscheinen feine schwarze Granula (Fig. 45), welche stets zahlreicher und größer werden, während gleichzeitig das eigentliche Netzwerk in Stücke auseinanderfällt, die sich in der Zelle verbreiten (Fig. 46). Die Menge osmiophiler Substanz in der Zelle nimmt dabei beträchtlich zu. In Champy-OsO₄-Fuchsin (Fig. 47) sieht man dasselbe, während gleichzeitig die Mitochondrienkappe gefärbt ist.

Die Erklärung für diese beiden Erscheinungen ist hierin zu suchen: es verlaufen hier gleichzeitig zwei verschiedene Prozesse:

1. Die Golgi-Systeme lösen sich während dieses Trajektes C aus dem Polysystem und verbreiten sich durch die Zelle; während dieser Wanderung geht

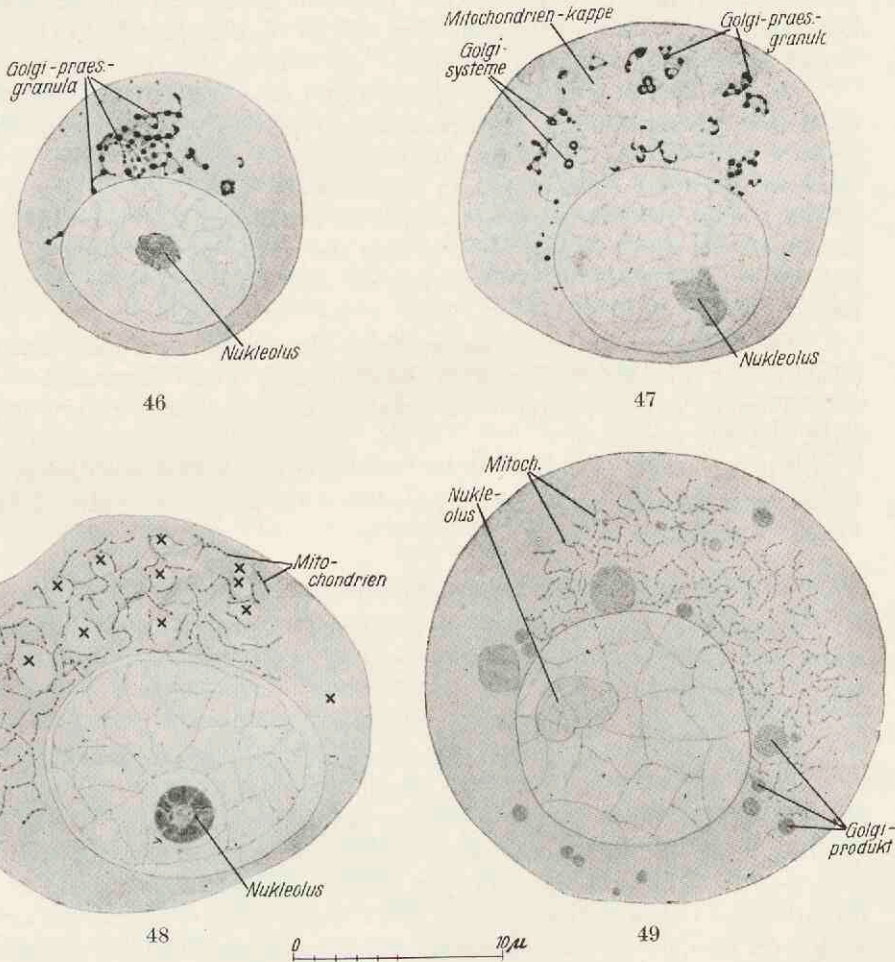


Fig. 46—49. Oocyten erster Ordnung im Trajekt C der extrafollikulären Periode. — Fig. 46. Champy-OsO₄-Safranin. — Kern: dictyé. Die Präsubstanzen der zweiten Phase vermehren sich mittels Durchschnürung. — Fig. 47. Champy-OsO₄-Fuchsin. — Kern: dictyé. Präsubstanzen der zweiten Phase zwischen den Mitochondrien; sie zeigen hier und da eine kleine Vakuole: die ersten Systeme der zweiten Golgiphase. — Fig. 48. Champy-Fuchsin-Cresylblau. — Kern: dictyé. Zwischen den Mitochondrien sieht man leere Flecke (x) an den Stellen, wo die Golgi-Produkte der ersten Phase lagen, bevor sie aufgelöst wurden. — Fig. 49. Vital-Janusgrün. — Kern: dictyé. Die Zelle ist stark gewachsen. Die Mitochondrien haben sich stark vermehrt. Das Polysystem der ersten Golgiphase ist zerfallen. Die Systeme sind übergegangen in Produkte der 1. Phase, welche als große Fettkugeln in der Zelle zerstreut liegen.

ihr Internum über in je ein Golgi-Produkt, welches schließlich kein Golgi-Externum mehr besitzt und dadurch in Champy-OsO₄-Safranin nicht mehr mit einem schwarzen Ring umgeben ist. Die aus den Golgi-Systemen entstandenen Produkte sind die Fettkügelchen, welche in der lebenden Zelle beschrieben worden sind (Fig. 49). Damit ist also eine erste Golgi-Phase (im Sinne der Definition von Hirsch 1939) abgelaufen, welche die Perioden: Präsubstanz → Golgi-System → Produkt umfaßt.

2. Die Reste des Golgi-Externums eines jeden Golgi-Systems besitzen das Vermögen, neue Präsubstanz zu bilden, welche im Verfolge der weiteren Entwicklung aufs Neue in Golgi-Systeme übergehen, wie wir gleich sehen werden. Man erkennt auch in einigen Zellen dieser Phase (Fig. 47) schon jetzt in einigen der sonst durchimprägnierten rundlichen Präsubstanzen eine hellere, zentral gelegene Vakuole: dies sind die ersten Golgi-Interna, welche sich bilden; auf diese Weise entstehen die ersten kleinen Golgi-Systeme der zweiten Golgi-Phase.

Die Präsubstanzen der zweiten Golgi-Phase sind vital nicht erkennbar (ebensowenig wie die in Trajekt A beschriebenen Präsubstanzen der ersten Golgi-Phase); ohne vorhergehende Fixation sind sie durch Liegen in OsO₄ nicht sichtbar geworden.

Mit dem Ende der ersten Golgi-Phase und gleichzeitig mit diesem ersten Beginn einer zweiten Golgi-Phase hat der Oocyt das Ende seiner extrafollikulären Periode erreicht.

Besprechung der Ergebnisse und Literaturbesprechung

Besprochen wurden bisher drei Trajekte der extrafollikulären Periode der Eizelle bei Embryonen vom 5. bis zum 21. Bebrütungstage und bei Kücken bis zu ungefähr 4 Tagen.

Die Ergebnisse sind in Schema I zusammengefaßt.

Wir wollen nun die in den einzelnen Stadien erhaltenen Ergebnisse vergleichen.

Der **Kern** hat in der Urgeschlechtszelle und in dem Oogonium eine charakteristische, aber ziemlich konstante Struktur (Fig. 3—5). Der Kern des Oocyten zeigt eine Reihe schnell aufeinanderfolgender Strukturveränderungen (Fig. 6—15): Vorbereitungen für die Reifungsteilungen (vergl. hierzu auch d'Hollander 1904 und Sonnebrodt 1908). Der Wechsel der Kernstruktur kann auch in der überlebenden Zelle gesehen werden, wenigstens in größeren Zügen. Für die notwendige Reihenbildung ergab die Kernstruktur einen wichtigen Zeitmesser.

Ich habe keine Beobachtungen machen können, welche darauf hinweisen, daß der Kern bei der Bildung des Dotters irgendeinen, mikroskopisch erfaßbaren Einfluß ausübt. Die bisherigen Behauptungen beruhen häufig nur auf der Tatsache, daß sich in dem Cytoplasma Körperchen finden, welche sich ebenso färben wie das Chromatin des Kernes; in anderen Fällen hat man auch bei Eizellen beobachtet, daß ein solcher Körper durch die Kernmembran hindurchtritt. Solche Erscheinungen könnten auch künstliche Verschiebungen sein, welche durch das Schneiden entstanden sind (vgl. auch Jägersten 1935); ich habe jedoch so etwas in meinen Präparaten nicht beobachtet. —

Golgi-Körper sind wahrscheinlich von Anfang an in der Eizelle vorhanden. Über die Frage: was sind eigentlich die Golgi-Strukturen und welches ist ihre Bedeutung für die Zelle, bestehen so viele Auffassungen, daß ich hier darauf nicht näher eingehen möchte. Die kürzlich erschienene Protoplasma-Monographie von Hirsch 1939 enthebt mich der Mühe, die verschiedenen Auffassungen aufzuzählen und mich mit ihnen auseinanderzusetzen. Hirsch hat den Versuch gewagt, eine vorläufige Ordnung in das Chaos der Auffassungen zu bringen durch eine Theorie, in welcher weitaus die meisten bisher beobachteten Erscheinungen in einen logischen Verband gebracht werden. Hier wird gezeigt, daß die Golgi-Körper von einer Präsubstanz ausgehend einen je nach der Zelle chemisch verschiedenen Entwicklungsprozeß durchlaufen, welcher endet bei einem bestimmten Endprodukt, dessen chemische Zusammensetzung und physiologische Bedeutung abhängig ist von der Funktion der Zelle. Ja, es können verschiedene Golgi-Phasen in einer Zelle durchlaufen werden, welche verschiedene Produkte hervorbringen. Ich bin auf diese Theorie schon auf Seite 17ff näher eingegangen.

In den Urgeschlechtszellen ist es schwierig, zu beurteilen, welche der osmiophilen Strukturen zu den Golgi-Körpern im Sinne von Hirsch gehören, weil durch die Anwesenheit großer Mengen von Fett, welche ebenfalls OsO_4 adsorbieren, und deren Abbauprodukte, das Bild gestört wird. (Fig. 24 und 25). Doch sind schon durch v. Berenberg-Gossler (1912), Dantschakoff (1931) und Woodger (1925) Golgi-Körper oder Golgi-Netze in Urgeschlechtszellen beschrieben worden.

In Oogonien, in denen das Fett abgebaut ist, habe ich stets ein osmiophiles Netzwerk gefunden, welches identisch zu sein scheint mit dem von v. Berenberg-Gossler (1912) beschriebenen „Netzapparat“ in Urgeschlechtszellen. Diese Golgi-Körper machen nun in Oocyten die folgenden Veränderungen durch: anfänglich liegen einige Präsubstanzen in der Form eines Netzwerkes rund um die Centrosphäre (Fig. 33—35). Sie sind in der lebenden Zelle unsichtbar und erscheinen nur nach Vorfixierung in Champy und Imprägnierung in OsO_4 . Sie gehen über in Golgi-Systeme, welche in Form eines Polysystems beieinander liegenbleiben; dieses Polysystem liegt jetzt neben der Centrosphäre (Fig. 39). Jedes Golgi-System besteht aus zwei Komponenten, welche beide andere Eigenschaften haben als die Präsubstanz. Das Golgi-Externum dieser Systeme ist nach Champy- OsO_4 ebenso wie die Präsubstanz osmiophil, es wird aber (im Gegensatz zur Präsubstanz) auch ohne vorhergehende Fixierung mit 2 % Lösung von OsO_4 schon nach einigen Stunden schwarz. Dieser Unterschied zwischen der Präsubstanz und dem Externum scheint neu zu sein. Das Golgi-Internum jedoch ist sehr wenig osmiophil und vital ohne weiteres sichtbar; es gibt alsbald die Fettreaktion mit Sudan III (Fig. 41). In den Golgi-Systemen wird also ein Golgi-Produkt aufgebaut, welches aus Fett besteht. Die Golgi-Produkte machen sich schließlich von dem Polysystem los und verbreiten sich über die ganze Zelle als Fettkügelchen (Fig. 49).

Gleichzeitig mit dem Ende dieser ersten Golgi-Phase treten dann zunehmend in Anzahl immer neue Präsubstanzen auf. Diese entstehen aus den Resten

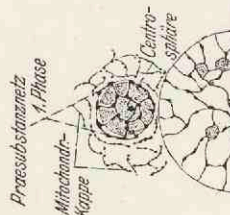
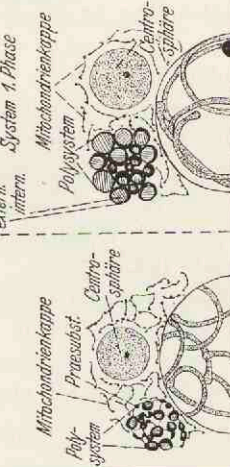
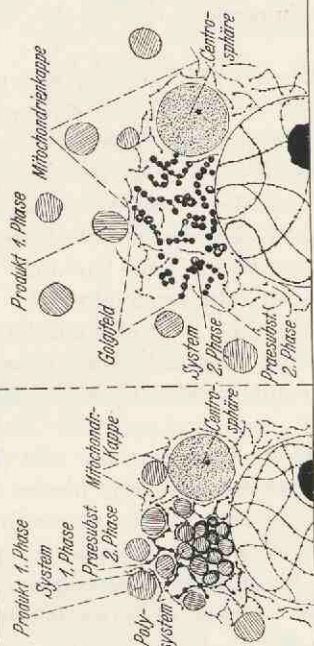
der Golgi-Externa der vorhergehenden Phase. Hirsch hat in seinem Buche an mehreren Objekten eine solche Kontinuität der Golgi-Substanz beschrieben, bei welcher aus Resten des Externums vorhergehender Systeme die Präsubstanzen der zweiten Golgi-Phase entstehen. Daß wir es hier wirklich mit einer *Präsubstanz einer zweiten Golgi-Phase* zu tun haben,

Schema 1

Urgeschlechtszelle		Oogonium
Bewegliches Stadium	<p>Centrosphäre Mitochondrien Präsubst. Pseudopodium Fett Kern</p>	Mitose
Unbewegliches Stadium	<p>Präsubstanznetz Centrosphäre Mitochondrien Fettkugel Kern</p>	<p>Fettkugeln: werden über beide Tochterzellen verteilt. Mitochondrien: werden über beide Tochterzellen verteilt.</p>
Kern: protobroek.	<p>Kern: protobroek. Golgi-Körper: Präsubstanzen der ersten Golgi-Phase sind netzförmig rund um die Centrosphäre angeordnet. Fettkugeln: groß und reichlich vorhanden. Mitochondrien: hier und da zwischen den Fettkugeln zerstreut.</p>	<p>Kern: protobroek →. Golgi-Körper: Präsubstanzen der ersten Golgi-Phase sind netzförmig rund um die Centrosphäre angeordnet. Fettkugeln: nehmen in Größe und Anzahl ab; sie werden abgebaut. Mitochondrien: hier und da zerstreut in der Zelle.</p>

wird im zweiten Teil dieser Arbeit nachgewiesen werden. Die meisten Untersucher, die sich mit den Golgi-Körpern bei Vögeln und Säugetieren beschäftigt haben, beginnen ihre Beschreibung erst zu einer Zeit, in welcher die Golgi-Körper in dem Oocyt schon das Ende der ersten Golgi-Phase erreicht haben; ich brauche deswegen jetzt auf ihre Ergebnisse noch nicht näher einzugehen.

Extra-folliculäre Periode des Oocyten

Traject A		Traject B		Traject C	
					
<p>Kern: → deutobrook → leptotän → synaptän → Golgi-Körper: Präsubstanzen der ersten Golgi-Phase sind netzförmig rund um die Centrosphäre angeordnet. Fettkugeln: restlos verschwunden. Mitochondrien: sind in einer kleinen Kappe rund um die Centrosphäre und das Präsubstanznetz angeordnet.</p>		<p>Kern: → pachytän → diplotän → Golgi-Körper: Das Präsubstanznetz liegt jetzt neben der Centrosphäre; die Präsubstanzen gehen über in Systeme der ersten Phase; die Systeme wachsen; sie bleiben in einem Polysystem beieinander. Mitochondrien: vermehren sich und bleiben in einer Kappe zusammen.</p> <p>Korrektur: $\left. \begin{matrix} \text{extern.} \\ \text{intern.} \end{matrix} \right\} \text{System 1. Phase}$</p>		<p>Kern: → dictyö → Golgi-Körper: die Systeme wachsen weiter und gehen schließlich über in Produkte der ersten Golgi-Phase; die Produkte lösen sich aus dem Polysystem los und zerstreuen sich durch die Zelle. Aus den Resten der Externa der ersten Phase entstehen neue Präsubstanzen (zweite Golgi-Phase); sie vermehren sich mittels Durchschürmung und bleiben in Kernnähe in einem bestimmten Golgi-Felde zusammen. Mitochondrien: vermehren sich und bleiben in einer Kappe zusammen.</p>	

Die hier wiedergegebene Auffassung, daß die Golgi-Körper schon in der extrafolliculären Periode eine vollständige Entwicklungsphase durchlaufen, ist, soviel ich weiß, vollständig neu. —

Es ist möglich, die erste Entwicklung der Golgi-Körper bei Eiern und bei den Spermien vergleichend zu betrachten. Sjövall (1906) versuchte schon, das „Binnennetz“ in beiden Genesen zu homologisieren. Er untersuchte Säugetiere und fand eine Homologie statischer oder vergleichend-anatomischer Art. Dem widersprach Popoff (1906) auf Grund von Erfahrungen an Schneckeneiern. Beide Untersucher konnten aber damals die Golgi-Körper noch nicht genügend von den Mitochondrien unterscheiden. Und doch ist eine Vergleichung der dynamischen Prozesse in beiden Zellformen lehrreich. Hirsch (1939) hat die Veränderungen in den Golgi-Körpern bei Spermien auf die folgende allgemeine Linie gebracht: man findet hier drei oder vier Golgi-Phasen, d. h. es treten mehrere Male neue Präsubstanzen auf, welche über Golgi-Systeme in Produkte übergehen.

Die erste Golgi-Phase umfaßt die ganze Wachstumsperiode des Spermio-cyten erster Ordnung; die Bildung eines Polysystems kommt hierbei oft vor. Diese erste Golgi-Phase bei den Spermien halte ich nun für vergleichbar mit der soeben beschriebenen ersten Golgi-Phase bei den Hühnereizellen während des extrafollikulären Stadiums. Diese erste Phase wird zwar schon in einem kleinen Teile der langen Wachstumsperiode des Oocyten ganz durchlaufen, wohl aber in demjenigen Teile, welcher der eigentlichen Dotterbildung vorhergeht und welcher gerade darum besonders gut vergleichbar ist mit der Wachstumsperiode der Spermio-cyten.

Bei Spermien fallen die drei folgenden Golgi-Phasen in die Reifungsperiode. Bei den Hühneroocyten tritt beim Beginn der Dotterbildungsperiode (das ist der größte Teil der Wachstumsperiode des Oocyten erster Ordnung) eine zweite Phase von Golgi-Körpern auf, welche nach meiner Meinung eine indirekte Rolle spielen bei der Dotterbildung und somit nicht vergleichbar ist mit einer der Golgi-Phasen während der Spermio-genese. Von Golgi-Körpern in Vogel-oocyten während der Reifungsteilungen ist nichts bekannt. —

Die funktionelle Bedeutung der Fettkügelchen (als Golgi-Produkte der ersten Phase) in diesen sehr jungen Oocyten kann noch nicht mit Sicherheit festgestellt werden; aber es scheint mir durchaus möglich, daß sie der Zelle als Reservestoff dienen und entweder für den Stoffwechsel abgebaut werden oder später bei der Dotterbildung verbraucht werden.

Neutralrot-Granula wurden in allen extrafollikulären Entwicklungsstadien in der lebenden Zelle beobachtet (Fig. 21). Sie zeigen weder topographisch noch funktionell eine Beziehung zu den Golgi-Körpern. Die Theorie von Parat stimmt also hier nur in der Beziehung, daß Vakuolen eine gewisse Rolle bei dem Formwechsel der Golgi-Körper spielen: als Interna; die Theorie ist aber falsch hinsichtlich der Neutralrotfärbung.

Mitochondrien sind schon früher durch Swift (1914, 1915) in den Urgeschlechtszellen, Oogonien und jungen Oocyten beschrieben worden; ebenso

durch Dantschakoff (1931) in Urgeschlechtszellen; in beiden Fällen nur an fixierten Präparaten. Meine Beobachtungen nach Vitalfärbung können damit verglichen und folgendermaßen zusammengefaßt werden:

Die Mitochondrien haben stets die Form von feinen Fäden, welche aus Reihen von sehr kleinen Granula bestehen. In den Urgeschlechtszellen liegen sie zerstreut zwischen den Fettkugeln, oft in einem festen topographischen Verbands mit ihnen (Fig. 19 und 21). Dies läßt die Hypothese zu, daß die Mitochondrien eine Rolle spielen bei dem Abbau dieser Fettkugeln; ein Beweis dafür fehlt.

Schon in den Oogonien gruppieren sich die Mitochondrien rund um die Centrosphäre: hierdurch entsteht die auch für sehr junge Oocyten charakteristische Mitochondrienkappe neben dem Kern (Fig. 29, 30 und 37). Sobald der Oocyt gegen das Ende der extrafollikulären Periode anwächst, steigt auch die Anzahl der Mitochondrien: der Umfang der Kappe wächst im gleichen Maße wie der Umfang der Zelle (Fig. 49). Diese Mitochondrienkappe wird von d'Hollander (1904) und von van der Stricht (1904) „Couche vitellogène“ genannt.

Die Mitochondrien werden bei anderen Objekten öfter auch unter anderen Namen beschrieben. Betrachtet man die zum Teil sehr genauen Abbildungen, dann ergibt sich, daß die Eigenschaft der Mitochondrien sich zeitweise in Form einer Kappe rund um die Centrosphäre zu gruppieren, bei Eizellen und auch bei Spermien durch mehrere Untersucher beobachtet wurde, und zwar bei Vertebraten und auch bei Invertebraten.

Eine Centrosphäre ist von Anfang an in der Eizelle vorhanden: in fixierten Präparaten als eine ovale bis runde Verdichtung des Protoplasmas, nahe dem Kerne gelegen, stets mit einem oder zwei Centriolen. In der lebenden Urgeschlechtszelle habe ich sie nicht finden können; in dem lebenden Oogonium dagegen ist sie stets zu sehen als eine graue ungefärbte kugelförmige Masse. In mitotisch sich teilenden Zellen verschwindet sie ganz (auch in fixierten Präparaten), tritt aber nach der Mitose in den Oocyten wieder auf und liegt stets innerhalb der Mitochondrienkappe (Fig. 29—32). Wenn diese Kappe wächst, so wird auch die Centrosphäre etwas größer, verändert aber nicht ihre Struktur. In älteren Oocyten findet man hie und da mehrere Centrosphären in einer Zelle, die sich wahrscheinlich mittels Durchschnürung aus einer Centrosphäre entwickelt haben (vgl. die Beobachtungen bei Vögel- und Säugetiereiern von d'Hollander 1904, O. van der Stricht 1904, Lams und V. Doorme 1907).

Gurwitsch (1900) hält die Centrosphäre in Eiern der Säugetiere für eine „Sphäre im Sinne van Benedens“, welche eine Bedeutung hat für die Bildung der achromatischen Figur während der Mitose. Hiermit ist jedoch nichts gesagt über die Bedeutung der Centrosphäre bei jungen Oocyten, da sich diese während der Wachstumsperiode nicht teilen, während gerade zur Zeit der Reifungsteilungen die Centrosphäre schon lange verschwunden ist. — Andere Untersucher denken an einen physiologischen Verband zwischen der Centrosphäre und der Dotterbildung.

So hat 1893 Balbiani in Eiern von Spinnen ein „Noyau vitellin“ beschrieben: dieser soll durch Abschnürung eines kleinen Teiles des Kerns entstehen und homolog sein mit dem Centrosom der somatischen Zellen. Um diesen Dotterkern soll sich Dottermaterial sammeln. Das so entstandene Gebilde sollte homolog sein mit der Attraktionssphäre (das ist eine Protoplasmaverdichtung, welche die Centriolen enthält) in somatischen Zellen. Hierdurch ist der Ausdruck „Corps vitellin de Balbiani“ entstanden, wodurch in den späteren Arbeiten über Eizellen viel Verwirrung entstanden ist. Henneguy (1893) weist darauf hin, daß dieser Dotterkern in Eizellen von fast allen Tieren vorkommt, bei den Vertebraten aber nur im Anfang der Oogenese; er soll vom Kern stammen. Munson (1898) achtet den Dotterkern in den Eiern von *Limulus* gleich „the centrosome and attractionsphere of the growing egg“. Mertens (1894) weist darauf hin, daß in Eiern von Vögeln und von Säugetieren nicht immer dasselbe unter dem Namen Dotterkern beschrieben worden ist, nämlich: 1. eine Attraktionssphäre, welche nach der von mir gebrauchten Terminologie übereinstimmt mit dem Komplex: Centrosphäre plus Mitochondrienkappe; und 2. Elemente, welche aus dem Kern stammen und später an der Dotterbildung teilnehmen sollen. Mertens meint hier offenbar Körperchen, welche ich bei der Besprechung des Kernes auf Seite 32 bereits erwähnt habe.

Nach d'Hollander (1904) besteht dagegen der Komplex: Mitochondrienkappe plus Centrosphäre aus drei Teilen: 1. einer dichten zentralen Zone, in welcher das Centrosom liegt; 2. einer hellen intermediären Zone, welche beide den Dotterkern von Balbiani bilden und 3. einer äußeren Zone, welche aus „Pseudochromosomen“ (wohl gleich Mitochondrien) besteht und welche übereinstimmt mit der Mitochondrienkappe, welche O. van der Stricht (1905) in Säugetiereiern als „Couche vitellogène“ beschrieben hat. — Dagegen nennt Sonnenbrodt (1908) den ganzen Komplex „Dotterkern“.

Ich habe den von den Autoren viel gebrauchten Ausdruck „Dotterkern“ nicht übernommen, da die Autoren von der Hypothese ausgehen, daß die Centrosphäre entweder aus dem Kern entstanden sei, oder mit der Dotterbildung im Zusammenhang stehe oder beide Eigenschaften besitzen soll. Hierfür sehe ich jedoch keine genügenden Argumente in den Hühnereiern. —

Von der Eizelle als einem Ganzen kann man in diesem ersten Teile der Ovogenese sagen, daß sie hinsichtlich der Kernstruktur, der Golgi-Körper, der Mitochondrien und der Centrosphäre in vieler Hinsicht parallele Erscheinungen zeigt mit der Entwicklung der Zelle während der Spermiogenese: in beiden Zellformen liegen im Anfang eine Anzahl von Zellelementen in der Zelle zerstreut, um sich dann später in einem bestimmten Gebiete um die Centrosphäre zu konzentrieren.

Erst am Ende der extrafollikulären Periode treten die typischen cytologischen Unterschiede auf, nämlich da, wo in dem Hühnerei der eigentliche Vorgang des Wachstums und der Dotterbildung beginnt.

(Zusammenfassung und Literatur folgen am Ende des II. Teiles).

Teil II:
DIE INTRAFOLLIKULÄRE PERIODE

Mit 32 Einzelfiguren im Text

Inhalt	Seite
Allgemeiner Teil	39
Die Follikelbildung; Wachstum des Ovariums	40
Wachstum der Eizelle	43
Struktur des Kernes	44
Dotterbildung	45
Spezieller Teil	45
Technik und Abbildungen	45
Cytologie der Eizelle	46
Trajekt D	46
Mitochondrien, Fett, Golgi-Körper	46
Trajekt E	51
Mitochondrien, Fett, fuchsinophile Granula, Golgi-Körper	51
Trajekt F	56
Dotter-Vakuolen, Mitochondrien, Fett, fuchsinophile Granula, Golgi-Körper	57
Cytologie der Follikelzelle	57
Trajekt D, E und F	59
Besprechung der Ergebnisse und Literaturbesprechung: Dotterbildung, Dotterkern von Balbiani, Golgi-Körper, Mitochondrien, die Eizelle als Ganzes, die Follikelzelle	60
Zusammenfassung	69
Schriftenverzeichnis	72

In Teil I dieser Arbeit ist die Cytologie der extrafollikulären Periode der Eizelle besprochen worden. Die allgemeine Einleitung und eine Besprechung des Materials und der Technik findet man am Anfang des Teil I (extrafollikuläre Periode). Die Zusammenfassung und das Schriftenverzeichnis am Ende des Teil II (intrafollikuläre Periode) beziehen sich ebenfalls auf beide Teile.

Allgemeiner Teil

Die Follikelbildung; Wachstum des Ovariums

Im Durchschnitt eines Ovariums (Fig. 18, Teil I) von einem 6 Tage alten Kücken sieht man, daß die Eizellen in der medialen Zone weiter auseinander liegen als an den Rändern des Organs. Dies wird dadurch verursacht, daß die

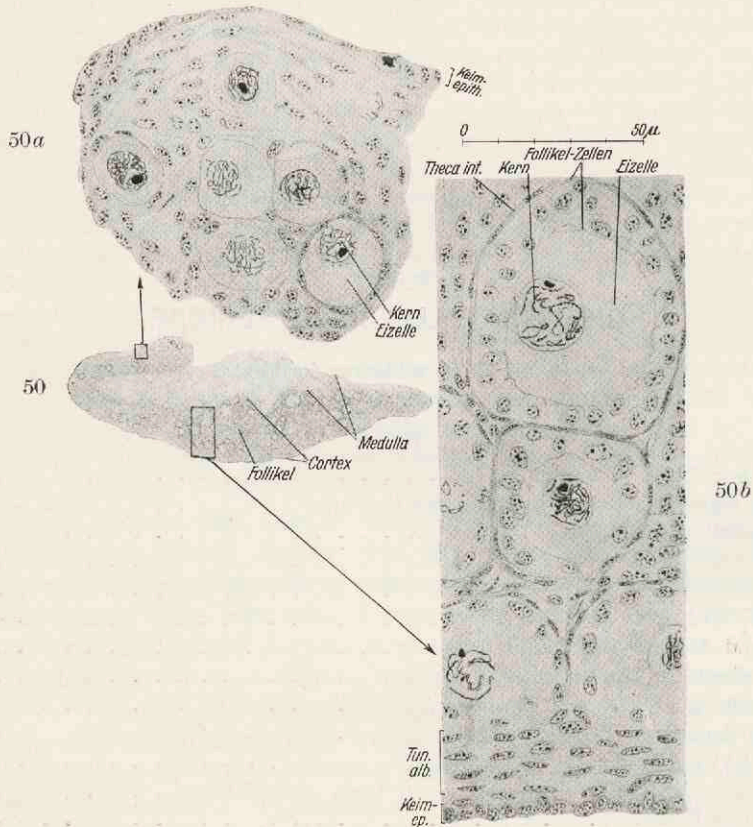


Fig. 50, 50a, 50b. Ovarien von jungen Kücken im Querschnitt. — Fig. 50. Hämatoxylin. — Ovarium eines Kückens von 13 Tagen, schwache Vergrößerung: kleine Follikel im Cortex. — Fig. 50a. Kleiner Teil vom Rande des Ovariums auf Fig. 50 stärker vergrößert: die Oocyten haben noch keine Follikelbekleidung. — Fig. 50b. Kleiner Teil aus der Mitte des Ovariums auf Fig. 50 stärker vergrößert: die Oocyten sind alle mit Follikelzellen bekleidet.

zukünftigen Follikelzellen nach ihrer starken Vermehrung in diesem Gebiete sich rund um jede Eizelle zu einem geschlossenen Epithel angeordnet haben.

Diese Follikelbildung beginnt etwa am 4. Tage nach dem Schlüpfen des Kückens. Die zukünftigen Follikelzellen waren schon bei Embryonen von 14 Tagen in beschränkter Anzahl vorhanden; sie lagen aber durcheinander zwischen den Oogonien und später zwischen den Oocyten. Wohl alle Untersucher stimmen darin überein, daß die Follikelzellen während der zweiten Proli-

feration (der Cortexbildung) aus den Zellen des Keimepithels entstanden sind und nach innen geschoben wurden (vgl. Fig. 2, Teil I).

In einem Ovarium von 13 Tagen (Fig. 50) sind die Eizellen im medialen Gebiete stark gewachsen und jetzt ausnahmslos mit Follikelzellen bedeckt; an den Rändern des Ovariums dagegen findet man noch Gruppen kleiner follikelloser Oocyten (vgl. auch Fig. 50a und 50b).

Die eben gebildeten Follikel werden sofort mit einer sehr dünnen Bindegewebeschicht umgeben; dadurch wird jeder Follikel eine morphologische Einheit. Diese Schicht wächst bei größeren Follikeln aus zu einer Theca interna und einer Theca externa, welche letzte aus losem Bindegewebe besteht und viele Blutgefäße enthält.

Zwischen den Follikeln liegt ein ziemlich kompaktes Gewebe: Zellen von epithelialeem Ursprung und Bindegewebe. Das Ganze wird umkleidet von dem

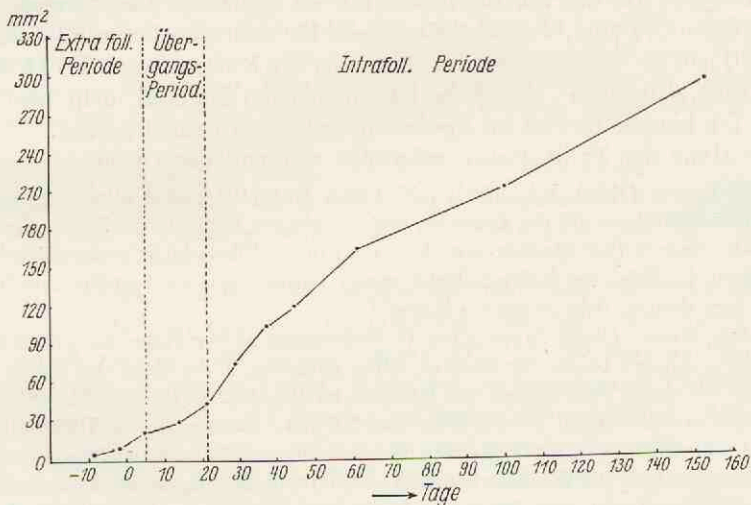


Diagramm 1.

Ordinate: Größe des Ovariums in qmm. Abscisse: Alter des Kükens in Tagen.

ursprünglichen Keimepithel, welches zurückgebildet ist zu einer dünnen Schicht kubischer Zellen. Der zentrale Teil des Ovariums besteht aus lockerem Bindegewebe mit zahlreichen Blutgefäßen; es ist durchsetzt mit vielen eigentümlich geformten Höhlen. Von den ursprünglichen medullären Strängen ist wenig übriggeblieben; die medullären Eizellen sind vollkommen verschwunden.

In einem Ovarium von 21 Tagen haben alle Oocyten ihre extrafollikuläre Periode beendet. Durch das starke Wachstum ist eine eigenartige Faltung der Cortex entstanden, welche schon mit bloßem Auge sichtbar ist. Je mehr das Ovarium wächst, um so stärker wird diese Faltung: wenn die Follikel einen Durchmesser von einigen Millimetern erreichen, erhält das Ovarium die Form einer Traube. —

Das Wachstum des Ovariums in der von mir untersuchten Periode wird dargestellt durch die Kurve auf Diagramm 1.

Die Zahlen wurden erhalten durch Multiplikation der Länge des Organs mit seiner maximalen Breite. Dies ist zwar kein idealer, aber wohl ein hier brauchbarer Maßstab für die Größe, weil das Ovarium eine ziemlich regelmäßige ovale Form besitzt: es ist anfänglich dorsoventral abgeplattet und bekommt allmählich eine mehr runde Oberfläche durch das Wachstum der Follikel. Nachher wird die Form unregelmäßiger, so daß von Ovarien mit Follikeln größer als 5 mm im Durchmesser diese Methode des Messens nicht mehr gebraucht werden kann. Zur Bestimmung eines jeden Punktes der Kurve wurde das Ovarium von je drei gleich alten Kücken gemessen und die Mittelwerte bestimmt.

Während der extrafollikulären Periode und während der Übergangsperiode, in welcher ein Teil der Oocyten noch keine Follikelzellen besitzt, wächst das Ovarium gleichmäßig und ziemlich langsam. Darauf folgt eine Erhöhung der Wachstumsgeschwindigkeit; diese wird teilweise verursacht durch die Tatsache, daß die Oocyten um den 20. Tag herum alle an das Ende der extrafollikulären Periode gekommen sind, wonach jede Eizelle für sich schneller anwächst. Nach Brambell soll die Entwicklung des Ovariums der Kücken von 6 bis 11 Wochen beinahe ganz stillstehen; dies habe ich an meinem Material nicht beobachten können. Ich komme hierauf im Speziellen Teile noch einmal zurück.

Die Höhe der Follikelzellen schwankt während der Ovogenese stark.

Nach Loyez (1905), Brambell (1925) und Das (1931) sind diese Schwankungen zum Teil zurückzuführen auf die Tatsache, daß bei kleinen Follikeln die Zellen einschichtig liegen, später jedoch (bei Eizellen von 1—3 mm) die Follikelschicht mehrschichtig wird. Später nimmt die Höhe der Follikelschicht wieder langsam ab; sie besteht schließlich nur noch aus einer dünnen Schicht platter Zellen.

Marza-Marza (1935) haben diese Veränderungen in der Höhe des Follikelepithels in Verbindung mit der Größe der Oocyten näher studiert: 1. die Höhe der Zellen beträgt bei Oocyten mit einem Durchmesser von 0,03 mm im Mittel $3,8 \mu$, sie erreicht ihr Maximum ($19,7 \mu$) bei Eiern mit einem Durchmesser von 2,5 mm; dann sinkt die Dicke allmählich ab und hat schließlich bei Eiern mit einem Durchmesser von 25 mm ungefähr den Anfangswert wieder erreicht; 2. die Follikelzellen sind stets nur einschichtig angeordnet; sie scheinen nur mehrschichtig zu sein, weil die Kerne in einem verschiedenen Abstand von der Basis der Zellen angeordnet sind.

Dies kann ich bestätigen: auf Fig. 67a und 68 auf S. 58 sieht man, wie das Follikelepithel auch dort, wo es seine maximale Höhe erreicht hat, deutlich aus einer einzigen Schicht von Zellen besteht. Hinsichtlich der ersten Schlußfolgerung von Marza-Marza bin ich jedoch zu einer etwas anderen Auffassung gekommen: bei sehr jungen Kücken (etwa 14 Tage nach dem Schlüpfen) sind die kleinsten Eier (Durchmesser etwa 0,02—0,03 mm) stets mit einer ziemlich dicken Follikelschicht (bis etwa 12μ) von relativ vielen zusammengedrängten Zellen umgeben: man vergleiche hierzu Fig. 51, S. 47 (Alter 10 Tage) und Fig. 54, Seite 48 (Alter 9 Tage). Es ist wahrscheinlich, daß der Oocyt eine Anziehungskraft auf die Follikelzellen ausübt. Da nun auf diesen jungen Stadien nur ein Teil der Oocyten Follikelzellen um sich herum sammelt und für jeden Oocyt ziemlich viel zukünftige Follikelzellen zur Verfügung stehen: so ist es begreiflich, daß ein einziger Oocyt eine so große Anzahl von Follikelzellen an sich ziehen kann. Bei größeren Eiern (bis etwa

0,06 mm) nimmt die Zahl der Follikelzellen nicht oder kaum zu; sie liegen regelmäßig angeordnet in einer Schicht, welche anfänglich mehr dünner als dicker wird. — Bei Kücken älter als 25 Tage sind auch die kleinsten Oocyten stets umgeben mit einer sehr dünnen Schicht (etwa 6μ) einer ziemlich kleinen Anzahl kubischer Epithelzellen (Fig. 54, Seite 48): je mehr die Follikel wachsen, um so höher werden allmählich die Zellen (Fig. 58, Seite 51 und Fig. 68, Seite 58); dies ist auch durch Marza-Marza beschrieben; es findet Zellvermehrung durch Mitosen statt. Die später folgende Abnahme der Höhe der Follikelzellen habe ich nicht feststellen können, da die von mir untersuchten Eier nicht über einen Durchmesser von etwa 2,5 mm hinauskamen.

Holl (1890) hat als erster zwei Arten von Follikelzellen bei Vögeln unterschieden: dunkelgefärbte „Stützzellen“ und mehr durchscheinende „Nährzellen“. Später ist ein solcher Unterschied auch von anderen Untersuchern beobachtet, aber die Interpretation ist recht verschieden: Loyez (1905) hält die dunkle Färbung der Zellen für Kunstprodukte; Brambell (1925) dagegen unterstützt die Auffassung von Holl und beschreibt sogar die allmähliche Differenzierung der beiden Arten Zellen bei Eiern von 0,65 mm Durchmesser; die stark gefärbten Zellen sollen absterben und ein „intrazelluläres Cement“ bilden. — Das (1931) dagegen hält die sich stark färbenden Zellen für Degenerate ohne bestimmte Funktion.

Fig. 50c. Champy-Fuchsin. — Kleiner Teil aus einem Follikel mit Durchmesser von etwa 0,1 mm: einige Zellen zeigen besonders starke Affinität für Fuchsin.



Nach meinen Erfahrungen kommen die sich stark färbenden Zellen gelegentlich auch in den kleinsten Follikeln vor: Fig. 50c zeigt einige Follikelzellen, von denen hier und da eine starke Affinität für Säurefuchsin auffällt (Follikeldurchmesser etwa 0,1 mm). Nach den vorhergehenden Untersuchungen sollen jedoch diese Zellen sich nur bei größeren Oocyten finden. Für eine Erklärung der Bedeutung dieser Zellen habe ich keine Argumente.

Es kommt öfter vor, daß mehrere Eizellen von einer gemeinsamen Schicht von Follikelzellen umschlossen werden (Fig. 58, Seite 51). Diese Eizellen sollen sich nach Loyez im Anfang ziemlich normal entwickeln, später aber degenerieren.

Wachstum der Eizelle

Die Oocyten im Ovarium von Kücken von ungefähr drei Wochen haben ohne Ausnahme die intrafollikuläre Periode erreicht. Die kleinsten haben einen Durchmesser von 0,03 mm, die größten etwa 0,07 mm (Brambell); im Ovarium erwachsener Tiere schwankt der Durchmesser der Oocyten zwischen 0,05 mm bis reichlich 30 mm. Hieraus ergibt sich, daß große Verschiedenheiten auftreten in der Schnelligkeit, mit welcher die Oocyten die intrafollikuläre Periode durchlaufen: einige verbleiben auf jugendlichen Stadien in langen Wachstumspausen (d'Hollander, Sonnenbrodt); jedoch auch die Oocyten, welche sich weiterentwickeln, wachsen ungleichmäßig.

Die intrafollikuläre Wachstumsperiode eines jeden Oocyten kann nach Riddle (1911), Stieve (1918), Brambell (1925), Marza-Marza (1935) in zwei Perioden verteilt werden: langsames Wachstum und schnelleres Wachstum. Derjenige Teil der Ovogenese, welchen ich

untersucht habe, fällt ganz in die Periode des langsamen Wachstums, da ich Oocyten mit einem größeren Durchmesser als 2,5 mm nicht untersucht habe. Die beiden Perioden sind durch folgende Merkmale gekennzeichnet:

1. Die Periode des langsamen Wachstums erstreckt sich über die Zeit von etwa 6 Monaten bis mehrere Jahre. Die Eizelle erreicht am Ende einen Durchmesser von 6 mm (Riddle). Man kann in jungen Ovarien hinsichtlich der Wachstumsschnelligkeit normale und anormale Eier unterscheiden (Brambell): die anormalen sollen zwischen der dritten und sechsten Woche nach dem Schlüpfen ein vorzeitiges Wachstum zeigen; wenn sie jedoch einen Durchmesser von 0,075 mm überschritten haben, degenerieren sie. Die normalen Oocyten wachsen gleichmäßig bis zu einem Durchmesser von 6 mm.

In der folgenden Tabelle sind die Angaben von Brambell, soweit sie für meine Untersuchung in Frage kommen, wiedergegeben:

Alter	Diameter normaler Oocyten	Diameter anormaler Oocyten
21 Tage	0,034—0,070 mm	—
42 Tage	0,038—0,075 mm	0,075—0,380 mm
77 Tage	0,044—0,100 mm	0,100—0,380 mm

Auf Grund dieser Ziffern kommt Brambell zu dem Schlusse, daß die Oocyten vom 42. bis 77. Tage sehr wenig wachsen. Ich konnte dies nicht bestätigen (vgl. Diagramm 1, Seite 41). Wohl aber habe ich beobachtet, daß bei Kücken dieses Alters größere Oocyten degenerierten (vgl. Seite 43).

2. Die Periode des schnellen Wachstums kann nach Marza-Marza in zwei Trajekte verteilt werden: Trajekt A mit einem Durchmesser von 6—9 mm, welche Periode in 1—5 Tagen durchlaufen wird; Trajekt B, mit einem Durchmesser von 9—30 mm, welche Periode in 5—9 Tagen durchschritten wird.

Hieraus folgt, daß die Oocyten mit einem Durchmesser über 6 mm erst bei fast erwachsenen Hühnern gefunden werden. Die Wachstumskurve auf Diagramm 1 endet schon bevor dieses Alter erreicht wurde; die Kurve gibt also die größte Zunahme des Volumens in der Zeit des schnellen Wachstums nicht wieder.

Die Struktur des Kernes

Am Ende der extrafollikulären Periode enthält der Kern ein Netzwerk von feinen Fäden, besetzt mit sehr kleinen Chromatinkörnchen; es finden sich 1—2 Nucleolen. Im Anfang der intrafollikulären Periode werden diese Fäden dicker (Fig. 50a und 50b, Seite 40) und bilden zahlreiche Schlingen und Ringe. In etwas älteren Oocyten ist eine Querstreifung an den Fäden zu erkennen; die Masse des Chromatins wird im Verhältnis zum Volumen des Kernes immer kleiner (Fig. 50b, S. 40 und Fig. 54, Seite 48). In Oocyten mit einem Durchmesser von etwa 6 mm ist der Nucleolus ganz verschwunden; die Fadenstücke sind stark verkürzt; ihre Anzahl ist vermindert. Schließlich verschwindet in Eiern mit einem Durchmesser von 30—35 mm die Kernmembran; es entsteht die erste Reifungsspindel. Wenn das Ei das Ovarium verlassen hat, folgt die zweite Reifungsteilung (van Durme 1914).

Es ergibt sich, daß die Kernstruktur-Veränderungen weniger intensiv sind als in der extrafollikulären Periode und daher als ein Zeitmesser für eine feinere

Einteilung der Trajekte der extrafollikulären Periode ungeeignet ist. Ich brauche also für meine Untersuchung die Kernstrukturen nicht näher zu beschreiben, sondern verweise auf die ausführlichen Angaben von Holl, Loyer, Sonnenbrodt und van Durme.

Dotterbildung

Der Prozeß der Dotterbildung beherrscht den größten Teil der intrafollikulären Wachstumsperiode.

Dieser Prozeß der Dotterbildung kann eingeteilt werden in drei Phasen, welche ich im Anschluß teilweise an van Durme (1914), teilweise an Marza-Marza (1935) hier zunächst kurz beschreiben will.

Erste Phase. Diese wird gefunden bei Oocyten mit einem Durchmesser von etwa 0,03—1,0 mm; sie ist anfänglich gekennzeichnet durch den Dotterkern von Balbiani plus „Couche vitellogène“ (vgl. Erster Teil, S. 16 u. 38), um welchen eine Anzahl von Fettgranula in Form einer Kappe angeordnet sind. Später fällt diese „couche vitellogène“ in ihre Bestandteile (Mitochondrien) auseinander; diese zerstreuen sich erst gleichmäßig über die Zelle, um sich schließlich teilweise in einer bestimmten Zone an der Peripherie der Zelle anzuhäufen. Auch die Fettgranula begeben sich größtenteils zur Peripherie der Zelle und bilden dort eine corticale Fettschicht; ein anderer Teil bleibt bei dem Kern liegen.

Zweite Phase. Man beobachtet sie bei Oocyten mit einem Durchmesser von etwa 1 mm bis 6 mm. Im Anschluß an van Durme kann diese Phase in zwei Etappen verteilt werden: die erste Etappe ist gekennzeichnet durch eine große Anzahl deutoplasmatischer Vakuolen in dem Oocyten, welche von zwei Centra aus gebildet werden: von der corticalen Fettschicht aus und von der Kerngegend aus. Die Vakuolen enthalten eine helle, farblose Flüssigkeit, welche keine Fettreaktion gibt, sondern Proteine enthält. Sie nehmen in Anzahl schnell zu und erfüllen den gesamten zentralen Teil des Oocyten (Fig. 67, S. 58). Die beim Kern gelegenen Fettgranula verschwinden jetzt; die corticale Fettschicht dagegen bleibt bestehen. — Die zweite Etappe ist gekennzeichnet durch die Bildung von Dotterkugeln in den Vakuolen: der primordiale Dotter nach Marza-Marza. Dieser Dotter besteht aus einem Gemisch von Proteinen und Lipoiden. In dem Cytoplasma zwischen den Vakuolen entstehen (nach van Durme) eiweißartige „boules vitellines“. Dies soll dadurch geschehen, daß die dort gelegenen Mitochondrien anschwellen und somit direkt in Dottergranula übergehen. Am Ende ihrer Genese sollen diese Körper umgeben sein durch eine „Aérole claire“, wodurch Bilder entstehen, welche stark den obengenannten Vakuolen mit ihren Dottergranula ähneln.

Dritte Phase. Hier wird der endgültige Dotter des Hühnereies gebildet: 5 % weißer, 95 % gelber Dotter. Der weiße liegt im Zentrum der Zelle als eine runde Dottermasse mit einem Durchmesser von 4—6 mm (die sog. Latebra von Purkinje), welche durch den kegelförmigen sogen. „Nucleus von Pander“ mit der Oberfläche des Eies verbunden ist; der Rest besteht aus gelbem Dotter. Der Dotter des Hühnereies besteht nach Mathews (1916) zu etwa 50 % aus Wasser, 16 % aus Proteinen, 23 % aus Fetten und 11 % aus Lipoiden, wozu noch geringe Mengen von Salzen, Cholesterol usw. kommen.

Spezieller Teil

Technik und Abbildungen

Die Beobachtung der lebenden Eizelle während der intrafollikulären Periode ist recht erschwert durch die Follikelzellen. Deswegen bin ich leider fast ganz angewiesen auf die Bilder von fixierten und geschnittenen Eiern. Die

Technik ist schon in Teil I beschrieben worden; doch muß ich für diesen Teil noch das folgende hinzufügen:

Da in der Literatur öfter die Meinung vertreten ist, daß ein genetischer Zusammenhang bestünde zwischen den Golgi-Körpern und dem Fettdotter, habe ich im besonderen in diesem Teile die Präparate nach Formol-Sudan verglichen mit den Formol-OsO₄-Präparaten einerseits und den Champy-OsO₄-Safranin und Champy-OsO₄-Fuchsin-Präparaten andererseits.

Für Mitochondrien gebrauchte ich hier nur die Technik Champy-Fuchsin-Cresylblau. Mit Säurefuchsin werden die Mitochondrien wohl deutlich, aber nicht selektiv gefärbt.

Ikedo (1928) erhielt bei Vogeleiern gute Ergebnisse durch Gefrierschnitte, welche in Formol fixiert waren und gefärbt wurden mit Janusgrün. Die bekannte Selektivität der Janusgrünfärbung geht jedoch größtenteils durch die Fixierung verloren. Auch ist die Anfertigung sehr dünner Gefrierschnitte in diesem Stadium beinahe unmöglich. —

Zu den Abbildungen möchte ich noch bemerken: die Abbildungen des Teiles II sind wegen der Ersparnis an Platz etwa 4 mal kleiner gezeichnet als die Abbildungen im Speziellen Teil der extrafollikulären Periode. Größere Oocyten konnten auch bei diesem Maßstabe nicht als Ganzes wiedergegeben werden. Nur teilweise habe ich kleinere Teile bestimmter Abbildungen in dem ursprünglichen Maßstabe der vorhergehenden Periode gezeichnet.

Cytologie der Eizelle

Ich verfolge hier die Beschreibung der Stoffwechselforgänge, welche auf Seite 32 des Ersten Teiles unterbrochen wurde.

Als Zeitmesser für das Aufstellen von Reihen von Stoffwechselstadien diene jetzt der Durchmesser der Eizelle.

Die Prozesse vollziehen sich in drei Trajekten. Die beiden ersten Trajekte (D und E) fallen ungefähr zusammen mit der obenbeschriebenen ersten Phase der Dotterbildung im Sinne von van Durme; das Trajekt F dagegen umfaßt einen Teil der zweiten Phase der Dotterbildung von van Durme.

Trajekt D

Der Durchmesser der Oocyten beträgt hier etwa 0,02—0,07 mm. Im Anfang stimmt das Bild der cytologischen Strukturen etwa überein mit dem Bilde des letzten Trajektes der extrafollikulären Periode (Seite 31 des Ersten Teiles).

Die **Mitochondrien** (Fig. 51) liegen noch stets in Form einer Kappe beieinander. In den kleinsten Oocyten nimmt diese Kappe den größten Teil des Eies ein; bei größeren Oocyten dagegen wächst der Zellumfang schneller als der Umfang der Mitochondrienkappe. Der feinere Bau eines jeden Mitochondriums ist seit der vorhergehenden Periode nicht verändert.

Fettkugeln sind jetzt noch stets in dem Oocyten zu finden. In Champy-Fuchsin-Cresylblau sind sie teilweise aufgelöst, wodurch künstliche Löcher entstehen. Meist jedoch sind die Fettkügelchen noch vorhanden und liegen

um die Mitochondrienkappe als graubraune Körperchen (Fig. 51); die Farbe entsteht durch das OsO_4 in dem Fixierer. Eine bessere Einsicht erhält man jedoch mit Formol-Sudan (Fig. 52): die mit Sudan gefärbten Fettkörper liegen in einer, auf einem Medianschnitt hufeisenförmigen Fettkappe neben dem exzentrisch gelegenen Kern. Ihre Anzahl ist anfänglich klein; sie werden immer zahlreicher mit dem zunehmenden Wachstum der Zelle. Die Mitte des Hufeisens korrespondiert mit der soeben beschriebenen Mitochondrienkappe, welche jedoch bei dieser Technik nicht zu erkennen ist. Das Bild, welches man nach Formol- OsO_4 erhält (Fig. 53), zeigt eine gute Übereinstimmung mit den Bildern nach Formol-Sudan (Fig. 52): die jetzt mit OsO_4 gefärbten Fettkörperchen besitzen eine dunkelgraue Farbe; sie sind an ihrer Oberfläche dunkler gefärbt als im Zentrum.

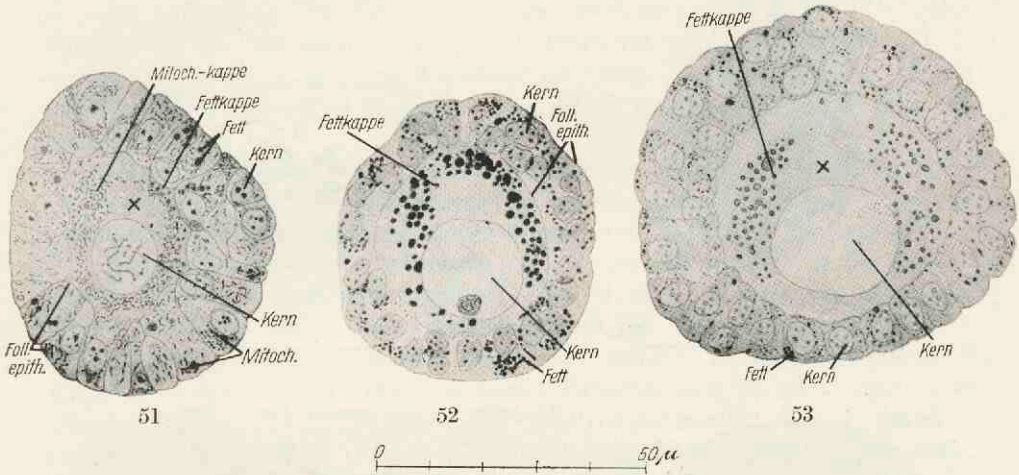


Fig. 51—53. Oocyten erster Ordnung der intrafollikulären Periode in Trajekt D. — Fig. 51. Champy-Fuchsin-Cresylblau. — Durchmesser: 0,03 mm. Ein Follikel aus einem Kückenovarium von 10 Tagen. Die Follikelzellen sind zahlreich und dicht zusammengedrängt. In dem Oocyt: kleine schwarze Fettgranula am Außenrande der Mitochondrienkappe. In der Mitochondrienkappe deutet ein leerer Fleck (x) wahrscheinlich auf die Stelle, an welcher das Golgi-Feld liegen sollte. — Fig. 52. Formol-Sudan. — Durchmesser 0,035 mm. Die Fettkappe in Form eines Hufeisens enthält einen leeren Raum (x): die Stelle, wo das Golgi-Feld und die Mitochondrienkappe liegen, welche mit dieser Technik aber nicht sichtbar sind. Auch in den Follikelzellen findet sich Fett. — Fig. 53. Formol- OsO_4 . — Durchmesser: 0,045 mm. Das Fett ist dunkel graubraun gefärbt. Golgi-Körper sind nicht sichtbar; der Platz des Golgi-Feldes ist leer.

Vitalbeobachtungen waren bei diesen ziemlich kleinen Follikeln noch möglich: die Fettkörperchen sind hier erkennbar als gelbgrün gefärbte, stark lichtbrechende Kugeln (ebenso wie die im Ersten Teile beschriebenen Fettkörper).

Golgi-Körper. In der Fig. 54 ist eine sehr kleine Eizelle wiedergegeben. Hier liegen schwarze Golgi-Körper in einem kleinen, halbmondförmigen Gebiete am Kern. Ich nenne von jetzt ab dieses Gebiet nach der auf Seite 18 des Ersten

Teiles gegebenen Definition ein Golgi-Feld. In Fig. 54a ist ein derartiges Feld vergrößert gezeichnet. Zwei verschiedene Stadien von Golgi-Körpern kommen in diesem Felde vor: Granula von Golgi-Präsubstanz und kleinere Golgi-Systeme. Diese Golgi-Körper gehören deutlich der auf Seite 18 des Ersten Teiles beschriebenen zweiten Golgi-Phase an.

Je mehr die Eizelle wächst, um so zahlreicher werden die Golgi-Körper (Fig. 55 und 55a); demnach nimmt die Masse aller Golgi-Körper zu. Wie diese Vermehrung zustande kommt, kann ich nicht mit Sicherheit sagen, da ich es nicht im Leben beobachten konnte; man erhält aber aus der Anordnung der Präsubstanzen (vgl. Fig. 54a und 55a) den Eindruck, daß sie sich mittels einer

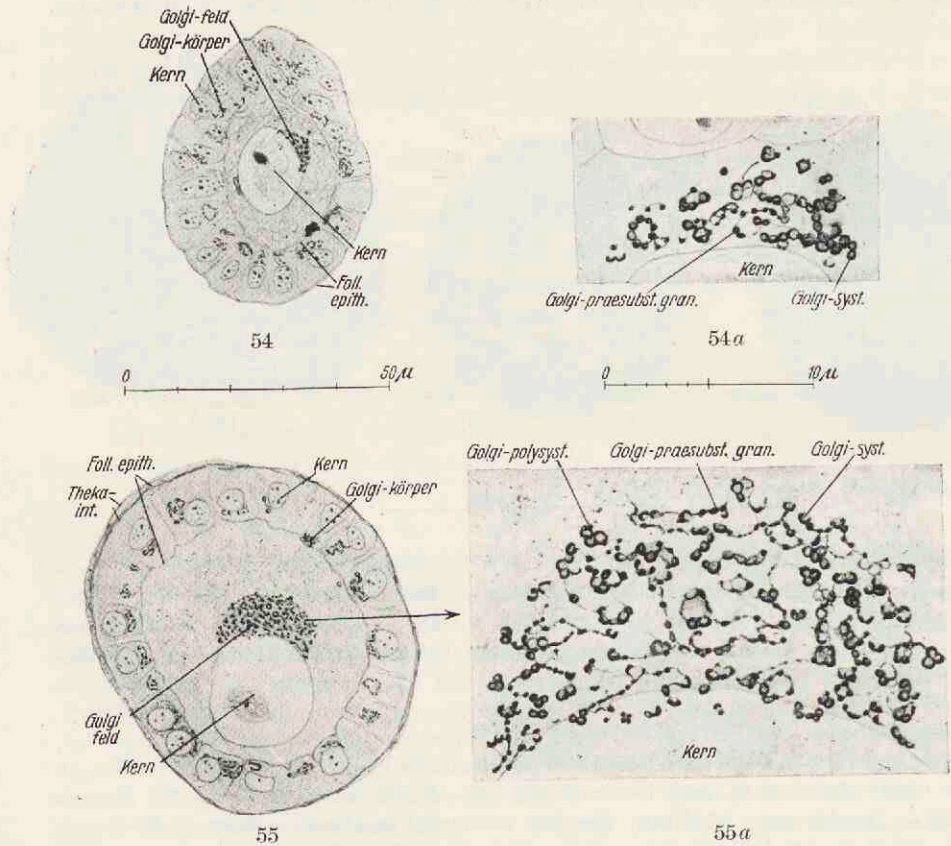


Fig. 54, 54a, 55, 55a. Oocyten erster Ordnung der intrafollikulären Periode in Trajekt D. — Fig. 54 und 55. Champy-OsO₄-Safranin. — Durchmesser 0,025 mm und 0,040 mm. Platz der Fettkugeln zu sehen als leere Flecke (Fig. 54). Das Golgi-Feld wächst stark und rundet sich schließlich ab. Auch in den Follikelzellen sieht man Golgi-Körper. — Fig. 54a. Das Golgi-Feld vergrößert: Präsubstanzen und kleine Golgi-Systeme der 2. Golgi-Phase in Form von Ketten und kleinen Polysystemen angeordnet. — Fig. 55a. Das Golgi-Feld aus Fig. 55 vergrößert. Die Golgi-Körper haben sich beträchtlich vermehrt: Präsubstanzen und Systeme.

Durchschnürung vermehren, nach der Durchschnürung jedoch noch zeitweise dicht beieinanderliegen. Auch nach Bildung eines Internums bleiben die Golgi-Systeme teilweise eine Zeitlang in Gruppen beieinanderliegen und bilden dadurch kleinere Polysysteme.

Gegen das Ende des Trajektes D nimmt das Golgi-Feld eine mehr abgerundete Form an. Die Präsubstanzen sind jetzt größtenteils schon in Golgi-Systeme übergegangen. Einige von ihnen, welche besonders am Rande des Golgi-Feldes liegen, haben ein dünneres Golgi-Externum: sie gehen also allmählich in Golgi-Produkte über.

Eine enge topographische Verbindung zwischen dem Golgi-Feld und der Mitochondrienkappe zeigen die meisten Champy-OsO₄-Fuchsin-Präparate. Es kommt aber auch vor, daß das Golgi-Feld neben der Mitochondrienkappe liegt, ja sogar vollkommen an der anderen Seite des Kernes. Fig. 51 auf S. 47 zeigt übrigens in der Mitochondrienkappe ein bestimmtes Gebiet, welches mit X angedeutet ist; es ist frei von Mitochondrien; möglicherweise liegt hier gerade das Golgi-Feld, welches jedoch durch diese Technik nicht zum Vorschein gebracht worden ist.

Fettkügelchen waren in den Champy-OsO₄-Safranin-Präparaten meist nicht zu erkennen; aber in der Fig. 54 sieht man, angedeutet mit einem X, einige „Vakuolen“, welche zweifellos entstanden sind durch Auflösung von Fett.

Vergleicht man nun die Champy-OsO₄-Safranin-Präparate (z. B. Fig. 55) mit den Präparaten nach Formol-OsO₄ (Fig. 53, S. 47), dann zeigt sich etwas Merkwürdiges: in beiden Fällen wirkte hier OsO₄ ein, in dem ersten Falle jedoch nach Fixation in einer Flüssigkeit mit Chrom-Osmium, im zweiten Falle nach Fixation in Formol. Das Ergebnis beider Behandlungen ist vollkommen verschieden: in dem ersten Falle treten die Golgi-Körper deutlich hervor, die Fettkügelchen jedoch fehlen; im zweiten Falle sind die Golgi-Körper nicht zu erkennen, dagegen ist das Fett deutlich, welches ebenso auf OsO₄ reagiert, wie auf die Sudan-Färbung. Die Abwesenheit von Fettkörperchen in Champy-OsO₄-Safranin wird verursacht durch die fettauflösenden Mittel dieser Technik und durch die weitere Bleichung. Die Abwesenheit von Golgi-Körpern nach Formol-OsO₄ (ohne fettauflösende Mittel) beweist, daß diese Körper besondere Zelleinschlüsse bilden, trotzdem sie nach Fixierung in Champy ebenso wie die Fettkügelchen OsO₄ reduzieren. Hierdurch ist es möglich, Golgi-Körper im Hühnerei von OsO₄-reduzierenden metaplasmatichen Fettkügelchen zu unterscheiden.

Durch Vergleichung der Fig. 51—55 kann man sich ein deutliches Bild machen von der Eizelle als Ganzes und den Veränderungen, welche hierin allmählich vor sich gehen. Dann ergibt sich: in diesem Trajekt D findet sich dicht beim Kern ein besonders konstruiertes Gebiet, welches Mitochondrien und Golgi-Körper konzentriert umfaßt; dieses Gebiet breitet sich allmählich aus mit dem zunehmenden Zellwachstum. Um dieses Gebiet herum liegen einige Fettkügelchen in Form einer Kappe, welche das zentrale Gebiet eng umschließt.

Es entsteht nun die Frage: ist diese zweifellose topographische Verbindung gleichzeitig eine physiologische Beziehung zwischen den im zentralen Gebiete gelegenen Zellorganellen und den Fettkügelchen in dem Sinne, daß diese Or-

ganellen eine Rolle spielen bei der Fettbildung? Folgende Punkte sprechen für eine solche physiologische Beziehung:

1. die Fettkügelchen erscheinen zuerst auf der Grenze zwischen dem zentralen Gebiete und dem umgebenden Cytoplasma;
2. je zahlreicher die Zellorganellen in dem zentralen Gebiet werden, um so größer wird auch die Zahl der Fettkörperchen.

Wenn man annimmt, daß auf Grund dieser Argumente in der Tat eine physiologische Beziehung besteht, dann entsteht die weitere Frage: welche Zellorganellen nehmen teil an der Fettbildung und auf welche Weise?

Im zentralen Teile findet man immer Golgi-Körper, welche in Anzahl stark zunehmen, je größer die Eizelle wird. Diese Golgi-Körper sind zu gleicher

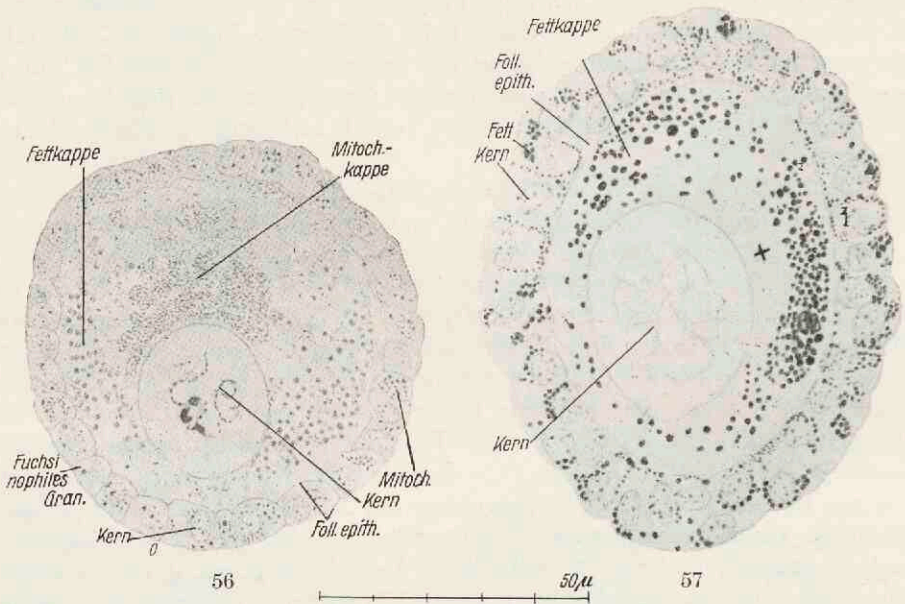


Fig. 56, 57. Oocyten erster Ordnung der intrafollikulären Periode in Trajekt E. — Fig. 56. Champy-Fuchsin-Cresylblau. — Durchmesser 0,065 mm. Die Mitochondrien verlassen das zentrale Gebiet beim Kern und zerstreuen sich in der Zelle: die Fettkappe wird durchbrochen. — Fig. 57. Formol-Sudan. — Durchmesser 0,070 mm. Das Fett nimmt an Masse zu.

Zeit im Begriff, sich aus dem Stadium der Präsubstanz über Golgi-Systeme in Golgi-Produkte zu verwandeln. Ich möchte hieraus schließen, daß die Fettkügelchen die gesuchten Golgi-Produkte sind, also in dem Golgi-Internum aufgebaut werden, wie dies auch in der extrafollikulären Periode der Fall war.

Außerdem liegen im zentralen Gebiete die Mitochondrien. Sie kommen viel weniger in Frage für die Produktion von Fett, trotzdem sie auch deutlich zahlreicher werden parallel mit der Zunahme der Fettkörper. Aber ein solches gleichzeitiges Wachstum ohne weiteres ist kein Argument für einen physio-

logischen Zusammenhang, das beiderseitige Wachstum kann vielmehr auch eine reine Parallelität sein. Die Golgi-Körper dagegen verändern ihre Form und ihre stoffliche Zusammensetzung gleichzeitig mit dem Entstehen der Fettkügelchen.

Trajekt E

Während dieses Trajektes sind die Oocyten gekennzeichnet durch einen Durchmesser von 0,07—0,25 mm. Im Protoplasma ist dieses Trajekt gekennzeichnet durch die Tatsache, daß die in dem vorigen Trajekt bei dem Kern aufgehäuften Zellorganellen jetzt auseinandergehen.

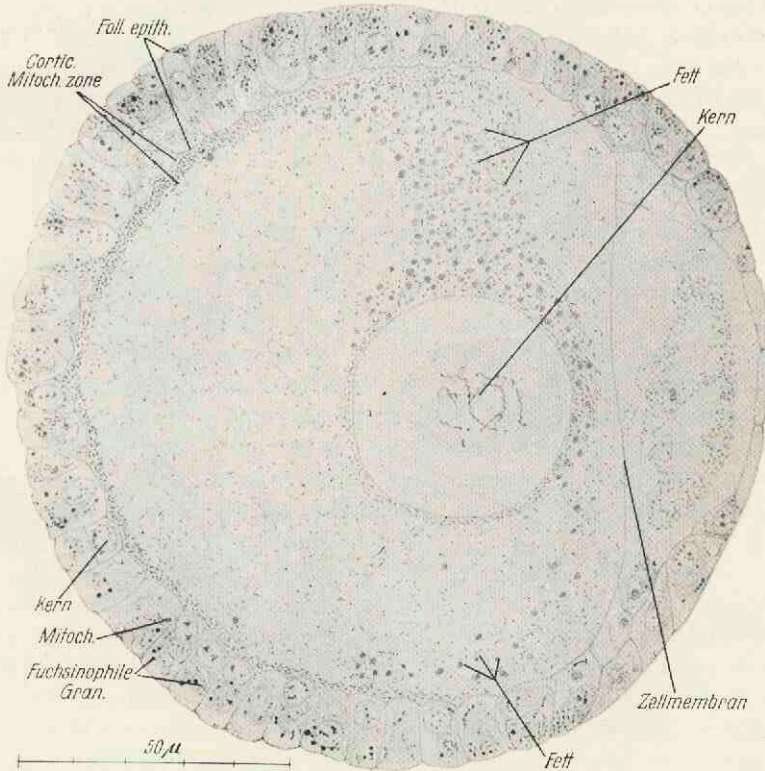


Fig. 58. Champy-Fuchsin-Cresylblau. — Durchmesser des Follikels 0,115 mm. Trajekt E. Es liegen zwei Oocyten in einem Follikel. Die Mitochondrien bilden eine periphere Mitochondrienzone. Hier und da liegen graubraune Fettkugeln zwischen den Mitochondrien. Die Follikelzellen sind höher geworden und enthalten fuchsinophile Granula.

In Champy-Fuchsin-Cresylblau (Fig. 56) sieht man, wie die Mitochondrien sich teilweise in Gruppen, teilweise als einzelne Individuen von der Mitochondrienkappe lösen und sich über die Zelle zerstreuen. Das Ergebnis dieser Wanderung zeigt Fig. 58. Die Mitochondrien sind jetzt ziemlich gleichmäßig durch die Zelle verbreitet; aber an der Peripherie der Zelle liegen sie

stets dichter angehäuft als gegen die Mitte zu. Sie bilden an der Peripherie die von van Durme beschriebene corticale Mitochondrienzone.

Das Fett nimmt an Masse bedeutend zu: anfänglich bildet es noch die bekannte Kappe um das zentrale Gebiet hin, aber durch weitere Ausdehnung wird diese Kappe durchbrochen (Fig. 56). Auf diese Weise verbreiten sich die Fettkügelchen über die ganze Zelle (Fig. 57). In größeren Oocyten (Fig. 59)

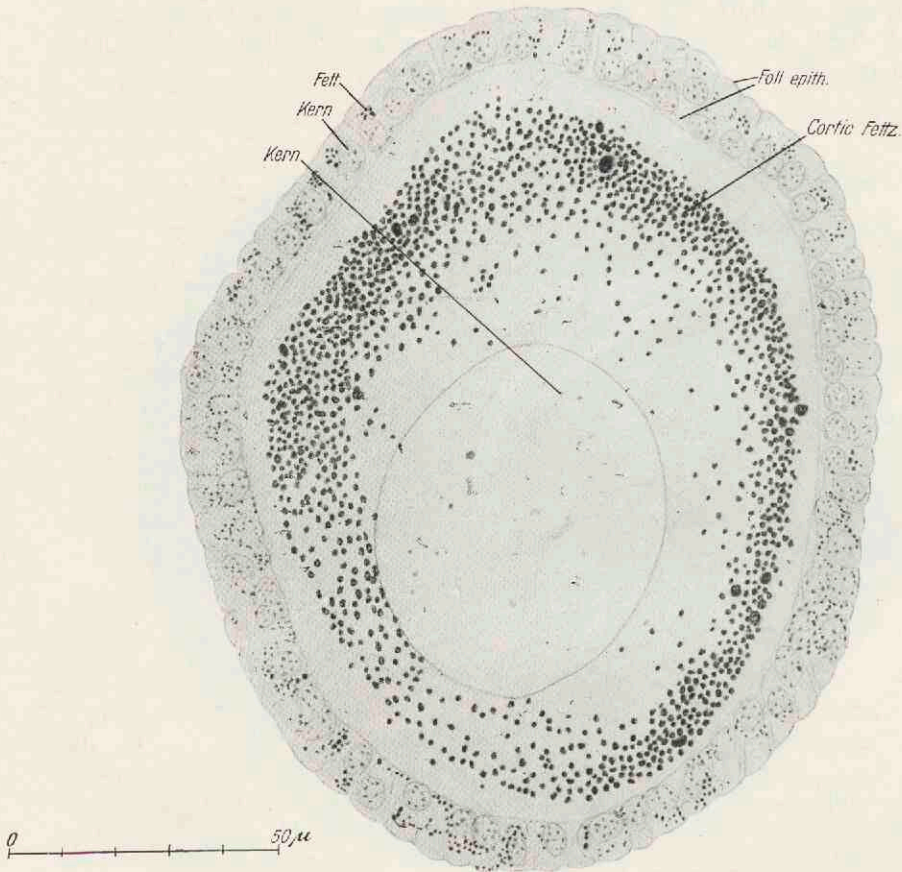


Fig. 59. Formol-Sudan. — Durchmesser 0,140 mm. Trajekt E. Das Fett bildet eine breite corticale Fettzone; zwischen dieser Zone und der Eimembran bleibt ein schmales Gebiet ganz frei von Fettkügelchen: dies ist der Platz der corticalen Mitochondrienzone und der corticalen Golgizone.

liegen sie in einem breiten Gürtel rund um den Kern; je mehr die Zelle wächst, um so mehr wird dieser Gürtel zur Peripherie verschoben und bildet schließlich dort die von van Durme beschriebene corticale Fettzone. Zwischen dieser Zone und der Eimembran bleibt jedoch stets ein schmales Gebiet ganz frei von Fettkügelchen: dies ist zweifellos die corticale Mitochondrienzone (vgl. Fig. 58 mit Fig. 59).

Nach Champy-Fuchsin-Cresylblau sieht man zwischen den schwarzen Fettkörperchen eine Anzahl mit Säurefuchsin rot gefärbter **Granula**. Diese bestehen, nach ihrer Färbung und Fixierung zu urteilen, aus eiweißartigen Stoffen; nach Tennent-Gardiner-Smith sind auch Cephaline und Lecithine, zu den Lipoiden gehörig, färbbar mit Fuchsin; es ist darum möglich, daß die in Formol-Sudan sich orange färbenden Fettkörperchen aufgeteilt werden können in mehr fuchsinophile neben mehr osmiophilen. Auch in der viel größeren Eizelle kam eine größere Anzahl fuchsinophiler Granula vor: ein breiter Gürtel rund um den exzentrisch gelegenen Kern.

Solche fuchsinophilen Granula kommen jedoch in diesem Trajekt nicht in allen Oocyten vor; sie gehören mehr oder weniger zu den Ausnahmen. Es ist möglich, daß sie in den meisten Fällen aufgelöst worden sind bei der Anfertigung des Präparates; es kann aber auch sein, daß die Erscheinung dieser Granula in Verbindung steht mit der Wahrnehmung von Brambell: in einem bestimmten Augenblick beginnen gewisse Oocyten ein vorzeitiges Wachstum, welches endet mit Degeneration (vgl. Seite 44). Hierfür würde sprechen, daß einige noch sehr kleine Oocyten mit einem Durchmesser von 0,1 mm ganz angefüllt waren mit relativ sehr großen roten Kugeln, deren Durchmesser bis zu 10μ betrug. Ich werde auf diese Frage auf Seite 67 zurückkommen.

Auch die **Golgi-Körper** beginnen in diesem Trajekt das Golgi-Feld zu verlassen: vergleiche hierfür Fig. 60. Das Ergebnis dieser Wanderung ähnelt dem Ausschwärmen der Mitochondrien: es entsteht an der Peripherie der Zelle ebenfalls eine bestimmte Zone, in welcher die Golgi-Körper konzentriert sind; ich nenne darum diese Zone die corticale Golgi-Zone. Nach Behandlung mit Champy-OsO₄-Safranin findet man in einigen Oocyten auch eine Anzahl sich mit Safranin besonders färbender Granula; für diese gilt dasselbe wie für die obenbeschriebenen fuchsinophilen Granula.

Nach Behandlung mit Champy-OsO₄-Fuchsin ist es möglich, die drei wichtigsten Stoffwechselkörper dieses Trajektes zu gleicher Zeit in einer einzigen Zelle zu beobachten: Fig. 61 zeigt einen Teil des schwarzen Golgi-Feldes, die (rote) Mitochondrienkappe und die darumlagererten Fettkügelchen von graubrauner Farbe. Ein etwas späteres Stadium wird wiedergegeben in Fig. 62: die corticale Mitochondrienzone bildet auf dem Durchschnitt einen geschlossenen Ring; die corticale Golgi-Zone und die Fettzone dagegen nicht. Die beiden ersten Zonen überdecken einander mehr oder weniger; die Fettzone liegt stets am meisten an der Innenseite. Fig. 62a zeigt, daß die Golgi-Körper beinahe alle sich im Stadium der Golgi-Systeme befinden und daß sie noch immer in einer sehr großen Anzahl kleiner Polysysteme beieinander liegen. Schließlich zeigt Fig. 63 einen Teil einer etwa zweimal so großen Eizelle, in welcher wiederum die drei genannten Stoffwechselkörper in ihren verschiedenen Zonen zu erkennen sind.

In stark osmierten und wenig oder gar nicht gebleichten Präparaten findet man neben typischen Golgi-Körpern eine große Zahl sehr feiner schwarzer Körnchen und Fäden; sie sind oft in Form eines weitmaschigen Netzwerkes angeordnet, welches die ganze Eizelle erfüllt; man vergleiche Fig. 60—62.

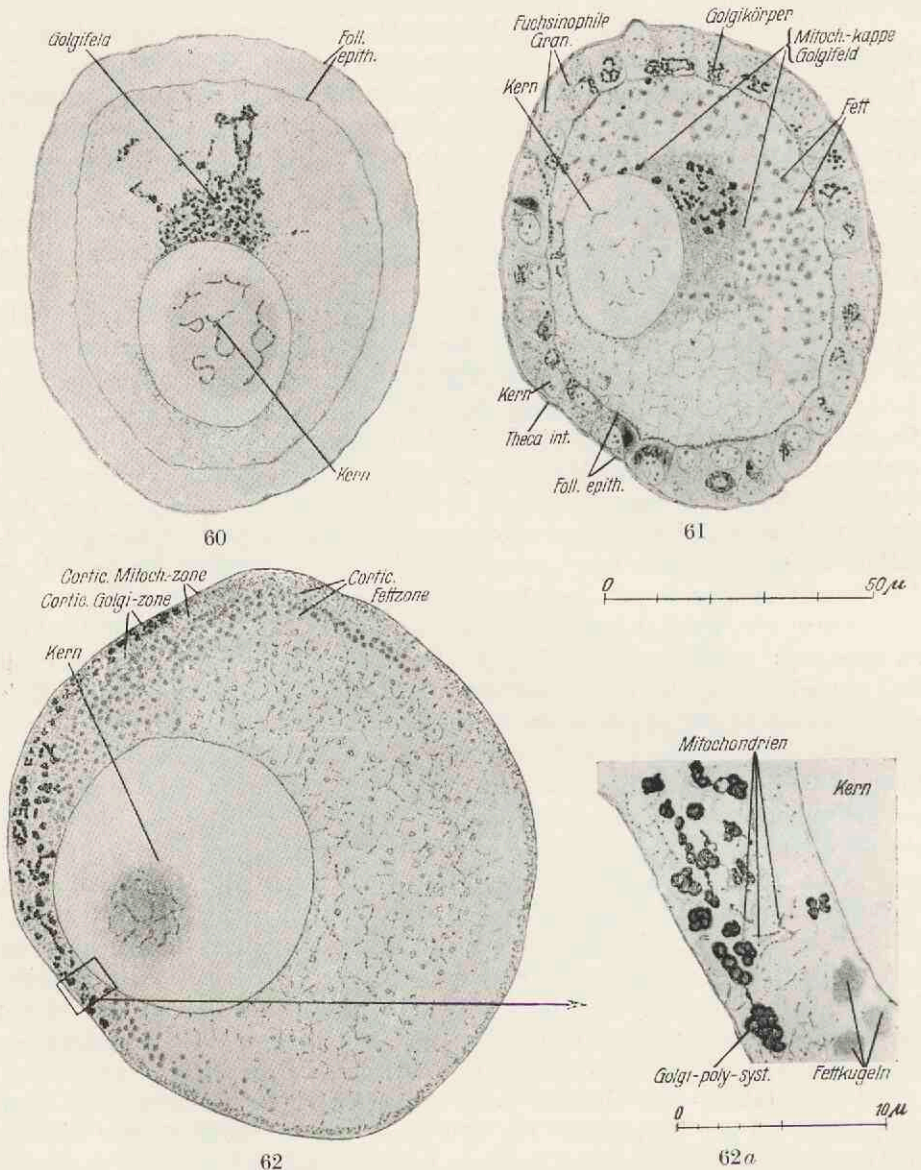


Fig. 60, 61, 62, 62a. Oocyten erster Ordnung der intrafollikulären Periode in Trajekt E. — Fig. 60. Champy-OsO₄-Safranin. — Durchmesser 0,06 mm. Die Golgi-Körper verlassen das Golgi-Feld beim Kern. Follikelzellen sind nicht gezeichnet. — Fig. 61. Champy-OsO₄-Fuchsin. — Durchmesser 0,06 mm. Die Golgi-Körper liegen in Form von kleinen Polysystemen zwischen den Mitochondrien der Mitochondrienkappe. Ringsum sieht man graubraune Fettgranula (Golgi-Produkte). — Fig. 62. Champy-OsO₄-Fuchsin. — Durchmesser 0,10 mm. Golgi-Körper, Mitochondrien und Fettkugeln haben sich an der Peripherie der Zelle angeordnet. Die feinen schwarzen Drähte und Körnchen in der Mitte der Zelle sind Kunstprodukte. — Fig. 62a. Kleiner Teil aus der Golgizone auf Fig. 62, vergrößert gezeichnet; die Golgi-Systeme liegen in Polysysteme zusammen.

Diese osmiophilen Körperchen haben nach meiner Meinung nichts mit Golgi-Körpern zu tun, weil sie in den verschiedenen Entwicklungsstadien der Eizelle stets dieselbe Form und Anordnung beibehalten. Vielleicht sind diese Körper Kunstprodukte, welche entstanden sind durch die Anwesenheit kleiner Mengen osmiophiler Stoffe, welche in der lebenden Zelle gelöst sind, welche aber ausgefällt wurden durch die Fixierung.

Es liegen hier und da mehrere Oocyten zusammen in einem Follikel. Obwohl dies ein anormaler Fall ist und diese Zellen wahrscheinlich weiterhin degenerieren würden, haben die Golgi-Körper doch ihre normalen Formen: sie liegen in jeder Zelle besonders an der Seite, an welcher die Zellen aneinandergrenzen.

Ich kann die im Trajekt E beschriebenen Erscheinungen so **zusammenfassen**:

1. Die im Trajekt D auffallende topographische Verbindung zwischen den Golgi-Körpern und den Fettkügelchen besteht weiter auch nach dem Ausschwärmen der Komponenten des Golgi-Feldes und der Fettkappe nach der Peripherie der Zelle; diese Verbindung bleibt bestehen durch den Verband zwischen der corticalen Golgi-Zone und der corticalen Fettzone. Rechnet man hinzu, daß auch in dem Trajekt E die Vermehrung der Anzahl Golgi-Körper zugleich geschieht mit der Vermehrung der Anzahl von Fettkörperchen, dann ist die Theorie, welche im Trajekt D gegeben wurde, noch wahrscheinlicher geworden, daß die Golgi-Körper als Produkt Fett liefern.

2. Auch die Mitochondrien wandern zur Peripherie der Zelle und bilden dort die corticale Mitochondrienzone. Die Bedeutung dieser Organellen für den Stoffwechsel könnte vielleicht hierin gesucht werden: der fuchsinophile Charakter bestimmter Granula (siehe oben) könnte eine genetische Beziehung zwischen den Mitochondrien und diesen Granula bedeuten. Es ist möglich, daß im Anfang sehr kleine Granula sich von den Mitochondrien lösen, aufschwellen und auf diese Weise in fuchsinophile Granula übergehen. Dies ist möglich; aber ich habe keinen Beweis dafür.

Schließlich kann man die Frage aufwerfen: wodurch kommen die Wanderungen der Stoffwechselteile in der Zelle zustande? Solche Wanderungen sind nicht selten: so hat Hirsch 1931 die Wanderungen von Granula in der lebenden Pankreaszelle mehrere Stunden lang beobachten können und hat die Geschwindigkeit der Fortbewegung gemessen. Ich kann hier nur fixierte Präparate miteinander vergleichen und möchte die Hypothese äußern, daß der Haufen der Stoffwechselorganellen im zentralen Gebiete auseinandergedrückt wird; dies könnte dadurch geschehen, daß das Plasma im Zentrum der Zelle,

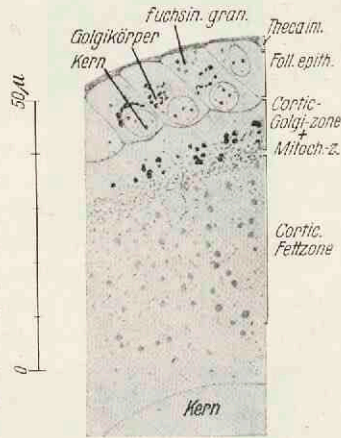
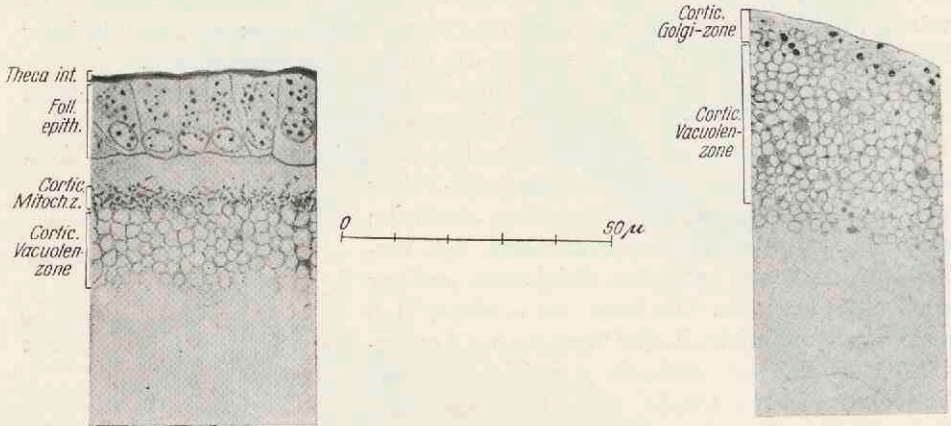


Fig. 63. Champy-OsO₄-Fuchsin. — Durchmesser 0,190 mm. Trajekt E. Man sieht die corticale Golgi-Zone, Mitochondrienzone und Fettzone. Die Kerne der Follikelzellen liegen apikal.

z. B. durch Wasseraufnahme, schnell an Masse zunimmt; durch eine solche Zunahme könnten die Stoffwechsellkörper zur Peripherie der Zelle gedrückt werden, wobei die Mitochondrien als die kleinsten etwas zurückbleiben.

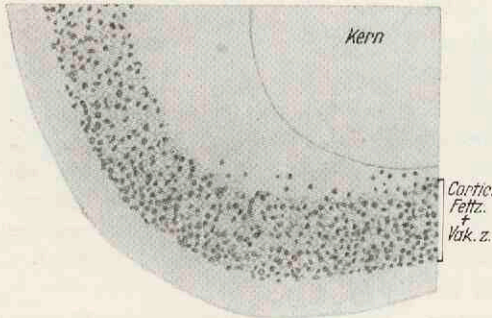
Trajekt F

Dieser letzte Trajekt beginnt bei den verschiedenen Oocyten zu verschiedenen Zeiten. Es treten sehr kleine Vakuolen auf zwischen den Fettkügelchen



64

65



66

Fig. 64—66. Oocyten erster Ordnung der intrafollikulären Periode in Trajekt F. — Fig. 64. Champy-Fuchsin-Cresylblau. — Durchmesser 0,210 mm. Es erscheinen die ersten kleinen Dottervakuolen am Innenrande der corticalen Mitochondrienzone. — Fig. 65. Champy-OsO₄-Safranin. — Durchmesser 0,300 mm. Es erscheinen die ersten kleinen Dottervakuolen; dazwischen safraninophile Granula. — Fig. 66. Formol-OsO₄. — Durchmesser etwa 0,140 mm. Es erscheinen die ersten kleinen Dottervakuolen zwischen den graubraunen Fettkugeln der corticalen Fettzone.

in der corticalen Fettzone. Nach Marza-Marza treten diese Vakuolen in der Hühnerei zuerst auf in Eiern mit einem Durchmesser von 1—2 mm; bei meinem Material habe ich diese Erscheinung jedoch wiederholt wahrgenommen bei viel kleineren Oocyten mit einem Durchmesser von etwa 0,2 mm; eine Reihe anderer jedoch viel größerer Oocyten desselben Ovariums zeigte diese Vakuolen aber noch nicht. Dieser Unterschied wird wohl erklärt durch die Tatsache, daß kleinere Oocyten eine anormale Entwicklung durchmachen können. Außerdem ist in

dieser Beziehung bemerkenswert, daß Mitochondrien und Golgi-Körper in den größeren Eizellen der Kücken im Alter von ungefähr 60—100 Tagen oft ganz fehlen können, wobei diese Eizellen auch noch andere Zeichen von Degeneration zeigen.

Hinsichtlich der **Mitochondrien** und der **Golgi-Körper** ist nur wenig Unterschied gegenüber dem vorigen Trajekt. Die Mitochondrien sind z. B. auf Fig. 64 zu erkennen in der corticalen Mitochondrienzone; in dieser Zone liegt eine kreisförmig angeordnete Menge kleiner Vakuolen. Fig. 65 zeigt diese Bildung der Vakuolen an der Innenseite der corticalen Golgi-Zone. Schließlich gibt Fig. 66 das Bild eines Teiles einer Eizelle mit einem Durchmesser von ungefähr 0,2 mm, welche mit Formol-OsO₄ behandelt wurden: kleine Vakuolen liegen zwischen den Fettkügelchen in der corticalen Fettzone.

Die Abbildungen auf Seite 56 sind nach Oocyten gezeichnet, welche einen Durchmesser von 1,5—3 mm hatten; sie stammten aus beinahe erwachsenen Hühnern. Fig. 67 läßt einen medianen Durchschnitt sehen, behandelt mit Champy-OsO₄-Safranin; der Kern ist nicht getroffen, die Vakuolen sind sehr zahlreich und viel größer geworden; sie füllen dadurch den zentralen Teil der Zelle ganz an; an der Peripherie bleibt ein schmaler Streifen frei von Vakuolen.

Fig. 68 zeigt einen ähnlichen Oocyt, aber behandelt mit Champy-Fuchsin-Cresylblau. Die Zelle ist nun umgeben von einer dicken Membran: der Zona striata; an der Peripherie sieht man eben noch die corticale Mitochondrienzone, dazwischen kleine gelb bis rot gefärbte **Granula**, die größer werden, je mehr sie zentral liegen. In den Vakuolen erscheinen große Dotterkugeln, welche beim Spülen des Präparates oft wegschwammen.

In einem Fall, in welchem die Eizelle in Formol fixiert wurde, später mit OsO₄ imprägniert und in Paraffin eingebettet, zeigte sich: das Fett, welches durch OsO₄ schwarz geworden ist, ist an der Peripherie der Zelle stark konzentriert; es liegt sonst in kleinen Mengen zwischen den Vakuolen. Auch in den Dotterkugeln liegen einige feine schwarze Granula. Golgi-Körper werden bei dieser Technik nicht sichtbar.

In Fig. 67a sieht man einen kleinen Teil der Eizelle von Fig. 67; der Maßstab ist etwa zweimal so groß wie in Fig. 68. Man erkennt dicht bei der Zona striata einige Golgi-Körper mit einem sehr dünnen Golgi-Externum, außerdem einige mit Safranin gefärbte Körnchen, die teilweise in einer kleinen Vakuole liegen.

Die Anfertigung brauchbarer Präparate zum Erkennen der Golgi-Körper oder der Mitochondrien stößt bei Eizellen mit einem Durchmesser von mehr als 2 mm auf beträchtliche technische Schwierigkeiten: die große Dottermasse in diesen Eiern ist nach der Fixation sehr bröckelig. Soweit man also die Präparate beurteilen kann, bin ich zu dem Ergebnis gekommen, daß die Golgi-Körper und Mitochondrien bei den größeren Eizellen stark zurücktreten und auch keine bedeutende Rolle mehr spielen bei der weiteren Bildung des Dotters.

Cytologie der Follikelzelle

Die allgemeine Form der Follikelzelle wurde schon auf S. 40 ff. behandelt. Hier möge noch eine kurze Beschreibung cytologischer Einzelheiten folgen.

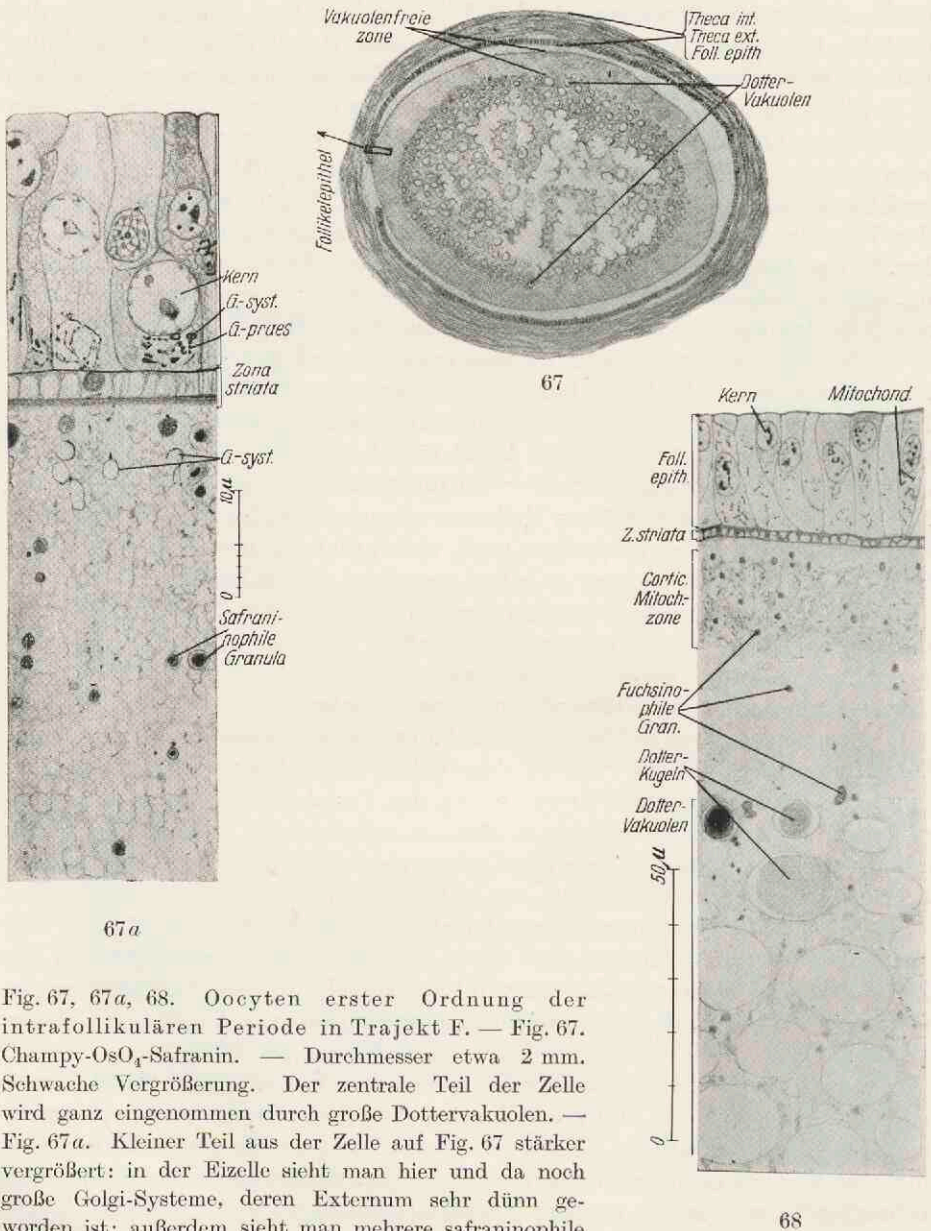


Fig. 67, 67a, 68. Oocyten erster Ordnung der intrafollikulären Periode in Trajekt F. — Fig. 67. Champy-OsO₄-Safranin. — Durchmesser etwa 2 mm. Schwache Vergrößerung. Der zentrale Teil der Zelle wird ganz eingenommen durch große Dottervakuolen. — Fig. 67a. Kleiner Teil aus der Zelle auf Fig. 67 stärker vergrößert: in der Eizelle sieht man hier und da noch große Golgi-Systeme, deren Externum sehr dünn geworden ist; außerdem sieht man mehrere safraninophile Granula. In den Follikelzellen sieht man deutlich Präsubstanzen und Golgi-Systeme: der Kern liegt hier und da wieder basal. — Fig. 68. Champy-Fuchsin-Cresylblau. — Durchmesser etwa 2,3 mm. Die corticale Mitochondrienzone ist kaum zu sehen. An der Peripherie der Zelle sieht man mehrere kleine fuchsinophile Granula. In den Dottervakuolen hier und da große Dotterkugeln. Die Follikelzellen werden immer höher; der Kern liegt wieder basal.

Trajekt D

Der ovale Kern enthält einige kleine Chromatinbrocken, welche durch feine Drähte miteinander verbunden sind. Er hat keinen festen Platz in der Zelle.

Mitochondrien sind in den Follikelzellen stets vorhanden: ein jedes besteht aus einer Reihe kleiner runder Granula. Diese Granula sind verbunden durch einen sehr dünnen Faden. Die Form der Mitochondrien unterscheidet sich also wenig von der in der Eizelle; sie sind vielleicht in den Follikelzellen etwas größer und dadurch deutlicher zu sehen. Fig. 51, Seite 47 zeigt die Mitochondrien einer Follikelzelle einer sehr jungen Eizelle; sie liegen durch die ganze Zelle zerstreut. In diesen älteren Stadien findet man während dieses Trajektes D zwischen den Mitochondrien einige mit Fuchsin stark färbbare Granula.

Auch Fett tritt von Anfang an in der Follikelzelle auf: eine große Anzahl Kügelchen, welche meist etwas kleiner sind als die in der Eizelle (Fig. 52, Seite 47). Man findet sie in der ganzen Zelle; am zahlreichsten sind sie in der Gegend der Basis, wo die Theca interna an das Follikelepithel grenzt.

Golgi-Körper finden sich nach Behandlung mit Champy-OsO₄-Safranin (z. B. in Fig. 54 und 55, Seite 48): schwarze Schnüre, Ringe und Kugeln. Sie liegen in einem kleinen Golgi-Felde beieinander. Anfänglich liegt dies Feld bei fast allen Zellen stark apikal; später mehr neben dem Kerne, bei einigen Zellen sogar basal vom Kerne.

Trajekt E

Die Struktur und die Menge der soeben beschriebenen Zellteile zeigt wenig Veränderungen gegenüber dem vorigen Trajekt. Es fällt jedoch auf, daß am Ende des Trajektes E, wenn die Follikelzellen die Form eines Zylinders angenommen haben, die Mitochondrien, die mit Fuchsin färbbaren Granula, die Fettkugeln und die Golgi-Körper stets an der basalen Seite des Kernes liegen (Fig. 58 und 59, Seite 51 und 52, Fig. 63, Seite 55). Gleichzeitig ist der Kern nach dem Apex der Zelle verschoben.

Trajekt F

Jetzt erreicht die Follikelzelle ihre maximale Höhe. Der Kern liegt hier mehr basal, Mitochondrien und Golgi-Körper dagegen apikal (Fig. 67a und 68, Seite 58).

Fig. 67a zeigt auch einige Follikelzellen stärker vergrößert: die Golgi-Körper lassen sehr kleine Präsubstanzen und Golgi-Systeme unterscheiden. —

Beurteilung. Die Bedeutung der beschriebenen Zellteile in den Follikelzellen ist nicht ganz deutlich. Man könnte sich vorstellen, daß die mit Fuchsin gefärbten Granula aus den Mitochondrien entstünden: die feinen Granula der Mitochondrien könnten aufschwellen und sich von dem Mutterboden losmachen, um sich schließlich in eine neue Form zu verändern. Dieser Zusammenhang ist aber rein hypothetisch geblieben.

Vergleicht man die roten Granula nach Behandlung mit Champy-Fuchsin-Cresylblau mit den orange gefärbten Granula nach Behandlung mit Formol-Sudan und mit den schwarzgrauen Granula in den Präparaten nach Formol-OsO₄:

dann scheint es möglich, daß man es hier stets mit derselben Art Granulum zu tun hat. Dieses Granulum würde dann gleichzeitig gefärbt werden mit Fuchsin, mit Sudan und mit OsO_4 . Nach dem, was ich bei der Eizelle beschrieben habe, könnte man hier eine analoge Produktion von Fett durch die Golgi-Körper annehmen. Ich habe aber keine Beweise für diesen Zusammenhang.

Zweifellos machen die Follikelzellen erstens bestimmte Formveränderungen durch, zweitens geht mit diesen Formveränderungen Hand in Hand eine Verschiebung der Zelleinschlüsse. Nach Analogie mit anderen Zellarten könnte man hier annehmen, daß ein Wechsel des Stoffstromes stattfindet: die allgemeine Regel ist ja, daß das Golgi-Feld sich an der Seite befindet, an welcher die Ausscheidung eines bestimmten Stoffes stattfindet. Doch möchte ich aus einer solchen Analogie keinen bindenden Schluß ziehen auf die Arbeit der Follikelzelle.

Besprechung der Ergebnisse und Literaturbesprechung

Die Ergebnisse über diese intrafollikuläre Periode konnten nur durch Vergleichung der verschiedenen fixierten Stadien erreicht werden, denn es war mir nicht möglich, die strukturellen Veränderungen an ein und derselben Eizelle im Leben zu verfolgen. Die Ergebnisse sind durch das Schema 2 zusammengefaßt. Als Zeitmesser zur Bestimmung der Reihenfolge der Stadien diente der Durchmesser der Eizelle. Dieser Zeitmesser ist zweifellos mit Vorsicht zu gebrauchen, da die Oocyten verschieden schnell wachsen und wahrscheinlich auch eine Gruppe anormaler Oocyten mit vorzeitiger Entwicklung besteht (Brambell). Doch gibt der Durchmesser als Kriterium des Entwicklungsstadiums genügend deutliche Ergebnisse, wenn er mit Kritik angewendet wird.

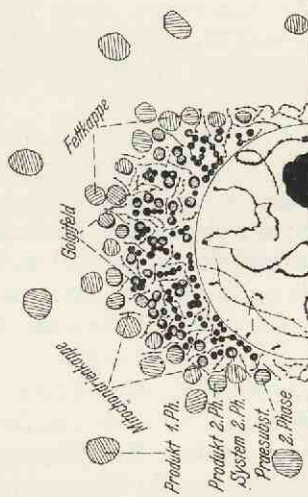
Der Prozeß der Dotterbildung vollzieht sich in mehreren Etappen, wie auf Seite 45 angegeben. Schließlich entstehen kleine Dottervakuolen, welche später stark anwachsen, in welchen Dotterkugeln zum Vorschein kommen. Diese Dotterkugeln möchte ich als echten Dotter unterscheiden von den Fettkörperchen, welche früher auftreten, aber später in die echten Dotterkugeln aufgenommen werden.

Auf Seite 38 ist schon bei der Besprechung der Resultate des ersten Teiles Näheres gesagt über den sogen. Dotterkern von Balbiani. Ich kann hier hinzufügen, daß die Centrosphäre schon im Beginn der intrafollikulären Periode nicht mehr zu entdecken ist; also scheint mir die Beteiligung der Centrosphäre an der Dotterbildung ausgeschlossen zu sein. Will man den Ausdruck Dotterkern auch während der intrafollikulären Periode weiter gebrauchen, dann kann man darunter nichts anderes als eine Anhäufung von Mitochondrien und Golgi-Körpern in einem zentralen Gebiete der Zelle, neben dem Kern verstehen. Es geht also die Frage nach der Beteiligung des „Dotterkernes“ bei der Dotterbildung über in die Frage: welche Bedeutung kommt den Mitochondrien und den Golgi-Körpern bei der Dotterbildung zu?

Golgi-Körper. Die Granula der Golgi-Präsubstanz wurden als ein Beginn einer zweiten Golgi-Phase am Ende der extrafollikulären Periode auf Seite 32 beschrieben; sie vermehren sich jetzt stark, wahrscheinlich mittels

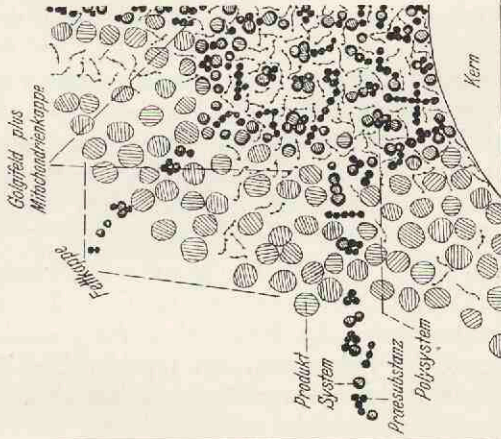
Intra-folliculäre Periode

Trajct D



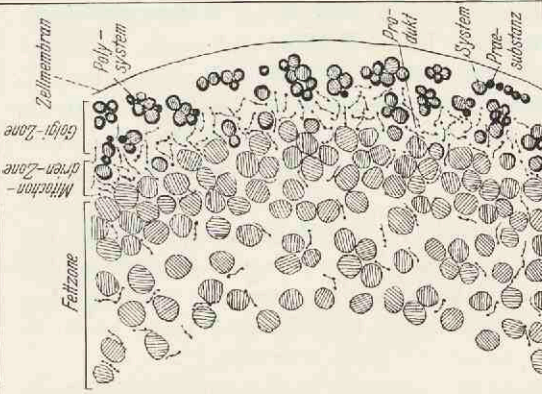
Durchmesser der Zelle: $\rightarrow 0,02 \text{ mm} \rightarrow 0,07 \text{ mm} \rightarrow$.
 Golgi-Körper: die Präsubstanzen der zweiten Golgi-Phase gehen durch innere Vakuolenbildung über in Systeme; diese gehen über in Produkte der zweiten Golgi-Phase (ebenfalls Fett). Die Produkte liegen in Form eines Hufeisens ringsum das Golgi-Feld.
 Mitochondrien: vermehren sich und bleiben in einer Kappe zusammen.
 Mitochondrienkappe + Golgi-Feld + Fettkappe bilden zusammen ein zentrales Gebiet in der Zelle.

Trajct E



Durchmesser der Zelle: $\rightarrow 0,25 \text{ mm} \rightarrow$.
 Golgi-Körper: die Präsubstanzen vermehren sich stark mittels Durchschnürung. Es entstehen daraus viele Systeme, welche meistens in Form von kleinen Polysystemen zusammenbleiben. Die Systeme liefern viele Produkte, wodurch die Fettkappe immer größer wird. Mitochondrien: vermehren sich stark.
 Die Zellorganellen im zentralen Gebiete (Golgi-Körper, Mitochondrien und Fettkugel) wandern zur Peripherie der Zelle aus.

Trajct F



Durchmesser der Zelle: $\rightarrow 0,25 \text{ mm} \rightarrow 3 \text{ mm} \rightarrow$.
 Golgi-Körper: die Präsubstanzen sind fast alle übergegangen in Systeme, welche noch immer viele Produkte liefern.
 Mitochondrien: vermehren sich noch immer.
 Die in den beiden vorigen Trajekten beim Kern angehäuften Zellorganellen (Golgi-Körper, Mitochondrien und Fettkugeln) sind jetzt in einem besonderen Gebiete an der Peripherie der Zelle angeordnet und bilden dort eine corticale Golgizone, eine corticale Mitochondrienzone und eine corticale Fettkappe.

Durchschnürung (Fig. 54a). Die Präsubstanzen bleiben im Anfang in einem Golgi-Felde neben dem Kern beieinander. Dieses Feld ist auf einem medianen Durchschnitt halbmondförmig. Die Präsubstanzen gehen durch innere Vakuolenbildung allmählich in Golgi-Systeme über (Fig. 55a). Die Golgi-Systeme gehen über in Golgi-Produkte. Die Produkte bestehen aus Fettkügelchen (mit Sudan III gefärbt) und bilden zusammen eine Kappe, welche anfänglich das Golgi-Feld eng umschließt (Fig. 52).

Darauf fällt das Golgi-Feld auseinander: die Golgi-Körper werden zur Peripherie der Zelle verschoben (Fig. 60); sie bilden hier eine corticale Golgi-Zone (Fig. 62 und 63). In dieser Zone werden auch weiterhin noch Fettkügelchen durch die Golgi-Systeme produziert: hierdurch entsteht eine breite corticale Fettzone (Fig. 59).

Ich habe den Eindruck, daß hiermit die Rolle der Golgi-Körper während der Ovogenese beendet ist, denn ich habe bei der Entstehung des echten Dotters späterer Stadien keinen Zusammenhang mit Golgi-Körpern finden können. —

Die chemische Zusammensetzung der Golgi-Körper wechselt während des Aufbaus des Produktes. Die Präsubstanzen und die Golgi-Externa zeigen eine Affinität für OsO_4 , was nach Tennent-Gardiner-Smith auf die Anwesenheit von ungesättigten Fettsäuren schließen läßt. Es kommen jedoch w. e. auch noch andere mit OsO_4 sich schwärzende Stoffe in der Zelle vor, welche störend bei der Beurteilung sind. Zur Unterscheidung von Fetten und Golgi-Körpern ist schon öfter auf die notwendige Zeit für die Imprägnation hingewiesen worden: Fette sollen im allgemeinen OsO_4 schneller reduzieren als Golgi-Körper. Doch hat schon Nath darauf hingewiesen, daß die Schnelligkeit der Reaktion abhängig ist vom Grade der Sättigung des Fettes oder des Lipoids. Nur die Reaktion mit Sudan III hält Nath für entscheidend: Fette färben sich tief orange, Lipide und auch Golgi-Körper dagegen nicht.

Die chemischen Fragen sind in der Golgi-Monographie von Hirsch (1939) ausführlich besprochen worden. Ich kann mich daher damit begnügen, hier schematisch das zusammenzufassen, was ich selbst beobachtet habe.

Die osmiophilen Zellelemente können in unserem Falle in zwei verschiedene Typen verteilt werden:

1. Bestimmte Körper, welche a) nur nach Fixation in Chrom- OsO_4 -haltigen Flüssigkeiten (z. B. Champy-) und darauffolgende OsO_4 -Imprägnation sichtbar zu machen sind; b) erst nach wenigstens 1—2 Tagen bei 37°C durch die Imprägnation schwarz werden; c) ziemlich widerstandsfähig sind gegen Bleichung mit Kaliumpermanganat und Oxalsäure; d) sich nicht färben mit Sudan III. Es sind gerade diese Körper, welche auf Grund ihrer Form und ihrer Formveränderungen hier als Golgi-Körper im Sinne von Hirsch beschrieben wurden.

2. Die zweite Gruppe von Körpern ist durch folgende Kennzeichen unterschieden: a) nach Fixation in Formol sind sie auch ungefärbt wahrzunehmen; b) schon nach einigen Stunden werden sie nach Hinzufügung einer 2% Lösung von OsO_4 schwarz; c) schon in einer Fixierung in Champy während 24 Stunden

werden sie schwarz, ohne weitere Imprägnation mit OsO_4 ; d) sie sind sehr wenig resistent gegen Bleichung mit den obengenannten Stoffen; e) sie färben sich mit Sudan III tief orange. Diese Zellelemente wurden in dieser Arbeit auf Grund von zwei Argumenten als Golgi-Produkte beschrieben, aufgebaut aus Fett. Diese Fettkörperchen sind an ihrer Oberfläche stärker osmiophil als in der Mitte, so daß sie in den Präparaten mit einem schwarzen Rande umgeben sind. Sie haben auch hie und da einen komplizierten Bau, der sogar manchmal an Golgi-Systeme erinnert, aus denen sie zwar entstanden sind, von denen sie aber zu unterscheiden sind.

So bestehen zwischen Golgi-Körpern und Fettkugeln deutliche Unterschiede; doch kann man mit genügender Sicherheit nachweisen, daß in unserem Falle die Fettkörperchen Golgi-Produkte sind.

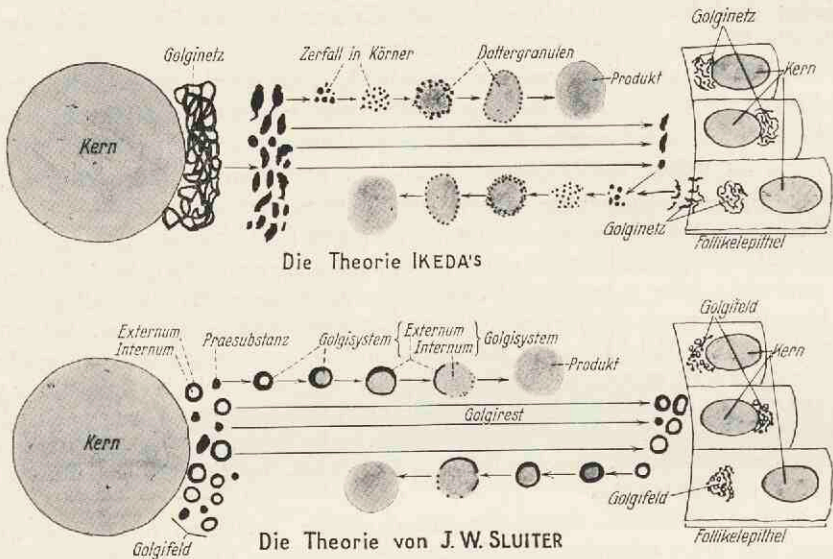
Je länger man die Imprägnation mit OsO_4 fortsetzt, um so mehr schwarze Strukturen erscheinen in der Zelle; schließlich wird auch das Grundplasma schwarz. Solche Färbungen betrachte ich als Kunstprodukte. Zu ihnen gehören auch jene auf Seite 53 näher beschriebenen Körnchen und kleinen Fäden (Fig. 61, 62).

Drei Forscher haben bisher die Golgi-Körper in den Oocyten der Vögel während der intrafollikulären Periode untersucht. Brambell (1925) beschreibt, wie anfänglich bei dem Kern ein „Golgi-Apparat“ liegt, der besteht aus „rods and granules“; diese sind argentophil und osmiophil; jedes Golgi-Element „appears to be ringshaped“. Dies wird gefunden in den kleinsten Oocyten von jungen Kücken und von erwachsenen Hühnern. Bei größeren Oocyten fallen die Golgi-Elemente auseinander in feine argentophile Granula, welche sich über die ganze Zelle zerstreuen; der Golgi-Apparat bei dem Kern ist bei Oocyten mit einem Durchmesser von mehr als 0,2 mm ganz zerfallen und verschwunden. Von den Follikelzellen aus dringt ein anderer Typus von Golgi-Elementen in die Eizelle ein, welche ebenfalls in feine Granula auseinanderfallen. Brambell hält es für möglich, daß die Golgi-Granula eine Rolle spielen bei der Fettbildung.

Ikeda (1928) arbeitete mit der Silbermethode: anfänglich besteht der „Golgi-Apparat“ aus einem schwachentwickelten Käppchen auf dem Kern, zuerst ohne besondere Struktur, später ein kompliziertes Knäuel. Die Schleifen dieses Knäuels brechen in Stücken auseinander; diese fallen wieder auseinander in feine Granula, welche sich durch die Zelle zerstreuen und weiterhin rund um die sich entwickelnden Dotterkörnchen liegenbleiben (das soll geschehen in Eizellen mit einem Durchmesser von 0,066—0,247 mm!). Ein Teil der auseinanderfallenden Fäden soll sich zur Peripherie der Zelle begeben und wächst dort an zu größeren Brocken, welche sich später teilen. Auch diese sollen auseinanderfallen in kleine Granula. Auch Ikeda gibt an, daß Golgi-Elemente von den Follikelzellen in die Eizellen eindringen und dort in feine Granula auseinanderfallen. Er meint, daß die feinen Granula eine Rolle spielen bei dem Aufbau der Dotterkugeln, welche jedoch schon anwesend sein sollen in Eiern mit einem Durchmesser von weniger als 0,2 mm; aus der Beschreibung und aus den Abbildungen ist jedoch nicht auszumachen, welche Dotterkugeln er meint.

Hinsichtlich der Verteilung der Golgi-Elemente bin ich zu etwa denselben Ergebnissen gekommen wie die beiden Autoren; hinsichtlich des Formwechsels und der funktionellen Erklärung bin ich jedoch zu ganz anderen Resultaten gekommen. In Schema 3 habe ich die Meinungen von Brambell und Ikeda einerseits und meine Auffassung andererseits gegenübergestellt. Die eine Figur gibt ein von mir entworfenes Schema der Meinung von Ikeda und auch von Brambell wieder; die andere Figur das Ergebnis meiner Untersuchung.

Beide Autoren beschrieben als Golgi-Elemente nur die Stoffe, welche mit Silbernitrat oder OsO_4 schwarz gefärbt werden. Nach meiner Meinung ist hier stets die Rede von Golgi-Körpern nach der Definition von Hirsch, welche erst als Präsubstanzen, dann als Golgi-Systeme hervortreten. Das Golgi-Internum (im Sinne von Hirschler und Hirsch) wird dagegen als unwichtig übersehen. Vor allem aber sollen die „Golgi-Elemente“ der beiden Autoren zu einer gewissen Zeit aufhören zu bestehen durch einen Zerfall in sehr feine Granula. Dergleichen Granula habe auch ich gesehen, aber es besteht kein Grund, anzunehmen, daß sie auf eine solche Weise entstanden sind; sie müssen vielmehr zu jenen Kunstprodukten gerechnet werden, über welche ich auf Seite 53 ff. gesprochen



Schema 3.

Schematische Gegenüberstellung der Theorien über den Formwechsel der Golgi-Körper in der Entwicklung des Hühnereies; oben von Brambell (1925), Ikeda (1927); unten von J. W. Sluiter, Utrecht. Im Golgi-Feld sind die Körper etwas auseinandergezogen, um die Einzelheiten der Körper zu demonstrieren. (Beide Schemata entworfen von J. W. Sluiter 1938.)

habe. Die Golgi-Systeme verschwinden vielmehr dadurch, daß ihr Internum übergeht in Golgi-Produkte, welche als solche nicht mehr zu den Golgi-Körpern gerechnet werden können.

Das (1935) beschreibt die Golgi-Körper bei Taubeneyern so: in den kleinsten Eiern liegen einige Golgi-Granula in der „archoplasmic area“ dicht beim Kern. Sie vermehren sich stark, schwellen an und werden umgebildet in Fett-Dotter. Später zerstreuen sich die Golgi-Körper und ordnen sich schließlich zu einem peripheren Ringe an, wobei sie stets weiter Fettdotter bilden. Jedes Granulum soll aufgebaut sein aus einem dunkleren Rande (Golgi-Externum?) und einem helleren Zentrum (Golgi-Internum?).

Mit diesen Ergebnissen kann ich bei den Hühnereiern bis zu einem gewissen Grade übereinstimmen; auch wenn ich in Betracht ziehe, daß Das keine Reaktion

mit Sudan III gemacht hat, so bin ich doch überzeugt, daß sein Fettdotter in den kleinsten Eiern übereinstimmt mit Sudan III färbbaren Fettkügelchen, welche Golgi-Produkte sind.

Weiter beschreibt Das nach Imprägnation mit OsO_4 , daß kleine schwarze Granula oder auch stäbchenförmige Strukturen sich in einem Ringe (Golgi-Externum?) anordnen; in diesem Ringe sollen bestimmte fetthaltige Stoffe entstehen in Form eines „dense droplet“ (Golgi-Internum?); diese Tropfen wachsen und werden umgeben durch eine Vakuole.

Was Das jetzt als „Golgi-Yolk“ beschreibt, kann nicht gleich sein den von mir beobachteten mit Sudan III färbbaren Granula, weil sie niemals von einer Vakuole umgeben werden und vorübergehende Erscheinungen sind. Dieser Golgi-Dotter ist vielmehr identisch mit dem echten Dotter (vgl. Seite 45), der in Vakuolen liegt, welche schon von Loyez und von van Durme beschrieben wurden; diese aber haben nach meiner Meinung nichts zu tun mit Golgi-Körpern.

Schließlich findet Das nach Behandlung mit Silbernitrat noch Golgi-Körper, welche bestehen aus argentophilen „huge crescentlike structures“ (vielleicht ein Golgi-Externum?) und einer kleinen „areoplasmic portion“ (vielleicht Golgi-Internum?); diese Körper sollen ebenfalls in einer Vakuole liegen. Wenn ein solcher „Golgi-Körper“ einen Durchmesser von 8–10 μ (!) erreicht hat, beginnt der innere Teil zu wachsen auf Kosten des äußeren und geht über in die sogen. „fatty yolk sphere“.

Es ist deutlich, daß auch dieser Fettdotter etwas ganz anderes ist als die von mir beschriebenen Golgi-Produkte; es ist mir leider unklar, was Das meint mit diesem letzten Fettdotter, da keiner der Untersucher einen besonderen Fettdotter in Vogeleiern unterscheidet.

Trotz einiger deutlicher Übereinstimmungen zwischen den Ergebnissen von Das und den meinigen geht Das offenbar aus von einer viel weiteren Auffassung des Ausdruckes „Golgi-Körper“; er nennt offenbar alles, was sich mit OsO_4 oder Silbernitrat schwärzt, einen Golgi-Körper. Deswegen kann seine Untersuchung nicht weiter mit der meinigen verglichen werden. —

Nun noch eine kurze Vergleichung mit den Eiern der Säugetiere. Die Erscheinungen, welche z. B. durch Gresson (1934) bei der Maus und durch Weiner (1926) bei der Katze beschrieben und abgebildet werden, zeigen eine auffallende Übereinstimmung mit meinen Ergebnissen bei den Hühnereiern. Weiner beschreibt, wie im Anfang ein „gebundener und lokalisierter Apparat“ bei dem Kern sich befindet, welcher später übergeht in einen „zerfallenen und diffusen Apparat“, dessen Teile sich vor allem an der Peripherie des Eies anordnen. Er weist auf die Vakuolenstruktur der Golgi-Körper; und seine guten Abbildungen zeigen Präsubstanzen neben Systemen, welche meist in der Form kleiner Polysysteme beieinanderliegen. Über die Funktion sagt Weiner nichts; aber z. B. R. v. d. Stricht (1911) hat bei der Katze nachgewiesen, daß auch in Säugetiereiern Fettkügelchen auftreten: in kleineren Eiern in der Form von „une espèce de croissant ou de calotte“ bei dem Kern liegenbleiben, später aber in Anzahl zunehmen und die Zelle größtenteils erfüllen. Vereinigt man die Ergebnisse beider Untersucher, dann sieht man, daß hier in großen Zügen eine ähnliche topographische Beziehung zwischen Golgi-Körpern und Fettkügelchen

besteht wie in den Hühnereiern; wahrscheinlich sind auch in Säugetiereiern die Fettkörperchen Golgi-Produkte. Auch Aykroya (1938) findet eine gewisse topographische Beziehung zwischen dem „Golgi-Apparat“ und den Fettkügelchen in den ersten Stadien der Ovogenese beim Menschen.

Zum Schluß ein kurzer Vergleich mit den Eiern niederer Vertebraten und der Invertebraten. Ich verweise im übrigen auf die Zusammenfassung von Hirsch (1939) und auf die Untersuchungen von Jägersten (1935). Folgende Punkte scheinen mir zur Vergleichung wichtig:

1. Die Golgi-Körper liegen im Beginn in geringer Anzahl neben dem Kern, sie vermehren sich dann und verbreiten sich durch die Zelle, häufig wie eine Fontäne.
2. Die Golgi-Körper zeigen wohl in allen Fällen Golgi-Systeme.
3. Die Golgi-Körper spielen eine wichtige Rolle beim Aufbau von Fett. Dies wurde besonders betont durch Nath, Batthacharya und ihre Mitarbeiter, auch durch Gatenby und Brambell. Doch glaube ich, daß mancher der Untersucher Fettkügelchen und Golgi-Körper miteinander verwechselt haben, worauf auch Jägersten besonders hinweist.

Mitochondrien haben auch in der intrafollikulären Periode die Form von feinen Fäden, an denen kleine Granula liegen. Vielleicht kommen zwei Arten vor: fadenförmige neben granulären; doch ist dies schwer zu beurteilen. In den kleinsten Oocyten liegen die Mitochondrien in Form einer kleinen Kappe bei dem Kern; diese breitet sich allmählich aus durch Zunahme der Mitochondrien (Fig. 51). Dann fällt die Kappe auseinander und die Mitochondrien verteilen sich über die ganze Zelle (Fig. 56). Sie sind schließlich in der Zelle verteilt, finden sich aber an der äußersten Peripherie in einer corticalen Mitochondrienzone am häufigsten (Fig. 58, 63). Es zeigt sich also auch bei den Mitochondrien wieder diese merkwürdige Auswanderung nach der Peripherie der Zelle. Sie geschieht ungefähr gleichzeitig mit dem Ausschwärmen der Golgi-Körper, wie oben beschrieben. Man kann sich jetzt fragen: was hat eine solche Auswanderung zu bedeuten? Es ist anzunehmen, daß die Mitochondrien und die Golgi-Körper beteiligt sind an der Verarbeitung von Stoffen, welche von außen in die Zelle eindringen. Darum ist es begreiflich, daß an einem bestimmten Augenblick während des großen Wachstums der Eizelle der Abstand zwischen dem zentralen Platz, an welchem die Zellorganellen anfänglich liegen und der Zellmembran, wo die Stoffe in die Zelle eindringen, zu groß wird. Durch das sehr große Wachstum der Zelle würde also die Umlagerung der Zellorganellen nach der Peripherie verständlich. Das gleichzeitige Auswandern von Golgi-Körpern und Mitochondrien wäre demnach auf dieselbe Ursache zurückzuführen; aus einem solchen topographischen Zusammenhang darf man nicht ohne weiteres auf einen physiologischen Zusammenhang schließen.

Besondere Formveränderungen der Mitochondrien in Verbindung mit einem Wechsel in der Funktion habe ich nicht mit Sicherheit feststellen können, da die Färbung mit Säurefuchsin hierfür unzureichend ist.

Die sich mit Säurefuchsin weiterhin färbenden Körper, welche sicher nicht zu den Mitochondrien gerechnet werden können, kann man in zwei Gruppen teilen: eiweißartige Granula, welche vor dem Beginn der echten Dotterbildung auftreten in ganz bestimmten Oocyten, welche wahrscheinlich degenerieren; die normalen Oocyten sind frei von solchen Granula. Eine zweite Gruppe sind die Granula, welche später, während der Dotterbildung an der Peripherie erscheinen, und zwar in der Zone, welche frei von Dottervakuolen ist (Fig. 68). Die Größe dieser Granula schwankt in beiden Gruppen ziemlich stark: die kleinsten unter scheiden sich in ihrer Größe wenig oder gar nicht von den Mitochondrien; die größten erreichen einen Durchmesser von mehreren μ .

Die Mitochondrien in den Hühnereiern wurden bereits untersucht durch v. Durme, Brambell, Ikeda und Das. Hinsichtlich der Menge und der topographischen Verteilung stimmen meine Ergebnisse überein mit der Beschreibung dieser Autoren. Im Gegensatz jedoch zu meiner Auffassung werden durch die genannten Untersucher den Mitochondrien bestimmte Formveränderungen zugeschrieben in Verbindung mit der Dotterbildung, v. Durme (1914), Brambell (1925) und Das (1935) sagen, daß zu einer bestimmten Zeit die Mitochondrien anschwellen zu größeren Eiweißgranula. Diese sollen später in einer Vakuole liegen und übergehen in Dotterkugeln. Sie kommen zu diesem Schlusse auf Grund der Anwesenheit einer Anzahl Granula, die ich oben als fuchsinfärbbare Granula der zweiten Gruppe beschrieben habe: die Größe dieser Granula schwankt von der Größe der granulären Mitochondrien bis zur Größe echter Dotterschollen in den Vakuolen. Ich leugne die Anwesenheit dieser Granula nicht; auch die Möglichkeit, daß diese Granula entstehende Dotterkugeln sind, scheint mir nicht ausgeschlossen. Doch ein sicherer genetischer Verband zwischen diesen Granula und den Mitochondrien scheint mir nicht bewiesen zu sein.

Ikeda (1928) beschreibt, wie die Mitochondrien in feine Granula auseinanderfallen und sich rund um die noch nicht ganz erwachsenen Dotterkugeln anordnen, ähnlich wie Ikeda das auch für Golgi-Körper beschreibt. Diese feinen Mitochondrien-Granula sollen verschwinden, je mehr die Dotterkugeln anwachsen; hieraus wird ein genetischer Zusammenhang konstruiert. Ich habe aber diesen Zusammenhang nicht beobachten können; auch ist mir nicht deutlich, was Ikeda mit den Dotterkugeln meint.

Öfter sind von den Untersuchern die Mitochondrien in Verbindung gebracht worden mit der Bildung eiweißartiger Stoffe in der Eizelle. Bei dem Hühnerei sind uns die chemischen Veränderungen ziemlich gut bekannt, bei den jungen Stadien besonders durch die Untersuchung von Marza-Marza (fettartige Stoffe wurden besonders von Konopacka untersucht):

In der ersten Phase der Dotterbildung enthält das Ovoplasma zuerst sehr wenig Proteine: nur der „Dotterkern von Balbiani“ (das ist das zentrale Gebiet bei dem Kern, in welchem in dieser Periode u. a. die Mitochondrien liegen) ist aus Globulinen aufgebaut. Später nimmt die Menge der Proteine im Ovoplasma zu, teilweise durch eine Auflösung des Dotterkerns von Balbiani, größtenteils aber durch Eindringen dieser Stoffe von außen in die Zelle. Es überwiegt also in dieser Phase das Fett gegenüber dem Eiweiß. — In der zweiten Phase zeigt die vakuolenfreie Zone an der Peripherie der Eizelle wenig Unterschied in ihrem Proteingehalt mit dem Ovoplasma der vorigen Phase. Die kleinsten Dotterkugeln in den Vakuolen sind aus Nucleoproteinen gebildet; mit ihrem Wachstum werden jedoch immer mehr Globuline (Vitellin) darin aufgestapelt und die Nucleoproteine treten in Menge zurück. Im allgemeinen überwiegen in dieser Phase die Eiweiße über die Fettsubstanzen. — In der dritten Phase treten wiederum Fette und Lipoide, jedoch in minderem Maße auch Proteine

in der Zelle auf. Weitere Angaben kann ich übergehen, da diese Phase durch mich nicht untersucht ist.

Marza-Marza (1935) meinen, daß die Proteine als einfache Moleküle durch die Zellmembran dringen und in dem Ovoplasma zusammengefaßt werden zu größeren Molekülen. Da durch mehrere Untersucher Fermente in den Eiern nachgewiesen wurden, halten Marza-Marza es für wahrscheinlich, daß die chemischen Umsetzungen mit Hilfe solcher Fermente zustande kommen. Hierin liegt nach meiner Meinung eine neue Quelle von Möglichkeiten bei der Analyse der Funktion der Mitochondrien in den Eizellen: es besteht die Möglichkeit, daß die Mitochondrien den genannten Fermenten als Eiweißträger dienen oder z. B. durch Oberflächenvergrößerung einen katalytischen Einfluß auf die chemischen Umsetzungen haben. Es ist jedenfalls nicht notwendig, daß bei dieser Funktion der Mitochondrien bestimmte Granula gebildet werden, welche mikroskopisch sichtbar sind; es wäre sogar wahrscheinlicher, daß die Fermente mikroskopisch unsichtbar blieben. Ich bin daher der Meinung, daß die Funktion der Mitochondrien in der Eizelle mit den üblichen mikroskopischen Techniken nicht festgestellt werden kann; ein direkter Übergang von Mitochondrien in Granula und von dort aus in Dotter ist bisher nicht genügend erwiesen. —

In den Eiern der Säugetiere wurden die Mitochondrien u. a. ausführlich beschrieben durch R. v. d. Stricht (1911): in sehr jungen Oocyten rund um die Centrosphäre entsteht eine Mitochondrienkappe („Couche vitellogène“). In älteren Eizellen wird diese Kappe aufgelöst; schließlich wird durch eine Anzahl von Mitochondrien eine corticale Mitochondrienzone gebildet. Hieraus ergibt sich eine neue auffallende Parallele zwischen den Eiern der Säugetiere und den jungen Hühnereiern. —

Ich komme jetzt zurück auf die Frage, welche ich auf Seite 55 gestellt habe: welche Bedeutung haben die Zellorganellen für die Dotterbildung? Ich kann die Antwort jetzt so zusammenfassen: eine Teilnahme der Mitochondrien an der Dotterbildung habe ich zwar nicht beweisen können, aber es ist nicht unwahrscheinlich, daß die Mitochondrien vielleicht als Träger von Fermenten oder als Produzenten von für den Dotterstoffwechsel notwendigen Stoffen eine Rolle spielen. Die Bedeutung der Golgi-Körper liegt in der Bildung von bestimmten Produkten; eine solche Bildung habe ich in zwei Golgi-Phasen oben beschrieben. Doch glaube ich nicht, daß die Golgi-Körper direkt teilnehmen an der Bildung jenes Dotters, welchen ich auf Seite 45 den echten Dotter genannt habe; wahrscheinlich sind die beiden Phasen von Golgi-Körpern nur bei der Bildung von ersten fettartigen Stoffen beteiligt.

Schließlich möchte ich noch einmal auf den vielumstrittenen sogenannten „Dotterkern“ zurückkommen. Unter diesem Namen verstehen die zahlreichen Untersucher etwas recht Verschiedenes (S. 38 von Teil I). Ich persönlich kann in dem Dotterkern nur sehen eine Anhäufung von Mitochondrien und Golgi-Körpern in dem zentralen Zellgebiete neben dem Kern (S. 26); dies gilt für die intrafollikuläre Periode; während der extrafollikulären Periode kommt noch dazu die Centrosphäre, welche aber verschwindet, sobald die Zelle in die intrafollikuläre Periode übergeht. Ich glaube eine Bedeutung des „Dotterkernes“

für die Bildung des echten Dotters auf Grund von zwei Argumenten bezweifeln zu müssen:

1. Beim ersten Auftreten der echten Dottervakuolen ist der „Dotterkern“ schon längst auseinandergefallen, besteht also nicht mehr.

2. Auch nach dem Auseinanderfallen ist eine direkte Beteiligung der ursprünglich im Dotterkern enthaltenen Zellorganellen an der Bildung des echten Dotters nicht bewiesen und ist sehr unwahrscheinlich.

Deswegen schlage ich vor, den Ausdruck „Dotterkern“ fallen zu lassen.

In der ersten Phase der Dotterbildung (s. S. 45) zeigt das Hühnerei eine auffallende Übereinstimmung mit den Eiern der Säugetiere: hinsichtlich der Golgi-Körper, der Mitochondrien und der Fettkugeln. Die zweite Phase der Dotterbildung in dem Hühnerei, welche gekennzeichnet ist durch das Auftreten des echten Dotters, kommt in den Säugetiereiern überhaupt nicht vor; bei Fischen und Amphibien soll nach Marza-Marza diese zweite Phase das Ende der Dotterbildung sein. Die dritte Phase wird dann bei Vögeln, Reptilien, Ganoiden und Selachiern gefunden.

Über die Funktion der Follikelzellen habe ich auf Seite 57 ff. ausführlich gesprochen: ich habe eine besondere Funktion ihrer Zellorganellen nicht finden können. Brambell (1925) dagegen hat als erster beschrieben, wie ein Teil der Golgi-Körper aus den Follikelzellen durch die Eimembran dringt und in das Eiplasma übertritt. Eine solche „Infiltration“ ist auch durch Ikeda (1928) und Das (1935) beschrieben worden; die beiden letzten Untersucher beschreiben sogar einen Übertritt von Mitochondrien in derselben Richtung. An meinem Material habe ich beides nicht wahrnehmen können; auch die Beobachtung von Brambell, daß eine Anzahl von Golgi-Elementen der Eizelle in ihrer Form übereinstimmen mit den analogen Elementen in den Follikelzellen und sich dadurch unterscheiden von den übrigen Golgi-Körpern der Eizelle, konnte ich nicht bestätigen. Ein solcher Übergang von Golgi-Körpern aus den Follikelzellen in die Eizelle ist übrigens auch bei Fischen, Amphibien, Reptilien und Säugetieren öfter beschrieben worden. Aber schon Jägersten (1935) hat den Zweifel geäußert, daß man es doch an fixierten und geschnittenen Präparaten kaum nachweisen könnte, daß ein bestimmter Körper durch eine dünne Membran dringt, da immer die Möglichkeit besteht, daß es sich um eine künstliche Veränderung durch das Schneiden handelt. Auch ist es nur schwer zu beweisen, daß jene beschriebenen feinen Granula wirklich Golgi-Körper sind.

Ich erachte es jedoch für wahrscheinlich, daß die Follikelzellen einen regulierenden Einfluß auf die Zufuhr von Stoffen nach dem Ei haben. Dafür würde sprechen, daß in jener Periode, in welcher die Eizelle fast ausschließlich Fett enthält, auch die Follikelzellen reich sind an Fettgranula (Fig. 52, 57), während später, wenn Eiweiße in die Zelle eindringen, auch in den Follikelzellen zahlreiche Eiweißgranula auftreten (Fig. 58).

Zusammenfassung

1. **Methodik.** Die Strukturveränderungen im Hühnerei während der ersten Phasen der Ovogenese wurden Stufe für Stufe verfolgt nach der Methode

der Stufenuntersuchung. Bei der Bestimmung des Stadiums, an welchem sich die Eier während ihrer Entwicklung befinden, diente während der ersten Phase der Entwicklung die Kernstruktur, während des zweiten Teiles der Durchmesser der Zelle. Es wurde bewiesen, daß diese zwei Zeitmesser die richtige Reihenfolge der Zellstadien anzeigen. — Es wurden Beobachtungen der lebenden Eizelle zusammen mit Vitalfärbungen verglichen mit Bildern nach Fixation mit verschiedenen Techniken.

2. Die Ergebnisse sind auf Schema 1, 2 und 3 zusammengefaßt.

Die Golgi-Körper in der Eizelle durchlaufen einen bestimmten Stoff- und Formwechsel: die durchimprägnierten Präsubstanzen gehen durch innere Vakuolenbildung über in Golgi-Systeme, in deren Golgi-Internum das Produkt aufgebaut wird. Der Formwechsel entspricht also der Theorie von Hirsch 1939.

Während der Ovogenese treten zwei Golgi-Phasen auf; d. h. die genetische Kette: Präsubstanzen → Golgi-System → Produkt (gleich einer Golgi-Phase) läuft zweimal ab. Die erste Golgi-Phase spielt sich ab während der extrafollikulären Periode. Die Herkunft der Präsubstanz am Beginn dieser Phase konnte nicht festgestellt werden. Das Produkt am Ende dieser Phase besteht aus Fett. — Die zweite Golgi-Phase beginnt am Ende der extrafollikulären Periode und durchläuft den ersten Teil der intrafollikulären Periode. Die Präsubstanz dieser Phase entsteht aus Golgi-Resten: Reste der Externa der Golgi-Systeme der ersten Phase schwellen auf. Diese Präsubstanzen der zweiten Golgi-Phase vermehren sich stark, wahrscheinlich mittels Durchschnürung. Sie bilden durch innere Vakuolenbildung zahlreiche Golgi-Systeme, deren Interna in Produkte übergehen, welche ebenfalls aus Fett bestehen.

Das Fett, welches durch die Golgi-Körper gebildet wird, ist nur einer der zahlreichen Baustoffe für den echten Dotter in dem Hühnerei. Das aus Golgi-Körpern entstandene Fett trägt offenbar später zur Bildung des echten Dotters irgendwie bei. Bei dieser Bildung des echten Dotters, wobei Dotterkugeln in Dottervakuolen entstehen, spielen also die Golgi-Körper nur eine indirekte Rolle.

Topographie der Golgi-Körper: In dem ersten Teile der Ovogenese findet sich in der Nähe des Kernes ein kleines Netzwerk von Präsubstanz, später ein kleines Polysystem. Die Produkte dieser Phase zerstreuen sich durch die ganze Zelle. In der zweiten Golgi-Phase liegen die Präsubstanzen und die Golgi-Systeme im Anfang in einem Golgi-Felde dicht bei dem Kern. Die Produkte dieser Phase bilden eine hufeisenförmige Fettschicht, welche das Golgi-Feld dicht umschließt. Später werden die Golgi-Körper zur Peripherie der Zelle geschoben: die Präsubstanzen und die Golgi-Systeme bilden dann dort eine corticale Golgi-Zone. Die Produkte dieser Golgi-Zone bilden eine corticale Fettzone.

Chemische und physikalische Eigenschaften der Golgi-Körper: die Präsubstanzen sind nur nach vorhergehender Fixation in Chrom-OsO₄-haltigen Flüssigkeiten und nach darauffolgender Imprägnation mit OsO₄ wahrzunehmen. Jedes Golgi-System besteht aus Golgi-Externum und Golgi-Internum. Die Golgi-Externa zeigen eine vollständige Übereinstimmung in ihren Reaktionen mit der Präsubstanz. Nur in der ersten Golgi-Phase sind sie auch ohne vorhergehende Fixation allein durch Einwirkung von OsO₄ zu schwärzen. — Die Golgi-Interna

sind wenig oder gar nicht mit OsO_4 zu imprägnieren. Sie sind in der ersten Golgi-Phase auch vital, ohne Osmierung sichtbar. — Die Golgi-Produkte sind nach Fixation in Formol durch OsO_4 dunkel graubraun zu färben; mit Sudan III färben sie sich tief orange; nach Fixation in Chrom- OsO_4 -haltigen Flüssigkeiten werden sie auch ohne darauffolgende Imprägnation mit OsO_4 dunkel graubraun.

Neutralrotgranula wurden in allen Entwicklungsstadien der extrafollikulären Periode vital wahrgenommen. Sie zeigten aber keine Beziehung zu den Golgi-Körpern und stellen wenigstens teilweise Kunstprodukte dar.

Die Mitochondrien werden in der lebenden Zelle mit Janusgrün gefärbt, in den fixierten Präparaten mit Säurefuchsin: sie haben die Form von feinen Fäden mit einer Anzahl kleiner Anschwellungen. Regelmäßige Formveränderungen wurden im Laufe der Ovogenese während der von mir untersuchten Entwicklungsphasen des Eies nicht wahrgenommen. Die weitverbreitete Meinung, daß die Mitochondrien zu einem bestimmten Zeitpunkt anschwellen und auf diese Weise direkt übergehen in Dotterkugeln, ist unbegründet.

Die Mitochondrien vermehren sich jedoch stark während der Ovogenese. Sie wandern zusammen mit den Golgi-Körpern in gesetzmäßiger Weise durch die Eizelle: In der extrafollikulären Periode und im Anfang der intrafollikulären Periode liegen sie in Form einer Kappe in der Nähe des Kernes. Später zerstreuen sie sich über die Zelle und häufen sich besonders auf in einer bestimmten Zone an der Peripherie.

Die Centrosphäre ist in sehr jungen Eizellen ein wesentlicher Zellteil. Im Anfang wird sie umschlossen durch das Netz der Golgi-Präsubstanz der ersten Golgi-Phase. Aber diese Verbindung zwischen Centrosphäre und Golgi-Körper geht verloren bei der Bildung des Golgi-Polysystems während der ersten Golgi-Phase. Die Centrosphäre verschwindet am Anfang der intrafollikulären Periode. Sie hat mit der Dotterbildung nichts zu tun.

Der Dotterkern von Balbiani wird von einigen Untersuchern angesehen als allein die Centrosphäre, von anderen als die Centrosphäre plus der Mitochondrienkappe. Wenn man diesen Ausdruck überhaupt gebrauchen will, muß man, meiner Meinung nach, auch die Golgi-Körper hinzurechnen, weil sie auch ein Bestandteil dieses sogenannten Dotterkernes sind. Da weder die Centrosphäre noch die Mitochondrienkappe noch die Golgi-Körper im Hühnerei eine direkte Beziehung zu der Bildung des echten Dotters haben, scheint mir der Ausdruck: „Dotterkern“ sinnlos.

An dem Kern wurden die Strukturveränderungen während der ersten Phase beschrieben und abgebildet. Eine physiologische Beziehung bestimmter Kernteile zur Dotterbildung konnte nicht beobachtet werden.

Die Follikelzellen enthalten Präsubstanzen und Golgi-Systeme, außerdem Mitochondrien, Fett und mit Fuchsin färbende Granula. Diese Zellteile machen bestimmte Veränderungen in ihrer Anordnung in der Zelle durch. Diese Veränderungen stehen wohl mit einer besonderen Funktion der Follikelzellen in Verbindung; ob sie aber mit der Dotterbildung etwas zu tun haben, konnte nicht nachgewiesen werden. Der oft beschriebene Übergang von Golgi-Körpern und Mitochondrien aus den Follikelzellen zur Eizelle konnte hier nicht beobachtet werden.

Literaturverzeichnis

- Aykroyd, Olive, E. B. A., 1938, The cytoplasmic inclusions in the oogenesis of man. *Zeitschr. f. Zellforsch.* 27.
- Balbiani, E. G., 1883, Sur l'origine des cellules du follicule et du noyau vitellin de l'œuf chez les Géophiles. *Zool. Anz.* 6.
- , 1883, Centrosome et „Dotterkern“, *J. de l'Anat. et de la Physiol.* 29.
- Bhandari, K. G. and Nath, V., 1930, Studies on the origin of yolk. V. Oogenesis of the red cotton bug, *Dysdercus cingulatus*. *Zeitschr. f. Zellforsch.* 10.
- Bhatia, D. R., and Nath, V., 1931, Studies on the origin of yolk. VI. The crustacean oogenesis. *Quart. Journ. micr. Sci.* 74.
- Bhattacharya, D. R., 1925, Les inclusions cytoplasmiques dans l'oogenèse de certains reptiles. Thèse de Paris.
- , Das, R. S., and Dutha, S. K., 1929, On the infiltration of Golgi-bodies from the follicular-epithelium to the egg. *Zeitschr. f. Zellforsch.* 8.
- and Lal, K. B., 1930, The cytoplasmic inclusions in the oogenesis of certain indian tortoises. *Allahabad Univ. Studies* 6.
- and Mathur, C. B., 1930, On the cytoplasmic inclusions in the oogenesis of *Pila globosa* (Swainson). *Allahabad Univ. Studies* 6.
- and Banerjee, S. P., 1932, On cytoplasmic inclusion in the oogenesis of *Scylla serrata*. *Allahabad Univ. Studies* 8.
- Bhattacharya, P. R., 1930, Notes on cell organs in the oogenesis of the house gecko. *Allahabad Univ. Studies* 6.
- , 1930, The Infiltration of Golgibodies from the follicular epithelium to the egg in fishes. *Allahabad Univ. Studies* 6.
- , 1931, Infiltration from Golgibodies from follicular epithelium to the egg in mammals. *Allahabad Univ. Studies* 7.
- Beneden, Ed. v., 1880, Contribution à la connaissance de l'ovaire des mammifères. *Arch. de Biol.* 1.
- Berenberg-Gossler, H. v., 1912, Über gitterkapselartige Bildungen in den Urgeschlechtszellen von Vögelbryonen. *Anat. Anz.* 40.
- —, 1912, Die Urgeschlechtszellen des Hühnerembryos am 3. und 4. Bebrütungstage; Kern und Plasmastrukturen. *Arch. f. mikr. Anat.* 81.
- Brambell, F. W. R., 1924, The nature and origin of yolk. Experimental studies on the oocytes of *Helix aspersa* and *Patella vulgata*. *Brit. J. exp. Biol.* 1.
- , 1925, The oogenesis of the fowl (*Gallus bankiva*) *Philos. Trans. R. Soc. London, B.* 214.
- Brode, M. D., 1928, The significance of the asymmetry of the ovaries of the fowl. *J. Morph. a. Physiol.* 46.
- Dantschakoff, W., 1908, Entwicklung des Blutes bei den Vögeln. *Anat. Hefte* 37.
- , 1929, Experimentelle Beweise der Keimbahn beim Vogel. *Verl. Anat. Ges.* 38 Vers. Tübingen.
- , 1931, Keimzelle und Gonade. I A. Von der entodermalen Wanderzelle bis zur Urkeimzelle in der Gonade. *Zeitschr. f. Zellforsch.* 13.
- , 1931, Keimzelle und Gonade. I A¹. Identität der Urkeimzellen und der entodermalen Wanderzellen. Experimentelle Beweise. *Zeitschr. f. Zellforsch.* 14.
- , 1931, Keimzelle und Gonade. II B. Ganzheit des Gewebe-Komplexes als Faktor in der Entwicklung der Gonade. *Zeitschr. f. Zellforsch.* 15.
- , 1931, Keimzelle und Gonade. V. Sterilisierung der Gonaden im Embryo mittels Röntgenstrahlen. *Zeitschr. f. Zellforsch.* 18.
- and Guelin-Shedrina, A., 1931, Keimzelle und Gonade. VI. Asymmetrie der Gonaden beim Huhn. *Zeitschr. f. Zellforsch.* 19.

- Dantschakoff, W. et Lacassagne, A., 1932, Destructures localisées dans l'embryo du poulet pour l'étude expérimentale de l'origine des cellules sexuelles. C. r. Soc. Biol. **109**, S. 845.
- —, 1932, Stérilité de l'embryo résultant des troubles dans le mécanisme de transport des cellules génitales. C. r. Soc. Biol. **109**, S. 860.
- —, 1932, Stérilisation par les rayons X de l'ébauche gonadiques du poulet. Ses effets sur le développement de la gonade. C. r. Soc. Biol. **109**, S. 1067.
- et Guelin-Shedrina, A., 1932, Inégalité primaire des ébauches des gonades du poulet dans le problème de l'asymétrie des ovaires chez la poule. C. r. Soc. Biol. **109**, S. 857.
- Das, R. S., 1928, Cytoplasmic inclusions in the oogenesis of *Columba*. Allahabad Univ. Studies **4**.
- , 1931, Über cytoplasmatische Inklusionen bei der Oogenese der Vögel. Russ. Arch. Anat. **10**.
- Durme, v. M., 1914, Nouvelles recherches sur la vitellogenèse des œufs d'oiseaux aux stades d'accroissement, de maturation, de fécondation et du début de la segmentation. Arch. de Biol. **29**.
- Dutta, S. K. and Asana, J. J., 1927, On the behaviour of the Golgi apparatus in the oogenesis of *Calotes vesicolor* (Boulenger). Allahabad Univ. Studies **4**.
- Firket, J., 1914, Recherches sur l'organogenèse des glandes sexuelles chez les oiseaux. Arch. de Biol. **29**.
- , 1920, Recherches sur l'organogenèse des glandes sexuelles chez les oiseaux. Arch. de Biol. **30**.
- Gatenby, J. B., 1917, The cytoplasmic inclusions of germ-cells I „Lepidoptera“. Quart. J. micr. Sci. **62**.
- , 1917, — II. *Helix aspersa*. Ebenda.
- , 1919, — V. The gametogenesis and early development of *Limnea stagnalis*, with special reference to the Golgi apparatus and the mitochondria. Ebenda.
- , 1920, — VII. The modern technique of cytologie. Quart. J. micr. Sci. **64**. Ebenda.
- , 1922, — X. Gametogenesis of *Saccocirrus*. Quart. J. micr. Sci. **66**. Ebenda.
- , 1922, Some notes on the gametogenesis of *Ornithorhynchus paradoxus*. Quart. J. micr. Sci. **66**.
- and Nath, V., 1926, The oogenesis of certain invertebrata, with special reference to *Lumbricus*. Quart. J. micr. Sci. **70**.
- and O'Brien, M., 1930, The oogenesis of *Lumbricus*. Nature, London **125**.
- and Woodger, J. H., 1920, On the relationship between the formation of yolk and the mitochondria and Golgi apparatus during oogenesis. J. Roy. Micr. Soc. London, **129**.
- Gresson, R. A. R., 1929, Yolk formation in *Periplaneta orientalis*. Quart. J. micr. Sci. **74**.
- , 1933, Gametogenesis of *Stenophylax stellatus*, Curt. (*Trichoptera*). Oogenesis. Proc. roy. Soc. Edinburgh **5**.
- , 1934, Cytoplasmic inclusions and nucleolar phenomena during the oogenesis of the mouse. Quart. J. micr. Sci. **75**.
- Gurwitsch, A., 1900, Idiozom und Centrankörper im Ovarialei der Säugetiere. Arch. f. micr. Anat. u. Entwickl. **56**.
- Harvey, L. A., 1925, Relationship between mitochondria and the Golgi apparatus to Yolk formation in the egg of *Lumbricus terrestris*. Quart. J. micr. Sci. **69**.
- , 1927, Cytoplasmic inclusions of the egg of *Ciona intestinalis* during oogenesis and fertilization. Proc. Roy. Soc. London B, **101**.
- , 1926, Oogenesis of *Lumbricus*. Nature **118**.
- , 1927, —. Nature **119**.
- , 1929, Oogenesis of *Carcinus*. Trans. Roy. Soc. Edinburgh **56**.

- Harvey, L. A., 1931a, Oogenesis of *Lumbricus*. A restatement. Quart. J. micr. Sci. **74**.
- , 1931, The Echinoderm oogenesis. I. Antedon. II. Asterias. Proc. Roy. Soc. London B, **107**.
- Heidenhain, M., 1900, Über die Centralkapseln und Pseudochromosomen, sowie über ihr Verhältnis zu den Idiosomen, Chondriomiten und Archoplasmascleifen. Anat. Anz. **18**.
- Henneguy, L. F., 1893, The corps vitellin de Balbiani dans l'œuf des vertébrés. J. de l'Anat. et de la Physiol. **29**.
- Hibbard, H., 1928, Cytoplasmic constituents in the developing egg of *Discoglossus pictus*. J. morph. and Physiol. **45**.
- , 1928, Yolk and fat-formation in the egg of *Patella vulgata*. Anat. Rec. **41**.
- and Parat, M., 1927, Oogenesis in certain teleosts with special reference to the chondriome, vacuome and yolk formation. J. of Anat. **61**.
- , 1928, Nature et évolution des constituants cytoplasmiques de l'ovocyte de deux Téléostéens. Bull. d'Hist. appl. **5**, 1.
- Hirsch, G. C., 1937, Grundlinien einer Theorie der Golgi-Körper. I. Die Golgi-Körper im Raum (vorl. Mitt.). Proc. Roy. Acad. Amsterdam **40**, 614.
- , 1937, Grundlinien einer Theorie der Golgi-Körper. II. Die Golgi-Körper in der Zeit. Proc. Roy. Acad. Amsterdam **40**, 725.
- , 1937, Die Systemtheorie der Golgi-Körper und der „Segregationapparat“ bei *Opalina*. Biol. Zentralbl. **57**, 642.
- , 1938, Über die Praesubstanz der Golgi-Systeme. Proc. Roy. Acad. Amsterdam **41**, 840.
- , 1939, Form- und Stoffwechsel der Golgi-Körper. Protoplasma-Monographien **18**.
- , 1939, Einiges über die Restitution von Produkten in tierischen Zellen. Verh. d. D. Zool. Ges. 1939.
- und Bretschneider, L. H., 1937, Intraplasmatischer Stoffwechsel bei *Ascaris*. I. Arbeitsräume in der Darmzelle, Einwirkungen des Hungerns, Sekretbildung. Cytologia, Festschr. Fujii, **424**.
- , 1937, *Ascaris*. II. Adsorption von Eisen und Beteiligung der Golgi-Körper hierbei. Protoplasma **29**.
- und Sluiter, J. W., 1938, Bau und Formwechsel der Golgi-Körper in dem primären Dotter des Hühnereies und die Systemtheorie der Golgi-Körper (vorl. Mitt.). Proc. Roy. Acad. Amsterdam **61**, 48.
- Hirschler, J., 1913, Plasmastrukturen (Golgischer Apparat, Mitochondrien u. a.) in den Geschlechtszellen der Ascariden (Spermato- und Ovogenese). Arch. f. Zellforsch. **9**.
- , 1916, Plasmakomponenten (Golgischer Apparat, Mitochondria u. a.) der weiblichen Geschlechtszellen. Zytologische Untersuchungen am Ascidiën-Ovarium. Arch. f. mikr. Anat. **89**.
- Hoffmann, C. K., 1893, Etude sur le développement de l'appareil urogenital des oiseaux. Verh. der Kon. Acad. v. Wetensch. Amsterdam, Tweede Sectie deel **1**.
- Holl, 1890, Über die Reifung der Eizelle des Huhnes. Sitz. ber. d. Königl. Akad. d. Wiss. Wien **XXCIX**.
- Hollander, F. d', 1904, Recherches sur l'oogenèse et sur la structure et la signification du noyau vitellin de Balbiani chez les oiseaux. Arch. d'Anat. micr. **7**.
- Ikeda, T., 1928, Über die genetische Veränderung der Zellorganellen, besonders des Golgischen Apparates in Vogeleizellen. Folia Anat. Jap. **6**.
- Jägersten, G., 1935, Untersuchungen über den strukturellen Aufbau der Eizelle. Zool. Bidr. Uppsala **16**.
- Konopacka, B., 1933, Etude microchimique du comportement de la graisse dans le processus de formation du vitellus et dans le développement de l'embryon de Poule. Arch. de Biol. **44**.

- Lal, K. B., 1931, The transference of Golgi bodies from the follicular epithelium to the egg in Indian snakes. Allahabad Univ. Studies 8.
- , 1933, Cytoplasmic inclusions in the eggs of certain Indian snakes. Quart. J. micr. Sci. 76.
- Lams, H. et Doorme, J. v., 1907, Nouvelles recherches sur la maturation et la fécondation de l'œuf des mammifères. Arch. de Biol. 23.
- Loyez, M., 1903, Sur la présence des formations ergastoplasmiques dans l'épithélium folliculaires des oiseaux. C. r. Acad. Sci. Paris 136.
- , 1905, Recherches sur le développement ovarien des œufs méroblastiques a vitellus nutritif abondent. Arch. d'Anat. micr. 8.
- Marza, V. D. and Marza, E. V., 1935, The formation of the Hen's egg. Quart. J. micr. Sci. 78.
- MATHREWS, A. P., 1916, Physiological Chemistry, 1916. New York.
- Mertens, H., 1894, Recherches sur la signification du corps vitellin de Balbiani dans l'ovule des Mammifères et des Oiseaux. Arch. de Biol. 13.
- Munson, J., 1898, The ovarian egg of *Limulus*, a contribution to the problem of the centrosome and yolk nucleus. J. of Morph. 15.
- , 1912, A comparative study of the structure and origin of the yolk nucleus. Arch. f. Zellforsch. 8.
- Narain, D., 1930, Cytoplasmic inclusions in the oogenesis of *Ophiscephalus punctatus*. Zeitschr. f. Zellforsch. 11.
- , 1930, Cytoplasmic inclusions in the oogenesis of *Bufo melanostictus*, *Rana tigrina* and *Rhacophorus fergusonii*. Allahabad Univ. Studies 6.
- , 1937, Cytoplasmic inclusions in the oogenesis of the *Sacchobranthus fossilis*, *Clarias batrachus* and *Anabas scandens*. Zeitschr. f. Zellforsch. 26.
- Nath, V., 1924, Oogenesis of *Lithobius forficatus*. Proc. phil. Soc. Cambridge 1.
- , 1925, Cell inclusions in the oogenesis of *Scorpions*. Proc. Roy. Soc. B. 98.
- , 1926, The Golgi origin of fatty yolk in the light of Parat's work. Nature 118.
- , 1929, Oogenesis of the Spider, *Crossopriza lyoni* (Blackwall). Quart. J. micr. Sci. 72.
- , 1929, Shape of the Golgi apparatus. I. The egg-follicle of *Culex*. Zeitschr. f. Zellforsch. 8.
- , 1930, Shape of the Golgi apparatus. II. Fresh eggs of the Indian earthworm, *Pheretima posthuma*. Quart. J. micr. Sci. 73.
- , 1931, A demonstration of the vacuome and the Golgi apparatus as independent cytoplasmic components in the fresh eggs of the frog. Zeitschr. f. Zellforsch. 13.
- , 1933, Microchemical tests for fats, lipoids and vacuoles. Quart. J. micr. Sci. 76.
- Parat, M., 1927, L'ovogenese et développement de l'oursin. C. r. Soc. de Biol. 96, 1360.
- et Bhattacharya, D. R., 1926, L'ovocyte de *Ciona intestinalis* L. C. r. Soc. Biol. 94, 44.
- et Parat, M., 1927, Vacuome et inversion des phases cytoplasmiques dans l'œuf d'oursin activé. C. r. Soc. Biol. 96.
- Popoff, M., 1906, Zur Frage der Homologisierung des Binnennetzes der Ganglienzellen mit den Chromidien der Geschlechtszellen. Anat. Anz 29.
- , 1907, Eibildung bei *Paludina vivipara* und Chromidien bei *Paludina* und *Helix*. Arch. f. Mikr. Anat. 70.
- Prenant, A., 1910, Les mitochondries et l'ergoplasma. J. de l'Anat. et de la Physiol. 47.
- Riddle, 1911, On the formation, significance and chemistry of the white and yellow yolk in ova. Journ. of Morph. 22.
- Rubaschkin, W., 1907, Über das erste Auftreten und Migration der Keimzellen bei Vogel-embryonen. Anat. Hefte 35.
- Sharga, M. S., 1928, Cytoplasmic inclusions in the oogenesis of *Pheretima posthuma*. Allahabad Univ. Studies 4.

- 76 Sluiter, Die Cytologie des Hühneries während der ersten Phasen der Ovogenese. II
- Sjövall, E., 1906, Ein Versuch das Binnennetz von Golgi-Kopsch bei der Spermato- und Ovogenese zu homologisieren. *Anat. Anz.* 28.
- Sonnenbrodt, 1908, Die Wachstumsperiode der Oocyte des Huhnes. *Arch. f. mikr. Anat.* 72.
- Stieve, H., 1918, Experimentell hervorgerufene Rückbildungsvorgänge am Eierstock des Huhnes. *Arch. f. Entw. Mech.* 44.
- Stricht, O. v. d., 1905, La structure de l'œuf des Mammifères. *Arch. de Biol.* 21.
- Stricht, R. v. d., 1911, Vitellogenèse dans l'ovule de Chatte. *Arch. de Biol.* 26.
- Swift, C. H., 1914, Origin and early history of the primordial germcells in the chick. *Am. J. Anat.* 15.
- , 1915, Origin of the definitive sex cells in the female chick and their relation to the primordial germcells. *Am. J. Anat.* 18.
- , 1916, Origin of the sex cords and definitive spermatogonia in the male chick. *Am. J. Anat.* 20.
- Subramaniam, M. K., 1934, Oogenesis of *Salmacis bicolor* with a suggestion as to the function of Golgi bodies. *Proc. Ind. Acad. Sci.* 1.
- , 1935, Oogenesis of *Clibanarius* with special reference to a seasonal variation in the cytoplasmic inclusions. *J. Roy. micr. Soc.* 3, 55.
- , 1935, Structure and formation of nutritive bodies in *Salmacis*. *Z. wiss. Zool.* 146.
- , 1935, Effect of fertilization on the Golgi bodies in the eggs of *Acentrogobius*. *Proc. Ind. Acad. Sci.* 1.
- , 1937, Oogenesis of *Meretrix*. Nature of the contents of neutral red vacuoles. *J. morph.* 61.
- , 1937, Criticisms against the existence of the Golgi apparatus. *Proc. Ind. Acad. Sci.* 5.
- , 1937, Chromophobic part of the Golgi apparatus and mitochondria. *Proc. Ind. Acad. Sci.* 6.
- and Copala Aiyar, R. 1936, Development of the cytoplasmic inclusions in the oocytes and oogonia of *Dasychrone*, *Salmacis* and *Clibanarius*. *Proc. Ind. Acad. Sci.* 3.
- —, 1936, Secretion of fatty and albuminous yolk by Golgi bodies in *Stomopneustes*. *Zeitschr. f. Zellforsch.* 24.
- —, 1937, Shape and structure of Golgi bodies in the eggs of invertebrates with a note on the probable modes of origin of the Golgi network. *Proc. Ind. Acad. Sci.* 5.
- Tennent, D. H., 1928, Fixing and staining reaction of substances extracted from the eggs of *Echinometra*. *Carn. Inst. Year Book* 27, 339.
- and Garidner, M. S., Smith, D. E., 1931, A cytological and biochemical study of the ovarie of the sea-urchin *Echinometra*. *Lab. Carn. Inst. Washington* 27, 413.
- Tschaschin, S., 1910, Über Chondriosomen der Urgeschlechtszellen bei Vogelembryonen. *Anat. Anz.* 37.
- Waldeyer, W., 1870. Eierstock und Ei. Leipzig, Engelmann.
- Weiner, R., 1926, Der Golgische Apparat bei der Ovogenese. *Zeitschr. f. mikr. anat. Forsch.* 4.
- Winiwarter, H. de, 1901, Recherches sur l'ovogenese et l'organogenèse de l'ovaire des mammifères (lapine, homme). *Arch. de Biol.* 17.
- et Sainmont, 1909, Nouvelles recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des mammifères (chat). *Arch. de Biol.* 24.
- Woodger, J. H., 1925, Observation on the origin of the germcells of the fowl (*Gallus domesticus*) studied by means of their Golgi bodies. *Quart. J. micr. Sci.* 69.

STELLINGEN.

I.

De Golgi-lichamen in de groeiende vogeleicel, en zeer waarschijnlijk ook in de eicellen van vele andere diergroepen, doorloopen een typische reeks van veranderingen, die geheel past in de theorie van Hirsch over vorm- en stofwisseling der Golgi-lichamen in het algemeen.

G. C. Hirsch, *Protoplasma Monographien* 18, 1939.

II.

De benaming „dooierkern” voor een bepaalde, in de eicellen van vrijwel alle diergroepen beschreven formatie, is in hooge mate verwarrend.

III.

Bij vogels is de z.g. „Keimsichel” de eenige bron van geslachts-cellen.

W. Dantschakoff, *Zeitschr. f. Zellf.*
13, 14, 15, 18, 1931.

IV.

De door Ries in de pancreascel ontdekte „lipochondriën” zijn — althans voor het grootste deel — pigmentgranula, die als zodanig dus niet deelnemen aan de restitutie der pro-enzymgranula.

E. Ries, *Zeitschr. f. Zellf.* 22, 1935.
O. Järvi, *Zeitschr. f. Zellf.* 30, 1939.

V.

De frequentievermindering der ademhalingsbewegingen door verhoogd CO₂-gehalte in het water is, zoowel bij *Astacus fluviatilis* als bij *Eriocheir sinensis*, reflectorisch-exteroceptief.

VI.

De absorptie der vloeistof uit het tracheeënstelsel der insecten wordt, zoowel bij de larve als bij de imago, veroorzaakt door de osmotische druk in de weefsels.

V. B. Wigglesworth, *Proc. Roy. Soc. B.* 106, 1930.
and E. K. Sikes, *Quart. J. Micr. Sc.* 74, 1931.

VII.

Het bestaan van een redox systeem vitamine A-glutathion in de mitochondrien is niet waarschijnlijk.

P. Joyet-Lavergne, *C. R. Acad. Sc.* 203, 1936.

VIII.

De zeer oude, maar tot voor kort nog onbestreden meening, dat de dorsiventraliteit der varenprothallien alléén door het licht wordt geïnduceerd, is niet juist.

K. Buszmann, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 87, 1939.

IX.

De wijze, waarop trekvogels hun overwinteringsgebied terug vinden, vertoont groote overeenkomst met die, volgens welke een bij „homing” proeven verplaatste broedvogel zijn nest terugvindt.

X.

De door v. Frankenberg ingevoerde indeeling der dystelie-verschijnselen in de drie groepen: antitelie, atelie en paratelie, heeft geen wetenschappelijke waarde.

G. v. Frankenberg, *Jen. Zeitschr. f. Naturw.* 70, 1935.

D
U
19