© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

# Zur Bildungsgeschichte der Exkretionsorgane bei Criodrilus.

Von

Dr. R. S. Bergh

in Kopenhagen.

Mit Tafel XIII u. XIV.

Vor ein paar Jahren machte ich den Versuch, die wichtigsten Angaben über den Bau und die Entwicklung des Exkretionssystems der Würmer zu sammeln und im Anschluss dazu die in neuerer Zeit aufgestellten morphologischen Theorieen und Hypothesen über das genannte Organsystem einer kritischen Betrachtung zu unterwerfen.[1]) Ich wurde vornehmlich auf diese Arbeit geleitet durch einige Beobachtungen über die Entstehung der Exkretionsorgane, besonders der Urnieren[2]) bei den Blutegeln, die in ziemlich striktem Gegensatz zu den gewöhnlich vertretenen Anschauungen standen — falls man denn nicht die Homologie der Urnieren bei Chaetopoden und bei Blutegeln bestimmt verwerfen will und hierzu scheinen mir nicht genügende Gründe vorzuliegen. Auch über die Bildung der bleibenden Exkretionsorgane, der Segmentalorgane bei Aulastoma habe ich schon damals eine Reihe von Beobachtungen gesammelt und eine Anzahl — noch nicht veröffentlichter — Zeichnungen aus-

[1]) Die Exkretionsorgane der Würmer. Kosmos 1885. Bd. II, pag. 97—122.

[2]) Die Metamorphose von Aulastoma gulo. Arbeiten a. d. zool. Institut Würzburg. Bd. VII, 1885, pag. 231—291. Ueber die Metamorphose von Nephelis. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XLI, 1884, pag. 284—301.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



geführt; indessen blieb dabei eine sehr wesentliche und in die gesammte Morphologie des Exkretionssystems tief eingreifende Frage ungelöst, nämlich die, inwiefern und eventuell wie ein Trichter ausgebildet wird.[3]) Deshalb wandte ich mich bald anderen Objekten, zunächst den Embryonen der gewöhnlichen Regenwürmer zu. Es gelang hier mit Bezug auf diese Frage schon etwas weiter zu kommen, indessen ergaben auch diese Objekte nicht so befriedigende Resultate, dass ich sie den Fachgenossen vorlegen möchte.

Während eines kurzen Aufenthalts in Berlin im Juni d. J. war es mir deshalb besonders erfreulich, ein sehr grosses Material von Criodrilus-Embryonen sammeln und präpariren zu können; denn diese Objekte schienen nach den Abbildungen Hatschek's[4]) mit Bezug auf die Erforschung des angezogenen Themas Alles zu versprechen. Die Hoffnung bestätigte sich vollkommen. Die bezüglichen Verhältnisse liegen bei Criodrilus ausserordentlich klar und es lassen sich gerade die wichtigsten Punkte der Entstehungsgeschichte der Segmentalorgane hier unschwer feststellen.

Herrn Professor Dr. Fr. E. Schulze, der mir mit grösster Zuvorkommenheit einen Arbeitstisch und Reagentien im zoologischen Institut zu Berlin zur Verfügung stellte, spreche ich hiermit meinen besten Dank aus. Auch Herrn Stud. rer. nat. Collin, der so freundlich war mit mir nach Tegel hinauszufahren und mich mit dem Fundort und dem Einsammeln der Cocons bekannt zu machen, bin ich zu Dank verpflichtet.

Schon vor ein paar Monaten waren die unten vorzulegenden Untersuchungen über die Bildungsgeschichte der Segmentalorgane und über den Bau der Urniere von Criodrilus in allem wesentlichen abgeschlossen. Es war meine Absicht, die Publikation derselben noch weiter zu verschieben, bis auch meine Beobachtungen über die Entstehung des Nervensystems zu Ende geführt seien.[5]) Dies wird in-

---

[3]) Bekanntlich wurde kürzlich von Bourne angegeben, dass sich bei Hirudo und Aulastoma an den Segmentalorganen rudimentäre Wimpertrichter vorfinden. Vergl. A. G. Bourne, Contributions to the Anatomy of the Hirudinea. Quart. journ. of micr. science. Vol. XXIV, 1884, pag. 419—506.

[4]) B. Hatschek, Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arbeiten a. d. zool. Institut Wien. Bd. I, 1878, pag. 277—404.

[5]) Vorläufig nur soviel davon: die Anlage des oberen Schlundganglions ist vom Anfang an entschieden paarig; die „Scheitelplatte“ bildet sich erst secundär

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



dessen wahrscheinlich noch lange dauern und was mir eine besondere Veranlassung dazu gegeben hat, mit der Herausgabe dieser Untersuchung nicht länger zu zögern, ist das Erscheinen eines Aufsatzes von Wilson[6]), dessen Ergebnisse bezw. der Entstehung der Segmentalorgane in striktem Gegensatz zu den meinigen stehen. Zwar glaube ich, dass die empirische Grundlage, auf die Wilson seine Sätze aufbaut, bei nüchternen Forschern wenig Vertrauen erwecken wird; Nüchternheit gehört nun aber einmal nicht zu den Grundeigenschaften zahlreicher Jünger der modernen embryologischen Schule. Und die Ergebnisse Wilson's schmiegen sich den hypothetischen Lehrsätzen, die eben bei dieser Schule en vogue sind, ziemlich genau an, sodass sie wahrscheinlich von der Seite werden freudig begrüsst und zur Bestätigung herangezogen werden. Desshalb möchte ich schon jetzt die Wilson'sche Darstellung nicht ohne Widerspruch passiren lassen.

---

## I.

Die drei Hauptfragen, die im Folgenden behandelt werden sollen, sind diese: Erstens, entsteht jedes Segmentalorgan als ein einheitliches Gebilde, oder baut es sich aus genetisch verschiedenen Anlagen auf? Zweitens, aus welcher Keimschicht (resp. Schichten) bilden sich dieselben? Drittens, sind die Segmentalorgananlagen verschiedener Segmente ursprünglich miteinander verbunden, oder entstehen sie ganz getrennt voneinander? Um die specielle histologische und morphologische Ausbildung der Schlingentheile habe ich mich weniger gekümmert.

---

durch Verwachsung der paarigen Hälften in der Medianlinie, wie solche schon aus Hatschek's Figuren (11—13), die im Widerspruch zu seinem Text stehen, hervorzugehen scheint; dasselbe ergiebt sich aus meinen Sagittalschnitten, Fig. 17 und 18 a. bis c., die derselben Serie entnommen sind; Fig. 17 gehört der medianen Region an, wo noch keine Gehirnanlage beobachtet wird; dagegen in den mehr seitlichen Schnitten (Fig. 18 a. bis c.) ist die Anlage des Gehirns (*g h*) als Ektodermwucherung sehr deutlich. — Und ferner: Die mediane, wimpernde Bauchrinne nimmt durchaus keinen Antheil an der Bildung der Bauchkette, sondern diese geht nur aus den paarigen „Seitensträngen" hervor (mit Kleinenberg, gegen Hatschek).

[6]) Edm. B. Wilson, The Germ.-Bands of Lumbricus, Journal of Morphology. Vol. I, No. 1, September 1887, pag. 183—192.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Die beste Methode um die Entstehungsgeschichte der Segmentalorgane zu verfolgen ist das Studium von vertikalen Längsschnittserien und sind die hier gegebenen Abbildungen (Fig. 1—11) alle nach solchen angefertigt. Nebenbei wurden selbstverständlich auch Querschnittserien und Flächenpräparate benutzt. Um Flächenpräparate zu gewinnen, an denen Hatschek, wie es scheint, fast ausschliesslich oder jedenfalls hauptsächlich gearbeitet hat, präparirte der genannte Forscher einfach den Keimstreifen (mit allen Körperschichten) von der centralen Eiweissmasse ab. Ich fand es zweckmässig, die Präparation ein wenig zu verfeinern, nämlich die aus eiweisserfüllten Zellen bestehende Entodermlamelle von den übrigen Schichten wegzupinseln — was sich mit ein bischen Mühe schon thun lässt. Selbst bei in dieser Weise angefertigten Präparaten wäre es aber unrichtig, sie als Hauptobjekte zum Studium des angezogenen Themas zu benützen.

Zunächst betrachten wir an einem vertikalen Längsschnitt die Zusammensetzung der ganz jungen, kürzlich gespaltenen Ursegmente (Fig. 1). Ein solches junges Ursegment besteht überall aus einer einzigen Zellschicht, die in den verschiedenen Regionen bekanntlich als Hautmuskelplatte (*hp*), Darmfaserplatte (*dp*), Vorderwand des hinteren und Hinterwand des vorderen Septum (*sep*) unterschieden werden müssen. Die Grenze zwischen zwei aufeinander folgenden Ursegmenten ist in der Darmfaserplatte und in dem an diese angrenzenden Theil des Septum durch eine stark sich färbende, scharfe Linie — wahrscheinlich den Ausdruck einer schon jetzt zwischen den Zellen ausgeschiedenen Grenzmembran — deutlich markirt; in der Hautmuskelplatte und in dem an diese angrenzenden Theil des Septum ist keine solche scharfe Abgrenzung vorhanden. An einer ganz bestimmten Stelle jederseits, in der Nähe der ventralen Medianlinie findet sich nun eine bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit in der Zusammensetzung des Septum. An einem gewissen Stadium der Entwicklung jedes Ursegments tritt nämlich hier an der Grenze von Septum und Hautmuskelplatte eine sehr grosse Zelle auf, mit besonders grossem Kern und Kernkörperchen (Fig. 2, *tz*). Die Zelle ist gewöhnlich so gelegen, dass sie, wenn man die erwähnte Grenzlinie im Septum gegen die Haut verlängert denkt, von dieser durchschnitten wird. Nach ihrer Lage an der Ecke von Septum und Hautmuskelplatte (Fig. 2 u. 3) kann man sie entweder letzterer oder dem

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



ersteren zurechnen; auch würde es schwer fallen zu entscheiden, welchem von den beiden Segmenten sie gehöre, an deren Grenze sie liegt. Hinten wie vorn grenzt sie an gewöhnliche Zellen der Hautmuskelplatte und sie ist — was ausdrücklich hervorzuheben ist — nicht schärfer von den hinter ihr liegenden Zellen getrennt wie von den voranliegenden. Die genannte grosse Zelle mag Trichterzelle heissen; sie wurde schon von Hatschek beobachtet, der ihre Lage allerdings nur flüchtig beschreibt. Sie ist in lebhafter Theilung begriffen; in den Präparaten findet man sie oft (wie in Fig. 2 u. 3) statt mit Kern und Kernkörperchen mit einer sehr hübschen Kerntheilungsfigur ausgestattet.

In wenig älteren Stadien lässt sich nun erkennen, dass die in der Hautmuskelplatte am nächsten hinter der Trichterzelle gelegenen Zellen sich mit der Trichterzelle und miteinander genauer zusammenschliessen und wie sich nach und nach diese junge zellige Anlage gegen das umgrenzende Gewebe schärfer absetzt. Vergl. Fig. 3 (im vordersten Segment, das in dieser Figur dargestellt ist, wurde die grosse Trichterzelle nicht günstig getroffen).

Diese erste Anlage eines Segmentalorgans ist somit ein kurzer, solider, gerader Zellstrang, der vorn mit der Trichterzelle an der Grenze zweier Segmente anfängt, hinten, etwa mitten im hintersten dieser Ursegmente endigt. Schon frühzeitig zeigt sich diese primitive Anlage gegenüber der übrigen Hautmuskelplatte verdickt, indem die (einreihig gestellten) Zellen jener höher sind als die gewöhnlichen Zellen der Hautmuskelplatte. — Die nächsten Vorgänge, die sich bemerken lassen, sind wesentlich folgende: es fängt an, sich ein Peritonealüberzug an den Segmentalorgananlagen zu bilden und der anfangs gerade Zellstrang wächst stark in die Länge, krümmt sich dabei lateralwärts und stülpt sich in die Ursegmenthöhle hinein.

Was den ersten dieser Vorgänge betrifft, die Bildung des Peritonealüberzugs, so muss ich bedauern, hierüber Vollständiges nicht mittheilen zu können. Die erste Spur desselben zeigt sich schon sehr früh, fast gleichzeitig damit, dass sich die Segmentalorgananlage gegen ihre Umgebung schärfer abgrenzt (Fig. 3 u. 4, *p*). Der Peritonealüberzug scheint zunächst in der Form einzelner, zerstreuter Zellen aufzutreten, die erst später zu einem zusammenhängenden Häutchen sich verbinden; doch möchte ich mich mit Bezug hierauf nicht zu apodiktisch aussprechen, weil sehr dünne und flächenhaft

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



an der Oberfläche der jungen Segmentalorgananlagen ausgebreitete Ausläufer der Peritonealzellen in den Schnitten schwierig zu unterscheiden sind und übersehen werden können. Woher die Peritonealzellen stammen, bleibt auch unsicher; sie können entweder von den Zellen der Segmentalorgananlagen selbst oder von den benachbarten Zellen der Hautmuskelplatten geliefert werden. Um hierüber entscheiden zu können, suchte ich vielfach nach Kerntheilungsfiguren, die Aufschluss hätten geben können; aber immer vergeblich.

Die Weise, in der sich die jungen Segmentalorgananlagen lateralwärts krümmen und in die Segmenthöhlen einstülpen, ist schon von Hatschek in recht befriedigender Weise geschildert worden, sodass ich hierauf nicht näher einzugehen brauche. In meiner Figur 6 sind die auf- und absteigenden Schenkel der Schleife deutlich erkennbar.

Wie schon erwähnt, sind die Anlagen der Segmentalorgane ursprünglich solide Zellstränge. Später treten in den Zellen Vacuolen auf (Fig. 8 u. 9) und etwa gleichzeitig verwischen sich die anfänglich recht deutlichen Grenzen zwischen den einzelnen Zellen. Das Lumen des ganzen Schlingentheils und des Endstücks der Segmentalorgane entsteht nicht als eine vom Anfang an kontinuirliche Höhlung, sondern durch Zusammenfliessen von anfangs getrennten Vacuolen.

Wie schon von Hatschek richtig angegeben, bleiben die Anfangsstücke und die Endabschnitte der Segmentalorgananlagen in ihrer ursprünglichen Lage, während sich nur das Mittelstück in die Leibeshöhle hineinstülpt. Es ist mir gelungen, mit ziemlicher Genauigkeit zu verfolgen, wie die äusseren Oeffnungen der Segmentalorgane zu Stande kommen. Das Endstück der Anlage, das von Anfang an der Epidermis[7]) dicht anliegt und wie erwähnt, in dieser Lage verbleibt, wächst in einem späten Stadium in die Epidermis hinein. Schon in Fig. 8 lässt sich deutlich beobachten, wie ein Zellstrang (*e*, das Endstück des Segmentalorgans) sich zwischen die Zellen der Epidermis eingeschoben hat und nach der Oberfläche hinstrebt, ohne jedoch dieselbe noch erreicht zu haben. Dieser Zellstrang hat ganz denselben histologischen Bau, wie der in die Seg-

[7]) Ich bezeichne in solchen späten Stadien die äusserste Körperschicht nicht als Ektoderm (wie es die meisten Embryologen thun), sondern als Epidermis. Ein Jeder, der die Kleinenberg'schen Ansichten über die Keimblätter genügend verstanden hat, wird den Grund dafür leicht einsehen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



menthöhle eingestülpte Schlingentheil; das Protoplasma enthält Vacuolen, und Zellgrenzen sind nicht deutlich. In Fig. 9 hat das Endstück des Segmentalorgans die Oberfläche erreicht; es hat die Zellen der Epidermis ganz auseinandergedrängt und liegt mit seiner Spitze zwischen denselben ganz an der Oberfläche. Eine Oeffnung ist noch nicht gebildet (dies lässt sich zwar nicht aus dem Schnitt Fig 9 allein schliessen, geht aber aus der Serie hervor). Der histologische Bau der ganzen Organanlage ist noch immer fast derselbe wie in Fig. 8. In Fig. 10 sehen wir die äussere Oeffnung gebildet, das ganze Segmentalorgan ist jetzt schon fast fertig ausgebildet.

Es geht aus obiger Darstellung hervor, dass die Endstücke der Segmentalorgane von Criodrilus keineswegs Epidermisgebilde sind, sondern aus der gemeinsamen inneren Organanlage in der Hautmuskelplatte hervorgeht und erst später durch die Epidermis hindurch wächst; ganz ähnlich ist die Entwicklung auch bei Lumbricus, wie ich nach meinen alten Präparaten behaupten zu dürfen glaube. Es ist diese Thatsache besonders hervorzuheben, weil bei anderen Anneliden die Endstücke der Segmentalorgane zweifellos durch Einwucherung oder Einstülpung der Epidermis gebildet werden. So habe ich selbst[8]) für Aulastoma die epidermale Entstehung der kontraktilen Endblase konstatirt, in Uebereinstimmung mit Angaben anderer Forscher (Whitman, Vejdovský) für Clepsine. Auch für die Naidomorphen und für Rhynchelmis giebt Vejdovský[9]) an, dass sich die Endstücke der Segmentalorgane durch Einstülpung der Epidermis bilden, die sich erst secundär mit der mesodermalen Anlage von Trichter- und Schlingentheil vereinigen.

Wie schon erwähnt, findet man in den Trichterzellen häufig Kerntheilungsfiguren; und in wenig älteren Segmentalorgananlagen findet sich an der Stelle der einen grossen Trichterzelle eine grössere Anzahl kleinerer Zellen, die (wenn nicht ausschliesslich) so jedenfalls grösstentheils aus den Theilungen jener hervorgegangen sind. Diese Theilungen finden anfangs — davon glaube ich mich überzeugt zu haben — in der Längsrichtung des Körpers des Embryo statt, sodass ein einreihiger Zellstrang in der späteren Region des Trich-

---

[8]) Die Exkretionsorgane der Würmer. l. c. pag. 113.

[9]) Vejdovský, System und Morphologie der Oligochaeten. Prag 1884, pag. 123—124.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



ters entsteht (Fig. 3, 5); später finden auch noch Theilungen in dorsoventraler Richtung statt (in Fig. 7 liegen schon zwei Zellen übereinander, am Vorderende der Trichteranlage, *tr*), auch mögen einige wohl in horizontaler Richtung vorgehen. Noch später weichen dann längs einer Linie, die dem künftigen Hohlraum des Trichters entspricht, die Zellen auseinander, und während die ventral vor dieser Linie gelegenen Zellen kleiner bleiben, wachsen die dorsalen Zellen zu bedeutender Grösse an und bedecken sich mit sehr langen Flimmerhaaren (Fig. 10)[10]. In dieser Weise bildet sich also der Trichter aus. Ursprünglich liegen ja sowohl der Trichter- wie der Schlingentheil der Segmentalorgananlage der Epidermis unmittelbar an (Fig. 3, 5, 8); später wachsen Zellen der Hautmuskelplatte zwischen dieser und jener hinein. Auch der beim erwachsenen unterhalb des Trichters gelegene Theil des Septum wird von der Hautmuskelplatte aus neugebildet, zunächst die Vorderwand (Fig. 10, *sp'*), später auch die Hinterwand. Indem die Segmentalorgane in die Leibeshöhle hineingedrängt werden, erfolgt somit eine Ergänzung der primitiven Septa von der Hautmuskelplatte aus.

Um kurz zusammenzufassen: Die Segmentalorgane entstehen bei Criodrilus ganz und gar in der Hautmuskelplatte, und die Anlage eines Segmentalorgans, wenn auch noch so jung, hat zu den entsprechenden Anlagen der vorhergehenden und nachfolgenden Segmente keine Beziehung, steht mit ihnen in keinem Zusammenhang. Trichter-, Schlingen- und Endabschnitt jedes Segmentalorgans differenziren sich aus einer vom Anfang an gemeinsamen, einheitlichen Anlage heraus. Der Trichter bildet sich jedenfalls hauptsächlich aus einem zelligen Material, das durch die Theilungen der Trichterzelle entsteht; durch Auseinanderweichen ihrer Descendenten kommt der Hohlraum des Trichters zu Stande. Das Lumen des Schlingentheils entsteht dagegen durch Vacuolenbildung in den Zellen und durch Zusammenfliessen der Vacuolen. Das Endstück bohrt sich zwischen den Epidermiszellen hinaus und bricht hier durch; so bildet sich die äussere Mündung.

---

[10]) Diese Figur ist insofern schematisirt, als man die einzelnen Wimperhaare bei weitem nicht so deutlich sieht wie in der Zeichnung.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



## II.

Nach dem Auseinandersetzen obiger Beobachtungen müssen in Kürze die bisherigen Leistungen über die Entwicklungsgeschichte der Segmentalorgane bei den Anneliden betrachtet werden. Es haben fast alle denkbaren Entstehungsweisen der Segmentalorgane noch in der Literatur der neuesten Zeit ihre Vertreter gefunden; man hat die betreffenden Gebilde aus dem Ektoderm oder aus dem Entoderm oder aus dem „Mesoderm" abgeleitet; man hat eine gemeinsame oder gesonderte Anlage für Trichter- und Schlingentheil angegeben; man hat ferner die sämmtlichen Segmentalorgane jeder Seite von einer einheitlichen gemeinsamen Anlage sich loslösen lassen, endlich hat man die Segmentalorgane im Zusammenhang mit den Urnieren oder ganz gesondert voneinander und von den letztgenannten Organen entstehen lassen.

Die erste Angabe, auf die wir Rücksicht nehmen müssen, rührt von Kowalevsky[11]) her. Er liess die Segmentalorgane als Ausstülpungen von den Hinterwänden der Septa entstehen; die Ausstülpungen sollten hohl sein und die Höhle würde zur bleibenden Höhle des Segmentalorgans; die hohle Ausstülpung biege und schlängele sich und werde so zum Schlingentheil des Organs. Wie der Trichter und die äussere Mündung entstehen, darüber hat Kowalevsky nicht klar werden können.

Im Gegensatz zu Kowalevsky meinte Kleinenberg[12]), dass die Segmentalorgane als Einstülpungen des Ektoderms entstehen; doch waren seine Untersuchungen hierüber kaum ganz abgeschlossen, wie er sich denn auch mit Vorsicht und Reserve ausspricht.

In seiner älteren Arbeit über Clepsine gab Whitman[13]) an, „dass die Segmentalorgane zuerst als einfache Gruppen von Mesodermzellen erscheinen", die sich dann zu zweischenkeligen Strängen anordnen. Er fand in Verbindung mit jeder dieser Anlagen eine grössere Zelle, die „Segmentzelle" genannt wird und die man ihrer

---

[11]) A. Kowalevsky, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. de l'acad. impér. de St. Petersbourg. Ser. VII, Tom. XVI, 1871, pag. 25.

[12]) N. Kleinenberg, Sullo sviluppo del Lumbricus trapezoides. Napoli 1878, pag. 51.

[13]) C. O. Whitman, The Embryology of Clepsine. Quart. journ. of microscop. science. Vol. XVIII. 1878, pag. 276—277.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Lage nach geneigt sein könnte mit den Trichterzellen zu identifiziren, von denen aber Whitman vermuthet, dass sie Urzellen der Hoden darstellen. — Ich glaube, dass diese ältere Darstellung Whitman's der Wahrheit viel näher kommt als diejenige, die er in einer kürzlich erschienenen, ausführlichen Arbeit gegeben hat[14]) und nach welcher die Segmentalorgane bei Clepsine sich jederseits von einem Längsstrang abgliedern sollen; der Längsstrang ist aus den zwei mittleren von den vier Zellreihen zusammengesetzt, die mit den Mesodermstreifen zusammen jede Hälfte des Keimstreifens aufbauen und hinten mit den grossen Scheitelzellen („Teloblasten" Whitman's) endigen. Diese neuen Untersuchungen Whitman's werden mich wahrscheinlich veranlassen, sobald die Jahreszeit es erlaubt, die Sache bei Clepsine nochmals zu prüfen. Bei Aulastoma und Nephelis spielt sich die Sache jedenfalls nicht in der Weise ab, wie nach Whitman bei Clepsine, und ich finde die Darstellung Whitman's — trotzdem der Verfasser sich sehr bestimmt ausdrückt — nicht überzeugend genug, um eine totale Verschiedenheit in der Entstehung der Segmentalorgane bei den genannten Gattungen anzunehmen. Vor der Hand werde ich mich deshalb mit Bezug auf diese Arbeit auf das eben Gesagte beschränken. — Ueber die Entstehung der Trichter theilt Whitman auch in seiner letzten Arbeit nichts mit.[15])

Die nächst folgenden Autoren, deren Arbeiten über das angezogene Thema wir zu betrachten haben, sind typische Vertreter der modernen Schule. Es ist für diese Schule das besonders charakte-

---

[14]) C. O. Whitman, A contribution to the history of the Germ-layers in Clepsine. Journ. of Morphology. Vol. I, No. 1, Sept. 1887, pag. 104—182.

[15]) Bei Goette (Abhandl. z. Entwicklungsgesch. d. Thiere, I, 1882) finden sich keine Angaben über die Entstehung der Segmentalorgane; auch Salensky (Études sur le développement des Annélides. Arch. de Biologie. Tom. III, IV, VI, 1882—1885) giebt nur Unvollständiges darüber. — Bülow (die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von Lumbriculus variegatus. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. XXXIX, 1883, pag. 91) gab von der Entstehung der Segmentalorgane (bei der Neubildung der Segmente am wachsenden Hinterende des genannten Wurms) nur an, dass sie „ihren Ursprung aus dem Mesoderm, ohne Beihülfe der beiden anderen Keimblätter nehmen". Dies ist jedenfalls richtig, doch zu kurz gefasst. — Auf Kennel's Beobachtungen über die Entstehung der Exkretionsorgane bei der Knospung von Ctenodrilus (Arbeiten a. d. zool. Institut Würzburg. Bd. V, 1882) will ich hier nicht eingehen, weil es nicht ausgemacht ist, ob diese Organe als Segmentalorgane oder als einer „Kopfniere" angehörig zu deuten sind.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



ristisch, dass sich alle Mitglieder derselben für ausserordentlich theoretisch befähigt ansehen und sich demgemäss, was die Aufstellung von sogenannten Theorien betrifft, nichts versagen. Es ist nicht ohne Interesse, die empirische Behandlung der Entstehungsgeschichte der Segmentalorgane von Seiten dieser Autoren zu verfolgen; es stellt sich nämlich dabei die bemerkenswerthe Thatsache heraus, dass jeder Autor gerade das gefunden hat, was seine Theorie verlangte. Dies soll sofort genauer nachgewiesen werden.

Zunächst haben wir es mit Hatschek zu thun. Hatschek (l. c.) berichtigte in einem Punkte Kowalevsky's Angaben ganz wesentlich. Er sah nämlich ein, dass die Segmentalorgane als solide Zellstränge angelegt werden, die sich in die Leibeshöhle hineinstülpen, und dass der Schlingentheil des Organs im frühen Stadium durch einen soliden, gebogenen Zellstrang dargestellt wird, der sich später in seiner ganzen Länge aushöhlt, dass also die vermeintliche Höhle Kowalevsky's Nichts zu thun hat mit dem bleibenden Lumen des Segmentalorgans, sondern nur zwischen den beiden Schenkeln der Schleife scheidet. Auch ist es richtig, wenn Hatschek die Anlagen der Segmentalorgane eher der Hautmuskelplatte als dem Septum zurechnet. Soweit hat Hatschek, trotzdem die von ihm angewandte Methode etwas oberflächlich war, nüchtern und richtig beobachtet. Zu gleicher Zeit haben aber seine „theoretischen Ausgangspunkte" — weil sie verkehrt waren — einen höchst bedenklichen Einfluss auf sein Beobachten geübt. Es war für Hatschek theoretische Forderung, dass sich ein Urnierengang wie bei den Wirbelthieren so auch bei den Anneliden jedenfalls in der Anlage vorfinde und demgemäss fand er, dass bei Polygordius die Segmentalorgane vom Anfang an in der Form eines durch viele Segmente fortlaufenden, flimmernden Längskanals sich anlegen, von welchem die einzelnen Organe dann nachher loslösen und ausdifferenziren. Diese Angaben haben weder ich selbst[16]) noch Fraipont[17]) bestätigen können und wird nach

[16]) Die Metamorphose von Aulastoma gulo. l. c. pag. 271.

[17]) J. Fraipont, Le Genre Polygordius. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. XIV. Berlin 1887. — Fraipont sagt (pag. 83) nach einem Referat von Hatschek's Beobachtungen: „Comme je l'ai dit plus haut, je n'ai pu assiater à la formation de ces deux canaux longitudinaux du tronc. Quand j'ai observé les premiers organes segmentaires du tronc chez la larve, ils étaient déjà isolés les uns des autres dans chaque somite. Les organes segmentaires du tronc ont

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



den entsprechenden Verhältnissen bei Criodrilus keine andere Erklärung für den eben erwähnten Befund denkbar sein, als dass die von der genannten theoretischen Voraussetzung so stark beeinflusste Phantasie Hatschek's zu lebhaft gewesen ist. Was Criodrilus anbetrifft, so fand Hatschek keinen solchen eigentlichen Urnierengang, sondern er liess die Segmentalorgane aus einem einheitlichen, mehrere Segmente hindurch fortlaufenden, von vorn nach hinten entstehenden, soliden, zelligen Längsstrang sich ausbilden und nachher voneinander sich lostrennen. Aus demselben „mesodermalen" Zellstrang sollten sich ausserdem noch in dem hinteren Theil jedes Segments die Anlagen der inneren Borstensäcke herausdifferenziren.

Das ist alles Irrthum. Wie oben nachgewiesen, haben die Segmentalorgananlagen der einzelnen Segmente keine primitive Verbindung untereinander, sondern legen sich gleich vom Anfang an gesondert an. Zwar sind sie in frühen Stadien mit den inneren Borstensäcken zusammen jederseits in einer Längslinie gelagert, wie es auch Hatschek in seinen guten Habitusbildern (Fig. 16 u. 17) darstellt. Ich glaube indessen, es würde schwerlich irgend einem Embryologen einfallen, diese Figuren als Beweise für die These Hatschek's anzunehmen und auch die Fig. 20 kann nicht — weil unvollständig — als Beweis dienen. Falls aber Hatschek behaupten will, die so schön gezeichnete Zellreihe (unten in Fig. 20) mit ähnlicher Klarheit durch viele — oder sagen wir nur durch ganz wenige — Segmente verfolgt zu haben, dann wüsste ich wiederum keine andere Erklärung dafür als die, dass er seine Phantasie nicht genügend zu zügeln vermag.

Hatschek leitete also die Borstensäcke (wie die Segmentalorgane) aus dem Mesoderm ab. Auch dies ist durchaus unrichtig. Wie Vejdovský (l. c.) und Kleinenberg[18]) nachgewiesen haben, entstehen die Borstensäcke als Einstülpungen oder Einwucherungen der Epidermis. Dies ist eben bei Criodrilus-Embryonen an Quer- und Längsschnitten sehr leicht zu erkennen; so ist in meiner Fig. 6 in drei aufeinanderfolgenden Segmenten deutlich zu erkennen, wie

---

une double origine. L'extrémité périphérique de chacun d'eux provient d'une invagination de l'épiblaste. La partie du canal située dans la couche somatique du péritoine et l'entonnoir terminal ont une origine mésoblastique."

[18]) N. Kleinenberg, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. XLIV, 1886, pag. 152—156.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



hinter jeder Segmentalorgananlage (*so*) die junge Anlage eines Borstensackes (*bo*) von der Epidermis in die Hautmuskelplatte einwuchert; auch in Fig. 5 sind zwei solche Borstensackanlagen dargestellt. Die Entwicklung der Borstensäcke genauer zu verfolgen, ist aber hier nicht der Ort.

Auch mit Bezug auf die Entstehung der Trichter haben die theoretischen Voraussetzungen Hatschek's ihn verhindert, richtig zu sehen oder das, was er sah, richtig zu deuten. Aus seiner Abbildung (Fig. 20) — deren obere Parthie sehr gut mit meinen entsprechenden Flächenpräparaten übereinstimmt — würde es doch für jeden Unbefangenen als sehr wahrscheinlich hervorgehen, dass Trichter- und Schlingentheil der Segmentalorgane vom Anfang an gemeinsam angelegt werden und falls Hatschek gute Längsschnittserien angefertigt hätte, wäre es ihm leicht gewesen, dies zu erweisen. Er spricht sich aber im Text mit Bezug auf Criodrilus (l. c. pag. 296 bis 297) über diese Frage nicht bestimmt aus. Mit Bezug auf Polygordius, wo er übrigens „die Entstehung der Trichter auch nicht beobachten konnte", heisst es hierüber nur (l. c. pag. 317): „Sicher ist, dass sie (die Trichter) secundär, später als die Segmentalgänge entstehen", und in den „theoretischen Erörterungen" wird uns dies nochmals betheuert (l. c. pag. 395): „Später kommen noch die segmentalen Trichter hinzu". Natürlich müssen „die segmentalen Trichter später hinzukommen"; denn bei den Wirbelthieren entstehen die Segmentalorgane der Urniere später als der Urnierengang oder Segmentalgang und dann muss auch bei den Anneliden Alles nach derselben Schablone sich abspielen. Es ist dies ein sehr typisches Beispiel dafür, wie eine ungenügend durchgedachte hypothetische Voraussetzung irre zu leiten vermag, wenn der Autor nicht im Stande ist, seine Phantasie innerhalb passender Schranken zu halten. — Doch wagte es Hatschek noch nicht direkt auszusprechen, dass Trichter- und Schlingentheil aus gesonderten Anlagen entstehen. Dies blieb seinen theoretischen Nachfolgern vorbehalten.

Von diesen Nachfolgern, die sich mit der Entwicklungsgeschichte der Segmentalorgane beschäftigten, ist zunächst Arnold Lang zu nennen. Der theoretische Ausgangspunkt, von dem aus Lang die Sache in Angriff nahm, war ein anderer als der von Hatschek; seine theoretische Voraussetzung war die, dass der Exkretionsapparat der Plattwürmer demjenigen der Anneliden homolog sei. Er hatte

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



nun die Beobachtung mitgetheilt, dass bei Plattwürmern (Gunda) die „Exkretionswimperzellen" im Entoderm entstehen[19]), und er untersuchte nun im Anschluss daran mit Bezug auf die Entstehung der Segmentalorgane „junge Exemplare von Clepsine". Er fand jene hier „noch als einfache Zellreihen dicht am Epithel der Coelomdivertikel"[20]) und es wurde ihm daraus natürlich sofort „wahrscheinlich, dass die erwähnten Zellreihen aus dem Epithel der Coelomdivertikel gebildet werden", trotzdem alle anderen bisherigen Beobachter die Segmentalorgane entweder aus dem Ectoderm oder aus dem „Mesoderm" abgeleitet hatten. Ich brauche auf diese Ansicht nicht näher einzugehen; der Werth der angezogenen Lang'schen Beobachtung entspricht ganz genau dem Werth des ihr zu Grunde liegenden phylogenetischen Gedankens des gefeierten Professors der Phylogenie. Auch bei den Blutegeln hat das Entoderm zur Entstehung der Segmentalorgane durchaus keine Beziehung. — Später scheint Lang die Sache selbst nicht weiter verfolgt zu haben; in seiner Polycladen-Monographie[21]) hat er aber Beobachtungen von Ed. Meyer, einem von Lang'schen Gedanken offenbar sehr beeinflussten Forscher, mitgetheilt. Es war für Lang theoretische Voraussetzung, dass die Gesammtheit der Schlingentheile der Segmentalorgane dem Wassergefässsystem der Plattwürmer homolog sei, dass dagegen die „intercellulären Wimpertrichter"[22]) Neubildungen dar-

---

[19]) A. Lang, Der Bau von Gunda segmentata etc. Mittheilungen aus der zool. Station zu Neapel. Bd. III, 1882.

[20]) So bezeichnete Lang damals die Darmdivertikel der Blutegel. Wenn er später (Mittel und Wege phylogenetischer Erkenntniss. Jena 1887, pag. 54, Anm.) erklärt, er habe die in jener Schrift enthaltenen „Ansichten über Mesoderm und Leibeshöhle längst als ganz verfehlt aufgegeben", aber „doch in fast allen anderen Punkten bei seinen dort niedergelegten Anschauungen verharrt", so dürfen wir vielleicht — in Anbetracht des alten Satzes „Qui va piano, va sano" — hoffen, dass nach noch einigen Jahren Herrn Prof. Lang die meisten seiner übrigen Theorien und Hypothesen — u. A. auch die über die Morphologie des Exkretionsapparats — in ähnlichem Licht erscheinen werden, wie jetzt die über „Mesoderm und Leibeshöhle".

[21]) Fauna und Flora des Golfes von Neapel. XI, 2, pag. 674—679.

[22]) Der Umstand, dass das Lumen der Exkretionsorgane bald intercellulär, bald intracellulär liegt, ist gewiss in histologischer Beziehung von bedeutendem Interesse; als vergleichend-morphologisches Kriterium zum Unterscheiden von Homologieen kann es aber durchaus nicht verwendet werden. Ob die Zelltheilungen in der Kanalwandung etwas reichlicher oder weniger reichlich stattfinden und ob

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



stellen und demgemäss wies Ed. Meyer — Lang zufolge — nach, dass Trichter- und Schlingentheil gesondert entstehen und erst sekundär sich vereinigen.[23]) Ich bedaure sehr, die Sache bei Polychaeten selbst nicht verfolgt zu haben, bin aber überzeugt, dass sich die eben erwähnte These auch hier bei genauerer Untersuchung als verfehlt herausstellen wird.

Nach Vejdovský[24]), der theils Embryonen von Rhynchelmis, theils das wachsende Hinterende von Tubificiden und Lumbriculiden untersuchte, entstehen die einzelnen Segmentalorgane bei den Oligochaeten durchaus unabhängig, getrennt voneinander und von den Urnieren. „Es entsteht ein postseptaler, solider Zellstrang" aus dem Peritoneum; „auf der Vorderfläche des Dissepimentes bildet sich später eine grosse Zelle, die hohl wird und mit Flimmerhaaren sich ausstattet". Der Haupttheil des Segmentalorgans entsteht somit in der Hautmuskelplatte; später kommt bei den genannten Formen noch eine Epidermiseinstülpung hinzu, die zum Endabschnitt des Segmentalorgans wird. — Diese Darstellung Vejdovský's ist nach meiner Ansicht unbedingt die korrekteste der bis jetzt gegebenen und es wird ersichtlich sein, dass diese Beobachtungen mit den meinigen in den meisten Punkten genau übereinstimmen. Nur auf eine wenigstens scheinbare Differenz möchte ich hinweisen. Vejdovský sagt allerdings von der Trichterzelle, dass sie „zwar dem postseptalen Strange angehört"; in seiner Fig. 5 (Taf. IV) sieht man sie aber von dem letzteren durch die Grundmembran des Septum sehr scharf getrennt. Ich zweifle nun durchaus nicht daran, dass die betreffenden Figuren von Vejdovský soweit richtig sind, wie optische Durchschnitte durch so dicke Gegenstände sich überhaupt richtig darstellen lassen, möchte aber betonen, dass die Methode, die von Vejdovský benutzt wurde, allein nicht im Stande ist, den Entscheid über diese Sache zu fällen. Hätte Vejdovský Längsschnittserien angefertigt, so bin ich überzeugt, dass seine Darstellung auch mit Bezug auf den eben erwähnten Punkt mit der meinigen ganz zusammengefallen wäre. We-

---

demgemäss beim weiteren Wachsthum das Lumen schliesslich von Epithel ausgekleidet oder von durchbohrten Zellen begrenzt wird, hat in morphologischer Beziehung wenig zu sagen.

[23]) Leider hat es Lang nicht mitgetheilt, inwiefern Ed. Meyer's Beobachtungen auch die entodermale Entstehung der Segmentalorgane bestätigen.

[24]) Vejdovský: System und Morphologie der Oligochaeten. Prag 1884, pag. 122—124.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



niger Gewicht möchte ich darauf legen, dass die Trichterzelle nach Vejdovský später als die übrige Segmentalorgananlage erscheint. Es mag sich damit bei verschiedenen Gattungen vielleicht verschieden verhalten; bisweilen mag die Trichterzelle gleich vom Anfang an durch besondere Grösse hervortreten (wie bei Criodrilus), bisweilen (wie in den von Vejdovský untersuchten Fällen) mag sie sich erst etwas später so stark vergrössern.

Endlich muss noch das letzte Produkt über die Entstehung der Segmentalorgane bei den Regenwürmern ein bischen näher analysirt werden. Ich meine die schon am Anfang dieses Aufsatzes genannte Abhandlung Wilson's. Wilson fand bei Lumbricus genau dieselben Verhältnisse, wie sie von Whitman in dessen letzten, oben citirten Arbeit für Clepsine angegeben wurde. Wie bei Clepsine nach Whitman ausser dem Mesodermstreifen vier mehr oberflächlich gelegene Zellreihen den Keimstreifen aufbauen, so auch nach Wilson bei Lumbricus agricola; wie bei Clepsine nach Whitman die innere jener Zellreihen die Anlage der Bauchkette, die beiden mittleren die Anlagen der Nephridien darstellen, so auch bei letzterer Art nach Wilson; wie Whitman das Schicksal der vierten, äusseren Zellreihe nicht näher verfolgen konnte, so musste dasselbe auch Wilson unbekannt bleiben. Falls mal Whitman in einer späteren Arbeit Näheres hierüber mittheilt, dann wird wahrscheinlich Herrn Wilson auch ein Licht aufgehen; er wird wahrscheinlich nochmals dasselbe bei Lumbricus, vielleicht auch noch bei anderen Thierformen konstatiren. — Was speciell die Schlingentheile der Segmentalorgane betrifft, entstehen sie nach Wilson als Einstülpungen der erwähnten (ektodermalen) Zellstränge dicht hinter den Dissepimenten. Die Trichter kommen dagegen aus mesoblastischen Anlagen — den Trichterzellen an den Vorderwänden der Septa — hinzu.

Herr Wilson setzt in die Gutmüthigkeit und in den guten Willen seiner Leser zu grosses Vertrauen; er möge erinnern, dass nicht alle Leser gleich leichtgläubig sind. Denn die Geschichte der Segmentalorgane so wie Wilson sie haben will, nach solchen Bildern und solchem Text ohne weiteres anzunehmen, würde zu kritiklos erscheinen. Wilson giebt uns sieben Figuren, wovon die zwei diagrammatischen Flächenansichten sind, die mit Bezug auf die Entstehung der Segmentalorgane auch nicht das allergeringste beweisen; drei sind optische Schnitte durch Embryonen — Wilson zieht es

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



nämlich, wie er selbst hervorhebt, vor, optische Schnitte und nicht wirkliche solche abzubilden und zwar aus Rücksicht auf das Entoderm, das mit der ganzen Sache Nichts zu thun hat.[25]) Endlich giebt er eine „Camera-Zeichnung" eines Flächenpräparats und eine nach zwei (wirklichen) Längsschnitten konstruirte Kombinationszeichnung, an denen nur die oben erwähnten Zellstreifen gesehen werden, wo aber weder etwas von der Entstehung des Nervensystems noch von den Segmentalorganen dargestellt ist.

Bei flüchtiger Betrachtung scheint zwischen Hatschek und Wilson eine sehr schöne Uebereinstimmung zu herrschen, indem beide Autoren die Segmentalorgane aus einem längs verlaufenden Zellstrang sich herausdifferenziren lassen. Sieht man indessen genauer zu, so ist es mit der Uebereinstimmung nicht so weit her. Nach Hatschek verläuft der Zellstrang in der Hautmuskelplatte, nach Wilson im Ektoderm (Epidermis); nach Hatschek entstehen aus dem Zellstrange ausser den Segmentalorganen noch die inneren Borstensäcke; nach Wilson bilden sich diese aber fern von dem ektodermalen Zellstrang in der Hautmuskelplatte (Wilson hat offenbar auch diesen Punkt sehr schlecht untersucht). Nach Wilson legen sich endlich, wie erwähnt, die Trichter separat an, während es nach Hatschek's Abbildungen, wie oben erwähnt, anders scheint. Dass die ganze Darstellung Wilson's noch viel mehr unrichtig ist als die von Hatschek, braucht wohl kaum besonders hervorgehoben zu werden.

Schliesslich nur noch eine Bemerkung, rücksichtlich der von Wilson angegebenen ektodermalen Zellreihen und ihrer „Teloblasten" (Urzellen). Bei Criodrilus, wo es sehr einfach und leicht ist, Flächenpräparate vom Hinterende des Keimstreifens in den verschiedensten Entwicklungsstadien anzufertigen und wo die Zellgrenzen im Ektoderm ausserordentlich deutlich hervortreten, findet sich niemals eine solche regelmässige, reihenförmige Anordnung der Zellen, auch nicht eine bestimmte Anzahl grösserer Zellen am Hinterende. Die „Urmesodermzellen" und „Mesodermstreifen" dagegen präsentiren sich immer sehr klar, wie in der von Hatschek gegebenen, sehr getreuen Fig. 18.

[25]) Woher es kommt, dass Wilson keine guten Schnitte durch Embryonen mit Eiweiss drin erhalten konnte, ist mir nicht klar. Ich besitze jedenfalls sehr gute Schnitte durch (nach Wilson's Vorschrift mit Perényi'scher Flüssigkeit) behandelte Embryonen, wo das Eiweiss nicht entfernt und das Entoderm nicht beschädigt wurde.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



## III.

Bevor noch die Segmentalorgane angelegt werden, existirt bei den Criodrilus-Embryonen ein Paar provisorischer Exkretionsorgane. Diese Urnieren sind bei jüngeren Embryonen ausserordentlich deutlich; man kann sie schon bei Loupenvergrösserung sehen, sodass sie schon beim ersten flüchtigen Ansehen der mit Pikrinschwefelsäure behandelten Embryonen in Berlin sowohl Herrn Dr. Karl Heider wie mir selbst als weisse Streifen auffielen. Trotzdem sind sie bis jetzt unbekannt geblieben.

Die Urnieren von Criodrilus sind halbkreisförmige Röhren; sie verlaufen im Bogen von der Mundregion bis etwa an die Mitte des Embryonalkörpers, wo sie ein Stück seitwärts des Keimstreifens endigen. Der Verlauf der (linken) Urniere ist in Fig. 12 diagrammatisch dargestellt; diagrammatisch, denn bei unmittelbarer Ansicht der Embryonen lässt sich nur etwa die hintere Hälfte der Urniere verfolgen; die vordere lässt sich nur an dünnen Flächenpräparaten der Leibeswand und an Schnitten verfolgen. Untersuchen wir zunächst etwas näher die Lagebeziehungen und die histologische Zusammensetzung des Organs.

Die Urniere ist eine unverzweigte, etwas abgeplattete Röhre. In Fig. 14 ist ein Querschnitt durch den hinteren Theil derselben (doch nicht ganz am Hinterende) abgebildet; wie aus derselben ersichtlich, liegt sie plattgedrückt zwischen Epidermis (Ektoderm) und Darmepithel (Entoderm), die einander in der betreffenden Körperregion noch dicht anliegen. Die Breite der Röhre ist ca. 0,020 bis 0,023 mm; ganz hinten ist sie oft bedeutend breiter (z. B. 0,036 mm), doch fehlt häufig eine solche Erweiterung. Die Tiefe der Röhre ist viel geringer: 0,008—0,010 mm.

Der histologische Bau der Urniere ist ein ähnlicher, wie z. B. bei den Kieferegeln. Ein eigentliches Drüsenepithel giebt es nicht, sondern die Röhre besteht aus durchbohrten Zellen, zwischen denen keine Zellgrenzen nachzuweisen sind (allerdings habe ich es unterlassen, Höllensteinreaktionen vorzunehmen). Das Lumen des Organs wird somit von einer plasmatischen, feinkörnigen, oft Vacuolen enthaltenden Wandung begrenzt, in denen hie und da Kerne mit Kernkörperchen liegen; besonders im vorderen Theil der Urniere sind die Kerne von sehr bedeutender Grösse (Fig. 13). — Ob Flimme-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



rung in der Urniere vorkommt, darüber möchte ich mich nur mit Reserve aussprechen. Lebend hatte ich keine Gelegenheit die Urniere zu beobachten und nur bei einem ganz jungen, noch kugelförmigen Embryo habe ich zweifellose Wimpern an einem Flächenpräparate vom vorderen Theil des Organs gesehen. Die Wimpern waren gegen das Hinterende gerichtet (ich brauche wohl kaum hervorzuheben, dass von einer Verwechselung mit dem wimpernden Oesophagus keine Rede ist). Sonst fand ich niemals Wimperhaare in den Urnieren und vermag demgemäss nichts bestimmtes darüber zu sagen, ob die Wimpern in späteren Stadien verschwinden oder ob sie nur in Folge der Konservation zerstört waren.

Ein ganz besonderes Interesse knüpft sich natürlich an das vordere und das hintere Ende der Urniere. Was zunächst das Hinterende betrifft, so war ich — mit Rücksicht auf die unten zu besprechenden Angaben Vejdovský's — dadurch sehr überrascht, dass sich hier eine äussere Mündung des Organs nachweisen lässt. Diese Oeffnung ist bei einfacher Betrachtung von der Fläche durchaus nicht deutlich sichtbar, sondern lässt sich nur an Schnittserien erkennen und auch nicht in jeder solchen kann sie gefunden werden, was wohl von dem Kontraktionszustand der frühzeitig entwickelten Leibesmuskulatur des Embryo im Augenblick des Todes abhängig sein mag; falls nämlich durch diese Kontraktion die Wand der Mündung dicht zusammengepresst ist, wird die Mündung schwerlich gesehen werden können, wie ich ja auch in mehreren Serien die Oeffnung vergeblich suchte. In Fig. 15 ist der beste Schnitt durch die Mündung, den ich besitze, abgebildet. Wie aus demselben hervorgeht, ist die Epidermis an einer Stelle unterbrochen, indem sich die Urniere zwischen den Zellen derselben hinausschiebt; das Lumen verengert sich etwas und mündet frei an der Oberfläche aus.

Viel schwieriger zu untersuchen sind die Verhältnisse am Vorderende der Urniere. Wie schon von Hatschek gesehen, weichen vor dem Munde die primitive Leibeswand und Darmwand, die einander sonstwo fest anliegen, auseinander und es existirt somit in dieser Region eine geräumige Höhle, die Kopfhöhle (Fig. 17, *kh*) oder die Höhle des Kopflappens. Dort nun, wo die Urniere die Kopfhöhle erreicht, wo also Epidermis und Darmwand auseinandergehen, dort verlässt die Urniere die Leibeswand, um dem Darmepithel (dem eiweisserfüllten Entoderm) dicht angelagert zu bleiben. Diese Region

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



der Urniere ist es nur möglich an Quer- und Längsschnittserien zu untersuchen. Fig. 17 stellt einen vertikalen Längsschnitt durch die Stelle dar, wo die Urniere (am Vorderende der Kopfhöhle) die Körperwand verlässt, um sich dem Entoderm anzulagern. Sie verläuft hier dicht neben dem nach vorn und dorsalwärts aufsteigenden Oesophagus, wie in dem Querschnitt Fig. 16 gezeigt (die Figur stellt nur die Hälfte des Oesophagus und die eine Urniere dar); noch immer, auch in dieser Region zeigen sich die Urnieren abgeplattet. Dies ist alles noch verhältnissmässig leicht festzustellen. Die eigentliche Schwierigkeit bietet sich erst bei der Frage: wie beginnt in der vorderen Region die Urniere, wie verhält sich das innere Ende derselben?

Die unpaare Kopfhöhle verschmälert sich hinten gegen die Mundregion; jederseits dieses hinteren, schmäleren Theils der Kopfhöhle tritt eine (paarige) kleinere Höhle auf, die als die Höhle des Mundsegments zu bezeichnen ist. Diese Höhle zeigt unregelmässige Erweiterungen und Verengerungen (vergl. die drei aufeinanderfolgenden Schnitte Fig. 18 *a.* bis *c.*) *m h*; diese Schnitte sind sehr seitlich gefallen und zeigen vorn die Kopfhöhle (*k h*), hinten die Höhle des Mundsegments (*m h*), während der Schnitt Fig. 17, der näher der Medianebene geführt ist, nur die Kopfhöhle zeigt; die Kopfhöhle und die paarigen Höhlen des Mundsegments sind voneinander durch zellige Scheidewände abgegrenzt. Gegen diese paarigen Höhlen des Mundsegments sind nun die Anfangsstücke der Urnieren gerichtet, und Anfangs meinte ich, dass sich das Lumen jeder Urniere hier trichterförmig erweitere und in die erwähnte Höhle hinein sich öffne. Genauere Untersuchung ergab jedoch ein anderes Resultat. Fig. 18 *a.* bis *c.* stellen drei aufeinanderfolgende vertikale Längsschnitte durch den Anfang der Urniere dar; aus denselben geht hervor, dass das Lumen der Urniere sich nicht in die Höhle des Mundsegments hinein öffnet, sondern nahe an derselben blind endigt. In Fig. 18 *a.* sieht man an einer ziemlich weiten Strecke das Lumen der Urniere, das ganz am Anfang ein bischen erweitert ist und hier durch eine dünne (der Urniere selbst angehörigen) Substanzbrücke von der Höhle des Mundsegments getrennt ist. In Fig. 18 *b.* findet sich noch ein Rest des Lumens in ähnlicher Weise blind geschlossen, und in Fig. 18 *c.* ist nur die Wandung der Urniere getroffen. Geht man vom Schnitt Fig. 18 *a.* nach der anderen Seite, so ist es hier nicht möglich eine

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



innere Mündung der Urniere zu finden, und ebenso wenig konnte eine solche in irgend welcher der anderen Schnittserien, die ich angefertigt habe, mit Sicherheit nachgewiesen werden.

Also, um zusammenzufassen: es findet sich bei den Embryonen von Criodrilus ein Paar Urnieren, die aus durchbohrten Zellen zusammengesetzt sind, die vorn neben dem Oesophagus blind geschlossen anfangen und in der Kopfhöhle dem Darmepithel dicht anliegen; sie verlaufen von hier (unverzweigt) im Bogen gegen den Rücken und nach hinten, biegen dann wieder nach der Ventralseite um und münden seitlich am Körper aus.

Ueber die Entwicklung der Urniere kann ich leider Nichts mittheilen, da mir das zu einer solchen Untersuchung nothwendige Material fehlte. Die Zeit, in welcher die Urniere sich anlegt, muss jedenfalls eine recht frühe sein.

Urnieren sind bei den Oligochaeten erst vor ein paar Jahren bekannt geworden, und zwar ist es Vejdovský, der das Verdienst hat, auf die Existenz solcher Organe bei den genannten Thierformen zuerst hingewiesen zu haben (l. c. pag. 120—122). Zunächst fand er ein Paar solcher Organe bei Embryonen von Rhynchelmis (Euaxes), wo sie einen ganz ähnlichen Bau und eine ziemlich entsprechende Lage wie die oben für Criodrilus beschriebenen haben. In einer sehr wesentlichen Hinsicht weichen jedoch die Angaben von Vejdovský und von mir ganz scharf von einander ab; Vejdovský giebt für Rhynchelmis an, dass das hintere Ende blind sei, und dass die Mündung jeder Urniere sich vorn, zu den Seiten des Mundes vorfinde, während ich es ja für Criodrilus gerade umgekehrt behaupte. Ueber die Richtigkeit dieser meiner Beobachtungen existirt kein Zweifel; die Existenz einer äusseren Mündung an dem Anfangsstück der Urniere ist geradezu unmöglich, weil diese Parthie des Organs eben weit von der Epidermis getrennt liegt. Vejdovský sagt, dass es durch die Schnittmethode unmöglich sei, sich von dem Vorhandensein der Urnieren bei Rhynchelmis zu überzeugen, er hat nur lebende Objekte untersucht, und es wäre wohl eine Täuschung in der erwähnten Beziehung, selbst bei einem so geprüften Beobachter wie Vejdovský, nicht undenkbar; wie eben erwähnt, konnte ich eben die Mündung der Criodrilus-Urniere nur an Schnitten sehen. Was aber jedenfalls ein sehr auffallender Umstand dabei bleibt, ist die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Angabe Vejdovský's, dass die Flimmerbewegung gerade in der umgekehrten Richtung stattfinde von der, die ich in dem einzigen, oben erwähnten Fall konstatiren konnte. Falls sich die Angaben Vejdovský's als richtig bestätigen, so muss man, um die Urniere von Rhynchelmis auf die von Criodrilus zurückzuführen, sich eine starke Vorwärtsverschiebung der äusseren Mündung nebst Schwund eines Abschnittes des Organs vorstellen.

Wie es sich nun damit verhält, jedenfalls sind jetzt Urnieren unter den Oligochaeten bei den Embryonen zweier verschiedenen Familien angehörigen Gattungen nachgewiesen und diese Organe sind ebenso typisch für die Oligochaeten wie für die Hirudineen und für die Polychaeten. Sehr bemerkenswerth sind noch die Angaben Vejdovský's über das Auftreten dieser Organe in der Neubildungszone des Kopfes bei der Knospung von Aeolosoma, Nais und Chaetogaster; sie sollen hier mit Semper's Kiemengängen identisch sein. Bei Aeolosoma wird das Fehlen äusserer Oeffnungen bestimmt angegeben; auch bei Nais und Chaetogaster gelang es Vejdovský nicht Oeffnungen zu finden (bei Aulastoma und Nephelis habe ich ebenso äussere Mündungen der Urnieren vergeblich gesucht). —

Damit schliesse ich diesen kleinen und rein empirischen Beitrag zur Kenntniss der Exkretionsorgane eines Oligochaeten. Auf theoretische Diskussionen über die Morphologie des Exkretionsapparats der Würmer will ich mich hier nicht einlassen, sondern lasse lieber die mitgetheilten Thatsachen sprechen. Meine Ansichten über den eben genannten Gegenstand, die ich früher Gelegenheit hatte, auseinanderzusetzen (Kosmos 1885, Bd. II), stehen noch immer zu den landläufigen Hypothesen darüber in scharfem Gegensatz und sind trotz der Kritik Whitman's nicht modifizirt worden. Und ich sehe keinen Grund, das, was ich damals schrieb, hier zu reproduziren.

Kopenhagen, Ende November 1887.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



# Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnungen:

*ep* Epidermis; *hp* Hautmuskelplatte; *dp* Darmfaserplatte; *sep* Dissepimente; *de* Darmepithel (Entoderm); *tz* Trichterzellen; *so* primitive Segmentalorgananlagen; *bo* Borstensackanlagen; *tr* Trichter (mehrzellige Trichteranlagen); *schl* Schlingentheil des Segmentalorgans; *m* Muskelfasern; *e* Endstück des Segmentalorgans; *p* Peritonealzellen; *oe* äussere Mündung der Segmentalorgane oder der Urnieren; *sep'* Theil des Septum, der unterhalb des Trichters neugebildet wird; *o* Mund; *oes* Oesophagus; *gh* Gehirnanlage; *kh* Kopfhöhle; *mh* Höhle des Mundsegments; *u* Urniere; *sk* Schlundkopf; *b* Anlage der Bauchkette; *ms* „Mesodermstreifen".

## Tafel XIII und XIV.

Fig. 1—11. Zur Entwicklungsgeschichte der Segmentalorgane. Alle Figuren stellen vertikale Längsschnitte durch jüngere Ursegmente dar. Sie sind alle so gestellt, dass vorn oben, hinten unten steht, mit Ausnahme von Fig. 5, wo vorn rechts, hinten links steht.

Fig. 1. Ganz junge Ursegmente, ihre Wandung noch einschichtig. D, Oc. 1 (Zeiss).

„ 2. Wenig ältere Ursegmente mit den grossen Trichterzellen in der Vorderwand der Septa. D, Oc. 1.

„ 3. Ganz junge Segmentalorgananlagen in zwei Ursegmenten. Borstensackanlagen noch nicht deutlich. D, Oc. 1.

„ 4. Wenig weiter entwickelte Stadien von Segmentalorganen. Das vordere fängt an sich zu krümmen. F, Oc. 1.

„ 5. Zwei etwas ältere Segmentalorgananlagen und junge Borstensackanlagen. D, Oc. 1.

„ 6. Drei junge Segmentalorgananlagen und Borstensäcke. Zellgrenzen wenig deutlich. Trichteranlagen nicht getroffen. D, Oc. 1.

„ 7. Weiteres Stadium; die beiden Schenkel des Schlingentheils deutlich; Trichteranlage mehrzellig. Borstensack tangential getroffen. F, Oc. 1.

„ 8. Noch weiteres Stadium; Vacuolen sind aufgetreten; das Endstück des Segmentalorgans bohrt sich in die Epidermis hinaus. D, Oc. 1.

„ 9. Der Trichter liegt nicht mehr dem Ectoderm an. Das Endstück ist bis an die Oberfläche vorgedrungen. D, Oc. 1.

„ 10. Fast ganz ausgebildeter Trichter; das Septum ist unterhalb desselben noch nicht vollständig ergänzt. D, Oc. 1.

„ 11. Das ganz ausgebildete Endstück des Organs sowie ein Stück der mittleren Abtheilung. D, Oc. 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Fig. 12—18. Zur Darstellung des Baues der Urniere.

Fig. 12. Schematische Darstellung eines Criodrilus-Embryo um den Verlauf der Urniere zu zeigen.

„ 13. Stück der vorderen Region der Urniere mit einem grossen Kern in der Wandung. D, Oc. 1.

„ 14. Querschnitt durch den hinteren Theil der Urniere. F, Oc. 1.

„ 15. Längsschnitt durch die Mündung der Urniere. F, Oc. 1.

„ 16. Querschnitt durch die Hälfte des Oesophagus mit der anliegenden Urniere. F, Oc. 1.

„ 17. Vertikaler Längsschnitt durch den vorderen Theil der Urniere an der Stelle, wo sie die Kopfhöhle erreicht und von der Epidermis sich entfernt. D, Oc. 1.

„ 18 *a*. bis *c*. Drei aufeinanderfolgende vertikale Längsschnitte durch den Schlundkopf (tangential getroffen) und durch den Anfang der Urniere (vergl. hierzu den Text). D, Oc. 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



# Nachtrag.

Eine Erwiderung an Herrn Dr. Eisig.

---

Es ist mir ausserordentlich erfreulich gewesen, dass Herr Dr. Eisig in seiner soeben erschienenen, schönen Monographie der Capitelliden sich in jedem Punkt der von mir gegebenen Kritik der sogen. Einheitstheorie des Exkretionsapparats der Würmer anschliesst; es ist mir deshalb besonders lieb, weil ich Herrn Dr. Eisig für einen der in dieser Frage kompetentesten Forscher erachte.

Indessen hat Dr. Eisig nicht umhin können der Freundschaft ein Opfer zu bringen in der Form folgender Anmerkung (pag. 660):

„Ich stimme zwar mit Bergh insoweit, als er die Herleitung der Nephridien von Plathelminthennieren und die Zurückführung der Hirudineen auf Tricladen mit Gründen bekämpft, durchaus überein, nicht aber hinsichtlich des Tones, den er gegen seine — und meine — Gegner anzuschlagen für gut findet. In einer unerhörten Weise werden — in derselben Schrift, in der doch Bergh selbst nachweist, wie gerade durch ihre Arbeiten die thatsächlichen Kenntnisse über die Exkretionsorgane gefördert wurden — diese Gegner herabzuwürdigen versucht. Ganz besonders hat sich Bergh's Fanatismus Lang zum Opfer ausersehen. Es liegt mir fern meinen Freund Lang gegen unpassende Epitheta zu vertheidigen; pflegen doch solche ohnedies früher oder später auf ihre Urheber zurückzufallen; ebensowenig beabsichtige ich den Werth der Lang'schen Arbeiten jener harten Verurtheilung gegenüber richtig zu stellen; sprechen ja diese Arbeiten für sich selbst. Nur das halte ich mich für verpflichtet als meine Ueberzeugung auszusprechen, dass ich, obwohl sein wissenschaftlicher Gegner doch Lang's Erklärungsversuch für einen geistreichen und streng logisch in sich zusammenhängenden halte, für einen solchen, der dann durchaus zuträfe, sobald man die Prämissen zugeben könnte, was man eben Bergh's und meiner Ansicht nach nicht kann. Muss man aber einem Erklärungsversuche ein solches Zugeständniss machen, dann darf derselbe nicht nur auf Beachtung, sondern auch auf Achtung Anspruch erheben.“

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



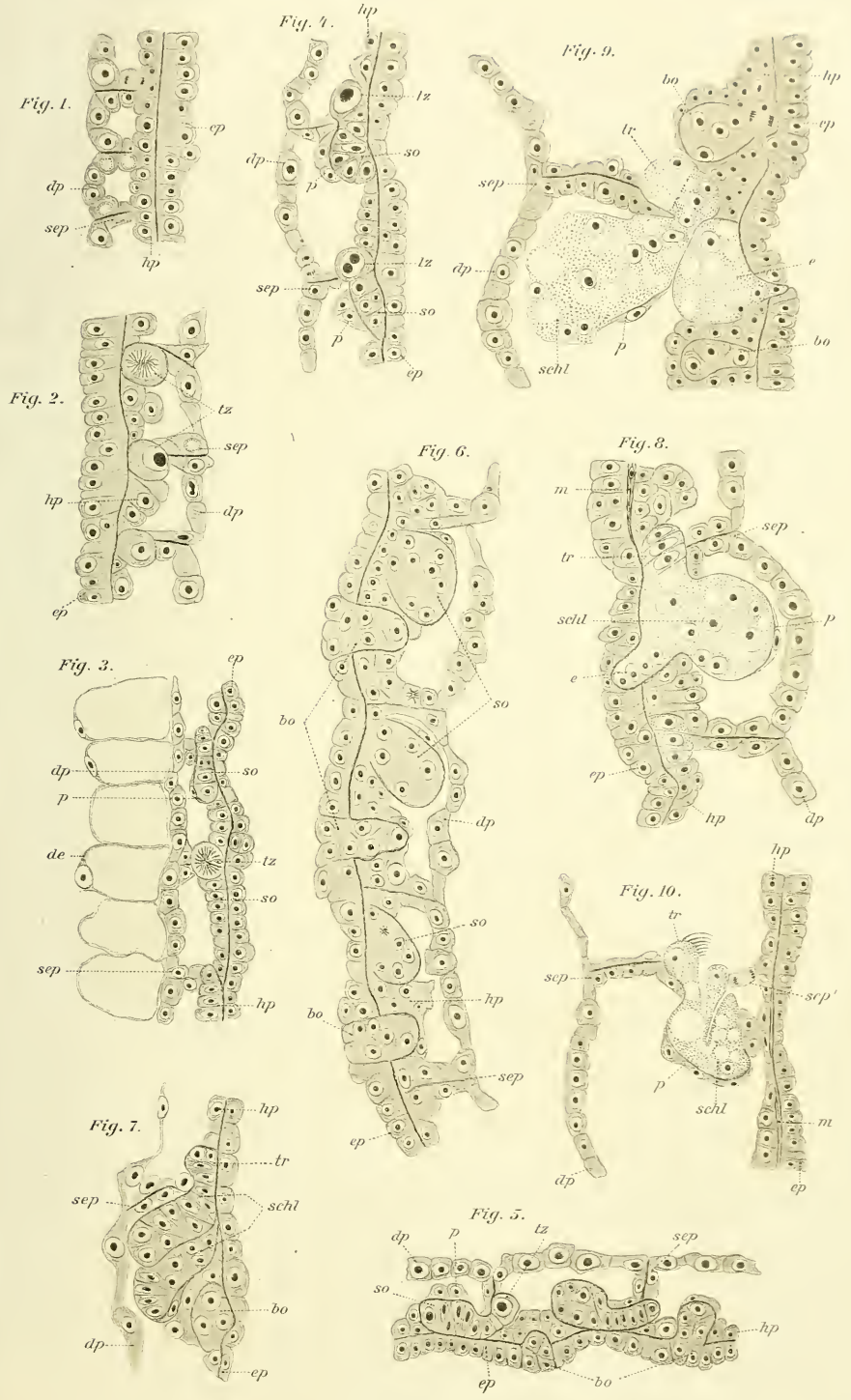
Besonders der vorletzte Satz dieser Anmerkung ist ganz reizend und hat mich ausserordentlich erheitert; er erinnert mich lebhaft an den alten Schulwitz: „si si n'était pas, on pourrait mettre Paris dans un flacon". Als ob es nicht die erste Bedingung für die Aufstellung einer „nicht nur Beachtung, sondern auch Achtung" verdienenden Theorie wäre, dass die Prämissen so gewählt werden, dass nicht jeder vernünftige Mensch schon zur Zeit, als die Theorie aufgestellt wird, einsehen kann, dass Fehler darin sind. Und ich glaube, Herr Dr. Eisig ist schon 1882 darüber klar gewesen, dass die Lang'schen Prämissen — die Homologisirung der Darmdivertikel der Blutegel mit der Leibeshöhle anderer Anneliden, die angeblich nahe Verwandtschaft der ersteren mit den Tricladen, die Ignorirung der Existenz der Urnieren bei den Blutegeln u. s. w. — derartig waren, dass ein nur mit einem kleinen kritischen Korn ausgerüsteter Forscher sie eben nicht als Prämissen einer Theorie benutzt hätte. Dies sah auch ich ein, und da keine freundschaftlichen Beziehungen dazwischen kamen, unterliess ich nicht, darauf aufmerksam zu machen, dass die Lang'sche „Theorie" eher das entgegengesetzte Epitheton von „geistreich" verdiente; das Lobenswerthe darin, dass man jeden beliebigen hypothetischen Einfall ohne genügende Begründung und mit grossen Prätentionen in die Welt schickt, könnte ich — selbst bei meinen Freunden — nicht erkennen. — Der angezogene vorletzte Satz der Anmerkung mit der ihn auszeichnenden Logik passt übrigens wenig in eine Arbeit von Eisig hinein; besser wäre er in einer theoretischen Abhandlung von Lang am Platze gewesen.

Wie gesagt, Herr Dr. Eisig hat sich verpflichtet gefühlt, auf dem Altar der Freundschaft ein Opfer zu verbrennen. Ich kam aber dabei nicht — wie es beabsichtigt war — in's Feuer; sondern Eisig hat nur damit erreicht, sich selbst ein klein wenig verbrannt zu haben.

Kopenhagen, Januar 1888.

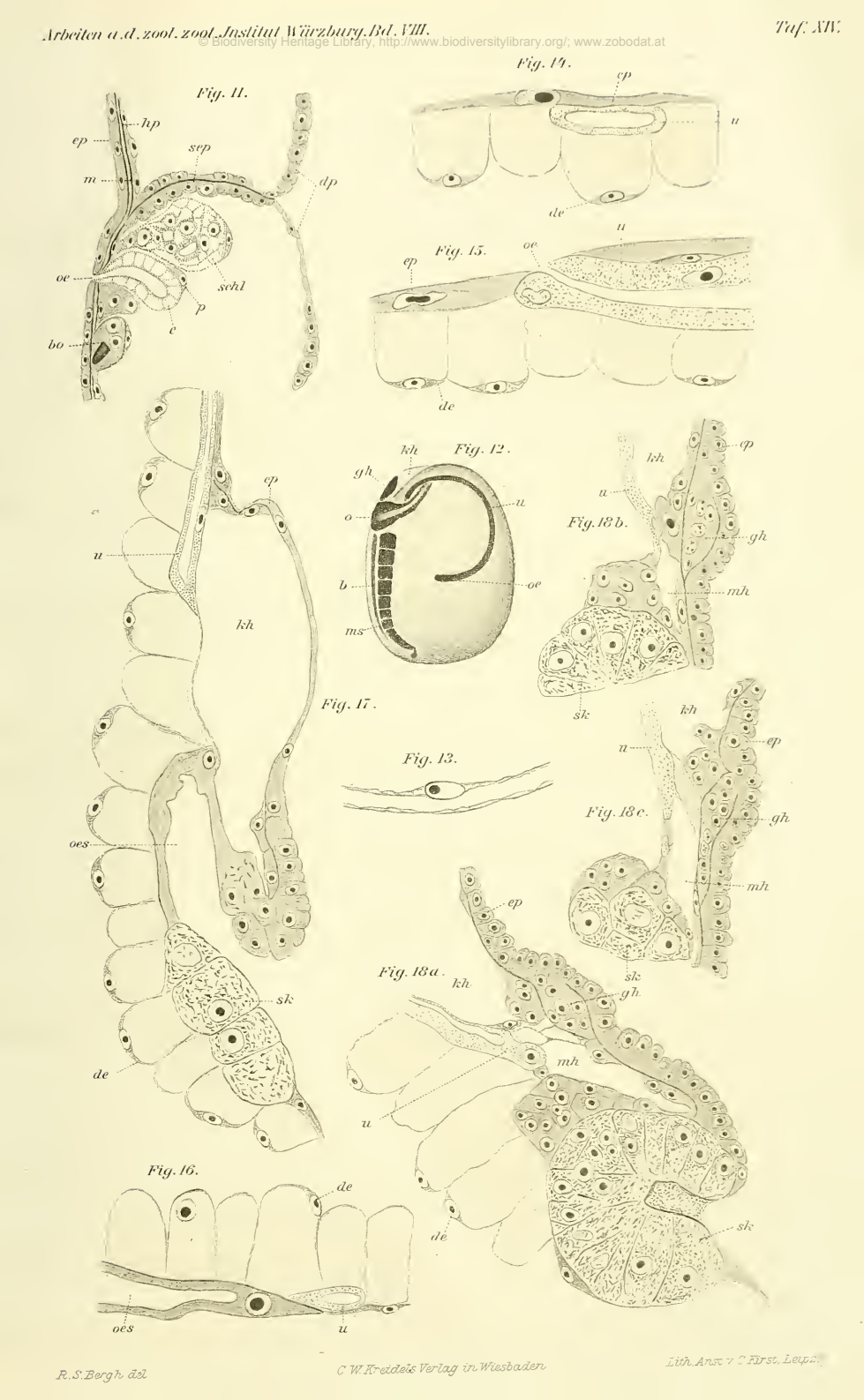
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at






R. v. Bergh del. C. W. Kreidels Verlag in Wiesbaden. Lith. Anst. v. J. Klein, Leipzig.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at




R. S. Bergh del. C. W. Kreidel's Verlag in Wiesbaden Lith. Anst. v. C. Fürst, Leipz.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Arbeiten aus dem Zoologisch-Zootomischen Institut in Würzburg

Jahr/Year: 1888

Band/Volume: 8

Autor(en)/Author(s): Bergh Rudolph Sophus Ludvig

Artikel/Article: Zur Bildungsgeschichte der Exkretionsorgane bei Criodrilus. 223-248