

# Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Excretionsorgane der Vertebraten.

Von

**Max Fürbringer,**

Prosector und Privatdocent in Heidelberg.

---

Mit Tafel I—III.

Mit Vorliegendem veröffentliche ich die Ergebnisse einer Reihe von Untersuchungen, die ich über die Entwicklung der Excretionsorgane der Vertebraten, vorwiegend der Amphibien, angestellt habe. Da über denselben Gegenstand namentlich in neuerer Zeit eine reiche Zahl von mehr oder minder umfänglichen Mittheilungen erschienen ist, zu denen sich meine Beobachtungen theils ergänzend, theils abweichend verhalten, so lag es nahe, diese fremden Untersuchungen eingehender zu berücksichtigen und mit den meinen zu vergleichen. Das führte mich zugleich zu kritischen Erörterungen über die Deutung der einzelnen Abschnitte des Excretionssystems.

Aus praktischen Gründen habe ich den Stoff der Arbeit in drei, nicht gleichwerthigen Abschnitten vertheilt. Der erste Theil behandelt die Excretionsorgane der Amphibien, für deren Darstellung meine Untersuchungen den Grundstock bilden <sup>1)</sup>, der zweite Theil gibt eine Zusammenstellung des Bekannten über das Excretionssystem der übrigen Vertebraten, wobei ich meine bezüglichen Beobachtungen eingeflochten habe, der dritte Theil enthält eine vergleichende Zusammenstellung, sowie eine weitere Ausführung und eventuelle Begründung meiner Deutungen.

---

<sup>1)</sup> Diese Darstellung ist im Wesentlichen ein Auszug meiner Habilitationsschrift: »Zur Entwicklung der Amphibiemiere. Heidelberg 1877«, auf die ich des Näheren verweise.

Das Genitalsystem wurde nur so weit berücksichtigt, als es zu den Excretionsorganen in directere Beziehungen tritt.

## I. Theil.

### Die Entwicklung des Excretionssystems der Amphibien <sup>1)</sup>.

#### A. Die erste Entwicklung der Vorniere, des Vornierenganges und des Glomerulus der Vorniere.

(Taf. I. Fig. 1—4.)

Die Entwicklung des Excretionssystems der Amphibien beginnt bekanntlich mit der Differenzirung eines (retroperitoneal und gleich distal neben den Kiemen gelegenen) kleinen paarigen, drüsigen Organs, das ich nach dem Vorgange W. MÜLLER'S<sup>2)</sup> als Vorniere<sup>3)</sup> bezeichne und das sich jederseits distalwärts in einen zwischen dem Ektoderm und dem parietalen Peritoneum gelegenen Ausführungsgang, den Vornierengang<sup>4)</sup>, fortsetzt, der mit seinem distalen Ende an der

<sup>1)</sup> Bezüglich der reichen Literatur über die Entwicklung des Excretionsystems der Amphibien verweise ich auf die genauen Literaturangaben SPEN-  
GEL'S (Das Urogenitalsystem der Amphibien. I. Th. Der anatomische Bau des Urogenitalsystems. Arbeiten a. d. zoolog.-zootom. Institut zu Würzburg III.), sowie auf das Verzeichniss in meiner Abhandlung »Zur Entwicklung der Amphibienniere«. Soweit es sich um die bereits dort berührten Verhältnisse handelt, habe ich der Einfachheit halber die Citate weggelassen.

<sup>2)</sup> MÜLLER, W., Das Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyclostomen. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft. N. F. Band IX. Jena 1875. pag. 36.

<sup>3)</sup> Urnieren, WOLFF'scher Körper, Primordialnieren, falsche Niere (Homologon der Urnieren der Säugethiere): J. MÜLLER, REICHERT, CRAMER, VOGT, BIDDER, REMAK, STANNIUS, STRICKER, RATHKE, GÖTTE; — WOLFF'scher Körper, MÜLLER'sche Drüse, MÜLLER-WOLFF'sche Drüse (Homologon eines Theils der Urnieren der Säugethiere): v. WITTICH, LEYDIG; — vorderster Theil der Urnieren (der bei den Amnioten nicht mehr gebildet wird): GEGENBAUR (Grundzüge der vergleichenden Anatomie 2. Aufl. Leipzig 1870 pag. 868); — MÜLLER'sche Harndrüse (Homologon der bleibenden Niere der Säugethiere): H. MECKEL; — MÜLLER'scher Körper, MÜLLER'scher Knäuel (weder der Urnieren noch der Niere der Amnioten vergleichbar): MARCUSEN, SEMPER (Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere. Arbeiten aus dem zoolog.-zootom. Institut in Würzburg. II. Bd. 3. u. 4. Heft. Würzburg 1875 pag. 434 f.), SPENDEL.

<sup>4)</sup> Vornierengang, WOLFF'scher Gang: Meiste Autoren incl. W. MÜLLER; — Ausführungsgang des MÜLLER'schen Körpers etc.: MECKEL, MARCUSEN, WITTICH; — primärer Vornierengang: GEGENBAUR (a. a. O. pag. 804), SEMPER.

dorsalen Wand der Kloake frei ausmündet; der Vorniere medial gegenüber liegt ein von der sogenannten Radix mesenterii ausgehendes, gefässreiches und von dem visceralen Peritoneum überkleidetes Organ, der Glomerulus der Vorniere<sup>1</sup>.

Dieses Organsystem entwickelt sich nach den übereinstimmenden Angaben der Autoren (abgesehen von REICHERT, nach dessen Beschreibung die Vorniere und ihr Ausführungsgang durch unmittelbares Zusammentreten der Dotterzellen entsteht) im Bereiche des mittleren Keimblattes. Während aber die Mehrzahl der früheren Untersucher die Vorniere und den Vornierengang retroperitoneal an der Grenze der Haut und Mittelplatten als ursprünglich solide Anlage, die erst secundär hohl wird, sich differenzieren lässt, betonen die neueren Darstellungen von GÖTTE und W. MÜLLER, denen ich mich anschliesse, eine Entstehung durch Ausstülpung des parietalen Peritoneum's. GÖTTE hat diesen Entwicklungsvorgang eingehender an *Bombinator igneus* untersucht, während mir *Rana temporaria* und *Triton alpestris* als Untersuchungsmaterial dienten.

Die erste Entwicklung der Vorniere und ihres Ausführungsganges findet hier nach der Scheidung des Mesoderms in Urwirbel- und Seitenplatten statt und folgt unmittelbar der beginnenden Sonderung der ersteren in einzelne Urwirbel und der Spaltung der letzteren in Haut- und Darmfaserplatten. Embryonen von *Rana temporaria* von circa 2,5 Mm. Länge und von *Triton alpestris* von ca. 2,0 Mm. L. entsprachen diesem Stadium. Bei diesen entwickelt sich die erste gemeinsame Anlage der Vorniere und ihres Ganges beiderseits in Gestalt einer rinnenartigen Ausstülpung des aus ca. 0,02 Mm. hohen cubischen Epithelzellen zusammengesetzten parietalen Peritoneums; und zwar bildet sich dieselbe zuerst im vordersten Bereiche der Bauchhöhle, wo sie zugleich die grösste Breite zeigt und die erste Anlage der Vorniere repräsentirt, und setzt sich von hier aus verjüngt als Anlage des Vornierenganges in successive abnehmender Entwicklung distalwärts nach hinten fort.

Mit dem weiteren Wachsthum der Embryonen vertieft sich die gemeinsame rinnenartige Anlage und fängt nun an, sich von dem parietalen Peritoneum abzuschnüren. Diese Abschnürung beginnt nicht am Anfange der ganzen Anlage, sondern am Ende des vorde-

<sup>1</sup> Die Bezeichnung Glomerulus für dieses von J. MÜLLER entdeckte Organ ist zuerst von BIDDER eingeführt und von den meisten Autoren angenommen worden. Einsprache erhoben BURNETT und SEMPER (a. a. O. pag. 441); letzterer deutet den Glomerulus als Nebenniere.

ren Theiles (Anlage des ventralen Theils der Vorniere), schreitet von hier in der Richtung von vorn nach hinten schnell vorwärts und führt zur Bildung eines zuerst noch hinten in die Bauchhöhle mündenden, bald aber blind endigenden Canales (Vornierengang), der nun zwischen Ektoderm und parietalem Peritoneum liegt; der Anfang der Rinne (dorsaler Theil der Vornierenanlage) buchtet sich zwar noch tiefer zu einer ansehnlichen Tasehe aus, bleibt aber zunächst durch einen ziemlich langen Spalt mit der Bauchhöhle in offener Communication. Ebenso wie der Vornierengang verlängert sich mit zunehmendem Längenwachsthum des Thieres die Anlage der Vorniere; der Spalt, durch den sie mit der Bauchhöhle communicirt, zieht sich in sagittaler Richtung weiter aus und differenzirt sich hierauf durch eine, übrigens in ihren Details noch nicht näher erkannte, ungleiche partielle Abschnürung in einen Horizontalcanal, der bei *Bombinator igneus* (GÖTTE) und *Rana temporaria* durch drei (Fig. 1—3  $vp_1$ ,  $vp_2$ ,  $vp_3$ ), bei *Triton alpestris*, sowie (nach älteren Stadien zu schliessen) bei *Salamandra maculata* und *Siredon pisciformis*<sup>1)</sup> durch zwei, bei *Cocilia rostrata* (soweit das von SPENGLER<sup>2)</sup> näher beschriebene Rudiment der Vorniere hierfür beweisend sein kann) durch vier Mündungen (Peritonealcommunicationen) mit der Bauchhöhle communicirt und die Anlage des dorsalen (oberen) Theils der Vorniere ( $vo$ ) repräsentirt. Der darauf folgende, zuerst von der Bauchhöhle abgeschnürte Abschnitt wächst in gleicher Weise in die Länge und krümmt sich, da der beschränkte Raum ein Auswachsen in gerader Richtung nicht gestattet, zu einer ventral von dem distalen Bereiche des dorsalen Theiles liegenden, S-förmigen Schlinge, welche, die Anlage des ventralen (unteren) Theiles der Vorniere ( $vu$ ) bildet und allmählig in ihren Ausführungsgang, den Vornierengang ( $vg$ ), übergeht, der zunächst noch im Bereiche des Hinterdarms blind endigt. In dieser Weise kommt die Anlage der Vorniere und des Vornierenganges bei ca. 3,5 Mm. langen Larven von *Rana temporaria* und bei ca. 2,2 und 2,6 Mm. langen Embryonen von *Triton alpestris* zur Beobachtung<sup>3)</sup>.

<sup>1)</sup> Nachträglich sei noch erwähnt, dass, wie ich vor Kurzem bei SEMPER (Urogenitalsystem der Plagiostomen pag. 450) finde, auch SPENGLER schon früher bei *Siredon* zwei Peritonealcommunicationen der Urniere beobachtet hat. Bei meiner ersten Veröffentlichung hatte ich diese Notiz übersehen.

<sup>2)</sup> SPENGLER, J. W., Urogenitalsystem der Amphibien pag. 19. Taf. II. Fig. 21.

<sup>3)</sup> Vergleiche auch GÖTTE, Entwicklungsgeschichte der Unke Fig. 381 b und



Die weiteren Veränderungen der Vorniere bestehen einmal in einer sagittalen Vergrösserung der ganzen Vorniere sowie in einer fortgesetzten Verlängerung ihrer Canäle, welche sich, in Anpassung an die beschränkte sagittale Raumausdehnung, vorzugsweise im Entstehen neuer Krümmungen und einer Vergrösserung der bereits vorhandenen äussert, dann aber auch (wie wenigstens bei *Rana temporaria* gefunden wurde) in einer Bildung neuer Blindcanäle durch Ausstülpung aus den bereits vorhandenen Canälen. Die, wie schon bemerkt, nur in geringem Grade vor sich gehende sagittale Vergrösserung (d. h. die Vergrösserung der Entfernung der ersten und letzten Peritonealcommunication) anlangend, so wurden bei *Rana temporaria* und *Triton alpestris* verschiedene Verhältnisse beobachtet: bei Ersterer ist dieselbe auf die erste Entwicklungsperiode beschränkt und scheint bei Larven von 5—6 Mm. Länge ihr Maximum zu erreichen, bei Letzterem findet sie weit längere Zeit, selbst (in Uebereinstimmung mit *Salamandra maculata*) während der ersten Entwicklung der Urnieren statt: aus vereinzelt Beobachtungen zu schliessen, ist übrigens diese Verlängerung nicht lediglich durch eine Zunahme der Entfernung der beiden Peritonealcommunicationen von *Triton alpestris*, sondern mitunter auch durch eine theilweise sagittale Erweiterung derselben bedingt. Bemerkenswerthe Beziehungen bietet die sagittale Ausdehnung insofern dar, als die Vorniere von *Rana temporaria*, wo sie drei Peritonealcommunicationen hat, im Bereiche von ca. drei, bei *Triton alpestris* und *Salamandra maculata*, wo sie zwei Peritonealmündungen zeigt, über ca. zwei Myokommata erstreckt ist. Die Vermehrung der Windungen geschieht theils im dorsalen Theile der Vorniere, wo sowohl die allmählig zu Röhren (Peritonealcanälen) sich ausziehenden Peritonealcommunicationen, als auch der Horizontalcanal sich mehrfach krümmen, theils im ventralen Theile. Die S-förmige Schlinge des Letzteren nimmt an Anzahl der Windungen wie an Umfang derart zu, dass ihre proximale Convexität immer mehr nach vorn

c. — Abweichend von diesen Angaben verhalten sich die Darstellungen der früheren Autoren; diesen zufolge besteht die Vorniere entweder aus einer Anzahl von Blinddärmen, die convergirend »wie die Blätter einer Rose«, zum Ausführungsgang zusammentreten (J. MÜLLER [Frosch, Kröte, Salamander, *Alytes*], BAER, REICHERT, STANNIUS, RATHKE [einzelne Amphibien]) oder aus verästelten Canälen (v. WITTICH [meiste Batrachier ausser *Triton* und *Bombinator*], REMAK) oder aus einem aufgewundenen Knäuel (v. WITTICH [Bombinator, *Triton*], BURNETT, RATHKE [einzelne Batrachier], GÖTTE in seiner früheren Darstellung [1869 *Bombinator*]).

bis proximal vor das Niveau der proximalen (vorderen) Peritonealcommunication rückt; und zwar findet dieses Vorrücken bei *Rana temporaria* successive während der ganzen Periode, bei *Triton alpestris* hingegen nur am Anfange derselben (hier aber in bedeutendem Grade) statt, während hier später durch relativ bedeutendere Zunahme der sagittalen Ausdehnung des dorsalen Theiles ein geringgradiges relatives Zurückrücken der Convexität zur Beobachtung kommt. Die absolute Zunahme des ventralen Theiles der Vorniere erreicht bei *Rana temp.* früher als bei *Triton alp.* ihr Maximum, ein Verhältniss, das als eine Theilersehnung der bei letzterem langsamer stattfindenden Körperentwicklung aufzufassen ist. Die Bildung neuer Blindsäcke bei *Rana temporaria* geht sowohl am dorsalen als am ventralen Theile der Vorniere vor sich; am ersteren kommt sie früher zur Beobachtung als am letzteren.

Der Vornierengang verlängert sich ebenfalls, wobei er im proximalen Theile mehrfache Windungen bekommt, welche aber flacher als die der Vornierencanälen sind. Sein distales Ende lagert sich, wie dies GÖRTE bei *Bombinator igneus* beschrieben hat, an den Enddarm an, der hier auf jeder Seite etwas ausgezogen ist, verbindet sich mit ihm und mündet nach Resorption der trennenden Wand frei in die Kloake; bei ca. 5,0 Mm. langen Larven von *Rana temporaria* und *Triton alpestris* ist diese freie Ausmündung des gesammten Vornierensystems bereits ausgebildet.

Mit der Verlängerung der Vornierencanäle und des Vornierenganges geht eine Verminderung der Dicke derselben Hand in Hand. Diese Verminderung, welche am Vornierengange vorwiegt, ist hauptsächlich bedingt durch eine Abflachung der die Canäle bekleidenden Epithelzellen, welche anfangs sehr hohe Cylinderzellen, später 3 bis 4 mal niedrigere cubische Zellen darstellen<sup>1)</sup>; zum Theil beruht sie auch, wie dies schon GÖRTE berührt, wenigstens für den Vornierengang in einer Verschiebung der Zellen, derart, dass dieselben auf Kosten der frontalen Dimension sich reichlicher in der sagittalen gruppieren. Im weiteren Verlaufe — und dies ist besonders bei älteren Tritonenlarven deutlich wahrnehmbar — kommt es zu einer Vergrößerung des Lumens der Vornierencanäle, welche aber nur während einer kurzen Periode als eine absolute zu bezeichnen ist. An dieser Vergrößerung nehmen die Peritoneal-

<sup>1)</sup> Zu dieser Abflachung steht die Abnahme der in den Zellen befindlichen Dotterelemente in einer gewissen Correlation.

canäle, abgesehen von vereinzelt sagittalen Erweiterungen, keinen oder nur einen beschränkten Antheil: zugleich zeigen die ursprünglich wenig (*Rana*) oder gar nicht pigmentirten (*Triton*) Epithelzellen derselben eine Vermehrung resp. Neubildung des Pigmentes.

Während anfangs die einzelnen Canäle sowohl einander als dem parietalen Peritoneum dicht anliegen, schieben sich im weiteren Verlaufe der Entwicklung successive sich vermehrende Spindelzellen zwischen sie ein; gleichzeitig damit findet eine Differenzirung von rothen runden Blutzellen (Fig. 4 *vei*) statt, die mit den Spindelzellen die Lücken zwischen den Vornierencanälen erfüllen. Durch eine weitere Differenzirung dieser Zellen kommt es endlich zur Ausbildung von Bindegewebe, das die Canäle trennt, und von Gefässen die sich wie anderswo so auch hier in der bereits von den Autoren, speciell von GÖTTE, beschriebenen Art und Weise entwickeln. Das den ganzen Complex umhüllende Bindegewebe sondert sich nach und nach von den anliegenden Zellen und entwickelt sich zu einer die Vorniere einschliessenden Kapsel (Fig. 4 *vk*), welche spärliche Pigmentzellen enthält.

Gleichzeitig mit der Ausbildung der Vorniere bietet der im Bereiche derselben befindliche Theil der Bauchhöhle (*cp*) Differenzirungen dar, welche zu der Entwicklung der Vorniere in einer, allerdings wenig directen, Beziehung zu stehen scheinen. Diese beruhen einerseits auf der Erweiterung der Bauchhöhle, andererseits auf der Bildung des Glomerulus der Vorniere. Die Erweiterung der Bauchhöhle im Bereiche der Vorniere findet bereits bei den jüngsten Larven statt und erreicht ein ansehnliches Maass, während der ausserhalb des Niveau's der Vorniere gelegene Abschnitt derselben noch einen schmalen Spalt darstellt; zugleich bildet sich, in gleicher Weise wie dies GÖTTE bei *Bombinator* beschreibt, bei *Rana* und *Triton* durch Aneinanderlagerung des parietalen und visceralen Blattes des Peritoneums ein, allerdings nur vorübergehender, Abschluss des Vornierentheils der Bauchhöhle von den übrigen Abschnitten derselben. Die Epithelzellen des Peritoneums (*pp* und *pv*) sind anfangs, namentlich im Bereiche des visceralen Blattes (*pv*), von ansehnlicher Höhe und nicht so sehr von denen der Vorniere unterschieden (Fig. 1—3), werden aber mit der höheren Entwicklung und der grösseren Ausdehnung der Bauchhöhle immer niedriger, bis sie endlich am Ende der Entwicklungsperiode ganz flache Plattenepithelzellen von nur 0,003—0,005 Mm. Höhe darstellen, die nun bedeutend von denen der Vorniere abweichen (Fig. 4). Die Bil-



dung des Glomerulus der Vorniere (*gl'*) geht bei *Rana temporaria* und *Triton alpestris* im Wesentlichen in der Weise vor sich, wie dies GÖTTE bei *Bombinator igneus* dargestellt hat. Die im Bereiche der Vorniere aus dem dieser gegenüberliegenden visceralen Peritoneum sich erhebende Hervorragung wird immer prominenter, wobei sich ihr Inneres mit reichlichen Spindelzellen und Blutzellen erfüllt, und rückt mit ihrer Wurzel nach oben zur sogenannten Radix mesenterii, so dass sie sich endlich im Niveau des dorsalen Vornierentheils befindet (Fig. 2, 3 *gl'*). Sie bildet nun einen länglichen Glomerulus<sup>1)</sup>, der sich immer mehr von der Radix mesenterii abhebt und schliesslich nur durch eine ziemlich dünne Lamelle mit ihr verbunden ist und der den Peritonealmündungen der Vorniere gerade gegenüber liegt resp. in sie etwas einragen kann (Fig. 4 *gl'*). Der Grad der Entwicklung dieses Glomerulus ist unabhängig von dem der Vorniere: bei den einen (*Rana*) wächst er in grösserem Maasse als die früh verkümmerte Vorniere, bei den andern (besonders bei *Salamandra*) entwickelt sich die Vorniere noch weiter, nachdem der Glomerulus, wenigstens in der Breitendimension, begonnen hat, sich rückzubilden. Die bekleidenden Epithelzellen gehen bereits beim Entstehen des Glomerulus eine eigenartige Differenzirung gegenüber den übrigen Zellen des visceralen Peritoneums ein, indem sie sich, wie bei *Bombinator igneus* (GÖTTE), auch bei *Rana temporaria* und *Triton alpestris* zu rundlichen und ungleich grossen Zellen entwickeln, welche dem Glomerulus eine unregelmässig höckerige Oberfläche verleihen und ihre eigenthümliche Gestalt auch noch eine Zeit lang bewahren, nachdem die anliegenden Epithelzellen des Peritoneums sich bereits abgeflacht haben; die das Innere erfüllenden Spindelzellen und Blutzellen hingegen bilden sich erst bei den späteren Sta-

---

<sup>1)</sup> Dieser Glomerulus bietet bezüglich seines Wachsthum und seiner Ausdehnung bei den einzelnen untersuchten Amphibien einige Differenzen dar, welche namentlich auf dem relativen Längenwachsthum des Glomerulus gegenüber der sagittalen Ausdehnung der Vorniere beruhen: bei *Rana* nimmt er anfangs das Niveau der hinteren Hälfte der Vorniere ein und dehnt sich allmählig so aus, dass er hinten über ihr Ende überragt, vorn hingegen ihren Anfang nicht ganz erreicht; bei *Triton* hingegen beginnt er schon sehr frühzeitig gleich hinter der vorderen Peritonealcommunication und wächst im Verlauf der weiteren Entwicklung bis vor den Vorderrand derselben vor. Die grösste Breiten- und Dickendimension bietet der Glomerulus bei allen untersuchten Amphibien anfangs in seinem vorderen Drittel dar, während er später die bedeutendste Entwicklung in seiner Mitte zeigt: es ist also hier ein successive von vorn nach hinten fortschreitendes Wachsthum zu constatiren.



dien zu, mit der Aorta in Zusammenhang stehenden Gefässschlingen aus.

## B. Die Entwicklung der Urniere und die weiteren Veränderungen der Vorniere, ihres Ausführungsganges und ihres Glomerulus.

(Taf. I Fig. 5. Taf. II u. III Fig. 17—31.)

Das in seiner Entwicklung im vorigen Capitel beschriebene System der Vorniere, ihres Ausführungsganges und ihres Glomerulus repräsentirt während einer längeren Zeit des Larvenlebens das einzige der Excretion dienende Organ. Erst bei 16 Mm. langen Larven von *Rana temporaria* und bei 14—15 Mm. langen Larven von *Triton alpestris* und *Salamandra maculata* beginnt die Entwicklung eines neuen Organs, der Urniere, das in seiner weiteren Ausbildung sich mit dem Vornierengange verbindet und nun die Hauptfunctionen der Excretion übernimmt, sowie auch z. Th. zu den sich inzwischen differenzirenden Geschlechtsorganen in Beziehung tritt.

Während sich dieses System der Urniere nach und nach immer mächtiger entfaltet, geht das der Vorniere Veränderungen ein, die hier gleich, z. Th. vorausgreifend, behandelt werden sollen.

### 1) Weitere Veränderungen der Vorniere und ihres Glomerulus.

Diese Veränderungen sind zuerst von WITTICH dahin beschrieben worden, dass die die Vorniere versorgenden Gefässe und der Glomerulus derselben obliteriren und dass, während die Lumina der einzelnen Vornierenwindungen an Durchmesser abnehmen und ihre Epithelzellen sich mit bräunlicher körniger Masse füllen, der noch permeable Ausführungsgang sich ziemlich scharf von der Vorniere abgrenzt aber immer noch seinen ursprünglichen Zusammenhang zeigt. Schliesslich, so lauten die Angaben der Autoren seit J. MÜLLER<sup>1)</sup>, fällt die gesammte Vorniere einem vollkommenen Reductionsprocesse anheim; nur ausnahmsweise wurden von LEYDIG bei erwachsenen Exemplaren von *Salamandra* und *Menopoma* Rudimente beobachtet und von ihm als Vornierenreste, von GÖTTE als Ueberbleibsel des Glomerulus gedeutet<sup>2)</sup>; SPENGLER vermisste dieselben bei Salaman-

<sup>1)</sup> WITTICH macht bezüglich einer vollkommenen Verkümmerng keine näheren Angaben.

<sup>2)</sup> Bezüglich des (auf Taf. III Fig. 28 abgebildeten) Rudimentes von Meno-

dra, während er bei Menopoma eine der von LEYDIG beschriebenen ähnliche Bildung fand. Den vor dem Bereiche der Urniere befindlichen Abschnitt des Vornierenganges anlangend, wird von der überwiegenden Mehrzahl der Autoren angegeben, dass er persistire und Beziehungen zu den Genitalien eingehe; nur SCHNEIDER und SPENGLER geben eine Resorption desselben an, indem ganz neu gebildete (SCHNEIDER) oder von ihm abgespaltene MÜLLER'sche Gänge (SPENGLER) die ihm früher zugeschriebene Function übernehmen.

Meinen an *Salamandra maculata* ausgeführten Untersuchungen zufolge vollzieht sich die weitere Umbildung der Vorniere (Taf. I Fig. 5) in zwei Phasen, in einer höheren Entwicklung und in einer darauf folgenden allmäligen Reduction, die aber nicht immer zum vollständigen Schwunde führt. Die höhere Entwicklung<sup>1)</sup> geht vor sich bei den Embryonen bis zum September und besteht in einer, allerdings nicht sehr bedeutenden, Vergrösserung der Vorniere in toto, die namentlich durch eine verschiedengradige Verlängerung und Schlingelung der anfangs mit Blindsäckchen versehenen, später meist nur einzelne Erweiterungen darbietenden Canäle bedingt wird. An dieser Verlängerung nehmen die beiden Abschnitte in ungleicher Weise Antheil, indem vorwiegend, später ausschliesslich, der dorsale, aus den beiden Peritonealcanaelen zusammengesetzte, sich verlängert, während der ventrale schliesslich sogar eine Verkürzung darbietet, die z. Th. nur durch eine successive Spaltung von den Peritonealcanaelen her nach hinten erklärt werden kann. Eine bemerkenswerthe Aenderung der Dicken dimensionen der Canäle und ihrer Epithelbekleidung kommt nicht zur Beobachtung, hingegen gewinnt, veranlasst durch die Ausdehnung der paarigen Schlundverbindung nach hinten, der an die Vorniere

---

poma ist die Möglichkeit einer Vergleichung mit der Vorniere oder ihrem Glomerulus nicht von der Hand zu weisen, wie sich auch SPENGLER der letzteren von GÖRTE gegebenen Deutung zuneigt. Was indessen den (auf Taf. IV Fig. 29 abgebildeten) rudimentären Körper von *Salamandra* anlangt, so spricht dessen grosse Nähe an dem ersten Urnierencanälchen sehr gegen die Deutung als Rest der Vorniere oder ihres Glomerulus, da diese bekanntlich um sechs Myokomata von dem Urnierenaufang entfernt sind; es handelt sich wahrscheinlich viel eher um ein rudimentäres Urnierencanälchen. Meine früher gemachten bezüglichlichen Angaben (Zur Entwicklung der Amphibienniere pag. 104 Anm. 140 und pag. 120) werden damit erledigt.

<sup>1)</sup> Bei *Rana temporaria* kommt diese Phase bereits vor der Entwicklung der Urniere zur Ausbildung, so dass die weiteren Veränderungen der Vorniere während der Differenzirung der Urniere lediglich aus einer Verkümmernng derselben bestehen.

angrenzende Theil der Bauchhöhle speciellere Beziehungen zu derselben, die schliesslich zur Bildung eines die Vorniere ventral deckenden und speciell den Glomerulus umhüllenden paarigen Divertikels führen. Der Glomerulus selbst zeigt, abgesehen von einer successiven Abflachung seines bekleidenden Epithels (so dass dieses nun seinen eigenthümlichen Character aufgibt und dem Peritonealepithel gleicht) und einer vollständigen Ausbildung seiner Gefässe, keine wesentliche Aenderung. — Die Reduction der Vorniere beginnt bei den Embryonen aus dem Ende des September und spricht sich zunächst weniger in einer Verminderung der Grösse, als in einer, anfangs in sehr schwankender Weise stattfindenden, Obliteration der vorderen Peritonealcommunication aus, die sogar in einzelnen Fällen sehr lange persistiren kann; viel später, meist erst bei den jungen Thieren aus dem Herbst des nächsten Jahres, fällt auch die hintere Peritonealcommunication diesem Reductionsprocesse anheim. Die Grösse der Vorniere bleibt lange ohne wesentliche Veränderung; später beginnen, ziemlich gleichzeitig mit der Rückbildung der äusseren Kiemen, ihre Canäle unter Quellung und Trübung der bekleidenden Epithelien allmählig zu obliteriren: die Vorniere bildet nun einen Complex, in dem zunächst einzelne Canalabschnitte durch solide Epithelstränge ersetzt werden: weiterhin, bei den jungen Thieren aus dem Herbste, nimmt diese Umwandlung in Stränge so überhand, dass nur geringe Canalreste noch existiren, bis auch endlich diese sich in Stränge umbilden, ein Process, der unter grossen zeitlichen Schwankungen verläuft. Bei den ausgewachsenen Thieren hat sich die Vorniere grösstentheils vollkommen zurückgebildet: es fanden sich zwar bei allen untersuchten Exemplaren an der fraglichen Stelle Zellenhaufen, aber von so unregelmässiger Gruppierung, dass ein Vergleich mit der Vorniere im höchsten Maasse problematisch ist: nur einmal (bei einem männlichen Exemplare von 110 Mm. Länge) wurde linkerseits ein lateral-ventral neben Aorta und ventral neben dem Grenzstrange des Sympathicus liegender ziemlich grosser (0,23 Mm. hoher und 0,45 Mm. breiter) Zelleneomplex gefunden, dessen mässig grosse Zellen eine undeutliche Gruppierung zu gewundenen Strängen zeigten und durch reichliche dazwischen liegende Blutgefässe nach Art der Vorniere von einander geschieden waren: dieses Vornierenrudiment lag dem aus doppelt so grossen Zellen zusammengesetzten Sympathicusganglion dicht an, von ihm sich durch seine kleineren Zellen deutlich unterscheidend. Während dieses Rückbildungsprocesses schreitet die Sonderung von der Bauchhöhle durch weitere Aus-



bildung des Divertikels (Fig. 5 *cp*) immer mehr vorwärts; zugleich beginnt am lateralen Ende desselben eine Epithelerhöhung ( $\rho'$ ) Platz zu greifen, die sich successive auf die ganze ventrale Fläche der Vorniere fortsetzt und sich schliesslich auch lateral und distal von derselben auf die Rückwand der Bauchhöhle ausbreitet. Mit dieser (wiederum gleichzeitig mit der Kiemenreduction stattfindenden) Ausbreitung nach aussen und hinten geht fernerhin eine Rückbildung (Abflachung) des im Divertikel gelegenen Epithels Hand in Hand, womit sich eine successive Verengung des Divertikels verbindet. Durch diese letztere Veränderung wird der Glomerulus immer mehr eingeengt und bietet, vielleicht nicht ohne Beziehung zu ihr, eine allmähliche Reduction dar, die anfangs nur seine Gefässe, dann seine ganze Masse betrifft. Mit der completen Rückbildung der äusseren Kiemen ist er meistens verschwunden, doch kamen auch vereinzelte Fälle zur Beobachtung, wo er bei jüngeren Thieren noch in rudimentärem Zustande persistirte.

Auf das fernere Verhalten des Vornierenganges gehe ich erst weiter unten (sub 2 c.) ein.

## 2) Entwicklung der Urniere.

Die Urniere <sup>1)</sup> legt sich bekanntlich in einer mehr oder minder grossen Anzahl von auf einander folgenden Anlagen an. Diese Anlagen werden von allen Untersuchern mit alleiniger Ausnahme REMAK's, der eine Bildung der Urniere aus dem Nahrungsrohr für möglich hält, als Abkömmlinge des mittleren Keimblattes aufgefasst. Bezüglich der specielleren Verhältnisse dieser Entstehung und ersten Ansbildung der Urniere indessen gehen die verschiedenen Darstellungen der Autoren weit auseinander: Die Einen (RATHKE, J. MÜLLER, REICHERT, VOGT, GÖTTE 1869) behaupten eine selbstständige Entstehung der einzelnen Drüsencanäle in loco, und zwar entweder in Form von queren Platten (RATHKE 1820) oder Körnern (RATHKE 1825) oder in Gestalt von kleinen Bläschen, welche sich zu gewundenen Canälen entwickeln (MÜLLER) oder in der Anord-

---

<sup>1)</sup> Niere: J. MÜLLER, BAER, REICHERT, VOGT, BURNETT, REMAK, RATHKE, GÖTTE; — Nebenhoden und Niere: DUVERNOY; — Urniere (WOLFF'scher Körper): BIDDER, H. MECKEL, MARCUSEN, WITTICH, GEGENBAUR, SEMPER; die Aehnlichkeit mit der Urniere der höheren Wirbelthiere hat übrigens bereits RATHKE in seinen frühesten Arbeiten betont, ohne aber eine wirkliche Homologie mit dieser anzunehmen.

nung als solide Körperchen, welche sich erst später anshöhlen und zu Canälen verlängern (VOGT, GÖTTE), die sich mit dem Ausführungsgange der Vorniere vereinigen (GÖTTE); — die Anderen (v. WITTICH, BURNETT und RATHKE) lassen die Nierencanälchen durch Ausstülpung aus dem Ausführungsgange der Vorniere entstehen und durch weitere Ausbuchtungen und Verästelungen dieser ursprünglich knopfförmigen Anlagen sich vergrössern; — MARCUSEN scheint eine gemeinsame Bildung der Urnieren incl. Ausführungsgang in loco anzunehmen; — GÖTTE beschreibt in seiner zweiten und dritten Veröffentlichung (1873, 1875) eine Entstehung der Urnieren durch Ausstülpung aus der Urogenitalfalte des Peritoneums und lässt in der zweiten Mittheilung (1873) die folgende Entwicklung so vor sich gehen, dass die gemeinsame Anlage sich darauf von der Bauchhöhle abschnürt und in eine Reihe getrennter Schläuche zerfällt, während er in der dritten (1875) eine separate Ausstülpung einzelner Drüsen-canäle und nachherige Abschnürung derselben von der Peritonealhöhle angibt; letzterer Ansicht schliesst sich auch SPENGL<sup>1)</sup> an. Nach GÖTTE vergrössern und erweitern sich nun die so von den Urogenitalfalten abgeschnürten kleinen Schläuche, wobei der untere Theil sich zu einem schlanken, mit mässig hohen Epithelzellen besetzten, Rohre (fertiges Harncanälchen) ausbildet, während das obere Ende sich als ein sehr enger und dickwandiger, mit gedrängten hohen Epithelzellen bekleideter, Blindsack erhält. Die weitere Entwicklung findet an diesem oberen Ende statt, derart, dass jeder »Nierenschlauch« hier in eine ganze Gruppe von Röhren auswächst, welche sich von einander abschnüren und für sich verlängern und verknäueln, worauf sie sich wieder verbinden; von dieser Vergrösserung hat der lateral verlaufende »Urnierengang« zu leiden, indem er durch sie in einer Reihe bogenförmiger Krümmungen, welche den einzelnen Schläuchen entsprechen, lateralwärts nach aussen gedrückt wird. Während dieser Veränderungen, die successive von vorn nach hinten fortschreiten, entstehen ziemlich früh, bevor noch irgend ein Gefäss in der Niere auftritt, die Anlagen der Gefässknäuel als selbstständige separate Bildungen, welche erst später mit dem Gefässsystem in Verbindung treten. Die Vereinigung der einzelnen »Harncanälchen« mit dem »Urnierengang« erfolgt erst in der Mitte des

---

<sup>1)</sup> SPENGL, J. W., Die Segmentalorgane der Amphibien. Separatabdruck aus Bd. X der Verhandl. der physik.-medicin. Gesellschaft zu Würzburg pag. 1 u. 3; vergleiche auch SEMPER, Urogenitalsystem der Plagiostomen pag. 457.

Larvenlebens, derart, dass von den zwischen den einzelnen concaven Bogen des »Urnierengangs« befindlichen Vorsprüngen kurze Röhrenstämme auswachsen, welche sich mit den dickeren »Harnanälchen« vereinigen.

Ich habe die frühere Entwicklung der Urniere eingehender bei *Salamandra maculata* untersucht und kann mich bezüglich der allerersten Entstehung aus dem Peritoneum im Allgemeinen den Angaben GÖTTE'S und SPENGLER'S anschliessen, während ich hinsichtlich der weiteren Differenzirungen mehrfach von GÖTTE abweiche. Nach diesen Untersuchungen entwickelt sich die (sechs Myokommata hinter der Vorniere beginnende) Urniere erstens durch die Ausbildung einer Reihe von aufeinanderfolgenden, aber von einander getrennten primären (ventralen) Urnierenanlagen, welche innerhalb der ganzen Ausdehnung der Urniere (im 6. bis 16. hinter der Vorniere gelegenen Myokomma) entstehen, und zweitens durch eine später stattfindende Differenzirung von weiteren dorsalen Reihen von sekundären, tertiären etc. Urnierenanlagen, welche nur im hinteren Bereiche der Urniere (innerhalb des 10. oder 11. bis 16. auf die Vorniere folgenden Myokomma's) sich anlegen.

a. Entwicklung der primären ventralen Urnierenanlagen und ihre Verbindung mit dem Vornierengange  
(Bildung des primären Urnierenganges).

(Fig. 17—27, 31.)

Jede primäre Urnierenanlage von *Salamandra maculata* entsteht (Fig. 17 u. 18) als ein zwischen Aorta (*a*) und V. cava inferior (*vci*) resp. zwischen V. cava inferior (*vci*) und Vornierengang (*vg*) liegender Urnierenstrang (*u*), dessen mediales Ende mit dem parietalen Peritoneum (*pp*) zusammenhängt und der mit seinem lateralen Ende dem Vornierengange dorsal aufliegt. Im vorderen Bereiche sind diese Urnierenstränge (namentlich bei *Triton alpestris* Fig. 17) als solide Wucherungen des parietalen Peritonealepithels zu erkennen, für den hinteren gelingt dies nicht, da sich hier die etwas kürzeren Stränge innerhalb des Bindegewebes ohne nachweisbare directe Abstammung vom Peritoneum entwickeln. Darin liegt eine bemerkenswerthe Differenz von den Angaben GÖTTE'S und SPENGLER'S, die von Nierenschläuchen und von Peritonealausstülpungen sprechen. Jeder Urnierenstrang wandelt sich hierauf, indem sein medialer, dem Peritoneum anliegender, Abschnitt (wahrscheinlich durch die Vergrösserung der



ihn einengenden Gefässe bedingt) verschmälert und schliesslich zum Schwund gebracht wird, sein lateraler Abschnitt hingegen sich ausdehnt und ein Lumen bekommt, zu einem mit einer Schicht hohen Cylinderepithels bekleideten ovalen Urnierenbläschen (Fig. 19 *u*) um, das dem Vornierengang auflagert und nun von dem Peritoneum weit entfernt ist. Dieses Bläschen vergrössert sich nach allen Richtungen (Fig. 20) und deckt dann den Vornierengang mit dem mittleren Theile seiner ventralen Wandung, die hierdurch eine ventrale Einbuchtung (Einstülpung) (*iv*) bekommt. Zu dieser ventralen Einstülpung, die sich dann allmählig weiter ausbildet (wobei zugleich zwischen sie und Vornierengang Bindegewebe einwuchert) gesellt sich eine zweite, dorsale Einstülpung (Fig. 21 *id*); beide bedingen die Umbildung des Urnierenbläschens zum Urnierenanälchen (Fig. 21 *u*), dessen Wand zunächst noch aus den gleichen hohen Cylinderzellen zusammengesetzt ist. Dieses Urnierenanälchen zeigt eine doppelte, eine frontale und eine horizontale Krümmung; die erstere constanter ist S-förmig und führt zur Bildung eines medialen (*am*), intermediären (*ai*) und lateralen Schenkels (*al*), die letztere ist weniger regelmässig ausgebildet und zeigt bald eine einfache schräge, bald eine S-förmige Krümmung, derart, dass stets der mediale Schenkel des Vornierenanälchens zugleich am meisten proximal liegt. Damit ist die wesentliche Anlage des Urnierenanälchens gegeben, dessen weitere Veränderungen einfach in der höheren Differenzirung seiner einzelnen Schenkel bestehen; eine Zertheilung dieses Canälchens in neben einander liegende getrennte Knäuel von kürzeren oder längeren Röhren, welche aber während des weiteren Wachstums zusammenstossen und sich verbinden, wie GÖRTE behauptet, habe ich trotz eingehender auf diesen Punct gerichteter Untersuchungen nicht constatiren können<sup>1)</sup>. Diese höheren Differenzirungen des Urnierenanälchens bestehen nun darin: dass es 1) an seinem proximalen medialen Schenkel die erste Anlage des MALPIGHI'schen Körperchens und der BOWMAN'schen Kapsel bildet; 2) an der Grenze zwischen medialem und intermediärem Schenkel eine ventrale Ausstülpung hervortreibt, die bestimmt ist, den Peritonealcanal herzustellen, 3) an seinen sich sehr beträchtlich verlängernden intermediären und lateralen Schenkeln eine reiche Anzahl von complicirten Windungen entwickelt und 4) mit seinem lateralen Ende mit dem Vornierengange in Communication tritt. Von diesen Differenzirungen

<sup>1)</sup> Vergl. übrigens pag. 73 Anm. 99 meiner früheren Arbeit.

bildet sich die unter 4) angeführte zuerst aus; ihr reihen sich dann successive, jedoch durchaus nicht in regelmässiger Folge, die unter 1)—3) registrirten Entwicklungsvorgänge an<sup>1)</sup>. 1) Die Entwicklung des MALPIGHI'schen Körperchens (Fig. 23—27 *vgl*) und der BOWMAN'schen Kapsel (*umk*) wird durch die, medialen und intermediären Schenkel dorsal trennende, dorsale Einstülpung (*id*) eingeleitet (Fig. 23)<sup>2)</sup>. Indem sich zwischen den beiden Epithellamellen derselben Spindelzellen und rothe Blutzellen (*ggz*) ausbilden, wandelt sich diese Einstülpung zum rundlichen MALPIGHI'schen Körperchen um, das ventral in das Lumen des Urnierencanälchens vorspringt und hier der ventralen Wand des medialen und einem Theil der dorsalen des intermediären Canälchens gegenüberliegt, die sich unter Epithelabflachung zur BOWMAN'schen Kapsel gestalten. Die zwischen den cylindrischen Epithellamellen befindlichen Bindegewebs- und Blutzellen entstehen und vermehren sich in loco, ohne dass eine Abstammung durch Sprossung von der Aorta her nachgewiesen werden könnte. Fernerhin entwickeln sie sich successive zu einem selbstständigen Gefässknäuel, der nun erst, wie dies GÖRTE auch angibt, sich mit der Aorta verbindet; — eine tiefer gehende palingenetische Bedeutung ist diesem Befunde nicht zuzuschreiben und komme ich unten wieder darauf zurück. Mit der höheren Ausbildung seines Inhaltes wird das MALPIGHI'sche Körperchen immer grösser und flacht seine Epithelbekleidung: (*ugle*) in raschem Verlaufe ganz ab, so dass es nun schwer wird, dieselbe auf Schnitten nachzuweisen, niemals aber kommt es zu einem Schwund derselben, wie aus den Angaben früherer Autoren hervorzugehen scheint. Gleichzeitig differenzirt sich die Anlage der BOWMAN'schen Kapsel zu einer medialen grösseren, das M. K. umhüllenden, Blase mit ganz flachem Epithel und einem lateralen engeren und mit höherem Epithel bekleideten canalartigen Abschnitte (dem Hals der BOWMAN'schen Kapsel Fig. 26,

<sup>1)</sup> Das Detail, besonders rücksichtlich der Zeitfolge, ist hier nicht zu geben, und verweise ich deshalb auf den specielleren Theil meiner früheren Arbeit. Ich sehe zugleich hier von den dort angeführten wechselseitigen zeitlichen Beziehungen ab und führe die Veränderungen nach der im Texte gegebenen räumlichen Folge an.

<sup>2)</sup> GÖRTE lässt einzelne der blinden Röhrenden sich verdicken, so dass ein Zellenpfropf nach innen gegen die Lichtung vorwächst, und lässt unentschieden, aus was für Zellen dieser Zellenpfropf bestehe; später macht er sogar die Angabe, dass er eine epitheliale Absonderung der die Innenfläche des Zellenpfropfes bildenden Zellen nicht habe erfolgen sehen. Ich kann ihm hierin nicht beistimmen und finde eine epitheliale Bekleidung in diesen frühen Zuständen stets sehr deutlich ausgeprägt.

27 *umkh*), der sich in die übrigen Abschnitte des Urnierencanälchens fortsetzt. 2) Die Ausbildung des in seinem fertigen Zustande bei ausgewachsenen Thieren bereits von SPENGLER und MEYER beschriebenen wimpernden Peritonealcans des Urnierencanälchens Fig. 23—25 *up'*, Fig. 26 u. 27 *up*)<sup>1)</sup> erfolgt unter gleichzeitiger Betheiligung des Canälchens (durch Entwicklung einer ventralen Ausstülpung an der Grenze von medialem und intermediärem Schenkel) (*up'*) und des parietalen Peritoneum's (unter Erhöhung ihres Epithels an der Stelle, wo die ventrale Ausstülpung ihm anliegt) (*pp''*) durch einen Durchbruch der zweischichtigen, aus Urnieren- und Peritoneal-epithel zusammengesetzten Wand. Der anfangs kurze und im medialen und ventralen Bereiche der Urniere mit der Bauchhöhle communicirende Peritonealcanal verlängert sich successive zu einem mässig langen Gange, dessen abdominale Oeffnung (Peritonealtrichter, Wimpertrichter) allmähig etwas lateral rückt und der nach einem lateral und dorsal gerichteten Verlaufe schliesslich in das laterale Ende des Halses der BOWMAN'schen Kapsel einmündet (Fig. 26 u. 27 *up*). 3) Der von dieser Einmündung beginnende (ursprüngliche intermediäre und laterale) Abschnitt entwickelt sich unter sehr beträchtlicher Verlängerung und Krümmung zu dem voluminösesten Theil des Urnierencanälchens, wobei seine Epithelbekleidung vom lateralen Ende beginnend eine successive, nicht sehr beträchtliche Abflachung erleidet<sup>2)</sup>. Später geht die Differenzirung eines kürzeren engen medialen, eines längeren weiten intermediären und eines längeren ziemlich engen lateralen Abschnittes vor sich, die mit zunehmendem Alter sich weiter verlängern und verknäueln. Eine Folge dieser Verlängerung ist eine Veränderung der ursprünglichen Lage dieser Abschnitte, so dass nun der erste und letzte (mit Ausnahme seines lateralen in den Vornierengang mündenden Endes) vorwiegend im ventralen, der zu zweit erwähnte hauptsächlich im dorsalen Bereiche der Urnierencanlage sich ausbreiten. Zugleich kommt es zu einer ungleichen Vergrösserung der Canaldurchschnitte und einer specifischen Differenzirung der Epithelbekleidung der einzelnen Abschnitte. SPENGLER

1) MEYER bezeichnet die abdominalen Mündungen dieser Canäle als Stomata, SPENGLER benennt sie Nephrostomen und vergleicht sie (im Anschluss an SEMPER) den Segmentaltrichtern der Plagiostomen und Anneliden.

2) Diese Umwandlung der Epithelien hat auch schon GÖTTE, wenn ich ihm recht verstehe, gesehen und (Entwicklungsgeschichte der Unke pag. 529) kurz angedeutet, wo er von dem ganz allmähigen Uebergang der grossen Zellen in das flachere Epithel der relativ fertigen Harncanälchen spricht.



hat diese späteren Verhältnisse bei einer grossen Anzahl von Amphibien eingehend untersucht und kommt bei Urodelen ebenfalls zur Aufstellung von drei verschiedenen Canalabschnitten, während er bei Coecilien und Anuren noch einen vierten (zwischen dem zweiten und dritten Abschnitte der Urodelen eingeschalteten) Abschnitt nachweisen konnte; im Uebrigen verweise ich auf die trefflichen Angaben dieses Untersuchers. 4) Die Einmündung des Urniereneanälchens in den Vornierengang (Fig. 22 u. 23 *ul + vg*) geschieht unter gleichzeitiger Bethheiligung der beiden bezüglichlichen Theile durch eine innige Anschmiegung des lateralen Canälchenendes (*ul*) an die dorsale Wand des Ganges (*vg*) und durch eine hierauf stattfindende Veränderung und unregelmässige Gruppierung der Epithelzellen beider Theile (Fig. 22); eine hierbei stattfindende dorsale Ausstülpung des Vornierenganges, wie sie GÖRTE beschreibt, habe ich niemals gefunden. Ist die innige Verschmelzung der Wände des Vornierenganges und des Urniereneanälchens erfolgt, so beginnt die beide Lumina trennende Scheidewand, mit grösster Wahrscheinlichkeit durch eine Lockerung und ein Auseinanderweichen der sie zusammensetzenden Epithelzellen, zu schwinden. Schliesslich kommt es zur vollständigen Bildung einer offenen Communication (Fig. 23 *ul + vg*), die also weniger durch einen Auflösungsprocess der Zellen als durch eine Trennung derselben entsteht. Nach Bildung der Communication erleiden die cylindrischen Epithelzellen des Urniereneanälchens eine Abflachung, die sie mit den Epithelzellen des Vornierenganges in mehr oder minder grosse Uebereinstimmung bringt. Die ursprünglich in der Vertikalen erfolgende Richtung der Einmündung nähert sich nach und nach der horizontalen, wozu im hinteren Abschnitte noch eine distale Verschiebung hinzukommt. Mit der erfolgten Einmündung der Urniereneanälchen in den Vornierengang gewinnt dieser zu seiner bisherigen Function als Ausführungsgang der Vorniere die neue, auch das Secret der Urniereneanälchen aufzunehmen und fortzuleiten. Er wird also zugleich Vornierengang und Urnierengang oder, indem ich die von GEGENBAUR<sup>1)</sup> in die vergleichende Anatomie eingeführte Bezeichnung benutze, primärer Urnierengang.

Die beschriebene Entwicklung bieten sämmtliche einzelnen Urnierenanlagen mit Durchlaufung aller Stadien dar. Indessen findet dieselbe durchaus nicht gleichzeitig statt, sondern geht in der

<sup>1)</sup> GEGENBAUR C. Grundzüge der vergleichenden Anatomie 1870. pag. 864.

Weise vor sich, dass, wie schon WITTICH und GÖTTE angeben, die mehr vorn liegenden Anlagen den auf sie folgenden in ihren Entwicklungsphasen successive vorangehen. Und zwar ergibt sich für die untersuchten Exemplare von *Salamandra maculata* folgende Reihe:

Mitte Juli: Stränge im 6.—8. hinter der Vorniere gelegenen Myokomma.

Ende Juli: Bläschen im 6.—8. M., Stränge im 9. und 10. resp. 9.—11. M.

Mitte August: Canälehen im 6.—8. (resp. 9.) M., Bläschen im 9. und 10. (resp. 11.) M., Stränge im 11. und 12. M.

Ende August: Sehr verlängerte Canälehen mit Peritonealcommunication im 6.—9. M., einfache Canälehen ohne Communication im 10. und 11. M., Bläschen im 12. (resp. 11. und 12.) M., Stränge im 13. M.

September: Verschieden entwickelte Canälehen im 6.—12. M., Bläschen im 13. M., Stränge im 14. (resp. 14. und 15.) M.

October: Canälehen im 6.—13. (resp. 14.) M., Bläschen im 14. (resp. 14. und 15.) M., Stränge im 15. M.

Frühling: Canälehen im 6.—14. (resp. 15.) M., Bläschen und Stränge im 15. und 16. M.

Frühsummer: Canälehen im 6.—16. M.

Mit dem letzten Stadium ist die Ausbildung der primären Reihe der Uretercanälehen im Wesentlichen vollendet; es ist aber ausdrücklich zu betonen, dass diese Zeit- und Entwicklungsfolge zwar in den allermeisten Fällen, aber nicht immer gewahrt ist, indem mitunter auch (wie dies schon WITTICH betont) vor oder zwischen bereits gebildeten Anlagen eine Neubildung stattfindet. Die Anlagen sind in ihren früheren Entwicklungsstadien leicht zu scheiden; später hingegen lagern sie sich so innig an einander, dass eine Abgrenzung unmöglich wird. Die Uretere stellt dann (bei den Embryonen aus dem Anfang des September) ein aus primären Anlagen zusammengesetztes Gebilde dar, das vorn, wo die ausgebildeten Anlagen liegen, ziemlich breit beginnt und einen einheitlichen Complex bildet, hinten dagegen, wo es aus noch unentwickelten Anlagen zusammengesetzt ist, schmal ausläuft und noch eine deutliche Gliederung erkennen lässt. Letztere verschwindet auch mit der weiteren Ausbildung, die späterhin gerade im hinteren Abschnitt der Uretere eine bedeutende Höhe erreicht. Die Uretere stellt dann ein in ihrer ganzen Ausdehnung einheitliches Organ dar: doch gelingt es auch

bei erwachsenen Thieren, die einzelnen Anlagen des vorderen Urnierenschnittes nach ihren MALPIGHI'schen Körperchen und Peritonealcanälen abzugrenzen und abzuzählen.

SPENDEL<sup>1)</sup> hat darauf hin eine grössere Anzahl von ausgewachsenen Amphibien untersucht und auf ein Myokomma je 1 Urnierencanälchen bei einem Exemplare von *Spelerpes variegatus*, meist je 2 Urnierencanälchen bei *Spelerpes fuscus*, in der Regel je 3 Urnierencanälchen bei *Salamandra maculosa*, *Triton cristatus* und *taeniatus*, *Proteus anguineus* und einem männlichen Individuum von *Siren lacertina* und endlich je 4 Urnierencanälchen bei *Siredon pisciformis* gefunden. Damit stimmen meine bei der Entwicklung der *Salamandra maculata* gewonnenen Befunde z. Th. ungefähr überein, indem ich hier 1—2 Urnierencanälchen im Bereiche des 6., 2—3 im Bereiche des 7.—10. und 3—4 im Bereiche des 11. Myokomma's beobachtete; für die darauf folgenden Myokommata hingegen, in deren Bereiche der hintere Urnierenschnitt liegt, ergibt die Untersuchung junger Entwicklungsstadien, wo eine Abzählung der noch einfach gebauten primären Urnierencanälchen ganz gut möglich ist, 3—4 oder 4—5 Urnierencanälchen im Bereiche des 12., 4—5 Urnierencanälchen im Bereiche des 13. und 5—6 Urnierencanälchen im Bereiche des 13. bis 16. Myokomma's. Es sind also bei *Salamandra maculosa* die einzelnen primären Urnierenanlagen nicht in gleichmässiger Weise auf die einzelnen Myokommata vertheilt, sondern zeigen nach hinten zu eine Zunahme ihrer Anzahl. Ob sich bei anderen Amphibien mit Berücksichtigung des hinteren Urnierenschnittes Aehnliches ergibt, oder ob auf diese die von SPENDEL für den vorderen Urnierenschnitt betonte gleichmässige Vertheilung ohne Weiteres übertragen werden kann, bedarf der Aufklärung durch die Entwicklungsgeschichte dieser Species. Indessen verbreiten die Angaben SPENDEL's über die Zahl der Sammelröhren des Beckentheils der männlichen Individuen (die, wie sich weiter unten ergeben wird, im Wesentlichen der Anzahl der primären Anlagen des hinteren Abschnittes entsprechen muss) einiges Licht über diesen Punkt und sprechen mit Wahrscheinlichkeit für eine von Anfang an ungleichmässige Vertheilung der Urnierencanälchen. SPENDEL scheint es, dass bei den weiblichen Individuen die Zahl der Sammelröhren des Beckentheils der Zahl der Canälchen des Genitaltheils entsprechen und auf diese, allerdings nicht sichere, Beobachtung hin

<sup>1)</sup> SPENDEL, Urogenitalsystem der Amphibien pag. 42 f.



plaidirt er für eine von Anfang an gleichmässige Anordnung der Anlagen; die abweichenden Zahlenverhältnisse bei den Männchen sucht er durch die Annahme einer secundären Vermehrung zu erklären.

Die beschriebene Ausbildung dieser primären Urnierenanlagen bei *Salamandra maculata* beginnt, wie schon oben erwähnt, räumlich erst im Bereiche des 6. oder 7. hinter der Vorniere gelegenen Myokomma's. Indessen bleibt auch die zwischen Vorniere und Anfang der Urniere gelegene Strecke nicht ganz unbetheiligt, indem sich auch hier, vom parietalen Peritoneum einwuchernd, epitheliale Stränge (Fig. 31 *u'*) bilden, die zwar wenig regelmässig angeordnet sind und sich wenig von den umliegenden Geweben abheben, indessen nach Lage und Gestalt den Urnierensträngen gleichen. Diese Stränge bleiben einige Zeit lang auf dieser niederen Entwicklungsstufe stehen und bilden sich allmählig wieder zurück, so dass sie als abortive Urnierenstränge aufgefasst werden können. Aehnliche Bildungen, z. Th. sogar in Form von Schläuchen und Canälen fanden WALDEYER<sup>1)</sup> und SPENGLER<sup>2)</sup> auch bei verschiedenen erwachsenen Amphibien neben dem MÜLLER'schen Gange liegend; der Erstere hält sie für Rudimente der Urnierenanälchen, der Letztere lässt es unentschieden, ob sie als Reste des MÜLLER'schen Ganges oder als rudimentär gebliebene Urnierenknäuel aufzufassen sind.

b. Entwicklung der secundären, tertiären etc. dorsalen Urnierenanlagen und ihre Verbindung mit den primären (Bildung von Sammelröhren).

(Fig. 28—30.)

Viel später beginnt bei *Salamandra maculata* die Differenzirung der im Bereiche des 10. oder 11. bis 16. hinter der Vorniere befindlichen Myokomma's gelegenen, also auf den hinteren Theil der Urniere beschränkten secundären, tertiären etc. dorsalen Urnierenanlagen. — Was zunächst die secundären dorsalen Urnierenanlagen (Fig. 28—30 *ul*) anlangt, so treten dieselben bei 19—23 Mm. langen Embryonen aus dem September in einer Reihe medial und dorsal von den bereits gebildeten primären Urnierenanälchen gelagerter secundärer dorsaler Urnierenstränge auf, die in ihrer Anzahl ungefähr mit den im Bereiche

1) WALDEYER, W., Eierstock und Ei. Leipzig 1870 pag. 147.

2) SPENGLER a. a. O. pag. 59, 60.

derselben Myokommata gelegenen primären Urnierenanlagen übereinstimmen und im Wesentlichen den frühesten Entwicklungsstadien derselben gleichen; wie diese lassen sie bei ihrem ersten Entstehen auch keine Abstammung von dem parietalen Peritoneum mehr erkennen. Diese Stränge bilden sich successive in secundäre dorsale Urnierenbläschen und Urnierenanälchen um, ein Vorgang, der die Verhältnisse bei der Bildung der primären Anlagen im Wesentlichen wiederholt<sup>1)</sup>. Wie bei jenen kommt es auch hier zur Differenzierung von MALPIGHI'schen Körperchen und BOWMAN'schen Kapseln, zur Entwicklung von ventralen Ausstülpungen<sup>2)</sup> und zur Ausbildung mannigfach gewundener und specifisch differenzirter Canalabschnitte; während aber die lateralen Endstücke bei den primären Vornierenanälchen direct in den Vornierengang einmündeten, treten dieselben bei den secundären Canälchen nicht direct mit dem Vornierengange, sondern mit den lateralen Abschnitten der primären Canälchen in offene Communication, so dass nun diese Sammelröhren für die primären und secundären Urnierenanälchen darstellen. — Die tertiären (dorsalen) Urnierenanlagen legen sich etwas später als die secundären (bei Embryonen aus dem Ende des October), in demselben Bereiche der Urniere oder etwas weiter hinten beginnend, als medial und dorsal von den secundären Canälchen gelegene und mit deren Zahl ziemlich übereinstimmende Stränge an, die sich nun successive in ganz übereinstimmender Weise mit jenen in Bläschen und Canälchen umwandeln und schliesslich in die lateralen Abschnitte der secundären Canälchen einmünden, so dass schliesslich die lateralen Abschnitte

<sup>1)</sup> Dasselbe gilt auch für die Entwicklungsfolge, die im Bereiche des 11. (resp. 10.) Myokomma's beginnt und successive nach hinten fortschreitet. Es wurde gefunden:

Mitte September: Stränge im 11. und 12. (resp. 10.—12.) Myokomma.

Ende September: Canälchen im 11. (resp. 10. und 11.) M., Bläschen im 12. M., Stränge im 13. M.

Anfang October: Canälchen im 11. und 12. (resp. 10.—12.) M., Bläschen im 13. M., Stränge im 14. M.

Ende October: Canälchen im 11.—13. M., Bläschen im 14. M., Stränge im 15. M.

Frühling: Canälchen im 11.—14. (resp. 15.) M., Bläschen im 15. (resp. 15. und 16.) M., Stränge im 16. M.

Sommer: Canälchen im 11.—16. M.

<sup>2)</sup> Diese ventralen Ausstülpungen stehen jedenfalls in nächster Beziehung zur Entwicklung von secundären Peritonealcanälen, die sich auch späterhin meist medial von den primären finden; indessen gelang es nicht, durch die Untersuchung den sicheren Nachweis für diese Behauptung zu führen.

der primären Canälchen Sammelröhren für die primären, secundären und tertiären Urnierenanlagen bilden. In dieser Weise geht der Entwicklungsprocess des hinteren Urnierensegmentes weiter, indem sich nach und nach neue Reihen von dorsalen Urnierenanlagen heranbilden, die immer medial und dorsal von den bereits ausgebildeten liegen und die Entwicklungsvorgänge der letzteren wiederholen.

So entsteht nach und nach eine immer grössere Anhäufung von dorsalen Urnierencanälchen, die mit ihren lateralen Enden immer in die früher gebildeten und in ihrer frontalen Lagerung ihnen entsprechenden Canälchen einmünden, so dass schliesslich die lateralen Abschnitte der primären (ventralen) Anlagen die Sammelröhren sowohl für die ventralen als für sämtliche ihnen metamorph entsprechende dorsale Canälchen repräsentiren. Mit der weiteren (übrigens nicht näher untersuchten) Ausbildung ihrer MALPIGHI'schen Körperchen und BOWMAN'schen Kapseln, ihrer Peritonealcanäle, ihrer Windungen etc. lagern sich diese dorsalen Urnierencanälchen immer inniger an einander und an die ventralen an. Hierbei kommt es sogar zu Verlagerungen, indem ursprünglich dorsal liegende Abschnitte weit ventralwärts in den Bereich mehr ventral gelagerter Urnierentheile treten, so dass es späterhin nicht mehr gelingt, auf dem Querschnitte zu unterscheiden, welche Abschnitte den primären, welche den secundären, welche den tertiären etc. Anlagen angehören.

### c. Scheidung der Urniere in einen vorderen (Genital-) und einen hinteren (secretorischen) Abschnitt.

Durch die Ausbildung der dorsalen Anlagen tritt der hintere Abschnitt der Urniere von *Salamandra maculata* in Gegensatz zu dem vorderen, der lediglich aus primären ventralen Urnierencanälchen zusammengesetzt ist. Dieser Gegensatz wird mit zunehmendem Alter des Thieres immer bedeutender, so dass sich schliesslich der hintere Abschnitt zu einem ausserordentlich voluminösen und durch zahlreiche MALPIGHI'sche Körperchen, BOWMAN'sche Kapseln, Peritonealcanäle etc. ausgezeichneten Complexe entwickelt, der den vorderen Abschnitt, dessen einzelne Canälchen nur je ein MALPIGHI'sches Körperchen, je eine BOWMAN'sche Kapsel, je einen Peritonealcanal etc. besitzen, um ein Bedeutendes an Umfang übertrifft. Der vordere Abschnitt tritt somit als speciell harnbereitender Theil relativ



zurück. Indem er aber beim männlichen Geschlechte durch Ausbildung eines von sämtlichen einzelnen BOWMAN'schen Kapseln ausgehenden complicirten Canalsystems (Hodennetz SPENGL's) <sup>1)</sup> mit den Hoden in Verbindung tritt, gewinnt er die Bedeutung eines Nebenhodens und kann deshalb auch als Genitalabschnitt der Urniere (Geschlechtstheil SPENGL's) aufgefasst werden; Hand in Hand mit der Entwicklung dieses Hodennetzes geht die Verkümmernng resp. Obliteration der Peritonealcanaäle. Der hintere Abschnitt dient nur der Harnsecretion, weshalb er secretorischer Abschnitt der Urniere (Drüsentheil, Beckenniern SPENGL's) heissen mag.

Die Einmündung der Urierencanaälen resp. Sammelröhren in den primären Urierengang erfolgt ursprünglich im ganzen Bereiche der Urniere in einer nicht bedeutend von der frontalen abweichenden Richtung; diese Beziehung bleibt bei dem weiblichen Geschlechte für die ganze Urniere, bei dem männlichen jedoch nur für den vorderen Theil derselben erhalten, während im hinteren die Sammelröhren sich theils unter Verlängerung, theils hauptsächlich unter Abspaltung von dem primären resp. secundären Urierengange <sup>2)</sup> zu besonderen Complexen von ganz selbstständig nach hinten verlaufenden Harnleitern <sup>3)</sup> gruppiren, die, je nachdem die Abspaltung vom Urierengange mehr oder minder ausgedehnt stattgefunden hat, einzeln oder zu mehreren Canälen oder zu einem Canale (Harnleiter des hinteren Urierenabschnittes) <sup>4)</sup> vereinigt in das Endstück des Urierenganges einmünden.

<sup>1)</sup> Auch bei den Weibchen kommt es, wie SPENGL zuerst nachgewiesen hat und wie ich bestätigen kann, zur Entwicklung eines Homologon's des Hodennetzes, das indessen nur mit der Urniere, nicht aber mit dem Ovarium im Zusammenhange steht. Ob wir in dieser Bildung eine frühe Entwicklungsstufe oder ein Reductionsstadium vor uns haben, ist noch durch die Entwicklungsgeschichte zu entscheiden. — Die Peritonealcanaäle persistiren auch bei ausgewachsenen Weibchen im Bereiche des vorderen Urierenabschnittes.

<sup>2)</sup> Während der im Text erwähnten Differenzirungen kommt es zugleich zu der unter C. eingehender dargestellten Abschnürung des MÜLLER'schen Ganges vom primären Urierengange; der Rest, der zur Urniere in Beziehung bleibt, ist der secundäre Urierengang.

<sup>3)</sup> In meiner früheren Abhandlung hatte ich dafür den Terminus »Sammelröhren« gebraucht.

<sup>4)</sup> Auch dafür hatte ich früher eine andere Bezeichnung, »secundärer Urierengang« angewendet. Damals hatte ich immer die Vereinigung sämtlicher Sammelröhren zu einem gemeinsamen Canale gefunden; da indessen, wie ich mich später überzeugt habe, die Zusammenmündung der Sammelröhren (resp. Harnleiter) in einen Canal nicht die Regel ist und überdies die gebrauchte Bezeichnung dem von GEGENBAUR eingeführten gleichnamigen

Diese Scheidung der Urniere in einen vorderen und hinteren Abschnitt bieten auch die anderen bisher untersuchten Urodelen dar; indessen ergibt sich hinsichtlich der specielleren Verhältnisse derselben eine ziemlich grosse Mannigfaltigkeit. Es ist namentlich das Verdienst WITTICHI's, LEYDIG's, WIEDERSHEIM's und vor Allem SPEN-  
GEL's<sup>1)</sup>, diese Beziehungen klargelegt zu haben. Indem ich bezüglich des Ausführlicheren auf des Letzteren vortreffliche Untersuchungen verweise, hebe ich aus ihnen Folgendes in Kürze hervor. Der vordere (Genital-) Abschnitt der Urniere zeigt eine sehr verschiedene Entwicklung. Bei Einigen (*Spelerpes*, *Plethodon glutinosus*, *Desmognathus fuscus*, *Gyrinophilus porphyriticus* und *Batrachoseps attenuatus*) ist er so geringgradig ausgebildet, dass er einen schmalen leicht übersehbaren Streif repräsentirt, der nach hinten ganz plötzlich in den mächtigen hinteren Abschnitt übergeht: Andere (*Menobranchus*, *Menopoma*, *Siren*) wiederum bieten einen ansehnlich entwickelten Genitaltheil dar, der ganz allmählig in den secretorischen sich fortsetzt; die übrigen Urodelen stehen in der Mitte zwischen diesen beiden Extremen. Bei der ersten Gruppe zeigt auch das Hodennetz eine sehr geringe Differenzirung; mitunter (*Spelerpes variegatus*, ausserdem *Proteus*) kommt es hier nicht immer zur Verbindung mit sämtlichen BOWMAN'schen Kapseln; SPEN-  
GEL lässt bei *Proteus* unentschieden, ob es sich hier um eine niedrigere Entwicklungsstufe oder um eine Verkümmernng handelt, bei *Spelerpes* tritt er für das Letztere ein, obschon gerade bei diesem die Persistenz von Peritonealcanälen im Genitaltheil des Männchens für das Erstere sprechen dürfte. Auch MALPIGHI'sche Körperchen wurden hier mitunter (*Desmognathus fuscus*) vermisst. Der mehr oder minder mächtige, hintere (secretorische) Abschnitt der Urniere wahrt seine ursprünglichen Beziehungen, so weit die Einmündungen der Sammelröhren in den primären resp. secundären Urnierengang<sup>2)</sup> in Frage kommen, gewöhnlich bei den Weibchen aller übrigen Urodelen und bei den Männchen von *Proteus*, *Menobranchus* und *Siren*. Bei den anderen beobachteten Männchen findet die (oben beschriebene) Abspaltung der Sammelröhren vom primären resp. secundären Urnierengange in der Regel wie bei den Männchen von *Salamandra maculata* statt: doch sind auch hier mannigfache, wenn schon nicht erheblich

Begriffe nicht entspricht, so lasse ich sie, namentlich um Verwirrungen in der Nomenklatur zu vermeiden, hiermit fallen.

1) SPEN-  
GEL, Urogenitalsystem der Amphibien. p. 42 f.

2) Vergl. pag. 24 Anm. 2.

von einander abweichende Verhältnisse zu constatiren: die einfachsten Beziehungen kommen Batrachoseps zu, bei dem nur das erste Sammelrohr sich von dem primären Urnierengange abspaltet und nun sämtliche übrige Sammelröhren successive aufnimmt; in weiterer Entwicklung der Abspaltung verlaufen die Sammelröhren getrennt nach hinten und münden nun neben einander oder kurz vorher zu einem oder mehreren kurzen Canälen (Harnleitern) vereint in das Endstück des primären Urnierenganges (meiste Männchen); schliesslich kann die Abspaltung von dem letzteren vollkommen ausgebildet sein, so dass nun die Sammelröhren (Harnleiter) mit besonderen Oeffnungen in die Kloake münden (nach SCHNEIDER bei den Männchen der Urodelen, nach SPENGLER nur bei *Ellipsoglossa nebulosa* mas.).

#### d. Anhang: Verhalten der Urniere bei den Coecilien und Anuren.

##### a. Urniere der Coecilien.

Die erste Kenntniss des Urogenitalsystems der Coecilien verdanken wir J. MÜLLER und TREVIRANUS, MAYER und BISCHOFF<sup>1)</sup>; genauer wurde dasselbe indessen erst von RATHKE<sup>2)</sup>, LEYDIG<sup>3)</sup> und SPENGLER<sup>4)</sup> beschrieben. SPENGLER's an einem reichlichen Materiale angestellte und auch in die Entwicklungsgeschichte Streifzüge ausführende Untersuchungen erschöpfen die aller früheren Autoren und dienen, da ich keine eigenen Erfahrungen besitze, der folgenden kurzen Uebersicht als Grundlage.

Die sehr lange und schmale, beiderseits Aorta und Vena cava inferior lateral anliegende und in der Regel (mit Ausnahme von *Coecilia lumbricoides*) vom Herzen bis zum Vorderende der Kloake erstreckte Urniere besteht aus einer grossen Anzahl (bei *Siphonops annulatus* über 60) von deutlich getrennten Urnierencanälchen, die in ihrer Anzahl den einzelnen Myokommata entsprechen und einzeln in den lateral von ihnen verlaufenden Urnierengang einmünden.

<sup>1)</sup> Vergl. hierüber SPENGLER's und meine früheren Citate.

<sup>2)</sup> RATHKE, H., Bemerkungen über mehrere Körpertheile der *Coecilia annulata*. MÜLLER's Archiv 1853. pag. 334. Taf. IX.

<sup>3)</sup> LEYDIG, Fr., Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien etc. pag. 84 f. und LEYDIG, Lehrbuch der Histologie etc. pag. 460. Fig. 226 A.

<sup>4)</sup> SPENGLER, J. W., Urogenitalsystem der Amphibien pag. 2 f. Taf. I. H.



Diese Canälehen zeigen ebenfalls das bei den Urodelen beschriebene typische Verhalten<sup>1)</sup>. Auch hier kann man einerseits einfache (primäre) Urnierencanälehen, die mit je einem MALPIGNI'schen Körperchen incl. BOWMAN'scher Kapsel und mit je einem Peritonealcanal (Nephrostom SPENGL's) versehen sind und nach mannigfachen Windungen mit ihrem lateralen Endstücke in den Urnierengang sich öffnen, andererseits (aus primären, secundären, tertiären etc. Anlagen) zusammengesetzte Urnierencanälehen unterscheiden, welche mit einer reichlichen Anzahl (bis zu 20) von M. K. und Peritonealcanaelen beginnen und schliesslich, indem sämtliche einzelne Abschnitte sich verbinden, mit je einem Sammelrohre in den Vornierengang münden. Die Entwicklungsgeschichte lehrt auch, dass bei jugendlichen Larven die Urniere nur aus solchen einfachen primären, stets zwischen je zwei Myokommata liegenden, Urnierencanälehen zusammengesetzt ist. Während aber diese beiden Arten von Canälehen bei den Urodelen räumlich genau geschieden waren, derart, dass die ersteren lediglich den vorderen oder Genitalabschnitt, die letzteren lediglich den hinteren oder secretorischen Abschnitt der Urniere zusammensetzten, findet bei den Coecilien diese Sonderung nicht statt: einfache und zusammengesetzte Canälehen finden sich, selbst bei den Individuen in wechselnder Anordnung, ziemlich unregelmässig vertheilt, so dass der vordere Urnierentheil bald ausschliesslich, bald vorwiegend aus einfachen, bald auch nur aus zusammengesetzten Canälehen besteht. Im letzteren Falle tritt auch das Hodennetz, abweichend von den Verhältnissen bei den Urodelen, mit den zusammengesetzten Urnierencanälehen in Verbindung, indessen immer derart, dass die einzelnen Vasa efferentia sich nur mit den primären BOWMAN'schen Kapseln der Canälehen direct vereinigen, so dass also das Hodensecret nur durch die Bahn der primären Canälehen in den Urnierengang sich ergiesst.

Die erste Entstehung der Urnierencanälehen ist noch nicht bekannt. Doch machen die von SPENGL bei *Coecilia lumbricoides* (auf pag. 9 f.) beschriebenen in das Peritoneum eingestreuten Knötchen eine Entwicklung wie bei den Urodelen wahrscheinlich. SPENGL bezeichnet diese Gebilde als Rudimente der Nieren: in den hinteren derselben kann man allerdings Reductionszustände einstmals ausgebildeter Urnierencanälehen erblicken, die vordersten derselben hin-

<sup>1)</sup> Anstatt der bei Urodelen bekannten drei Abschnitte findet SPENGL wie bei Anuren vier Abschnitte der Urnierencanälehen.

gegen dürften richtiger als abortive Urnierenstränge und Urnierenbläschen zu deuten sein.

Ein Vergleich der Urniere der Urodelen und Coecilien ergibt für die letztere eine ungleiche Höhe der Differenzirung gegenüber der ersteren. Hinter jener steht sie zurück durch die gleichmässige Anordnung in der Anzahl der Urnierenanälchen sowie durch das wie bei Urodelenweibchen etc. immer gleichmässig bleibende Verhalten des Urnierenganges in der Aufnahme der Urnierenanälchen resp. Sammelröhren, höher ist sie entwickelt durch die auch im vorderen Bereiche stattfindende Ausbildung von zusammengesetzten Urnierenanälchen, die ausserdem noch 4 Canalabschnitte unterscheiden lassen.

### β. Urniere der Anuren.

Mit Uebergangung der sehr ausgedehnten Literatur<sup>1)</sup> gebe ich, namentlich mit Benutzung der ausgezeichneten Untersuchungen SPEN-  
GEL's<sup>2)</sup>, eine kurze Uebersicht über das Verhalten der Urniere bei den Anuren.

Die ziemlich kurze und breite Urniere findet sich im mittleren Theile der Leibeshöhle retroperitoneal jederseits neben der Mittellinie gelagert und bildet ein auf seiner Oberfläche glattes oder durch tief einschneidende Gefässe gelapptes, in der Hauptsache recht compactes Organ, das sich aus einer sehr reichen Anzahl von Urnierenanälchen zusammensetzt. Diese Urnierenanälchen beginnen mit MAL-  
PIGHI'schen Körperchen und BOWMAN'schen Kapseln mit Hals, gehen dann in vier verschiedenartig differenzirte vielfach gewundene Abschnitte über und vereinigen sich schliesslich mit dorsal gelegenen Sammelröhren, die im queren Verlaufe die Urniere durchziehen und in den ihrem lateralen Rand anliegenden oder in ihn eingebetteten Urnierengang übergehen. Die Urniere der Anuren besteht somit aus zusammengesetzten Urnierenanälchen, über deren Entstehung indessen noch die Entwicklungsgeschichte entscheiden muss; — ursprünglich in den ersten Stadien bei jungen Larven setzt sie sich, wie ich mit GÖTTE finde, auch aus einfachen primären ventralen Canälchen zusammen; indessen ist die Kenntniss der Vorgänge von dieser allerersten Bildung an bis zum entwickelten Organe noch ganz lückenhaft und unzureichend. Die ventrale Fläche

<sup>1)</sup> Vergl. hierüber namentlich BIDDER's, LEYDIG's, SPEN-  
GEL's und meine früheren Angaben.

<sup>2)</sup> SPEN-  
GEL a. a. O. pag. 77 f.

der Urniere ist durch eine ausserordentlich reiche Anzahl von Peritonealtrichtern<sup>1)</sup> ausgezeichnet, die in mannigfaltigster Anordnung in Peritonealeanäle<sup>2)</sup> übergehen, deren weiterer Verlauf und Einmündung in die Urnierenanäle noch nicht erkannt ist: nur einmal (bei *Bufo cinereus*) beobachtete SPENDEL mit Wahrscheinlichkeit eine Einmündung in den vierten Abschnitt des Canälchens<sup>3)</sup>.

Beträchtliche Verschiedenheiten ergibt nach SPENDEL'S Untersuchungen die Verbindung des Hodens mit der Urniere resp. die Anordnung des Hodennetzes. Entweder (bei *Bufo cinereus*) findet dieselbe durch Verbindung der Vasa efferentia mit einer Anzahl (primärer?) BOWMAN'scher Kapseln statt, von wo aus der Same durch die ganzen zugehörigen (primären?) Canälchen nach den Sammelröhren und durch diese in den Urnierengang tritt, oder (*Rana temporaria* und *Platymantis vitianus*) der Längscanal des Hodennetzes steht mit den Sammelröhren, die mit ampullenartigen Anschwellungen (reducirten primären BOWMAN'schen Kapseln?) beginnen, in directem Zusammenhange, oder die (nach Art des *Bufo cinereus* angelegte) Verbindung mit der Urniere ist unvollkommen (Bombinator) oder gar nicht (*Discoglossus* und *Alytes*) ausgebildet, während der Same vom Hodennetz aus in einen vor der Urniere befindlichen Quereanal (Umbiegung des LEYDIG'schen Ganges nach SPENDEL) und durch diesen in den Urnierengang tritt<sup>4)</sup>.

1) Wimpertrichter oder Nephrostomen SPENDEL'S (Wimpertrichter in der Amphibienniere. Vorl. Mitth. Centralbl. f. d. med. Wissensch. 15. Mai 1875 pag. 369 — Urogenitalsystem der Amphibien p. 82 f.), Stomata MEYER'S (Beitrag zur Anatomie des Urogenitalsystems der Selachier und Amphibien. Sitzungsberichte der naturf. Gesellsch. z. Leipzig 30. April 1875 pag. 35.).

2) Stiele der Nephrostomen, Trichterstiele SPENDEL'S.

3) SPENDEL sucht diesen sehr auffallenden Befund durch eine beträchtliche laterale Verschiebung der Einmündung in das Urnierenanälchen zu erklären. Indessen scheint mir seine Beweisführung für die Identität der auf Taf. IV Fig. 15 mit *tr* bezeichneten Canäle mit Peritonealeanälen nicht überzeugend genug, um eine Deutung dieser Canäle als dritte Abschnitte gewisser Urnierenanäle, die mit den vierten anderer zusammenmünden, vollkommen auszu-schliessen.

4) Im ersten und vielleicht (wenn schon beträchtlich reducirt) auch im zweiten Falle geschieht die Verbindung des Hodens wie bei den Coecilien mit einer (der primären?) Wurzel der zusammengesetzten Canälchen; im dritten Fall handelt es sich vielleicht um eine nach Art der Uroelen stattfindende Verbindung mit einem (indessen ganz rudimentären resp. abortiven) vorderen einfachen Urnierenanälchen, das dem vorderen Abschnitte der Urodelemnire z. Th. homologisirt werden dürfte und nach ganz kurzem Verlaufe in den Urnierengang einmündet, der entweder (Bombinator und *Discoglossus*) wie bei *Proteus* in gleicher Weise dieses



### C. Die Entwicklung des Müller'schen Ganges.

(Taf. I. Fig. 6—16.)

Die Entstehung des MÜLLER'schen Ganges ist von den Autoren in verschiedener Weise angegeben worden. Während die Mehrzahl der früheren Untersucher den (primären) Urnierengang nach Verkümmern der Vorniere sich direct in den MÜLLER'schen Gang umwandeln liess, betonte GEGENBAUR<sup>1)</sup> zuerst eine Sonderung des primären Urnierenganges in zwei Canäle, von denen der eine die Urnierencanälchen in sich aufnimmt, während der andere ausser Beziehung zur Urniere tritt und entweder nur mit dem letzten die Harneanälchen aufnehmenden Abschnitte sich vereinigt oder sogar selbstständig ausmündet: der erste Canal ist der secundäre Urnierengang, der letztere der MÜLLER'sche Gang. Dieses auf vergleichend-anatomischem Wege gefundene, für die Wirbelthiere in toto gültige Entwicklungsgesetz wurde später durch die Untersuchungen SEMPER's<sup>2)</sup> an Selachiern ontogenetisch bestätigt, indem SEMPER bei jungen Haien eine Spaltung des primären Urnierenganges in den MÜLLER'schen und LEYDIG'schen Gang (secundären Urnierengang GEGENBAUR's) nachwies. Aehnliche Verhältnisse findet SPENGLER bei Amphibien, indem er (Segmentalorgane der Amphibien pag. 4) kurz mittheilt, dass »die Bildung des WOLFF'schen und MÜLLER'schen Ganges durch eine von vorn nach hinten fortschreitende Spaltung des primären Urnierenganges erfolgt, wie es SEMPER für die Haie nachgewiesen hat.« Eine andere Ansicht vertritt SCHNEIDER<sup>3)</sup>, wonach sich bei Fröschen, bei denen eben die Vorderextremitäten frei geworden sind, um den »WOLFF'schen Gang« (primären Urnierengang)

---

Canälchen und die Sammelröhren der Urniere aufnimmt, oder (Alytes) wie bei den meisten männlichen Urodelen sich in einen diesen vorderen Canal (Homologon des vorderen Abschnittes der Urodeleinniere?) aufnehmenden und in einen sich mit den Sammelröhren der Anrenniere (Homologon des hinteren Abschnittes der Urodeleinniere) verbindenden Gang gespalten hat. SPENGLER hält bei Alytes die Deutung als MÜLLER'scher Gang für berechtigt, womit ich nicht übereinstimmen kann. — Indessen sind dies alles rein hypothetische Versuche zur Aufklärung eines Verhaltens, für das nur die Entwicklungsgeschichte oder eine auf breiterer Basis ruhende vergleichende Anatomie Sicherheit geben wird.

<sup>1)</sup> GEGENBAUR, Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl. Leipzig 1870. pag. 863 u. 864.

<sup>2)</sup> SEMPER, C., Urogenitalsystem der Plagiostomen 1875. pag. 310 f.

<sup>3)</sup> SCHNEIDER, A., Ueber die MÜLLER'schen Gänge der Urodelen und Anuren. Centralblatt für die medic. Wissensch. 1876. December 1875.

junge Zellen bilden, aus denen der MÜLLER'sche Gang entsteht, während gleichzeitig der »WOLFF'sche Gang« sich rückbildet.

Meine an *Salamandra maculata* ausgeführten Untersuchungen ergeben Folgendes. Wie in Cap. II nachgewiesen wurde, besteht das Urogenitalsystem bei jungen Larven nach der Ausbildung der Urniereneanäthen aus der (noch in weiterer Entwicklung befindlichen) Vorniere, die sich in den primären Urnierengang (früher Vornierengang) fortsetzt, der vom 6. resp. 7. hinter der Vorniere befindlichen Myokomma an mit den Urniereneanäthen in Verbindung steht und distal in der dorsalen Kloakenwand ausmündet. Bei älteren Larven (von ca. 38—50 Mm. Länge), bei denen eine successive Kiemenrückbildung statthat, beginnt auch die Reduction der Vorniere, während, wie schon oben (pag. 12) beschrieben, die Epithelerhöhung am lateralen Ende des Bauchhöhlendivertikels sich lateral und distal von der Vorniere auf die Rückwand der Bauchhöhle ausbreitet (Fig. 6 bis 8 *p''*). Diese Epithelerhöhung und der sofort an die Vorniere sich anschliessende Abschnitt des primären Urnierenganges (*rg*) bilden den Ausgangspunct für die Differenzirung des MÜLLER'schen Ganges (*mg*). Derselbe entwickelt sich hier durch Abschnürung von der ventralen Wand des primären Urnierenganges als ursprünglich solider Strang, der sich (proximal beginnend) bald aushöhlt und an seinem vorderen Ende mit der Bauchhöhle in offene Communication tritt (Fig. 11 *mgp*), wobei sowohl seine Wand als das an diese Stelle angrenzende hohe Peritonealepithel (*p''*) nach Art der schon bei der Differenzirung der Urniere beschriebenen ähnlichen Vorgänge durchbrochen werden (Bildung des abdominalen Ostiums). Indem die Abschnürung und Aushöhlung sich weiterhin distalwärts fortsetzt, kommt es zu einem immer länger werdenden hohlen MÜLLER'schen Gange (Fig. 12, 13 *mg*), welcher zunächst nach hinten in einen Strang (Fig. 14, 15 *mg*) übergeht und sich schliesslich in der ventralen (resp. lateralen) Wand des primären Urnierenganges (*rg*) verliert (Fig. 16), aber auch selbstständig daneben mit stumpfem Ende aufhören kann<sup>1)</sup>. Schliesslich ist die Abschnürung und die Aushöhlung des ursprünglich soliden Stranges zum Canal vollendet; damit ist zugleich die ursprüngliche Integrität und Einheit des primären Urnierenganges (*rg*) aufgehoben und der nach Abschnürung des MÜLLER'schen Ganges (*mg*) restirende,

<sup>1)</sup> Dieses selbstständige, indessen nur einmal beobachtete Verhalten, möchte ich als besonders wichtig und für die Vergleichung verwerthbar hervorheben (vergl. auch meine Abhandlung zur Entwicklung der Amphibienniere pag. 102. Anm. 134).

aber sonst noch alle Beziehungen zur Urniere während Theil desselben zum secundären Urnierengange (LEYDIG'scher Gang SPENGL's) (*vg'*) geworden. Der nun selbstständige MÜLLER'sche Gang beginnt vorn mit abdominalem Ostium als ein neben dem secundären Urnierengange verlaufender Canal, der entweder (meiste männliche Exemplare) kurz vor der Kloake blind endigt oder (weibliche Exemplare, eines von den untersuchten männlichen Individuen) gleich neben dem secundären Urnierengange sich in die Kloake öffnet. Mit zunehmendem Alter differenzirt er sich bei beiden Geschlechtern in verschiedener Weise, indem er beim weiblichen eine bedeutende Höhe der Entwicklung erreicht, beim männlichen hingegen eine geringere Ausbildung eingeht und sogar mehr oder minder sich rückbilden kann; indessen war er bei den untersuchten Exemplaren stets als ein mit abdominalem Ostium beginnender Canal nachzuweisen. Der secundäre Urnierengang (LEYDIG'scher Gang SPENGL's) bleibt in dem Bereiche der Urniere in vollständiger Ausbildung und repräsentirt den Exeretionsgang der Urniere und der männlichen Genitalproducte, wobei er die schon oben (pag. 24) angegebenen mannigfachen Differenzirungen eingehen kann; sein zwischen Vorniere und Urniere gelegener Abschnitt verkümmert entweder vollständig oder unter Erhaltung spärlicher bald noch hohler bald strangartig obliterirter Rudimente<sup>1)</sup>.

Die genauere Kenntniss des MÜLLER'schen Ganges bei einer grossen Anzahl erwachsener Amphibien verdanken wir vornehmlich WITTICH, LEYDIG, WIEDERSHEIM und SPENGL. Namentlich des Letzteren Untersuchungen verdienen ganz besonders hervorgehoben zu werden. Danach verhält sich der MÜLLER'sche Gang in seiner wesentlichen Anordnung bei allen Amphibien ähnlich, indem er bei beiden Geschlechtern im erwachsenen Zustande einen langen, allenthalben vom secundären Urnierengange (LEYDIG'schen Gange) getrennten Gang darstellt, der vorn (abgesehen von Proteus) in der Gegend der Lungenwurzeln — also in der Nähe des Urnierenaufanges (meiste Coecilien) oder verschieden weit vor demselben (Urodelen und Anuren) — beginnt und neben dem secundären Urnierengange nach hinten bis zur Kloake verläuft. Beim weiblichen Geschlechte dient der Gang als Eileiter und ist demnach stets durch eine hö-

---

<sup>1)</sup> Bezüglich des genaueren Details in der Entstehung und weiteren Ausbildung des MÜLLER'schen Ganges von *Salamandra maculata* verweise ich auf pag. 95—106 meiner früheren Abhandlung.



here Entwicklung gekennzeichnet: er beginnt hier vorn mit einem stets offenen, mehr oder minder weiten, flimmernden abdominalen Ostium, zieht sich als ansehnlicher Canal neben dem secundären Urnierengange nach hinten, wobei er successive in medial-ventrale Lage zu demselben kommt, und mündet schliesslich medial neben dem Urnierengange und stets von ihm getrennt, meist auf einer besonderen Papille, in die Kloake. Bei den Coecilien und den Urodelen ist er in der Regel in seiner ganzen Länge von dem der Gegenseite geschieden, nur bei Triton platycephalus fand WIEDERSHEIM eine (nach Art eines Uterus stattfindende) Zusammenmündung der Endstücke beider M. G.; bei den Anuren ist diese Vereinigung keine Seltenheit (z. B. Regel bei Bufo und Alytes)<sup>1)</sup>. Beim männlichen Geschlechte hat er keine Function als Excretionsgang der Genitalproducte<sup>2)</sup>, indem die Ausführung derselben auf dem Wege der Urniere und des secundären Urnierenganges geschieht, und zeigt darum meist eine geringere Ausbildung und sehr verschiedenartige Rückbildung. Ausgenommen hiervon sind die Coecilien und einzelne Anuren (speziell Bufo), deren MÜLLER'scher Gang bei den Männchen in seinem hinteren Theile durch Ausbildung reichlicher Drüsen eine mächtige Entwicklung gewinnen kann; bei den übrigen Amphibien bietet der Gang alle möglichen Reductionsstadien vom deutlichen Canale bis zum continuirlichen oder mehrfach unterbrochenen Strange und bis zum vollständigen Schwund dar. Dasselbe gilt auch für das vordere Ostium, das vorhanden ist oder fehlt; die Ausmündung der beiden MÜLLER'schen Gänge in die Kloake kann wie bei den Weibchen paarig oder unpaar stattfinden, noch häufiger enden die Gänge blind vor der Kloake. Bezüglich dieser im Detail ausserordentlich variablen Verhältnisse ist SPENDEL zu vergleichen. — Was den vor der Urniere befindlichen Abschnitt des secundären Urnierenganges (LEYDIG'schen oder WOLFF'schen Ganges) anlangt, so wird auch von den neueren Untersuchern (SPENDEL, SCHNEIDER) eine vollständige Rückbildung bei den erwachsenen Amphibien angegeben, was mit meinen Befunden an Salamandra nicht übereinstimmt.

<sup>1)</sup> Hinsichtlich dieser sehr wechselnden Verhältnisse vergl. SPENDEL a. a. O. pag. 91 f.

<sup>2)</sup> SPENDEL hält bei Alytes die Möglichkeit aufrecht, dass hier das Vas efferens des Hodens mit dem MÜLLER'schen Gange in Verbindung stehen könne. Wie ich bereits pag. 29 u. 30 Anm. 4 betont, kann ich mich dieser Deutung nicht anschliessen.

Die Grundzüge der Entwicklung des Excretionssystems der Amphibien lassen sich in folgender Weise kurz zusammenfassen:

1) Die erste Anlage des Excretionssystems der Amphibien bilden *Vorniere* und *Vornierengang*, die sich ursprünglich in ihrer ganzen Länge durch Abschnürung von dem parietalen Peritoneum als Canal entwickeln, der anfangs noch vorn und hinten mit der Bauchhöhle communicirend sich hinten bald von ihr abschliesst und hier blind neben der Kloake endet. Der kleinere vordere Abschnitt des Canals, der unter Differenzirung von 2 (untersuchte Urodelen) oder 3 (untersuchte Anuren) oder 4 (*Coeilia rostrata*) Peritonealcanälen in Communication mit der Bauchhöhle bleibt, entwickelt sich unter Verlängerung und Bildung mannigfacher Windungen zur *Vorniere*, der grössere hintere Abschnitt wird zum *Vornierengange* und setzt sich mit der Kloake in offene Verbindung. Eine von dem visceralen Peritoneum abstammende und den abdominalen Oeffnungen der Peritonealcanäle gegenüberliegende Erhöhung bildet sich zum *Glomerulus* der *Vorniere* aus und geht gemeinsam mit den Peritonealöffnungen, anfangs in schnell vorübergehender, später in mehr bleibender Weise durch Ausbildung eines besonderen *Divertikels* der Bauchhöhle, eine allerdings nicht complete Sonderung von dem übrigen Raume der Bauchhöhle ein.

2) Lange nachdem die *Vorniere* mit ihrem *Glomerulus* sich ausgebildet und der *Vornierengang* sich in die Kloake geöffnet hat, beginnt die Differenzirung der *Urnier*. Während der Ausbildung derselben fängt sofort die *Vorniere* an sich allmählig zurückzubilden (Anuren nach Angabe der Autoren), oder sie entwickelt sich anfangs noch höher, um erst später sich zu reduciren (*Salamandra*). Die *Urnier*<sup>1)</sup> differenzirt sich durch Entstehung von soliden *Urnierensträngen*, von denen die mehr vorn gelegenen und früher auftretenden sicher als Sprossungen des Peritonealepithels nachweisbar sind, während bei den hinteren später sich entwickelnden dies nicht gelingt, sondern nur eine retroperitoneale Anlage beobachtet werden kann. Bei den *Coeilien* sind diese *Urnierenanlagen* metamer (auf je 1 *Myokomma* je 1 Anlage) angeordnet, bei den Urodelen weit zahlreicher und nach hinten zu in wechselnder Zunahme. Weiterhin schnüren sich die *Urnierenstränge*, soweit sie mit dem Peritoneum in Zusammenhang sind, von diesem ab und entwickeln sich succesive zu *Ur-*

---

<sup>1)</sup> Die Angaben beziehen sich, wo keine anderen Thiere namhaft gemacht worden sind, speciell auf *Salamandra*.

nierenbläschen und S-förmig gekrümmten Urnierenanälchen. Die letzteren verbinden sich an ihren lateralen Enden mit dem Vornierengange, wodurch dieser zum primären Urnierengange wird, während sie an ihren medialen Abschnitten zur Bildung der MALPIGH'schen Körperchen und BOWMAN'schen Kapseln beitragen, sowie durch Entwicklung von ventralen Ausstülpungen, die in die Bauchhöhle durchbrechen, die Peritonealcanaäle (Segmentalgänge, Nephrostomen) differenziren. Während der weiteren Ausbildung dieser zuerst entstandenen primären ventralen Urnierenanlagen kommt es zur Neubildung von weiteren, dorsal-medial von den primären gelegenen, secundären dorsalen Anlagen, die wie die primären als Stränge, Bläschen und Canälchen sich entwickeln, aber nicht in den primären Urnierengang, sondern in die lateralen Abschnitte der primären Urnierenanälchen sich öffnen; damit werden diese Sammelröhren für die primären und secundären Canälchen. Diese Neubildung und Einmündung in die immer vorher entwickelten Anlagen wiederholt sich: es bilden sich tertiäre dorsale Anlagen, die mit den secundären sich verbinden etc. überhaupt eine ganze Reihe weiterer dorsaler Anlagen, deren Secret schliesslich durch die lateralen Endstücke der primären Anlagen, die Sammelröhren, in den Urnierengang geleitet wird. So gestalten sich die ursprünglich einfachen Urnierenanälchen zu zusammengesetzten um, die durch eine reichliche Anzahl von MALPIGH'schen Körperchen, Peritonealcanaälen etc. ausgezeichnet sind. Bei den Coecilien und wahrscheinlich den Anuren scheint die Bildung der zusammengesetzten Canälchen zu überwiegen, bei den Urodelen differenziren sich diese nur im hinteren Abschnitte, der dadurch zu dem aus nur einfachen Canälchen bestehenden vorderen in Gegensatz tritt. Dieser Gegensatz schärft sich in der späteren Entwicklung noch mehr zu, indem der vordere Abschnitt unter Entwicklung eines von den primären BOWMAN'schen Kapseln ausgehenden Hodennetzes zu den männlichen Genitalorganen in innige Beziehungen tritt, während der hintere lediglich der Harnsecretion dient; bei den Coecilien und Anuren scheinen diese Gegensätze nicht so bestimmt zu existiren, indem hier auch die zusammengesetzten Canälchen sich mit den Hoden verbinden können. — Die Einmündung der Urnierenanälchen resp. Sammelröhren erfolgt in der Regel in der ganzen Ausdehnung der Urniere direct in den Urnierengang; nur bei den meisten Urodelenmännchen (und *Alytes*?) kommt es durch Abspaltung mehr oder minder selbstständiger Sammelröhren resp. Harnleiter, welche



speciell das Secret des hinteren Urnierenabschnittes ausführen, zu einer höheren Differenzirung.

3) Zu einer Zeit, wo die Urniere sich bereits in hoher Ausbildung und die Vorniere sich schon in entschiedener Rückbildung befindet, beginnt die Differenzirung des MÜLLER'schen Ganges. Derselbe entwickelt sich durch eine von vorn nach hinten sich fortsetzende Abschnürung von der ventralen oder lateralen Wand des primären Urnierenganges zu einem soliden Strange und höhlt sich sofort (in ebenfalls von vorn nach hinten gehender Entwicklung) zu einem Canal aus, der mit seinem vorderen Ende in die Bauchhöhle einmündet. Der nach dieser Abschnürung restirende Theil des primären Urnierenganges wird nun secundärer Urnierengang und übernimmt sämtliche auf die Urniere bezüglichen Functionen des primären Ganges. Der MÜLLER'sche Gang bleibt beim männlichen Geschlechte bald in seiner Entwicklung stehen oder bildet sich zurück, beim weiblichen entwickelt er sich zum ansehnlichen Oviducte, der hinten medial neben dem secundären Vornierengange in die Kloake ausmündet, wobei er sich vorher (bei Anuren) mit dem der Gegenseite vereinigen kann.

Die Genitalorgane entwickeln sich selbstständig und getrennt von dem Excretionssystem, treten aber später zu diesem in die eben erwähnten näheren Beziehungen.

---

## II. Theil.

### Das Excretionssystem der übrigen kranioten Wirbelthiere und seine Entwicklung.

#### A. Excretionssystem der Cyclostomen.

##### 1. Excretionsorgane der Myxinoiden.

Die Excretionsorgane der Myxinoiden<sup>1)</sup> bestehen bekanntlich nach dem Nachweise J. MÜLLER's<sup>2)</sup> jederseits aus einem langen,

<sup>1)</sup> Eine im Jahresbericht für Anatomie und Entwicklungsgeschichte für 1874 von WALDEYER citirte Arbeit von A. SCHNEIDER Ueber die Entwicklungsgeschichte von Petromyzon. Ber. der Oberhess. Gesellsch. für Natur- und Heilkunde 11. Januar 1873 habe ich am angegebenen Orte leider nicht gefunden.

<sup>2)</sup> MÜLLER, J., Untersuchungen über die Eingeweide der Fische. Abhandl. der K. Akademie der Wissenschaften zu Berlin 1845. pag. 7 f. pag. 9 f.

nahezu durch die ganze Ausdehnung der Bauchhöhle erstreckten und retroperitoneal neben der Mittellinie liegenden Canal, der vorn blind beginnt und hinten neben dem der Gegenseite in den Abdominalporus (Sinus urogenitalis EWART's<sup>1)</sup> einmündet. Mit diesem Canale (Ureter MÜLLER's verbinden sich in seiner ganzen Länge eine reichliche Anzahl von medial neben ihm gelegenen Harneanälchen, die an ihrem blinden Ende einen ansehnlichen Glomerulus enthalten und nach ganz kurzem, geradem Verlaufe in die mediale Wand des Ureters einmünden. Diese Harneanälchen entsprechen in ihrer Anzahl der Zahl der Myokommate des Rumpfes und folgen einander in mehr (Myxine) oder minder (Bdellostoma) regelmässigen Abständen.

Damit ist die einfachste Anordnung des ausgebildeten Excretions-systems der Wirbelthiere gegeben, ein Verhalten, das durch GEGENBAUR<sup>2)</sup> präcisen Ausdruck fand, der den Canal als primären Urnierengang bezeichnete und die einzelnen Canälchen als Urnieren zusammenfasste.

Vor dem Anfange des primären Urnierenganges liegt die von RETZIUS als Niere<sup>3)</sup>, von J. MÜLLER bald als Nebenniere<sup>4)</sup>, bald als Thymus<sup>5)</sup> gedeutete, traubig gelappte Drüse, die aber nicht mit dem Urnierengang in Verbindung steht; nur ein von dessen vorderem Ende ausgehender feiner bindegewebiger solider Strang lässt sich diesen »Nebennieren« entgegen etwas nach vorn verfolgen. — A. ROSENBERG<sup>6)</sup> betonte später die morphologische Uebereinstimmung dieser Drüse mit der Kopfniere der Teleostier und der Vorniere der Amphibien und fasste sie als deren Homologon »als einen veröderten WOLFF'schen Körper« auf.

Die Genitalien stehen ausser Beziehung zum Excretions-system und entleeren ihre Producte direct durch den Abdominalporus.

<sup>1)</sup> EWART, J. C., Note on the abdominal pores and urogenital sinus of the Lamprey. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. X. April. pag. 488 f.

<sup>2)</sup> GEGENBAUR, C., Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl. Leipzig 1870. pag. 862 f.

<sup>3)</sup> Vergl. J. MÜLLER a. a. O. pag. 7.

<sup>4)</sup> MÜLLER, J., a. a. O. pag. 7.

<sup>5)</sup> MÜLLER, J., Anmerkung zu dem Aufsätze von STANNIUS »Ueber eine der Thymus entsprechende Drüse bei Knochenfischen«. MÜLLER's Archiv f. Anatomie und Physiologie 1850. pag. 507.

<sup>6)</sup> ROSENBERG, A., Untersuchungen über die Entwicklung der Teleostier-Niere. Dorpat 1867. pag. 72.

Einen wesentlichen Fortschritt in der Kenntniss des Urogenitalsystems von *Myxine glutinosa* repräsentiren die Untersuchungen von W. MÜLLER<sup>1)</sup>. Urniere und Urnierengang anlangend, enthalten dieselben eine reiche Anzahl von genaueren Angaben namentlich hinsichtlich des histologischen Verhaltens: den Schwerpunkt bilden die an der vor dem Urnierengange liegenden Drüse gewonnenen Befunde. Danach<sup>2)</sup> besteht dieselbe aus einem Hauptcanale, der eine geringe Anzahl von dorsalen Ausbuchtungen enthält und von dessen ventraler und lateraler Wand eine reiche Menge von Nebencanälchen abgehen. Die dorsalen Ausbuchtungen enthalten in ihrem Inneren je einen Glomerulus, der sich wie die entsprechenden Bildungen der Urniere verhält; die ventral und lateral abgehenden Canälchen verlaufen unter mannigfachen Theilungen nach dem proximalen neben dem Herzen gelegenen Divertikel des Bauchfells (Pericard) und münden an dieser Stelle unter Bildung von kurzen Einschnürungen und gleich darauf stattfindenden trichterförmigen Erweiterungen in die Bauchhöhle (Pericardialhöhle) aus, die an allen diesen Stellen sich etwas über das übrige Niveau erhebt. Der Hauptcanal geht bei jungen Exemplaren nach hinten unmittelbar in den Urnierengang über, während bei älteren Exemplaren diese Continuität unterbrochen ist. Damit ist der Nachweis geliefert, dass diese Drüse den Excretionsorganen zugehört und dass sie in ihrem Verhalten mit den Vornieren der Amphibien grosse Uebereinstimmung zeigt; W. MÜLLER kommt somit auf Grund seiner Untersuchungen zu demselben Ergebnisse wie ROSENBERG, dessen allerdings nur theoretische Deduction ihm jedenfalls unbekannt blieb, und bezeichnet die Drüse, namentlich in Rücksicht auf die Entwicklung bei den Petromyzonten, in seiner ersten Mittheilung als Urniere, in seiner zweiten als Vorniere.

Meine Untersuchungen beschränken sich auf eine Beobachtung der Verhältnisse bei *Myxine australis* und *Bdellostoma heterotrema*. Die Vorniere war bei beiden bereits von dem Urnierengange abgelöst, die peritonealen Mündungen derselben liessen sich allenthalben in reichlicher Zahl und mit den von W. MÜLLER beschriebenen papillären Erhebungen leicht nachweisen; eine eingehendere mikroskopische

<sup>1)</sup> MÜLLER, W., Ueber die Persistenz der Urniere bei *Myxine glutinosa*. Jenaische Zeitschr. f. Medicin und Naturwiss. VII. Band. 1873. pag. 321 f. und: Ueber das Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyclostomen. Jenaische Zeitschr. f. Medicin u. Naturw. IX. Band. 1875. pag. 1 f.

<sup>2)</sup> Die Beschreibung ist nach der zweiten Abhandlung MÜLLER's gegeben; die in der ersten beschriebenen und z. Th. abweichenden Befunde werden von MÜLLER selbst in der zweiten Abhandlung ignoriert.



Untersuchung erlaubte der schlechte Erhaltungszustand nicht; ich kann also ebensowenig über den Verlauf der von den Mündungen abgehenden Peritonealcanäle wie über die Glomeruli berichten. Urnierengang und Urniere verhielten sich wie J. und W. MÜLLER beschrieben: der sehr ansehnliche, perlshurartig abwechselnd verengte und erweiterte Urnierengang von *Bdellostoma heterotrema* nahm 39—40 Urnierenanälchen auf; der von *Myxine australis* war relativ schmaler, allenthalben von nahezu gleichem Caliber und verband sich mit 58—60 Harnanälchen. Die Zahl dieser Canälchen kam bei beiden Thieren der Zahl der Myokommata gleich: bei *Myxine* lagen dieselben in ziemlich regelmässigen Abständen, zumeist an der Grenze von zwei Myokommen: bei *Bdellostoma* waren sie in unregelmässiger Weise einander bald mehr genähert, bald mehr entfernt, so dass mitunter zwei oder auch gar keine Canälchen im Bereiche eines Myokomma's lagen.

Das Excretionssystem der Myxinoiden besteht somit:

1) Aus der Vorniere (resp. Vorniere mit einem Theile der Urniere?), die durch eine reichliche Anzahl von Peritonealcanälen mit der Bauchhöhle communicirt und eine beschränkte Anzahl von Glomerulis enthält, die nach Art der Urniereglomeruli gebildet sind.

2) Aus dem primären Urnierengange, der vorn bei jugendlichen Individuen unmittelbar aus der Vorniere sich fortsetzt (Vornierengang), bei älteren dagegen durch Verkümmern seines Anfangsstücks hinter der Vorniere blind beginnt, und hinten neben dem der Gegenseite in den Abdominalporus einmündet.

3) Aus der Urniere, die ein mehr oder minder regelmässig metamer angeordnetes Organ darstellt und sich aus ganz kurzen geraden Urnierenanälchen mit Glomerulus zusammensetzt, die in den primären Urnierengang münden.

Die Genitalorgane entwickeln sich und bleiben stets getrennt von dem Excretionssystem; ihre Producte fallen in die Bauchhöhle und werden durch den Abdominalporus nach aussen entleert.

## 2. Excretionsorgane der Petromyzonten.

Die Urniere der erwachsenen Petromyzonten bildet bekanntlich ein compactes im hinteren Abschnitte der Bauchhöhle liegendes Organ, das sich mit einem ihm lateral anliegenden ansehnlichen Urnierengange verbindet, der nach vorn sich plötzlich verjüngend in einiger Ausdehnung neben dem sogenannten Fettkörper verläuft und schliesslich blind endet, während er nach hinten zu dem Abdominalporus

(Sinus urogenitalis) tritt und hier, mit dem der Gegenseite zu einem unpaaren Canale vereint, ausmündet. — Zu den Genitalorganen steht weder Urniere noch Urnierengang in näherer Beziehung, indem deren Producte in die Bauchhöhle ausgeleert werden und von hier durch zwei kurze in den Sinus urogenitalis mündende Canälchen nach aussen gelangen<sup>1)</sup>.

Diese bisherige Kenntniss ist durch die Untersuchungen M. SCHULTZE's und W. MÜLLER's sowie durch die Deutungen GEGENBAUR's wesentlich bereichert worden. SCHULTZE<sup>2)</sup> beobachtete bei jungen *Ammocoetes* von *Petromyzon Planeri* 3 bis 4 kurze solide Fortsätze, die in ihrer Lage mit der Vorniere der Froschlarve übereinstimmten und an ihrer (peritonealen) Oberfläche eine flimmernde Rinne besaßen. Er deutet sie als Homologa entweder der WOLFF'schen Körper (Vornieren) oder der Nieren (Urnieren) der Fische und Amphibien. GEGENBAUR<sup>3)</sup> erkennt in diesem Verhalten, vorbehaltlich der genaueren Untersuchung dieser Gebilde, eine bedeutungsvolle Uebereinstimmung mit den Schleifeneanälen der Würmer. W. MÜLLER<sup>4)</sup> hat die Entwicklung der Excretionsorgane des *Petromyzon Planeri* eingehender untersucht und damit zugleich die Angaben SCHULTZE's erweitert und berichtigt. Die erste Anlage des uropoetischen Systems findet sich bei einem ganz jungen Embryo mit der Anlage von nur vier Kiemenspalten beiderseits in Gestalt einer in der Höhe des Herzens befindlichen Oeffnung im parietalen Peritoneum, die in einen schmalen längs der Chorda eine Strecke weit nach rückwärts verfolgbaren Gang führt. Diese Anlage differenzirt sich zu einer mehrfach gewundenen Drüse, die noch anfangs (bei einem Embryo von 4.5 Mm. Länge) nur durch eine, später (bei einem Embryo von 7 Mm. Länge) durch vier trichterförmige flimmernde Mündungen mit der Bauchhöhle communicirt, einen ihrer medialen Fläche angelagerten und an seiner freien Oberfläche von Peritonealepithel überzogenen Glomerulus enthält, und nach hinten in den bereits in der ersten Anlage bemerkbaren Gang übergeht, der dorsalwärts vom Parietalperitoneum bis zur Kloake sich erstreckt, in die er dicht hinter dem Darm (neben dem der Gegenseite) einmündet. Die Drüse bezeichnet MÜLLER als Vorniere, den Gang als Urnierengang. Von

<sup>1)</sup> Vergleiche VOGT und PAPPENHEIM a. a. O. und EWART a. a. O.

<sup>2)</sup> SCHULTZE, M., Die Entwicklungsgeschichte von *Petromyzon Planeri*. Haarlem 1856. pag. 30.

<sup>3)</sup> GEGENBAUR, C., a. a. O. pag. 864, 865.

<sup>4)</sup> MÜLLER, W., a. a. O. 1873. pag. 324 f. 1875. pag. 29 f.

einer Anlage der Urniere ist bei diesen Stadien keine Spur zu constatiren. Das nächste von MÜLLER beobachtete Stadium gehört einer 25 Mm. langen Larve an. Bei dieser zeigt sich die Urniere bereits in voller Entwicklung in Gestalt von zahlreichen in der (in geringer Entfernung hinter der Vorniere beginnenden) Urnierenfalte gelegenen Urnierenanälchen; dieselben beginnen mit blindem, einen Glomerulus enthaltenden Ende, sind mannigfach gewunden, wobei sich dickere ventrale und dünnere dorsale Canälchen unterscheiden lassen, und münden schliesslich in den Urnierengang. Während nun die Urniere bei den folgenden Stadien durch Verlängerung und weitere Differenzirung ihrer Canäle eine immer höhere Ausbildung erreicht, vergrössert sich auch anfangs noch die Vorniere; bald aber werden durch die mächtige Entwicklung der im Bereiche der Vorniere liegenden Gefässe die anfangs dicht neben einander befindlichen Vornierenanälchen auseinander gedrängt und beginnen nun allmähig sich zurückzubilden, so dass schliesslich beim geschlechtsreifen Thiere von der Vorniere nichts als die vier flimmernden Mündungsstücke und der Glomerulus restiren; vom Urnierengang ist dann auch der vordere, vor der Urniere gelegene Abschnitt grösstentheils rückgebildet. MEYER<sup>1)</sup> macht in einer später erschienenen Mittheilung Angaben über die Urniere des erwachsenen *Petromyzon fluviatilis* und findet bei diesem an jeder Urniere, im ventralen Bereiche derselben, »einen ungefähr 9 Cm. langen Glomerulus«, von dessen gemeinsamer Kapsel nach den Seiten und nah dem Rücken zu die Harneanälchen ihren Anfang nehmen<sup>2)</sup>.

Eigene Untersuchungen über die erste Entwicklung der Vorniere und Urniere der *Petromyzonten* habe ich nicht gemacht, indessen bin ich durch die Güte des Herrn Dr. CALBERLA, der mir mehrere seiner Schnittserien durch 4,5—180 Mm. lange *Ammocoetes* *Planeri* zur Ansicht überliess, in den Stand gesetzt, zu den Untersuchungen W. MÜLLER's einige Ergänzungen zu geben<sup>3)</sup>. Die auf allen Präparaten ausgebildete Vorniere, die ich im Wesentlichen ganz wie MÜLLER

<sup>1)</sup> MEYER, Fr., Ueber die Nieren der Flussneunaugen (*Petromyzon fluviatilis*). *Centralbl. f. d. med. Wissensch.* 1876. No. 2.

<sup>2)</sup> Bezüglich der Vertheilung der Harneanälchen selbst verweise ich auf die, übrigens wegen allzu grosser Kürze und Mangels an Abbildungen schwer verständliche Originalmittheilung.

<sup>3)</sup> Ich beschränke mich auf diese kurzen Angaben, da von CALBERLA eine eingehendere Darstellung der Entwicklung des *Petromyzon Planeri* zu erwarten steht.



findet, bildet einen namentlich bei den mittleren Stadien sehr voluminösen und durch 4—5 Myokommata erstreckten Complex von Windungen, die vorn durch mehrere Peritonealcanäle (Wimpertrichter) in die Bauchhöhle münden und hinten in den Vornierengang übergehen. Diese auf die 2—3 ersten Myokommata beschränkten Trichter ragen in unregelmässiger Folge bald ventral-medial, bald ventral-lateral in die Bauchhöhle vor und wurden (von CALBERLA und mir) meist zu fünf gefunden. Der von rundlichen Epithelzellen bekleidete Glomerulus verhielt sich ganz wie MÜLLER beschreibt. Die Reduction der Vorniere fand ich ebenso wie dieser Autor: bei 180 Mm. langen Larven waren ausser Glomerulus und Wimpertrichtern noch Canalreste nachweisbar. Der Vornierengang mündete bereits bei 5,5 Mm. langen Thieren in die Kloake. — Die erste Anlage der Urniere wurde bei 9 Mm. langen Larven beobachtet. Sie besteht aus einzelnen, metameren Urnierensträngen, die von dem (hier cylindrisch erhöhten) Peritonealepithel ausgehen und sich an den Vornierengang anlegen. Sehr schnell schnüren sie sich von ersterem ab, wandeln sich in Bläschen und Canälchen um und münden zugleich in den Gang ein, der dadurch zum primären Urnierengange wird. Die vorderen Anlagen liegen dem Gange lateral, die mittleren ventral, die hinteren medial an; davon hängt auch der Ort ihrer Einmündung ab, die bei den letzten sogar medial-dorsal stattfindet. Weiterhin entwickeln sich die Urnierenanälchen einerseits unter Ausbildung je eines MALPIGHI'schen Körperchens an ihren ventralen blinden Enden, andererseits unter beträchtlicher Verlängerung und Schlingelung, wobei die Windungen zugleich dorsal über das Niveau des Urnierenganges vordringen und hier, ganz wie MÜLLER angibt, dünner und mehr von einander getrennt sind als die ventralen Abschnitte. — Die Angabe MEYER's bezüglich eines einzigen Glomerulus kann ich nicht bestätigen; ich finde, wie MÜLLER, auch bei Erwachsenen eine reichliche Anzahl von getrennten Glomerulis.

Die Excretionsorgane der Petromyzonten entwickeln sich demnach in folgender Weise:

1) Die erste Anlage derselben ist gegeben durch die Vorniere und den Vornierengang, die (nach W. MÜLLER) zuerst als ein mit der Bauchhöhle durch eine einfache Oeffnung communicirender Hohlraum auftreten und sich hierauf in einen vorderen Theil, die Vorniere, und einen hinteren Abschnitt, den Vornierengang, differenzieren. Die Vorniere bildet in ihrer weiteren Entwicklung

einen mehrfach gewundenen Knäuel, der durch 4 oder 5 hervorragende Peritonealkanäle mit der Bauchhöhle communicirt und oberhalb derselben einen ihrer medialen Fläche angelagerten Körper (Glomerulus) darbietet: der Vornierengang verläuft nach hinten, wo er anfangs neben dem der Gegenseite in den Abdominalporus sich öffnet. Schliesslich bildet sich die Vorniere zurück und verschwindet bis auf die Peritonealkanäle und den Glomerulus.

2) Lange nach der Ausbildung der Vorniere und des Vornierenganges entwickelt sich die Urniere in Gestalt von ursprünglich discreten metameren Anlagen, welche von dem Peritoneum ausgehen und erst secundär mit dem Vornierengange sich vereinigen, der dadurch zum primären Urnierengange wird: im Bereiche der Urniere kommt derselbe entsprechend der höheren Ausbildung der Urniere zu immer grösserer Entwicklung, während er vor derselben successive einem theilweisen Reducionsprocesse anheimfällt. Später münden die primären Urnierengänge gemeinschaftlich in den Abdominalporus aus<sup>1)</sup>.

Nähere Beziehungen zu den selbstständig entwickelten Genitalien hat das Excretionssystem ebensowenig wie bei den Myxinoiden; Eier und Samen treten in die Bauchhöhle und von da durch Abdominalpori nach aussen.

## B. Excretionssystem der Teleostier.

Nach den Untersuchungen HYRTL's<sup>2)</sup> lassen die sehr mannigfachen Nierenbildungen der Teleostier drei, bei den verschiedenen Gattungen sehr ungleich entwickelte Abschnitte, die Kopfniere, die Bauchniere und die Caudalnieren, erkennen. Die Kopfniere liegt im Bereiche des hinteren Kopftheils und der vorderen Wirbel, die Bauchniere erstreckt sich in verschiedener Ausdehnung durch die Bauchhöhle, die Caudalnieren findet sich hinter dem Bereiche der letzteren. Alle drei können eine zusammenhängende Masse bilden oder können auch in sehr mannigfaltiger Weise von einander getrennt sein; dasselbe gilt für die Beziehungen zur Niere der Gegen-

<sup>1)</sup> Diese Zusammenmündung ist in ihrer Entwicklung noch nicht aufgeklärt und somit auch nicht zu entscheiden, ob der unpaare Abschnitt durch Verschmelzung der Urnierengänge oder durch Ausziehung der Kloake resp. von Falten im Abdominalporus erfolgt ist.

<sup>2)</sup> HYRTL, Das uropoetische System der Knochenfische. Denkschriften der math.-naturw. Cl. der K. Akademie der Wissenschaften zu Wien. 2. Band. Wien 1850.

seite, die auch alle Uebergänge von completer Trennung bis zu vollständiger Vereinigung darbieten. Am wenigsten beständig in ihrem Vorkommen ist die nur bei wenig Fischen entwickelte Caudalnieren. Die Kopfnieren hingegen fehlt nur bei wenigen Gattungen (Centronotus, Mastacembalus, Muraena, Familie der Lophobranchii): bei einigen Familie der Pectorales pediculati, Pterois, meiste Genera der Gymnodontes und Sclerodermi) ist sie die einzige zur Entwicklung gekommene Nierenbildung. — Diese Nieren stehen mit Harnleitern im Zusammenhang, die sich hinten mit einer unpaaren erweiterten Blase (Harnblase HYRTL'S) verbinden und durch Vermittelung derselben unpaar nach aussen münden; mitunter kann diese Vereinigung schon sehr weit vor der eigentlichen Harnblase im mittleren Bereiche der Urniere stattfinden; andererseits kommt auch eine Spaltung beider Gänge (bis zu 13 bei Conger) zur Beobachtung.

Diese drei Nierenabschnitte sind, wie A. ROSENBERG<sup>1)</sup> betont und zum Theil durch die Beobachtung der Entwicklung derselben nachgewiesen hat, durchaus nicht als gleichwerthige Bildungen aufzufassen; die Kopfnieren entwickelt sich am frühesten in wesentlicher Uebereinstimmung mit der MÜLLER-WOLFF'schen Drüse der Amphibien, die Bauch- und Caudalnieren hingegen wahrscheinlich ähnlich der Urniere derselben. Ich bezeichne daher die erstere fortan als Vornieren, die letzteren als Urnieren.

Die Entwicklung der Excretionsorgane beginnt (nach ROSENBERG'S Nachweisen) bei ganz jungen Hechtembryonen mit der Ausbildung einer Längsfalte des parietalen Peritoneums, die sich hierauf durch successive Abschnürung von demselben in einen Canal umwandelt. Da die Abschnürung in der Mitte beginnt, so mündet der Canal anfangs nach vorn und hinten in die Bauchhöhle, später ist er in seiner ganzen Länge von ihr abgeschlossen. Sein vorderes blindes Ende erweitert sich, und wird durch einen vielleicht von der Aorta aus sprossenden medialen Glomerulus eingestülpt: der gleich darauf folgende Abschnitt beginnt nun unter Verlängerung mannigfach sich zu winden und bildet die Vornieren (WOLFF'scher Körper ROSENBERG'S), die also einen medialen Glomerulus besitzt: der übrige, weniger gewundene Abschnitt des Canals wird zum Vornierengange (WOLFF'scher Gang ROSENBERG'S), der sich bald mit dem der Ge-

<sup>1)</sup> ROSENBERG, A., Untersuchungen über die Entwicklung der Teleostier-Niere. Dorpat 1867. ROSENBERG'S Abhandlung erledigt zugleich die früheren Untersuchungen über die Entwicklung der Vornieren, weshalb ich diese nicht berücksichtige.



genseite (zur Bildung der sogenannten Harnblase) vereinigt, und in die Kloake ausmündet. Diese Entwicklung der Vorniere und des Vornierenganges wird von OELLACHER<sup>1)</sup> und GÖTTE<sup>2)</sup> nach Untersuchungen am Forellenei im Allgemeinen bestätigt<sup>3)</sup>. Nur in einem nicht unwesentlichen Punkte, in dem Verhalten des vorderen Endes der Vorniere und der Ausbildung des Glomerulus weicht GÖTTE von ROSENBERG ab. Danach schliesst sich der Vornierengang nicht vollständig von der Bauchhöhle ab, sondern bleibt zunächst noch, ähnlich wie bei Selachiern und Amphibien, durch eine vordere Peritonealöffnung mit der Bauchhöhle in Communication; dieser gegenüber, wie bei den Amphibien, entwickelt sich der Glomerulus als Hervorragung des visceralen Peritoneums, liegt also frei in der Bauchhöhle. Durch die Verschmelzung vorspringender Falten des parietalen und visceralen Peritoneums wird sodann die ganze den Glomerulus und die Peritonealöffnung der Vorniere beherbergende Region von der übrigen Bauchhöhle abgeschnürt und bildet nun einen geschlossenen Raum, dem medial der Glomerulus anliegt und der lateral in die Peritonealöffnung hineinführt. — Ich schliesse mich auf Grund von Beobachtungen an (allerdings älteren) Exemplaren von *Alburnus lucidus* und aus vergleichend-anatomischen Gründen GÖTTE an. — Bezüglich der Ausmündung der Vornierengänge in die Kloake und der Bildung der Harnblase bestehen noch Differenzen zwischen den Angaben von ROSENBERG, KUPFFER<sup>4)</sup> und FELLNER<sup>5)</sup>, auf die ich indessen, als für den vorliegenden Zweck unwesentlich, nicht eingehe.

Längst nachdem Vorniere und Vornierengang ausgebildet sind, beginnt die Entwicklung der Urniere resp. Bauch- und Caudalniere. Die von den Autoren hierüber gemachten kurzen Angaben betonen,

<sup>1)</sup> OELLACHER, J., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforelleneie. III. — V. Cap. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. 23. Band pag. 1 f.

<sup>2)</sup> GÖTTE, A., Entwicklungsgeschichte der Unke. pag. 826 Fig. 352 und 353.

<sup>3)</sup> Auch SEMPER (Urogenitalsystem der Plagiostomen pag. 444) gibt kurz an, dass er ROSENBERG's Darstellung über die erste Entstehung der Kopfniere des Hechtes »für andere Fische« bestätigen könne, bezweifelt aber zugleich den wesentlichsten Punkt dieser Darstellung, nämlich die Entwicklung durch Furchenbildung des Peritonealepithels.

<sup>4)</sup> KUPFFER, C., Beobachtungen über die Entwicklung der Knochenfische. SCHULTZE's Archiv für mikroskopische Anatomie. 4. Band. Bonn 1868. pag. 209 f.

<sup>5)</sup> FELLNER, L., Beitrag zur Lehre von der Entwicklung der Kloaken. Wiener akadem. Sitzungsberichte. Band 71. Abth. III. Aprilheft.

wie dies bereits für die Urniere der Amphibien zusammengestellt wurde, eine dreifache Möglichkeit der Entstehung: entweder (VOGT<sup>1)</sup>, ROSENBERG<sup>2)</sup> bilden sich in dem medial von dem Vornierengange gelegenen Stroma solide Zellbalken, die sich hierauf aushöhlen und mit dem Gange verbinden, oder (BURNETT<sup>3)</sup> die einzelnen Urnierencanälchen entstehen durch Ausstülpung aus dem Vornierengange oder (GÖTTE<sup>4)</sup> die Entwicklung beginnt wie bei Bombinator durch Einwucherungen des Peritonealepithels und Abschnürung dieser Urnierenanlagen von den Urogenitalfalten.

Meinen an *Alburnus lucidus* gemachten Untersuchungen zu Folge schliesse ich mich hinsichtlich der ersten Entstehung der Urniere an GÖTTE an. Es lassen sich hier, in einiger Entfernung hinter der Vorniere beginnend mit dem parietalen Peritonealepithel zusammenhängende Urnierenstränge nachweisen, die sich (sicher wenigstens hinten) schnell davon ablösen und nun in Gestalt von ovalen oder eckigen Zellenanhäufungen in dem dorsal und medial von dem Vornierengange gelegenen Stroma liegen. Durch Aushöhlung und weiteres Wachsthum wandeln sich diese Stränge successive in Urnierenbläschen und Urnierencanälchen um und verbinden sich hierauf mit ihren lateralen Enden mit dem Vornierengange, während ihre medialen Abschnitte MALPIGHI'sche Körperchen und BOWMAN'sche Kapseln ausbilden. Der ganze, übrigens in seinen Details nicht näher verfolgte, Entwicklungsprocess zeigt viel Aehnlichkeit mit dem bei *Salamandra* beschriebenen: wie dort sind in der Regel die mehr vorderen Anlagen den hinteren in der Ausbildung voraus. Bemerkenswerth ist die anfangs genau metamere Anordnung, indem in je einem Myokomma je eine Urnierenanlage zur Entwicklung kommt. Mit der Einmündung der Urnierencanälchen in den Vornierengang wird dieser zum primären Urnierengange, der also zugleich als Ausführungsgang für die Vorniere (Kopfniere) und Urniere (Bauchnieren) dient. Die einzelnen Urnierencanälchen entwickeln sich nach

1) VOGT, C., Embryologie des Salmones. Neuchâtel 1842. pag. 180 »l'on voit, dans les reins, diverses cavités isolées, qui deviennent insensiblement des canaux et communiquent avec l'urètre etc.

2) Von ROSENBERG (Teleostierniere pag. 54) als Vermuthung ausgesprochen.

3) BURNETT, W. J., Researches on the Development and intimate Structure of the Renal Organs of the four Classes of the Vertebrate. American Journ. of Science. and Arts. II. Ser. Vol. XVII. Mai 1854. New-Haven. pag. 352 f.

4) GÖTTE, A., Entwicklungsgeschichte der Unke pag. 836 und briefliche Mittheilung an SEMPER (cf. Urogenitalsystem der Plagiostomen pag. 443).

und nach zu immer grösserer Länge und in immer reicheren Windungen, und zwar verläuft diese Differenzirung schon in früher Zeit asymmetrisch, indem rechtsseitige Canälchen in den Bezirk der linksseitigen Urniere und umgekehrt übergreifen. — Die weiteren Differenzirungen der Urniere und des primären Urnierenganges wurden von mir nicht untersucht: ebenso fehlt darüber jede fremde Beobachtung. Doch ist wahrscheinlich, dass der primäre Urnierengang bei den meisten Teleostieru seine primitiven Bildungsverhältnisse in mehr oder minder ausgesprochener Weise bis ins hohe Alter wahrt. Wenigstens ist eine Spaltung im MÜLLER'schen Gang und secundären Urnierengang bisher noch nicht bekannt geworden, während hingegen eine partielle Abspaltung eines oder mehrerer Harnleiter nach den Befunden bei einzelnen erwachsenen Fischen allerdings zu erfolgen scheint.

Die Beziehungen der immer selbstständig aus dem Peritoneum entstehenden Genitalorgane zu den Urnieren sind noch sehr fraglich. Bei Einigen, wo die Eier ohne weitere Vorrichtungen direct in die Bauchhöhle und von da durch die Abdominalpori nach aussen treten, handelt es sich wahrscheinlich um gleich einfache Verhältnisse, wie sie bei den Cyclostomen bestehen; bei der Mehrzahl der Teleostier finden sich Anordnungen, die sehr verschiedenartige Erklärungen, wie diese namentlich von GEGENBAUR<sup>1)</sup>, SEMPER<sup>2)</sup> und BALFOUR<sup>3)</sup> gegeben sind, hervorgerufen haben. Angesichts der mangelnden empirischen Grundlage verzichte ich auf eine weitere Besprechung dieser Verhältnisse.

Die Excretionsorgane der Teleostier entwickeln sich danach in folgender Weise:

1) Die erste Anlage bilden Vorniere und Vornierengang,

1) GEGENBAUR, C., a. a. O. pag. 573 f. und Grundriss der vergleichenden Anatomie. Leipzig 1874. pag. 613.

2) SEMPER (a. a. O. pag. 446 f.) betont namentlich eine problematische Umbildung der Segmentaltrichter zum Zweck der Entstehung von Ausfuhrapparaten der Genitalproducte und verwirft eine Bildung derselben aus Homologen der MÜLLER'schen Gänge.

3) BALFOUR, F. M. (On the Origin and history of the urinogenital Organs of Vertebrates. Journal of Anatomy and Physiology. Vol. X. Part 1, October 1875 pag. 35 f.) spricht sich (z. Th. im Anschluss an die von GEGENBAUR in den Grundzügen der Anatomie vertretenen Ansicht) für die Möglichkeit einer degenerativen Umwandlung früherer nach Art der Selachier und Ganoiden ausgebildeter Verhältnisse aus; neu ist die Hypothese, dass es sich hier auch um äussere Oeffnungen eines Paares von Segmentalorganen handeln kann.



die sich in ihrer ganzen Länge durch Abschnürung von dem parietalen Peritoneum zu einem Canale entwickeln, der nur vorn mit der Bauchhöhle in Communication bleibt, hinten dagegen gemeinsam mit dem der Gegenseite mit der Kloake in Verbindung tritt: der vordere Abschnitt dieses Canals wird zur Vorniere, der hintere zum Vornierengange. Das vordere offene Ende der Vorniere (Peritonealcommunication) tritt zu einem von dem visceralen Peritoneum gebildeten Glomerulus in nähere Beziehung; indem der betreffende Complex von der übrigen Bauchhöhle sich durch Abschnürung sondert, kommt es zur Bildung einer geschlossenen BOWMAN'schen Kapsel der Vorniere. Diese Vorniere gelangt bei den meisten Fischen zu immer höherer Ausbildung und persistirt auch bei den ausgewachsenen als Kopfniere, die mitunter als alleiniger Harnapparat fungiren kann; bei einzelnen wird sie entweder gar nicht gebildet oder verkümmert — die Entwicklung ist hier nicht bekannt —, so dass bei dieser das Excretionssystem gleich mit dem Vornierengange beginnt<sup>1)</sup>.

2) Viel später entwickelt sich die Urniere<sup>2)</sup> in Form von metameren auf die Myokommata vertheilten Wucherungen des Parietalperitoneums, die sich (hinten) schnell abschnüren und nun, wie bei den Amphibien, sich successive aus Urnierensträngen zu Urnierenbläschen und Urnierenanälchen sich entwickeln. Die lateralen und ventralen Enden derselben treten mit dem Vornierengange in offene Communication, der dadurch zum primären Urnieren gange wird; im übrigen wiederholen sich im Allgemeinen die Entwicklungsverhältnisse der Urniere der Salamandra; bemerkenswerth ist eine früh beginnende Asymmetrie der Entwicklung, die zu einer Verwachsung der beiderseitigen Urnieren führt. — Die Urniere kommt nicht immer zur Entwicklung; wo sie sich ausbildet, persistirt sie als Bauch- und Caudalnieren. Bei einzelnen Teleostiern geht, nach den allerdings zunächst nur bei Erwachsenen beobachteten Verhältnissen zu schliessen, wahrscheinlich eine Abspaltung von Urnierenanälchen (resp. Sammelröhren) nach Art des hinteren Abschnittes der männlichen Urodelennieren vor sich.

3) Eine Differenzirung des primären Urnieren ganges in MÜLLER'schen Gang und secundären Urnieren gang ist noch nicht beobachtet, ebenso wenig sichere directe Beziehungen der Excretionsorgane zu den Genitalien. Da hier noch grosse Lücken durch die Untersuchung

<sup>1)</sup> Eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung dieser Formen ist sehr erwünscht.

<sup>2)</sup> Die Darstellung bezieht sich auf *Alburnus lucidus*.

auszufüllen sind, kann eine sichere Deutung der hierbei in Frage kommenden mannigfachen Anordnungen nicht gegeben werden; bei vielen bleiben die primitiven Verhältnisse gewahrt, indem hier die Eier in die Bauchhöhle und von da durch Abdominalporen nach aussen treten.

### C. Excretionssystem der Plagiostomen.

SEMPER<sup>1)</sup> und BALFOUR<sup>2)</sup> verdanken wir eine genauere Kenntniss des Urogenitalsystems der Plagiostomen; namentlich des Ersteren ausgedehnte Untersuchungen haben die anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse desselben in einer nahezu erschöpfenden Weise erschlossen, so dass für kommende Untersucher auf diesem Gebiete Hauptfragen kaum mehr zu lösen sind. Ich gebe im Folgenden im Anschluss an beide Autoren eine ganz kurze Darstellung der Entwicklung der Excretionsorgane, wobei ich bezüglich des Ausführlichen auf die Originalabhandlungen verweise, und füge zugleich einzelne eigene Beobachtungen gelegentlich ein.

Die Entwicklung des Excretionssystems der Plagiostomen beginnt (nach BALFOUR's Beobachtungen) zur Zeit der Bildung der dritten Kiemenspalte an einer Stelle, welche dicht hinter dem vorderen Verschlusse des Darmcanals liegt. Hier vereinigen sich die beiden Seitenplatten zu einem Zellenhaufen. Von diesem Zellenhaufen springt

1) SEMPER, C., Die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen. Arbeiten aus dem zoolog.-zoot. Institut zu Würzburg. II. Band. 1. Heft. 1874. pag. 1 f.

SEMPER, C., Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere. Arbeiten aus d. z.-z. Institut in Würzburg. II. Band. 3. u. 4. Heft. 1875. pag. 195 f.

Das letztere Werk enthält zugleich die weitere Ausführung und theilweise Berichtigung einer grossen Reihe von vorläufigen Mittheilungen, die vor und nach dem Erscheinen der ersten Abhandlung veröffentlicht worden sind. Ich verzichte deshalb auf eine Wiedergabe derselben, sowie der in ihnen enthaltenen mannigfachen, später von SEMPER selbst wieder verlassenen Deutungen und Hypothesen.

2) BALFOUR, F. M., A preliminary Account of the Development of the Elasmobranch Fishes. Quarterly Journal of Microscopical science. N. S. No. LVI. October 1874. London. pag. 355 f.

BALFOUR, F. M., On the Origin and History of the genital Organs of Vertebrates. Journal of Anatomy and Physiology Vol. X. Pars 1. October 1875. London. pag. 17 f. (Zugleich als theilweise Berichtigung des ersten Aufsatzes.)

BALFOUR, F. M., The Development of Elasmobranch Fishes. Journ. of Anatomy and Physiology. Vol. XI. Part 1. October 1876. pag. 158 f.

ein solider Knopf gegen das Ektoderm vor und von diesem wiederum wächst ein dem Ektoderm dicht anliegender Zellenstrang nach hinten<sup>1)</sup>. Während dieser letztere immer weiter distalwärts sich verlängert, wird der vordere Knopf, demnach auch der davon ausgehende Strang, immer mehr nach innen und unten nach der Bauchhöhle zu geschoben. Endlich beginnt die gesammte, solide Anlage sich von vorn her auszuhöhlen, wobei es zugleich am vorderen Ende zur Bildung einer offenen Communication mit der Bauchhöhle kommt. Der Strang (incl. Knopf) ist nun zum Canal geworden, der vorn in die Bauchhöhle mündet, hinten zunächst noch blind endigt. Diese anfangs solide, dann sich aushöhlende Bildung<sup>2)</sup> repräsentirt nach BALFOUR und SEMPER die Anlage des primären Urnierenganges<sup>3)</sup>: ich wähle dafür im Einklange mit der bisher von mir gebrauchten Nomenclatur den Terminus *Vornierengang*<sup>4)</sup>.

Bevor diese Differenzirungen des Vornierenganges abgelaufen

<sup>1)</sup> Ich nehme hier Gelegenheit zu einer Bemerkung. In der BALFOUR'schen wie in anderen ähnlichen Darstellungen findet sich die Angabe eines Wachstums nach hinten, wodurch leicht die Anschauung veranlasst werden kann, als ob eine vorn gebildete Anlage sich nach hinten zwischen die hier liegenden Gewebe einschübe. Dies ist in Wirklichkeit nicht der Fall, wie auch meines Wissens noch kein Autor bei der Bildung des Vornierenganges (oder des MÜLLER'schen Ganges) jemals eine hintere scharfe Abgrenzung desselben gegen die umliegenden Gewebe nachgewiesen hat. Es handelt sich vielmehr um eine durch die ganze Länge der Bauchhöhlengend erstreckte Differenzirung, die sich aber vorn (in Correlation zu den hier anfangs günstigeren Ernährungsbedingungen) früher und schneller vollzieht als hinten, so dass im Verlaufe der Entwicklung vorn ein bereits fertiges Gebilde auftritt, während hinten noch indifferente Bildungszellen zur Beobachtung kommen. In dem Maasse, wie diese indifferenten Zellen nach hinten zu sich successive in einen ausgebildeten Strang umwandeln, entsteht das Bild, als ob der Strang nach hinten zu auswüchse.

<sup>2)</sup> Abweichend verhalten sich die Angaben von A. SCHULTZ Zur Entwicklungsgeschichte des Selachiereies. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XI. Bonn 1875. pag. 570. Taf. XXXIV, Fig. 1—3), denen zu Folge der Gang durch Ausstülpung vom Peritonealepithel her sich bilden soll; indessen sind die beigeffigten Abbildungen (Fig. 2 B u. C) nicht entscheidend, da es sich hier auch um das Stadium der später erfolgten Communication mit der Bauchhöhle handeln kann; vergleiche übrigens hierüber auch SEMPER, Urogenitalsystem etc. pag. 452 Anm.

<sup>3)</sup> Segmental Duct BALFOUR's; die frühere Bezeichnung als Oviduct ist in den letzten Abhandlungen aufgegeben.

<sup>4)</sup> Ein Homologon der Vorniere der Amphibien, Cyclostomen und Teleostier kommt nicht zur Ausbildung; indessen ist die knopförmige Verdickung am vorderen Ende der Anlage des Vornierenganges bemerkenswerth.



sind, kommt es zur Bildung einer neuen Anlage. Diese entsteht in Gestalt einer nahezu durch die ganze Bauchhöhle erstreckten (nicht weit hinter der vorderen Oeffnung des Vornierengangs beginnenden) Reihe von metameren (den Myokommata numerisch entsprechenden) Sprossen, welche medial neben dem Vornierengange von dem an dieser Stelle cylindrisch erhöhten parietalen Peritonealepithel (Keim-epithel der Autoren) aus zwischen Cardinalvenen und Vornierengang einwuchern. Diese Anfangs soliden Sprossen<sup>1)</sup> höhlen sich schnell zu mit der Bauchhöhle communicirenden Schläuchen aus, die sich immer weiter dorsal-, lateral- und distalwärts ausstülpfen und mit ihren lateralen Abschnitten der dorsalen Wand des Vornierenganges auflagern. Gleichzeitig hat sich dieser, unter successiver Verlängerung und darauf folgender Aushöhlung der ursprünglichen strangförmigen Anlage, nach hinten bis zum Bereiche der Kloake ausgedehnt und ist schliesslich durch Resorption der trennenden Wand in sie eingemündet. Da, wo die lateralen Abschnitte der Schläuche dem Vornierengange auflagern, erfolgt nun nach vorhergehender inniger Vereinigung der Zellen, welche die Wände der Schläuche und des Vornierenganges constituiren, ein Durchbruch, der zur Bildung einer offenen Communication zwischen beiden führt<sup>2)</sup>. — Die von der Bauchhöhle ausgehenden metamer angeordneten Schläuche, die von SEMPER und BALFOUR auch (unter Ausführung eines hypothetischen Vergleichs mit den Schleifencanälen oder Segmentalorganen der Anneliden) Segmentalorgane (Segmental tube 5) genannt werden, bilden die ersten Anlagen der Urniere und repräsentiren die Urnierencanälchen; durch ihre Verbindung mit dem Vornierengange wird dieser zum primären Urnierengange. — Die weitere Entwicklung dieser Urnierencanälchen erfolgt nach SEMPER

---

<sup>1)</sup> So nach BALFOUR; SEMPER befürwortet (nach Untersuchungen an einem 15 Mm. langen *Acanthias*) eine hohle Ausstülpung und ebenso finde ich es an 10 Mm. langen Embryonen von *Seyllium*. Indessen ist es wahrscheinlich, dass uns Beiden die jüngsten Stadien nicht zu Gesicht gekommen sind, so dass ich für BALFOUR's bestimmte Angaben eintreten möchte (vergl. auch *Journal of Anatomy and Physiology* 1876 pag. 160, wo sie als »solid outgrowths from the intermediate cell-mass just at the most dorsal part of the body-cavity« beschrieben werden).

<sup>2)</sup> Die Verbindung erfolgt, wie ich mit BALFOUR und SEMPER (Urogenital-system etc.) finde, ohne Ausbuchtung des Vornierenganges. Danach erledigt sich die frühere Behauptung SEMPER's (Stammesverwandschaft etc. pag. 10) sowie die Angabe von A. SCHULTZ, wonach die Urnierencanälchen sich mit hohlen Sprossen des Vornierenganges verbinden sollten.

unter Ausbildung eines ungefähr in der Mitte eines jeden Canälchens gelegenen Blindsäckchens (Bildungsblase)<sup>1)</sup>. Dasselbe bildet die Grundlage für die Entstehung nicht allein der MALPIGHI'schen Körperchen, sondern auch zahlreicher, secundär aus ihm hervorsprossender Canälchen. Indem nun die zuerst entstandenen (primären) Canälchen mit ihren MALPIGHI'schen Körperchen sich weiter differenziren und unter Bildung von reichen Windungen verlängern und indem ferner die secundär hervorsprossenden Canälchen im Allgemeinen unter Wiederholung der an den primären abgelaufenen Entwicklungsvorgänge sich höher ausbilden, gestaltet sich die Urniere nach und nach zu einem voluminösen Organe. Indessen findet dieser Bildungsvorgang nicht gleichmässig an allen Urnierencanälchen statt, indem in der Regel (ausgenommen Squatina) die vordersten Canälchen in verschiedener Ausdehnung nur primäre MALPIGHI'sche Körperchen, nicht aber secundär hervorsprossende Canälchen, die darauf folgenden bis zu den hintersten hingegen beide bilden. So zeigt sich schon früh ein Gegensatz, wonach der Anfang der Urniere nur aus primären einfachen (mit Ausnahme von Squatina), der übrige Theil derselben aus zusammengesetzten Urnierencanälchen besteht. — Die ursprünglichen Communicationen mit der Bauchhöhle, die Peritonealcanäle mit ihren Peritonealtrichtern (Segmentalgänge und Segmentaltrichter SEMPER's), bleiben bald offen<sup>2)</sup>, bald schliessen sie sich oder (die vordersten) treten unter Ausbildung eines Hodennetzes in mannigfachster Weise mit den Hoden in Verbindung (bezüglich des Näheren vergleiche SEMPER).

Es vollziehen sich nun am primären Urnierengange zwei in ähnlicher Weise erfolgende und ungefähr um die gleiche Zeit stattfindende Differenzirungen, welche die Entwicklung von neuen Canälen von ungleichem Werthe bedingen<sup>3)</sup>. Die eine ist die Spaltung desselben in MÜLLER'schen Gang und secundären Urnierengang, die andere die Abspaltung eines oder mehrerer Harnleiter für den hin-

<sup>1)</sup> Die Richtigkeit dieser Beobachtung SEMPER's contra MEYER (Beitrag zur Anatomie des Urogenitalsystems der Selachier und Amphibien. Sitzungsber. der naturf. Gesellsch. zu Leipzig 1875 No. 2—4 pag. 35 f.) konnte ich an Acanthias-Embryonen bestätigen; bezüglich des Hervorsprossens der secundären Canälchen dagegen besitze ich keine eigenen Erfahrungen.

<sup>2)</sup> Sie wurden hier schon 1850 von LEYDIG beobachtet und vielleicht auch von E. BRUCH (1860) gesehen; vergl. SEMPER a. a. O. pag. 203.

<sup>3)</sup> Diese Spaltung erfolgt, im Vergleich zu Salamandra, recht früh; bei Embryonen von 22—35 Min. Länge ist sie bereits in ihren ersten Anfängen ausgebildet.

teren Urnierenabschnitt; bei *Acanthias vulgaris* findet die erstere, bei *Scyllium canicula* und *Mustelus laevis* die letztere früher statt.

Die Spaltung des primären Urnierenganges in MÜLLER'schen Gang und secundären Urnierengang (LEYDIG'schen Gang SEMPER's) geht mit Ausnahme von *Laemargus borealis*<sup>1)</sup>, bei allen untersuchten Selachiern vor sich. Sie beginnt nicht weit hinter der abdominalen Oeffnung, meist im Bereiche des ersten Urnierencanälchens, und setzt sich bei den weiblichen Selachiern (und wahrscheinlich bei beiden Geschlechtern von *Chimaera monstrosa*) bis nach hinten fort; dadurch entstehen zwei in ihrer ganzen Länge gesonderte Canäle, von denen der ventrale, vorn mit abdominalem Ostium<sup>2)</sup> beginnende, hinten (vor der Geschlechtsreife) blind endende<sup>3)</sup> oder (nach Eintritt derselben) sich in die Kloake öffnende, MÜLLER'sche Gang ausser Beziehung zur Urniere tritt und bestimmt ist die Eier auszuführen, während der dorsale secundäre Urnierengang mit der Urniere in Verbindung bleibt und in Bezug auf dieselbe die Rolle des primären übernimmt. Bei den männlichen Selachiern bleibt diese Spaltung auf einer abortiven Stufe stehen, so dass hier, soweit der MÜLLER'sche Gang in Frage kommt, im Wesentlichen nur die Bildung eines vorderen als männliche Tube bezeichneten und eines hinteren (in den meisten Fällen dem sogenannten Uterus masculinus entsprechenden) übrigens unvollkommen vom Urnierengang abgespaltenen Rudiments resultirt: im mittleren Abschnitte in verschiedenster Weise abgespaltene oder abgeschnürte solide oder hohle abortive Bildungen verschwinden wahrscheinlich frühzeitig. — Bezüglich der weiteren, namentlich während der Brunst erfolgenden Differenzirungen der beiden Gänge ist SEMPER zu vergleichen: für den vorliegenden Zweck sind sie von keiner besonderen Wichtigkeit.

1) TURNER (Additional Observations on the Anatomy of the Greenland Shark (*Laemargus borealis*). Journ. of Anatomy and Physiology. Vol. VIII. pag. 255 f.) fand bei diesem Haifische im ausgewachsenen Zustande weder Oviduct noch Vas deferens, so dass die Ausführung der Genitalproducte durch die hier recht grossen Abdominalpori erfolgt. In diesem wichtigen Verhalten ist eine primitive Anordnung gegeben, wie sie sich bei den Cyclostomen und bei Teleostiern findet.

2) Späterhin rücken die beiderseitigen Ostien neben einander und bilden eine, indessen meist durch eine Falte noch in zwei Hälften gesonderte Oeffnung.

3) Schon bei Embryonen kann er als ziemlich selbstständiger Strang nach hinten auslaufen.



Für die Abspaltung der Harnleiter gilt Folgendes. Anfangs erfolgt die Einmündung sämtlicher Urnierencanälchen resp. Sammelröhren<sup>1)</sup> in den primären Urnierengang, ähnlich wie bei den jugendlichen Amphibien, im Bereiche der zugehörigen oder der nächstfolgenden Myokommata, also in einer nicht beträchtlich von der frontalen abweichenden schrägen Richtung. Dieses Verhalten bleibt für den vorderen Abschnitt der Urniere gewahrt, während bei dem hinteren in Folge einer in verschiedenartiger Weise stattfindenden Spaltung des primären resp. secundären Urnierenganges die Sammelröhrchen der Canälchen nicht mehr direct in diesen, sondern in besondere dorsal von ihm abgespaltene Canäle (Harnleiter) übergehen. Je nach der weniger oder mehr fortgeschrittenen Spaltung sind diese Harnleiter bei Erwachsenen in der Einzahl (bei allen Weibchen und vielen Männchen) oder in der Mehrzahl (namentlich bei Männchen von *Scyllium* und *Mustelus*) vorhanden und münden mit ihren Enden in den hinteren Abschnitt der secundären Urnierengänge bald vor der Vereinigung, bald nach der Vereinigung derselben zu einem unpaaren Canale resp. Höhle<sup>2)</sup>.

Mit der Ausbildung dieser Harnleiter vollzieht sich in der Urniere eine deutliche Sonderung in einen vorderen und hinteren Abschnitt. Der vordere Abschnitt derselben (LEYDIG'sche Drüse) besteht aus einfachen und zusammengesetzten Canälchen, die in primärer Weise in den secundären Urnierengang (LEYDIG'schen Gang) einmünden. Er gewinnt beim männlichen Geschlechte noch besondere Beziehungen, indem ein oder in der Regel mehrere seiner vordersten einfachen Canälchen (Nebenhodentheil der LEYDIG'schen Drüse SEMPER's) unter mannigfachen z. Th. reductiven Differenzirungen und unter Ausbildung des oben erwähnten Hodennetzes mit den Hoden in Verbindung treten und als Nebenhoden fungiren: beim weiblichen Geschlechte dagegen spielt sich meist ein einfacher Reductionsprocess an ihnen ab. Entsprechend diesen Verhältnissen fungirt der secundäre Urnierengang bei den Männchen als Harn- und Samenausführungsgang, bei den Weibchen lediglich als Harnleiter (bezüglich des Näheren cf. SEMPER). Der hintere Ab-

<sup>1)</sup> Laterale Enden der primären Urnierencanälchen, die zugleich auch die Secrete der secundär aus diesen hervorgesprossenen Canälchen in den primitiven Urnierengang überführen; vergleiche übrigens pag. 22 u. 52.

<sup>2)</sup> Bezüglich dieser wahrscheinlich früh erfolgenden Vereinigung und bezüglich der eigenthümlichen Modificationen dieses hinteren unpaaren Stückes vergl. SEMPER.

schnitt (Niere SEMPER's) besteht aus lauter zusammengesetzten Canälchen, die in der Regel eine mächtige Entfaltung eingegangen sind und ihren Harn durch die Harnleiter entleeren.

Die Genitalorgane entwickeln sich bei beiden Geschlechtern getrennt von dem Excretionssystem. Diesen primitivsten Zustand wahrt *Laemargus*, wo ihre Producte wahrscheinlich durch die Abdominalporen entleert werden. Alle anderen Selachier gehen in Uebereinstimmung mit den Amphibien, durch Verbindung mit den Excretionsorganen eine höhere Differenzirung ein, wonach die Eier durch den als Oviduct entwickelten MÜLLER'schen Gang, der Samen durch den vorderen Urnierenabschnitt und den secundären Urnierengang ausgeführt wird. Die Abdominalporen persistiren zwar, haben aber (abgesehen von *Laemargus*) zur Ausfuhr der Genitalproducte keine Beziehung.

Danach verhält sich die Entwicklung der Excretionsorgane der Plagiostomen folgendermassen:

1. Die erste Anlage des Excretionssystems bildet der Vornierengang, der sich als solider, vorn stark verdickter und hier mit dem parietalen Peritoneum zusammenhängender Straug entwickelt und danach aushöhlt. Sein vorderes, knopfförmig verdicktes Ende tritt zur Bauchhöhle in offene Communication, sein hinteres öffnet sich in die Kloake. Eine Vorniere wird bei den Selachiern nicht entwickelt; indessen ist die auffallende Verdickung des vorderen Endes der strangförmigen Anlage bemerkenswerth und vielleicht nicht ohne vergleichende Beziehung zu der bei den anderen Anamniern auftretenden Vorniere.

2. Bald nach Ausbildung des Vornierenganges und noch ehe dieser sich mit der Kloake verbunden hat, entwickelt sich die Urniere in Gestalt von regelmässig metamer angeordneten und nahezu auf die ganze Ausdehnung der Bauchhöhle erstreckten Sprossungen des parietalen Peritoneums, die anfangs wahrscheinlich solid entstehen, dann aber sofort sich zu mit der Bauchhöhle communicirenden Urnierenschläuchen oder Urniereneanälchen (Segmentalorganen SEMPER's) umbilden. Indem sie sich lateral mit dem Vornierengange vereinigen, wird dieser zum primären Urnierengange. Die einzelnen Urniereneanälchen verlängern sich nun unter Bildung von vielfachen Windungen und entwickeln MALPIGHI'sche Körperchen und BOWMAN'sche Kapseln, ausserdem aber (nach SEMPER durch Sprossung) eine mehr oder minder reiche Anzahl von secundären Canälchen. Diese Sprossung findet mit Ausnahme des vordersten Theiles,

der in der Regel nur aus primären einfachen Urnierencanälchen besteht, an allen Canälchen statt, so dass die Urniere grösstentheils aus zusammengesetzten Canälchen gebildet ist: jedes der letzteren verbindet sich durch je eine Sammelröhre mit dem Urnierengange. Späterhin spalten sich im hinteren Bereiche der Urniere eine Anzahl von Harnleitern vom Urnierengang ab, die die Sammelröhren der Urnierencanälchen aufnehmen und erst in das Ende des inzwischen mit dem der Gegenseite verbundenen Urnierenganges einmünden. Dadurch kommt es zur Differenzirung eines vorderen und hinteren Nierenabschnittes, von denen der erstere (LEYDIG'sche Drüse SEMPER's) seine Canälchen ohne Weiteres in den Urnierengang eintreten lässt, während der letztere (Niere SEMPER's) erst durch Vermittelung von Harnleitern sich mit dem Ende des Urnierenganges verbindet.

3. Nahezu gleichzeitig mit der Abspaltung der Harnleiter zeigt der primäre Urnierengang die viel wichtigere Sonderung in MÜLLER'schen Gang und secundären Urnierengang<sup>1)</sup>, die bei beiden Geschlechtern in verschiedener Weise und ungleicher Ausdehnung durch Spaltung oder Abschnürung erfolgt: die Spaltung geht derart vor sich, dass das abdominale Ostium des ursprünglichen primären Urnierenganges in den Bereich des MÜLLER'schen Ganges kommt. Der MÜLLER'sche Gang bleibt beim männlichen Geschlecht abortiv; bei dem weiblichen wird er zum Oviduct. Der secundäre Urnierengang ist ursprünglich bei beiden Geschlechtern lediglich Harn- gang: indem aber beim männlichen weiterhin die vordersten Urnierencanälchen mit den Hoden in Verbindung treten, fungirt er hier zugleich als Harn- und Samenleiter.

Die Genitalorgane bleiben entweder ausser Beziehung zum Excretionssystem (Laemargus), wobei ihre Producte durch die Abdominalpori nach aussen entleert werden, oder sie verbinden sich (sämmtliche übrige Selachier) in der sub 3 angegebenen Weise mit den Excretionsorganen, worauf die Abdominalporen für die Ausführung der Genitalproducte bedeutungslos werden.

#### D. Excretionssystem der Ganoiden<sup>2)</sup>.

Die im Detail sehr mannigfach gebauten Excretionsorgane dei

<sup>1)</sup> Nur bei Laemargus bleibt der primäre Urnierengang erhalten.

<sup>2)</sup> SEMPER und BALFOUR behandeln gleichzeitig mit den Excretionsorganen



erwachsenen Ganoiden haben, soweit sie uns namentlich aus den Untersuchungen von BAER<sup>1)</sup>, RATHKE<sup>2)</sup>, J. MÜLLER<sup>3)</sup>, LEYDIG<sup>4)</sup>, HYRTL<sup>5)</sup> und STANNIUS<sup>6)</sup> bekannt geworden sind, das gemeinsame Merkmal, dass der primäre Urnierengang nicht in seiner ganzen Länge in MÜLLER'schen Gang und secundären Urnierengang gespalten ist, sondern im hintersten Abschnitte in grösserer oder geringerer Ausdehnung sein ursprüngliches Verhalten gewahrt hat.

Die Urniere stellt in der Regel ein ziemlich schmales und langes, durch die ganze Ausdehnung der Bauchhöhle erstrecktes Organ dar, das mit einer grossen Anzahl von Urnierencanälchen resp. Sammelröhren in primitiver Weise, ohne Abspaltung von Harnleitern, in den secundären und (mit ihrem hinteren Ende) in den primären Urnierengang einmündet. Bei den Sturioniden ist sie z. Th. mit der der Gegenseite verwachsen: — ihr vorderes dickeres Ende ist der Kopfniere der Teleostier zu vergleichen. LEYDIG verdanken wir die bemerkenswerthe Thatsache, dass die MALPIGHI'schen Körperchen nicht endständig an den Urnierencanälchen beginnen, sondern mit einem zu- und abführenden Canälchen verbunden sind; mit Berücksichtigung der neuesten an den Selachiern gemachten Funde dürfte man danach auf die Anwesenheit von Peritonealcanaälen mit grosser Wahrscheinlichkeit schliessen; indessen gelang es SEMPER<sup>7)</sup> nicht, den Nachweis für das Vorhandensein derselben zu führen.

Der MÜLLER'sche Gang, der bei dem weiblichen Geschlecht als Eileiter, beim männlichen hingegen als Samenleiter fungirt, stellt

---

der Ganoiden die der Dipnoi. So sehr ich auch von der Verwandtschaft dieser beiden Abtheilungen überzeugt bin, so finde ich gerade in der Anordnung des Urogenitalsystems eine solche Verschiedenheit, dass es mir unmöglich ist, hierin eine directe Zusammengehörigkeit beider zu constatiren.

<sup>1)</sup> BAER, K. E. v., Bericht über die anatomische Anstalt zu Königsberg. Leipzig 1819. pag. 40.

<sup>2)</sup> RATHKE, H., Ueber den Darmeanal und die Zeugungsorgane der Fische. Halle 1824. pag. 124.

<sup>3)</sup> MÜLLER, J., Bau und Grenzen der Ganoiden. Berlin 1846. pag. 21.

<sup>4)</sup> LEYDIG, FR., Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853. pag. 33.

<sup>5)</sup> HYRTL, J., Ueber den Zusammenhang der Geschlechts- und Harnwerkzeuge bei den Ganoiden. Denkschriften der K. Akademie d. Wissenschaften zu Wien. Math.-naturw. Kl. S. Band. Wien 1854. pag. 65 f.

<sup>6)</sup> STANNIUS, A., Zootomie der Fische. 2. Aufl. Berlin 1854. pag. 268 f.

<sup>7)</sup> SEMPER, C., Urogenitalsystem der Plagiostomen. pag. 442.

bald einen schwächeren (Chondrostei, Lepidosteus), bald einen mächtigeren Canal (Polypterus, Amia) dar, der in der Regel<sup>1)</sup> erst im hinteren Theile der Bauchhöhle mit einem weiten abdominalen Ostium beginnt und früher (Chondrostei, Lepidosteus) oder später (Polypterus, Amia) in sehr mannigfacher Weise<sup>2)</sup> sich mit dem secundären Urnierengange im letzten Abschnitt der Bauchhöhle verbindet. Häufig, auch bei Weibchen, wurde ein theilweiser Verschluss beobachtet.

Der secundäre Urnierengang, der lediglich Harnleiter ist, beginnt entsprechend der Ausdehnung der Niere am vorderen Ende der Bauchhöhle und zieht, bald mächtiger (Chondrostei, Lepidosteus), bald schwächer (Polypterus, Amia) als der MÜLLER'sche Gang entwickelt, nach hinten, um sich hier in der angegebenen Weise mit dem letzteren zu verbinden; bei Polypterus hat er sich schon vorher mit dem der Gegenseite zu einem unpaaren secundären Urnierengange vereinigt und mündet in den unpaaren primären Urnierengang ein.

Der primäre Urnierengang bildet die hintere Fortsetzung nach Vereinigung des MÜLLER'schen Ganges und secundären Urnierenganges. Er nimmt die letzten Urnierencanäle auf und geht, indem er sich mit dem der Gegenseite vereinigt, in einen verschiedenartig differenzirten unpaaren Sack über, der mit einer Oeffnung zwischen den beiden Pori abdominales in die Kloake ausmündet.

Die Genitalorgane lassen Eier oder Samen in die Bauchhöhle fallen, von wo sie in die abdominalen Ostien der MÜLLER'schen Gänge und von da nach aussen gelangen; mitunter (Lepidosteus) werden die Eier durch besondere Umhüllungsmembranen des Eierstockes direct in die MÜLLER'schen Gänge geleitet. Ob die Abdominalpori für die Ausführung der Genitalproducte von Bedeutung sind, ist unbekannt.

Ueber die Entwicklung der Excretionsorgane der Ganoiden liegen, soweit mir bekannt, keine Veröffentlichungen vor. Ich war durch die Güte des Hrn. Prof. GEGENBAUR in den Stand gesetzt, eine Anzahl von Embryonen von *Acipenser Ruthenus* zu untersuchen. Von diesen erwiesen sich namentlich zwei Exemplare von 10 Mm. und 13 Mm. Länge günstig für die mikroskopische Untersuchung, wäh-

<sup>1)</sup> Ausgenommen Lepidosteus, wo er im vorderen Abschnitt der Bauchhöhle beim Weibchen neben dem Anfang des Ovarium in Fortsetzung von dessen Umhüllungsmembran, beginnt.

<sup>2)</sup> Vergleiche hierüber namentlich HYRTL a. a. O. Bei *Spatularia* und *Lepidosteus* wurde auch eine Einmündung mit zwei Oeffnungen beobachtet.

rend der Conservationszustand der übrigen keine sichere Erkenntniss gestattete. Bei dem kleineren Exemplare von 10 Mm. bestand das Excretionssystem lediglich erstens aus einem vordersten Knäuel von Canälen, der, in gleicher Weise wie die Vorniere der Teleostier (vergl. p. 45), mit einer Peritonealöffnung einem medial befindlichen Glomerulus gegenüber lag und gemeinsam mit diesem durch Ausbildung einer primitiven BOWMAN'schen Kapsel von der übrigen Bauchhöhle abgeschlossen war, und zweitens einem von diesem Knäuel ausgehenden und in die Kloake mündenden Gange; — beide Bildungen repräsentiren Vorniere und Vornierengang. Bei dem grösseren Embryo fanden sich ausser diesen beiden bereits in geringer Entfernung von der Vorniere beginnend und in genauer metamerer Anordnung die Anlagen der Urnierencanälchen in ziemlicher Ausbildung, indem die Canälchen bereits MALPIGHI'sche Körperchen entwickelt und mit dem Vornierengange resp. primären Urnierengange sich verbunden hatten; charakteristisch für jedes Urnierencanälchen war die Existenz von weiten Peritonealecanälen, die in jeder Hinsicht denen der Selachierembryonen glichen <sup>1)</sup>.

Demnach gilt für das Excretionssystem der Ganoiden (speciell von *Acipenser ruthenus*) Folgendes:

1. Die erste Anlage bilden Vorniere und Vornierengang; erstere ist wie bei den Teleostiern ausgezeichnet durch die Differenzirung einer Peritonealöffnung, eines Glomerulus und einer von der Bauchhöhle abgeschnürten BOWMAN'schen Kapsel.

2. Später, aber relativ etwas schneller als bei den Teleostiern, entwickelt sich die Urniere durch Ansbildung von metamer angeordneten Urnierencanälchen, von denen jedes einen deutlichen mit der gleichen Bildung bei den Selachiern übereinstimmenden Peritonealecanal besitzt, ein MALPIGHI'sches Körperchen zeigt und lateral mit dem Vornierengang, der dadurch zum primären Urnierengang wird, verbunden ist. Die weitere Differenzirung dieser Urniere ist nicht bekannt: zur Abspaltung von Harnleitern und zur dadurch bedingten Scheidung in einen vorderen und hinteren Abschnitt scheint es nicht zu kommen.

3. Der primäre Urnierengang geht wahrscheinlich weiterhin eine Spaltung in MÜLLER'schen Gang und secundären

<sup>1)</sup> Durch den Nachweis derselben werden die LEYDIG'schen Beobachtungen über die Stellung der MALPIGHI'schen Körperchen gerechtfertigt und ergänzt.



Urnierengang ein: wenigstens sind diese beiden Gänge in ihrer Ausbildung bei Erwachsenen bei sämtlichen Ganoiden bekannt. Diese Spaltung vollzieht sich indessen nie vollkommen, so dass am Ende stets ein kurzes Stück des primären Urnierenganges erhalten bleibt, das sich stets mit dem der Gegenseite verbindet und unpaar ausmündet. Der MÜLLER'sche Gang fungirt beim Weibchen als Oviduct, beim Männchen als Samenleiter, der secundäre Urnierengang lediglich als Harnleiter: eine Betheiligung der Urniere zur Ausführung des Samens kommt, soweit bekannt, nie zur Ausbildung.

Die Genitalorgane entwickeln sich höchst wahrscheinlich getrennt von den Excretionsorganen aus dem Peritoneum und bleiben stets ausser Verbindung mit denselben. Gewisse Beziehungen zwischen beiden kommen indessen durch die sub 3. angegebene Functionirung des MÜLLER'schen Ganges zum Ausdruck. Die Abdominalporen persistiren, scheinbar ohne jede Function hinsichtlich Ausführung der Genitalproducte.

### E. Excretionssystem der Dipnoi.

Die Excretionsorgane der Dipnoi sind nur im erwachsenen Zustande bekannt<sup>1)</sup>.

Die Harnanälchen der kurzen, auf den hinteren Theil der Leibeshöhle beschränkten Urniere, münden direct ohne Abspaltung von Harnleitern in den secundären Urnierengang ein, der neben dem der Gegenseite (*Lepidosiren paradoxa*) oder mit ihm verbunden (*Ceratodus*) in die Kloake sich öffnet.

Der MÜLLER'sche Gang beginnt am Anfange (*Ceratodus*) oder in der Mitte der Leibeshöhle (*Lepidosiren*) mit abdominalem Ostium und verläuft, nachdem er sich vorher mit dem der Gegenseite zu einem unpaaren Gange (Uterus) vereinigt hat, bis zur Kloake, in die er ventral vom secundären Urnierengange einmündet.

Die Genitalproducte scheinen sowohl beim weiblichen, als beim männlichen Geschlechte durch den MÜLLER'schen Gang auszutreten: wenigstens sind bei letzterem keine Verbindungen der Hoden mit der Urniere nachgewiesen. Ob die bei *Protopterus* und *Ceratodus* vor-

<sup>1)</sup> HYRTL, J., *Lepidosiren paradoxa*. Abhandlungen der Königl. Böhmischen Gesellschaft d. Wissenschaften 5. Folge 3. Band. pag. 605 f.

GÜNTHER, A., *Description of Ceratodus*. Phil. Trans. Vol. 161. London 1872. pag. 511 f.

kommenden Pori abdominales der Ausfuhr der Geschlechtsproducte dienen, ist unbekannt.

Durch diese Beziehungen der Genitalorgane zu dem MÜLLER'schen Gange schliessen sich die Dipnoi den Ganoiden an, während sie hinsichtlich der vollkommenen Spaltung des primären Urnierenganges in MÜLLER'schen Gang und secundären Urnierengang und hinsichtlich der Ausdehnung ihrer Urnieren sich weiter\* von ihnen entfernen und den Amphibien näher treten. Sie sind danach als eine in der Anordnung ihres Urogenitalsystems zwischen Ganoiden und Amphibien stehende selbstständige Abtheilung aufzufassen.

### F. Excretionssystem der Amnioten.

Reptilien, Vögel und Säugethiere stimmen, wie längst bekannt ist, in den allgemeinen Grundzügen der Anordnung ihres Urogenitalsystems, speciell ihrer Excretionsorgane überein, so dass sie in der folgenden kurzen Uebersicht, die sich auf die Hauptsachen beschränkt und jedes für die Vergleichung unwichtigere Detail vermeidet, gemeinsam behandelt werden.

Die Entwicklung der Excretionsorgane der Amnioten, namentlich der Vögel und Säugethiere, ist seit frühen Zeiten Gegenstand zahlreicher Untersuchungen geworden. Es ist sehr früh auch nachgewiesen worden, dass diese Entwicklung mit der Bildung eines Ganges, des WOLFF'schen Ganges oder Urnierenganges der Autoren, beginnt, der zu der sich hierauf differenzirenden Urniere (WOLFF'scher Körper, Primordialniere, falsche Niere, Vorniere etc.) in nähere Beziehung tritt und ihr Ausführungsgang wird; — weiterhin entsteht ein neuer Canal, der MÜLLER'sche Gang, der später beim weiblichen Geschlechte zur Ausfuhr der Eier verwendet wird, während er beim männlichen hingegen in der Regel sich rückbildet: — fernerhin entwickelt sich in mehr oder minder grosser Unabhängigkeit von der Urniere ein bleibendes Excretionsorgan, die Niere: — die Urniere endlich geht als Harnorgan in Redaction und gewinnt nur beim männlichen Geschlechte eine besondere Bedeutung, indem sie sich hier zum Theil mit den Hoden verbindet und nun als Nebenhoden fungirt, während der WOLFF'sche Gang zum Vas deferens wird; beim weiblichen Geschlechte hingegen verkümmert sie meist bis auf functionslose unbedeutende Rudimente.

Wurde nun auch dieser Entwicklungsgang des Urogenitalsystems schon früh in seinen Hauptstadien im Allgemeinen richtig erkannt,

so dass Spätere wohl schätzenswerthe Beiträge dazu, nicht aber umgestaltende Untersuchungen liefern konnten: so verhielt und verhält es sich ganz anders mit der genaueren Kenntniss der Entwicklungsvorgänge bei der Entstehung der einzelnen das Urogenitalsystem bildenden Theile. Die Zahl der Untersucher ist hier nicht minder gross: die Resultate sind indessen, bei der grösseren Schwierigkeit der Beobachtung und der allgemeinemenschlichen Eigenschaft des Irrthums, noch weit von einer Einheit entfernt.

Im Folgenden gebe ich in gedrängter Kürze einen kritischen Ueberblick über die bisherige Kenntniss dieses Theils der Entwicklungsgeschichte<sup>1)</sup>, wobei ich allerdings den Schwerpunkt auf die am genauesten untersuchten Verhältnisse beim Hühnchen lege, die weniger eingehenden und zusammenhängenden Beobachtungen an Reptilien und Säugern indessen nicht vernachlässige. Ich selbst habe die bezüglichen Verhältnisse in den früheren Stadien genau und im Zusammenhange ebenfalls am Hühnchen untersucht, an Reptilien (*Anguis fragilis* und *Lacerta agilis*) sowie Säugern (Rind, Reh und Schwein) indessen auch einzelne Beobachtungen gemacht, die ich an dem geeigneten Orte der Darstellung einfügen werde.

Die Entwicklung der Excretionsorgane beginnt also mit der Differenzirung des WOLFF'schen Ganges oder Urnierenganges der Autoren, dessen erste Anlage beim Hühnchen in der ersten Hälfte des zweiten Tages zur Bildung kommt. Diese Differenzirung vollzieht sich nach den Angaben der meisten Autoren im Bereiche des Mesoderms. Eine von HIS<sup>2)</sup> und HENSEN<sup>3)</sup> behauptete ektodermale Entstehung wurde von dem Ersteren wieder zurückgenommen<sup>4)</sup>,

<sup>1)</sup> Selbstverständlich beschränke ich mich hierbei auf das Wesentlichste der Beobachtungen des letzten Jahrzehnts.

<sup>2)</sup> HIS, W., Beobachtungen über den Bau des Säugethier-Eierstockes. *Archiv f. mikroskopische Anatomie* Bd. I. Bonn 1865. pag. 156 f. und: *Die Häute und Höhlen des Körpers*. Basel 1865. pag. 7. — Es ist das Verdienst von E. DURSÝ (*Der Primitivstreif des Hühnchens*. Lahr 1867. pag. 57 f.) und A. ROSENBERG (*Untersuchungen über die Entwicklung der Teleostierniere*. Dorpat 1867. pag. 60 f.), nahezu gleichzeitig und unabhängig von einander das Irrige der HIS'schen Darstellung nachgewiesen zu haben.

<sup>3)</sup> HENSEN, W., Bemerkungen über die Lymphe. *VIRCHOW'S Archiv* Bd. 37. Berlin 1866. pag. 81. *Ann. und Embryologische Mittheilungen*. *Archiv f. mikr. Anatomie* Band 3. Bonn 1867. pag. 502.

<sup>4)</sup> HIS, W., Untersuchungen über die ersten Anlagen des Wirbelthierleibes. *Archiv f. mikrosk. Anatomie* Bd. II. Bonn 1866. pag. 521, wo nebenbei erwähnt wird, dass der Urnierengang von einer Fortsetzung der Lateralfortsätze der Achenstränge abzustammen scheine, und: Untersuchungen über die erste Anlage



von dem Letzteren hingegen (speciell für das Kaninchen) festgehalten<sup>1)</sup>: ebenso hat WALDEYER eine früher ausgesprochene vermittelnde Ansicht<sup>2)</sup>, wonach der WOLFF'sche Gang zwar im Bereiche des Mesoderms aber aus von dem Ektoderm abstammenden Zellen gebildet werden sollte, zu Gunsten der Darstellung von ROMITI aufgegeben<sup>3)</sup>. Existirt nun auch bezüglich der Ableitung des WOLFF'schen Ganges aus mesodermalen Zellen bei allen Autoren mit der einzigen Ausnahme HENSEN's Uebereinstimmung, so gehen ihre specielleren Angaben über die genauere Ortsbestimmung und über die Art der ersten Ausbildung sehr auseinander.

1. Die genauere Angabe der Bildungsstätte anlangend, wird eine Entstehung bald aus den Seitenplatten (REMAK<sup>4)</sup>, KÖLLIKER<sup>5)</sup>, ROMITI<sup>6)</sup>, WALDEYER<sup>7)</sup>, bald aus den Mittelplatten (FOSTER und BALFOUR<sup>8)</sup>, DURSUS<sup>9)</sup>, bald aus den Urwirbelplatten (HIS<sup>10)</sup>, R. KOWALEVSKY<sup>11)</sup> angegeben.

des Wirbelthierleibes. Leipzig 1868. pag. 119, wo die frühere Angabe einer ektodermalen Abstammung bestimmt widerrufen wird.

<sup>1)</sup> HENSEN, W., Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens. Zeitschr. f. Anatomie und Entwicklungsgeschichte von HIS und BRAUNE. Bd. 1. Leipzig 1876. pag. 370. Fig. 50 bis 52. Indessen sind, wie schon WALDEYER mit Recht bemerkt, die bezüglichen Abbildungen nicht von genügender Beweiskraft für die Annahme von HENSEN; selbst die noch am ehesten verwerthbare Fig. 50 rechts lässt sehr an Genauigkeit zu wünschen übrig, indem hier in der mit *M* bezeichneten Anlage des WOLFF'schen Ganges nicht einmal Zellen ausgeführt sind.

<sup>2)</sup> WALDEYER, W., Eierstock und Ei. Leipzig 1870. pag. 112 f.

<sup>3)</sup> Jahresbericht über die Leistungen und Fortschritte in der Anatomie und Physiologie (von VIRCHOW und HIRSCH). Bericht f. 1873. Berlin 1874. p. 101.

<sup>4)</sup> REMAK, R., Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. Berlin 1855. pag. 24.

<sup>5)</sup> KÖLLIKER, A., Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 1. Aufl. Leipzig. 1861. pag. 110 f. 2. Aufl. 1. Lief. Leipzig 1876. pag. 198.

<sup>6)</sup> ROMITI, W., Die Bildung des WOLFF'schen Ganges beim Hühnchen. Centralblatt f. d. med. Wissensch. No. 31 und: Bau und Entwicklung des Eierstocks und des WOLFF'schen Ganges. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. X. Bonn 1873. pag. 202.

<sup>7)</sup> Jahresbericht etc. für 1873, a. a. O. pag. 101.

<sup>8)</sup> FOSTER, M. und BALFOUR, FR., Grundzüge der Entwicklungsgeschichte der Thiere. Deutsche Ausgabe von N. KLEINENBERG. Leipzig 1876. pag. 71 f.

<sup>9)</sup> DURSUS, E. Der Primitivstreif des Hühnchens etc. pag. 59.

<sup>10)</sup> HIS, W. Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Leipzig 1868. pag. 119.

<sup>11)</sup> KOWALEVSKY, R., Die Bildung der Urogenitalanlage bei Hühnerembryonen. Gekrönte Preisschrift. Warschau 1875. (Nach dem Berichte von HOYER

2. Bezüglich der Art der Entstehung betont die Mehrzahl die Differenzirung als Strang, während nur Wenige eine Ausstülpung des Peritonealepithels annehmen, die entweder (ROMITI<sup>1)</sup> und WALDEYER<sup>2)</sup> mit kurzem Ausstülpungsbezirk im medialen Bereiche der Hautplatten oder (KOWALEVSKY<sup>3)</sup> im Bereiche der Urwirbel, zwischen welche in frühen Stadien die Pleuroperitonealhöhle reicht, stattfinden soll.

3. Die Ausbildung des Stranges, mag dieser nun als selbstständige solide Anlage oder als sich absehnürender Strang oder Gang sich differenziren, geht stets in continuo vor sich, wobei allerdings die mehr vorderen Abschnitte sich immer früher entwickeln, als die hinteren: eine hiervon abweichende Ansicht vertritt allein HIS<sup>4)</sup>, nach der sich der W. G. in segmentweise auftretenden einzelnen Stücken anlegen und erst secundär durch Verschmelzung derselben zu einem einheitlichen Strange ausbilden soll.

Auf Grund eigener Untersuchungen schliesse ich mich den Autoren an, die den Gang aus dem Mittelblatte entstehen lassen. Indessen möchte ich hierauf kein besonderes Gewicht legen. Seit durch BALFOUR<sup>5)</sup> bei Selachiern und durch R. KOWALEVSKY<sup>6)</sup> beim Hühnchen nachgewiesen worden ist, dass die Bauchhöhle in ihrem frühesten Zustande sich nicht auf den Raum zwischen den beiden Seitenplatten beschränkt, sondern sich vielmehr auch in den Bereich der Mittel- und Urwirbelplatten ausdehnt, ist die primitive Bedeutung einer Abgrenzung dieser drei Platten hinfällig geworden: erst später, mit dem Verschlusse der Bauchhöhle im Bereiche der Urwirbel und der Mittelplatten, treten die letzteren zu den Seitenplatten in Gegensatz. Da aber die erste Anlage des WOLFF'schen Ganges erfolgt, bevor die Trennung der Urwirbel-, Mittel- und Seitenplatten abgeschlossen

---

in HOFFMANN-SCHWALBE's Jahresbericht über Anatomie und Physiologie für 1875. Leipzig 1876. pag. 448.

1) ROMITI, a. a. O. pag. 202.

2) Jahresbericht f. 1873 etc. pag. 101.

3) KOWALEVSKY, R., a. a. O.

4) HIS, W., Untersuchungen etc. Leipzig 1868. pag. 119.

5) BALFOUR, FR., [A preliminary Account of the Development of the Elasmobranch Fishes., Quarterly Journal of Mikroskop. Science. October 1874. pag. 355 f.

6) KOWALEVSKY, R., a. a. O. — Ich fand ebenfalls an jungen Stadien eine relativ sehr weite Ausdehnung der Bauchhöhle medialwärts. Auch zeigte der Theil des Mesoderms, aus dem später die Mittelplatten und der laterale Abschnitt der Urwirbelplatten werden, eine Gruppierung seiner Zellen in zwei (den Haut- und Darmfaserplatten congruente) Lamellen; eine eigentliche Spaltung resp. Fortsetzung der lichten Bauchhöhle konnte ich indessen hier nicht nachweisen.

ist, so fällt es selbstverständlich schwer, genau den Ort der Entstehung und damit den Antheil der bezüglichlichen Platten zu erkennen. Nach erfolgter Ausbildung der Mittelplatten finde ich die Anlage des Ganges im dorsalen Bereiche der Mittelplatten (als solide Wucherung der ursprünglichen dorsalen Lamelle derselben [vergl. pag. 64 Anm. 6]), zugleich in nächster Nähe von den Seitenplatten, aber nicht in directem Zusammenhange mit dem dieselben constituirenden Peritonealepithel. Zugleich konnte ich zu keiner Zeit eine Bildung durch Ausstülpung nachweisen, trete somit in Gegensatz zu ROMITI, dessen Beobachtungen übrigens bereits von SEMPER<sup>1)</sup> und BALFOUR<sup>2)</sup> in hinreichend begründeter Weise widerlegt worden sind, und zu KOWALEVSKY, der überdies meiner Ansicht nach den Ort der, zeitlich sonst richtig angegebenen, Entstehung zu weit medialwärts verlegt. Der Gang entsteht somit als solider zusammenhängender Strang<sup>3)</sup> in der nächsten Nähe der Seitenplatten resp. des Peritonealepithels, aber unabhängig von diesem; indem seine Differenzirung stetig nach hinten zu fortschreitet, verlängert er sich und verläuft nun zwischen Ektoderm und parietalem Peritoneum, ersterem zunächst dicht anliegend, bis in die Nähe der Kloake. Hierauf, noch im Verlaufe des zweiten Tages, beginnt der Strang sich successive von vorn nach hinten zu auszuhöhlen und wandelt sich so allmähig zum Canal um. Während dieser Umwandlung wachsen die neben ihm liegenden Urwirbel und die Zellenmassen der Mittelplatten beträchtlich dorsal- und lateralwärts aus und schieben sich zwischen Ektoderm und WOLFF'schen Gang ein, so dass dieser von ersterem immer mehr abgedrängt wird, während er seine Lage zum Peritoneum nicht ändert<sup>4)</sup>.

Noch bevor der WOLFF'sche Gang sich in seiner ganzen Länge ausgehöhlt hat, beginnt (beim Hühnchen am Ende des dritten Tages) die Entwicklung der Urniere mit der Ausbildung von reihenweise angeordneten, medial resp. ventral-medial neben dem WOLFF'schen Gange liegenden Urnierenanlagen, welche sich einzeln in der ganzen

1) SEMPER, Urogenitalsystem der Plagiostomen pag. 403.

2) FOSTER u. BALFOUR, Entwicklungsgeschichte pag. 81 und BALFOUR, Urogenital Organs of Vertebrates pag. 42.

3) Die von HIS betonte segmentäre Anlage konnte ich nicht bestätigen.

4) Viele Autoren sprechen von einer Wanderung des WOLFF'schen Ganges nach unten und aussen. Das ist nicht der Fall, indem die Lage des Ganges zu dem Peritoneum kaum verändert und nur durch die Ausbildung der Urwirbelmassen etc. die Entfernung von Ektoderm etc. vergrößert wird.



Ausdehnung der Leibeshöhle, von vorn beginnend und nach hinten fortschreitend, anlegen. Die erste Entstehung dieser Urnierenanlagen ist ebenfalls von den Autoren sehr verschieden angegeben worden. Während die Mehrzahl der Autoren (REMAK<sup>1)</sup>, RATHKE<sup>2)</sup>, BORNHAUPT<sup>3)</sup>, HIS<sup>4)</sup>, SERNOFF<sup>5)</sup>, FOSTER und BALFOUR<sup>6)</sup>, BALFOUR<sup>7)</sup>, EGLI<sup>8)</sup>) eine selbstständige Entstehung in dem retroperitonealen Bindegewebe neben dem WOLFF'schen Gange und eine secundäre Vereinigung mit demselben behauptet, gibt WALDEYER<sup>9)</sup> an, dass die einzelnen Canalanlagen (excl. MALPIGHI'sche Körperchen) sich umgekehrt zuerst aus dem WOLFF'schen Gange durch Ausstülpung entwickeln<sup>10)</sup>. Nach den neuesten Untersuchungen von KÖLLIKER<sup>11)</sup> am Säugethiere und am Hühnchen und von BRAUN<sup>12)</sup> an Reptilien ge-

1) REMAK, R., Entwicklung der Wirbelthiere etc. pag. 59.

2) RATHKE, H., Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Leipzig 1861. pag. 53.

3) BORNHAUPT, TH., Untersuchungen über die Entwicklung des Urogenitalsystems beim Hühnchen. Diss.-Inaug. Riga 1867. pag. 23 f.

4) HIS, W., Untersuchungen etc. 1868. pag. 166.

5) SERNOFF, D., Zur Frage über die Entwicklung der Samenröhren, der Hoden und der MÜLLER'schen Gänge. Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1874. No. 31. pag. 481 f.

6) FOSTER u. BALFOUR a. a. O. pag. 159. 160.

7) BALFOUR, FR., Urogenital organs etc. pag. 42.

8) EGLI, Th., Beiträge zur Anatomie der Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane. Diss.-Inaug. Zürich 1876. (Mir nur durch WALDEYER's Referat in den Jahresberichten f. Anat. u. Physiologie für 1876 bekannt.)

9) WALDEYER, W., Eierstock und Ei etc. pag. 118 f. Fig. 44 u. 45. — Zu bemerken ist, dass auch REMAK, nachdem er erst auf Grund seiner Untersuchungen eine selbstständige Anlage der Urnierenanlässe betont hat, später (pag. XXVII der Einleitung, Anm.) ebenfalls eine Ausstülpung derselben aus dem WOLFF'schen Gange für möglich hält.

10) In dieselbe Kategorie gehört vielleicht die eigenthümliche, mir übrigens nur nach dem Referate in den Jahresberichten bekannte Ansicht DURANTE's (Sulla struttura della macula germinativa delle uova di gallina avanti e qualche ore dopo d'incubazione. Ricerche fatte nel Laboratorio di anatomia normale della R. università di Roma. Roma pag. 59), wonach die erste Anlage des WOLFF'schen Ganges zugleich Anlage des WOLFF'schen Körpers ist, so dass sich erst später, durch Auftreten eines Spaltes, der WOLFF'sche Gang aus ihr heraus entwickelt.

11) KÖLLIKER, A., Ueber die erste Entwicklung des Säugethier-Embryo. Verhandl. der phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg. Band 9. Sitzung vom 20. Nov. 1875 und Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Aufl. 1. Hälfte. Leipzig 1876. pag. 198—202.

12) BRAUN, Ueber Entwicklung des Urogenitalsystems der einheimischen Reptilien. Verh. d. phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg. Sitzung vom

schiebt die Bildung ähnlich wie bei Selachiern und Amphibien durch primäre Wucherung von dem parietalen Peritoneum aus und in Uebereinstimmung mit den Angaben der meisten Autoren durch secundäre Vereinigung mit dem WOLFF'schen Gange; diese Wucherung erfolgt bei Säugethieren und Reptilien in Form von soliden, bei letzteren zugleich metamer angelegten, Sprossen, während für das Hühnchen eine schlauchförmige Entstehung der einzelnen Anlagen (Urnierenschläuche KÖLLIKER's) betont wird.

Nach meinen am Hühnchen gemachten Beobachtungen schliesse ich mich im Wesentlichen an KÖLLIKER und BRAUN an und kann, sowohl was die von REMAK bis auf BALFOUR, als was namentlich die von WALDEYER vertretenen Ansichten anlangt, nur betonen, dass diesen Untersuchern die ersten Entwicklungsvorgänge bei Bildung der Urniere entgangen sind<sup>1)</sup>. Die von dem parietalen Peritoneum ausgehenden Sprossen sind von einer Deutlichkeit, dass es Wunder nimmt, dass sie nicht schon längst gesehen wurden; sie finden sich in reihenweiser Anordnung als solide Urnierenstränge<sup>2)</sup>, die von dem parietalen Peritoneum ventral und medial vom WOLFF'schen Gange ausgehen und sich nach ganz kurzem Verlaufe an dessen ventral-mediale resp. mediale Wand anlegen. Im hinteren Bereiche der Bauchhöhle erfolgt ihre Ausbildung und Anlagerung an den WOLFF'schen Gang, wie ich mit KÖLLIKER finde, noch bevor dieser ausge-

---

9. Juni 1877 und die schon früher gemachten Mittheilungen SEMPER's über diese Untersuchungen (Urogenitalsystem etc. pag. 414 f.).

<sup>1)</sup> Bezüglich der Angaben WALDEYER's schliesse ich mich im Wesentlichen der Kritik SEMPER's (a. a. O. pag. 414) an. Das Alter der untersuchten Embryonen, sowie die hohe Entwicklung der Urnierenanälchen und der MALPIGHI'schen Körperchen auf den zum Belege dienenden Abbildungen beweist genugsam, dass WALDEYER hier gar nicht die ersten Stadien der Entwicklung der Urniere vor sich gehabt hat. Eine Combination der einzelnen Schnitte einer zusammenhängenden Serie, die WALDEYER gewiss vor diesem Irrthum bewahrt haben würde, scheint unterblieben zu sein.

<sup>2)</sup> Hierin weiche ich von KÖLLIKER ab, der beim Hühnchen, und zwar nur an feinen Schnitten, am besten Osmiumpräparaten, mit der Bauchhöhle communicirende Schläuche fand. Es liegt mir fern, an der Richtigkeit dieser Angabe zu zweifeln, indessen finde ich gerade auf der zum Belege dienenden Abbildung Fig. 125 in der feineren Anordnung der Zellen, die medial den Peritonealcanal in einer doppelten Lage begrenzen und hier zugleich mit einer ganz scharfen Kante vorspringen, sowie in der Gestalt des Canals selbst eine Anordnung, welche die Vermuthung aufkommen lässt, dass hier (namentlich infolge der Behandlung mit Osmiumsäure) ein Kunstproduct, eine künstliche gewebliche Trennung, vorliegt.

höhlt ist; hier kann es allerdings an dickeren Schnitten oft schwer fallen, beide Anlagen zu sondern, ein Verhalten, das vielleicht für die Angaben DURANTE's und ROMITI's (vergl. auch KÖLLIKER a. a. O. p. 201) eine Erklärung gibt. Sehr bald lösen sich diese Urnierenstränge von dem parietalen Peritoneum ab und liegen nun als rundliche solide Zellenmassen retroperitoneal neben dem WOLFF'schen Gange, ein Stadium, das die Beobachtungen der meisten Autoren deckt. Die weitere Entwicklung führt unter gleichzeitiger Aushöhlung und Verlängerung zur Ausbildung von Urnierenbläschen (Segmentalblasen BRAUN's) und sförmig gekrümmten Urnierenanälchen, die mit ihren lateralen Enden mit der dorsal-medialen Wand des inzwischen in toto ausgehöhlten WOLFF'schen Ganges in Verbindung und danach offene Communication treten und zugleich an ihren medialen Abschnitten (Schenkeln) MALPIGHI'sche Körperchen und BOWMAN'sche Kapseln ausbilden. Dieses Stadium entspricht dem von WALDEYER beschriebenen. Der ganze Entwicklungsgang zeigt eine ausserordentliche Aehnlichkeit mit der Differenzirung, wie ich sie bei Salamandra fand. Wie dort betheiligte sich namentlich die dorsale Wand des medialen Schenkels an der Bildung des ursprünglich sehr hohen Epithels, das die Gefässe des Glomerulus bekleidet, während die ventrale (mediale) Wand desselben unter sehr früher Epithelabflachung zur BOWMAN'schen Kapsel wird; ganz ähnlich ferner, unter unregelmässiger Zellgruppierung erfolgt die Einmündung in den WOLFF'schen Gang. Indessen gehen diese sehr rasch verlaufenden Entwicklungsvorgänge nicht mit der Regelmässigkeit wie bei Salamandra vor sich, so dass namentlich die Aushöhlung der Stränge und ihre Verlängerung nicht in getrennter Folge, sondern nahezu gleichzeitig erfolgt. Bemerkenswerth ist ferner die sehr hohe Ausbildung der oft schon in der ersten Anlage gelappten MALPIGHI'schen Körperchen, ehe noch die Windungen des Urnierenanälchens eine grössere Ausdehnung angenommen. In dem ganzen Differenzirungsprocesse zeigt sich im Vergleiche zu Salamandra eine auffallende Verkürzung der Entwicklung und eine besondere Bevorzugung der MALPIGHI'schen Körperchen vor den übrigen Abschnitten (Windungen) der Canälchen. Inzwischen legt sich das hintere Ende des WOLFF'schen Ganges dicht an die Kloake an und tritt durch Resorption der trennenden Zellenwände mit ihr in offene Communication. Während nun die ersten primären Urnierenanlagen sich weiter ausbilden, kommt es, ganz ähnlich wie bei Salamandra, zur Differenzirung von neuen secundären etc. An-



lagen, die ebenfalls dorsal-medial resp. medial von den bereits gebildeten liegen. Bereits BORNHAUPT (a. a. O. p. 27) hat die selbstständige Entstehung derselben betont, indessen nur angeben können, dass sich die neuen Anlagen innerhalb des neben den alten gelegenen bindegewebigen Stromas entwickeln. Ich finde nun beim Hühnchen, dass diese neuen Anlagen, speciell die secundären<sup>1)</sup>, gerade so wie die primären, als solide Sprossen des Peritonealepithels entstehen. Sie steigen medial neben den primären Urnierencanälchen in nahezu senkrechter Richtung von dem parietalen Peritoneum in die Höhe, schnüren sich hierauf von ihm ab und wandeln sich successive zu grösseren Zellenmassen und schliesslich zu secundären Urnierencanälchen um. Ob dieselben sich in der ganzen Länge der Urniere ausbilden und in welcher Weise sie sich mit den primären Urnierencanälchen verbinden, habe ich leider früher nicht verfolgt und ermangele augenblicklich der für die weitere Untersuchung wünschenswerthen Stadien<sup>2)</sup>. Doch finde ich bei späteren Entwicklungsstufen im vorderen Abschnitte der Urniere bei Säugethieren auf je einem Querschnitte nur ein MALPIGHI'sches Körperchen, im hinteren hingegen mehrere, so dass ich glaube, dass auch bei diesen Amnioten ähnliche Verhältnisse sich ausbilden wie bei den Urodelen und Plagiostomen: indessen ist hier noch viel zu untersuchen. Die weitere Ausbildung der Urniere geschieht unter Vergrösserung sämtlicher Anlagen: zugleich kommt es nach den Angaben J. MÜLLER's<sup>3)</sup> und WALDEYER's<sup>4)</sup> zu einer differenten Entwicklung der Urnierencanälchen, so dass nun nach des letzteren Angabe an der Urniere ein aus engeren Canälchen bestehender »Sexualtheil« und ein aus weiteren Canälchen zusammengesetzter »Urnierentheil« sich unterscheiden lässt. Ob Beide sich mit dem Genitalabschnitt (LEYDIG'sche Drüse) und dem secretorischen Abschnitt (Niere) der niederen Wirbelthiere direct vergleichen lassen, ist erst durch eingehendere Untersuchung der Amnioturniere zu untersuchen. Die von WALDEYER (p. 139) angegebene dorsale Lage der den Sexualtheil bildenden Canälchen schliesst allerdings eine directe Homologie mit denen der Anammien aus. Zugleich wird eine Vergleichung dadurch erschwert, dass es in

<sup>1)</sup> Bezüglich der weiteren Ausbildung habe ich keine Untersuchungen gemacht.

<sup>2)</sup> Auch BORNHAUPT a. a. O. pag. 27 vermag hierüber keine sicheren Angaben zu machen.

<sup>3)</sup> MÜLLER, JOH., Bildungsgeschichte der Genitalien. Düsseldorf 1830. pag. 34.

<sup>4)</sup> WALDEYER a. a. O. pag. 140 f.

der Urniere der Amnioten niemals zur Abspaltung von Harnleitern vom WOLFF'schen Gange kommt, ein Verhalten, welches eine Uebereinstimmung mit den primitiven Verhältnissen der Urniere der Ganoiden, Coecilien, weiblichen Urodelen etc. darbietet. — Späterhin bildet sich die Urniere als Harnorgan zurück<sup>1)</sup>; ihr Genitaltheil setzt sich beim männlichen Geschlechte mit dem Hoden in Verbindung und wird hier zur Epididymis, während er bei dem weiblichen zum Epoochoron (Parovarium, ROSENMÜLLER'sches Organ) verkümmert<sup>2)</sup>: ihr Urnierentheil reducirt sich bei beiden Geschlechtern zu mehr (Vögel und Säugethiere) oder minder (Saurier) unbedeutenden Rudimenten (Paradidymis und Paroophoron)<sup>3)</sup>; dem entsprechend wird der WOLFF'sche Gang bei den Männchen Vas deferens, bei den Weibchen bildet er sich in der Regel bis auf geringe Reste (GARTNER'sche Canäle) zurück.

Am Ende des vierten oder am Anfange des fünften Brütztages beginnt die Entwicklung des MÜLLER'schen Ganges beim Hühnchen. Es gibt wenig Organe des thierischen Körpers, deren Entstehung so verschiedenartig beschrieben worden ist. In frühesten Zeiten von den meisten Autoren, später noch von THIERSCH<sup>4)</sup> und HIS<sup>5)</sup>, wurde eine Abstammung desselben von dem WOLFF'schen Gange angegeben, während sich seit J. MÜLLER<sup>6)</sup> die Mehrzahl der Untersucher für

1) Vergl. auch LEYDIG, FR., Anatomisch-histologische Untersuchungen etc. pag. 87 und Lehrbuch der Histologie. Frankfurt a. M. 1875. pag. 495, sowie DURSLEY, E., Ueber den Bau der Urnieren des Menschen und der Säugethiere. Zeitschr. f. rationelle Medicin. Bd. 23. 1865. pag. 257 f.

2) Beziehungen desselben zur Bildung des Follikel-epithels gibt neuerdings KÖLLIKER (Ueber die Entwicklung der GRAAF'schen Follikel der Säugethiere. Verh. d. phys.-med. Gesellsch. in Würzburg. Band 8. 30. Mai 1874) an; ich habe darüber keine Erfahrungen und enthalte mich deshalb jeder Kritik dieser auffallenden Beobachtungen.

3) Das Nähere bei BANKS, W. M., On the WOLFFIAN Bodies of the Fœtus and their Remains in the adult. Edinburgh 1864, WALDEYER a. a. O. pag. 140 f. und LEYDIG, FR., Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, Tübingen 1872. pag. 130 f. — Gegen die Auffassung ROTHS (Die ungestielte oder MORGAGNI'sche Hydatide. Zeitschr. f. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte von HIS und BRAUNE. Bd. II.), dass auch die ungestielte Hydatide als ein Rudiment der Urniere aufzufassen sei, spricht sich WALDEYER auch neuerdings (Ueber die sogenannte ungestielte Hydatide des Hodens. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Band XII pag. 275) aus.

4) THIERSCH, Bildungsfehler der Harn- und Geschlechtswerkzeuge eines Mannes. Illustrirte medic. Zeitung Bd. II. Jahrgang 1852. pag. 11 f.

5) HIS, W., Untersuchungen etc. 1865. pag. 167.

6) MÜLLER, J., Bildungsgeschichte der Genitalien etc. pag. 36.

eine vom WOLFF'schen Gange selbstständige Differenzirung entschieden hat. Dieselbe findet, abgesehen von den Angaben von HIS<sup>1)</sup> und HENSEN<sup>2)</sup> (die beide, der erstere vorübergehend, der letzte bleibend, eine Ausbildung aus dem Ektoderm betonten) im Bereiche des Mesoderms statt. Hier entsteht der Gang entweder als solider Strang, der sich aushöhlt und danach erst mit der Bauchhöhle in offene Communication setzt (J. MÜLLER<sup>3)</sup>, RATHKE<sup>4)</sup>, VALENTIN<sup>5)</sup>, KOBELT<sup>6)</sup>, KÖLLIKER<sup>7)</sup>), oder als solider Strang, der sich vorn in die Bauchhöhle öffnet und danach erst in seinem ganzen Bereiche zum Canale umbildet (BISCHOFF<sup>8)</sup>), oder als vordere Ausstülpung des parietalen Peritoneums, die ohne directe Beziehung zum Keimepithel trichterförmig mit blindem Ende zwischen Peritoneum und WOLFF'schen Gang nach hinten wächst (BORNHAUPT<sup>9)</sup>, GASSER<sup>10)</sup>, SERNOFF<sup>11)</sup>, EGLI<sup>12)</sup>, BRAUN<sup>13)</sup>), oder als rinnenartige und sich später zum hohlen Gang abschnürende Einstülpung des Keimepithels (WALDEYER<sup>14)</sup>, FOSTER und BALFOUR<sup>15)</sup>). Ich besitze keine eigenen Erfahrungen über die Entwicklung des MÜLLER'schen Ganges, möchte mich aber nach einer kritischen Durchsicht der einschlägigen Arbeiten und aus vergleichend-anatomischen Gründen (bezüglich deren ich auf unten verweise) sowohl für die von BISCHOFF als für die von BORNHAUPT bis auf BRAUN gemachten Angaben entscheiden. Beider Beobachtungen sind nicht so abweichend, als es auf den ersten

1) HIS, W., Beobachtungen über den Bau des Säugethier-Eierstockes etc. pag. 161.

2) HENSEN, W., Embryologische Mittheilungen etc. pag. 502.

3) MÜLLER, J., a. a. O. pag. 36.

4) RATHKE, H., Ueber die Bildung der Samenleiter, der FALLOPI'schen Trompete und der GARTNER'schen Canäle der Gebärmutter und Scheide der Wiederkäufer. MECKEL's Archiv für Anatomie und Physiologie. 1832. pag. 379.

5) VALENTIN, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Berlin 1835. pag. 388.

6) KOBELT, Der Nebeneierstock des Weibes. Heidelberg 1847. pag. 17.

7) KÖLLIKER, A., Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1861. pag. 441.

8) BISCHOFF, C. Th. W., Entwicklungsgeschichte der Säugethiere und des Menschen. Leipzig 1842. pag. 368 f.

9) BORNHAUPT, Th., a. a. O. pag. 37 f.

10) GASSER, E., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Allantois, der MÜLLER'schen Gänge und des Afters. Frankfurt a. M. 1874. pag. 44 f.

11) SERNOFF, D., a. a. O. Centralblatt No. 31. pag. 453.

12) EGLI, Th., a. a. O. (cf. WALDEYER's Referat).

13) BRAUN, a. a. O. 9. Juni 1877. pag. 3. 4.

14) WALDEYER, a. a. O. pag. 124 f.

15) FOSTER u. BALFOUR, Grundzüge der Entwicklungsgeschichte etc. p. 160 f.



Anblick erscheint. Beiden gemeinsam ist ein mehr oder minder langer hinterer solider Abschnitt, der sich je nach seiner Ausdehnung als Strang (BISCHOFF) oder als blindes Ende (BORNHAUPT etc.) repräsentirt, und eine vordere Peritonealöffnung, die je nach der als länger oder kürzer beobachteten Ausdehnung des hinteren Abschnittes als eine secundäre Aushöhlung des Stranges (BISCHOFF) oder als eine primäre Ausstülpung (BORNHAUPT etc.) aufgefasst worden ist. Ich möchte nun auf Grund dieser Beobachtungen die folgende Entstehung des MÜLLER'schen Ganges annehmen: der Gang entwickelt sich als solider Strang, jedoch entsprechend der vorn immer vorseilenden und hinten nachfolgenden ontogenetischen Gewebsdifferenzirung, zuerst nur in seinem vordersten Bereiche, höhlt sich hier sofort aus, und tritt gleichzeitig mit der Bauchhöhle in offene Communication (Ausstülpung der Autoren), während die strangförmige Differenzirung nach hinten fortschreitet (Strang, blindes Ende der Autoren); dieser strangförmigen Differenzirung folgt die Aushöhlung auf dem Fusse nach und so bildet sich, immer unter vorausgehender strangförmiger Verlängerung nach hinten und gleich darauf eintretender Aushöhlung, der MÜLLER'sche Gang in seiner ganzen Länge aus (vergl. auch p. 50 Anm. 1). Am achten Tage ist der Gang beim Hühnchen vollständig ausgebildet, endet aber noch blind im Bereiche der Kloake. Von nun an verhält sich seine Entwicklung bei beiden Geschlechtern verschieden; bei den Männchen und auf der rechten Seite bei den Weibchen tritt sehr bald eine regressive Metamorphose ein, auf der linken Seite der letzteren hingegen bildet sich der Canal mächtig aus, tritt zur Kloake in Communication und wird Oviduct. GASSER hat hierüber die genauesten Untersuchungen gemacht und tritt in Gegensatz zu BORNHAUPT und WALDEYER, der (p. 129) eine Zusammenmündung der hinteren Enden des WOLFF'schen und MÜLLER'schen Ganges beschreibt; BALFOUR schliesst sich an WALDEYER an und gibt ebenfalls eine, allerdings schnell vorübergehende Vereinigung der hinteren Enden beider Gänge an<sup>1)</sup>. Bezüglich der Verhältnisse bei Reptilien und Säugethieren, wo der MÜLLER'sche Gang beim weiblichen Geschlechte sich ebenfalls zum Oviducte (bei den meisten Säugern durch Vereinigung einerseits mit dem der Gegenseite andererseits mit dem Urnierengang zu Uterus und Vagina sowie Genitalstrang) entwickelt, beim männlichen grösstentheils verkümmert, verweise ich auf GEGENBAUR, WALDEYER, LEYDIG, GASSER und BRAUN a. a. O.

<sup>1)</sup> BALFOUR, FR., The urogenital Organs etc. pag. 44, 46.

Nach der Entstehung des MÜLLER'schen Ganges (also beim Hühnchen im Verlaufe des 4. oder am Anfange des 5. Brüttag) entwickelt sich nach den übereinstimmenden Angaben der Autoren bei sämtlichen untersuchten Amnioten die Anlage des Ureters (Nierencanal) als dorsale Ausstülpung des hinteren Endes des WOLFF'schen Ganges. Dieselbe verlängert sich nach vorn und stellt einen schliesslich dorsal von der Urniere liegenden Canal dar, der anfangs hinten in den WOLFF'schen Gang einmündet, bald (zwischen 6. und 8. Brüttag beim Hühnchen) aber sich von ihm abspaltet und hierauf selbstständig neben ihm sich in die Kloake öffnet. Während dieser Differenzirungen kommt es am vorderen Ende der Ureteranlage zur Bildung der (bleibenden) Niere, die von den Autoren in verschiedener Weise angegeben worden ist. Nach den Einigen (REMAK<sup>1)</sup>, RATHKE<sup>2)</sup>, KÖLLIKER<sup>3)</sup>, WALDEYER<sup>4)</sup>, LEYDIG<sup>5)</sup>, TOLDT<sup>6)</sup>, FOSTER und BALFOUR<sup>7)</sup>, PYE<sup>8)</sup>) entsteht der epitheliale Theil ihrer Canälchen in toto durch fortgesetzte Ausstülpung der Ureteren, nach den Andern (KUPFFER<sup>9)</sup>, BORNHAUPT<sup>10)</sup>, HIS<sup>11)</sup>, THAYSSSEN<sup>12)</sup>, RIEDEL<sup>13)</sup>, LIEBERKÜHN<sup>14)</sup>, BRAUN<sup>15)</sup>) entwickelt sie sich durch Verschmelzung zweier getrennter Anlagen, von denen die eine durch weitere Ausstülpung des Ureters geliefert wird, die andere sich

1) REMAK, R., a. a. O. pag. 121 f.

2) RATHKE, H., Entwicklungsgeschichte etc. 1861. pag. 168 f.

3) KÖLLIKER, A., Entwicklungsgeschichte etc. 1861. pag. 452 f.

4) WALDEYER, W., a. a. O. pag. 132.

5) LEYDIG, FR., Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier etc. p. 127.

6) TOLDT, C., Untersuchungen über das Wachsthum der Nieren des Menschen und der Säugethiere. Sitzungsber. d. k. Akademie d. Wissensch. zu Wien. Bd. 69. Abth. III. Wien 1874.

7) FOSTER und BALFOUR, a. a. O. pag. 102 f. — Später (Urogenital Organs etc. pag. 44) äussert sich BALFOUR weniger bestimmt.

8) PYE, W., Observations on the Development and Structure of the Kidney. Journ. of Anat. and Physiol. IX. Cambridge 1845. pag. 272 f.

9) KUPFFER, C., Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtssystems. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. I. Bonn 1865. p. 233 f.

10) BORNHAUPT, TH., a. a. O. pag. 41 f.

11) HIS, W., Untersuchungen etc. 1868. pag. 171.

12) THAYSSSEN, AD., Die Entwicklung der Nieren. Vorl. Mitth. Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1873. No. 38. pag. 593.

13) RIEDEL, B., Entwicklung der Säugethierniere. Untersuchungen aus dem anatomischen Institut zu Rostock. 1874. pag. 38 f.

14) LIEBERKÜHN, N., Ueber die Allantois und die Nieren von Säugethierembryonen. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Naturwissensch. zu Marburg. No. 1. 1. Jan. 1875.

15) BRAUN, a. a. O. pag. 4.

selbstständig nach Art der Urnierencanälchen in loco differenzirt; welche Abschnitte der Nierencanälchen von der einen, welche von der anderen Anlage sich ableiten lassen, unterliegt mannigfachen Meinungsdivergenzen<sup>1)</sup>, doch ist die Zugehörigkeit der Sammelröhren zu dem System des Ureters und die Entwicklung der gewundenen Canälchen (incl. BOWMAN'schen Kapseln) und HEXLE'schen Schleifen aus den selbstständigen Anlagen mit hinreichender Uebereinstimmung erkannt. Die Abstammung dieser Anlagen ist noch nicht aufgeheilt; die meisten Autoren behaupten eine vollständige Unabhängigkeit von der Urniere, nur RATHKE<sup>2)</sup> hat sich früher, allerdings in sehr ungenügender Weise dahin geäußert, dass es sich hierbei um eine »schleimstoffige Absonderung und Ausscheidung« der Urniere handelt. BRAUN hat neuerdings angegeben, dass die einzelnen Urnierencanälchen bei den Reptilien mit Wahrscheinlichkeit selbstständig aus einem Nierenzellenstrange entstehen, dessen Zellen insgesamt von den Peritonealzellen abzustammen scheinen. Durch diese, übrigens von BRAUN mit aller Reserve veröffentlichten und noch nicht abgeschlossenen, Beobachtungen ist SEMPER veranlasst worden, mit grosser Sicherheit für eine Abstammung der Niere vom Peritonealepithel und eine Homologie derselben mit dem hinteren Abschnitte der Selachierurniere einzutreten<sup>3)</sup>. — Weiterhin

1) Vergl. namentlich THAYSSSEN und RIEDEL a. a. O.

2) RATHKE, H., Abhandlungen zur Bildungs- und Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Thiere. 2. Th. Leipzig 1833. pag. 98.

3) SEMPER, C., Urogenitalsystem der Plagiostomen etc. pag. 425 f. Die Art und Weise der dortigen Beweisführung und Schlussfolgerung dürfte zum Mindesten Bedenken erregen. Als Belege für dieses Urtheil führe ich einige Sätze wörtlich an, wobei ich die Widerspruch enthaltenden oder unbewiesenen Worte gesperrt wiedergebe. Pag. 426: »Da nun das Blastem, aus welchem die Nierenblasen entstehen, wohl ursprünglich mit der Urniere und wahrscheinlich auch mit dem Keimepithel in Verbindung steht, und jene ferner ebenfalls segmentweise«, (?) »ziemlich genau den Körpersegmenten entsprechend, auftreten: so ist damit erwiesen, dass die bleibende Niere genau in derselben Weise entsteht, wie die Urniere, nämlich durch Verwachsen segmentaler Einsenkungen von einem Zellenlager her, das aus dem Peritonealepithel entsteht, mit einem zweiten ausführenden Abschnitte, der seinen Ursprung aus dem WOLFF'schen Gange nimmt. Damit aber ist auch der Beweis geliefert, dass die bleibende Niere der Amnioten nur der hinterste Abschnitt der Urniere sein kann, welcher gleichzeitig mit der Verspätung in seinem Auftreten auch in seinen morphologischen Beziehungen einige, den Typus nur unwesentlich modificirende Veränderungen erfahren hat.« Ferner: pag. 426 »BRAUN hat gefunden, dass ein Zellstrang, welcher mit dem Peritonealepithelin Verbindung zu stehen und nur eine verdickte Leiste



entwickelt sich die Niere zu einem ansehnlichen Organe, das nach Verkümmern der Urniere die Harnsecretion allein übernimmt.

In der Darstellung der Entwicklung der Excretionsorgane der Amnioten habe ich den zuerst entstehenden Canal im Anschluss an die gebräuchliche Terminologie als »WOLFF'schen Gang oder Urnierengang der Autoren« bezeichnet: mich jedoch nicht über seine Stellung zu dem Vornierengange resp. primären Urnierengange der Anamnioten ausgesprochen. Das kann ich jetzt thun, nachdem ich die Entwicklung des MÜLLER'schen Ganges gegeben. Bei sämtlichen in ihrer Entwicklung genauer gekannten amnionlosen Wirbelthieren begann die Entwicklung der Excretionsorgane mit der Anlage des Vornierenganges, der meist Ausführungsgang einer Vorniere ist. Mit der Entwicklung der Urnierenanälchen und mit der Einmündung derselben in den Vornierengang wurde dieser zum primären Urnierengange. Weiterhin, bei den höheren Anamnioten, ging dieser eine Sonderung in zwei Canäle ein, von denen der eine, der secundäre Urnierengang, die Beziehungen des primären zur Urniere und Vorniere beibehielt, während der andere, der MÜLLER'sche Gang, eine neue Thätigkeit, als Ausführungsgang der Genitalproducte in den höher differenzirten Fällen speciell der weiblichen) übernahm. Diese Sonderung des MÜLLER'schen Ganges erfolgte in primitiver Weise (bei weiblichen Selachiern) durch eine gleichwerthige Spaltung des hohlen primären Urnierenganges, in secundärer (bei Salamandra) durch eine solide Abschnürung von der ventralen resp. lateralen Wand desselben. Dieser letztere (auch bei männlichen Selachiern abortiv vorkommende) Bildungsmodus leitete über zu einer (allerdings nur einmal [p. 31] bei Salamandra beobachteten) mehr oder minder selbstständigen Entstehung des MÜLLER'schen Ganges in unmittelbarer Nähe des Urnierenganges. Dieser, hier nur ausnahmsweise beobachtete, Entwicklungsmodus des MÜLLER'schen Ganges ist bei den Amnioten typisch geworden: Der MÜLLER'sche Gang entwickelt sich hier selbstständig, ohne dass eine Abschnürung von einem (primären) Urnierengange nachzuweisen ist<sup>1)</sup>. Der bei den Amnioten sich

dieses letzteren zu bilden scheint« etc., pag. 427: »Ein zweiter Unterschied besteht darin, dass sich die Niere der Plagiostomen durch isolirte Einsenkung ihrer Segmentanlagen direct vom Peritonealepithel her bildet, während die Segmentalbläschen der bleibenden Amniotenniere aus einem zelligen Blastem hervorgehen, welches bei den Reptilien zuerst als verdickte Leiste des Peritonealepithels entsteht«; pag. 425 endlich wird ohne Weiteres von einer »Peritonealzellenleiste« gesprochen etc.

<sup>1)</sup> Der von WALDEYER u. BALFOUR betonten kurzen Vereinigung des hinteren

zuerst entwickelnde WOLFF'sche Gang enthält daher in sich keine Elemente mehr, aus denen der MÜLLER'sche Gang hervorgehen könnte, er ist somit dem Vornierengange resp. primären Urnierengange der Anamnioten auch nicht direct zu vergleichen, sondern kann nur mit diesem nach Abzug des MÜLLER'schen Ganges, also mit dem secundären Urnierengange homologisirt werden. Die Deutung des WOLFF'schen Ganges ist danach dahin zu formuliren, dass er vor Verbindung mit der Urniere als secundärer Vornierengang nach Vereinigung mit derselben als secundärer Urnierengang zu bezeichnen ist.

Es gilt somit für die Entwicklung der Excretionsorgane der Amnioten Folgendes:

1) Als erste Anlage des Excretionssystems bildet sich der secundäre Vornierengang (WOLFF'scher Gang der Autoren) in Gestalt eines soliden aus Theilen der Mittelplatten hervorgehenden Stranges, der sich allmählig in von vorn nach hinten fortschreitender Entwicklung zu einem vorn und hinten blind endenden Canale aushöhlt, der schliesslich sich hinten in die Kloake öffnet. Eine der Vorniere vergleichbare Bildung kommt zu keiner Zeit zur Beobachtung.

2) Sehr schnell, noch bevor der (secundäre) Vornierengang (WOLFF'scher Gang) in toto ausgehöhlt ist, folgt die Differenzirung der Urniere. Dieselbe entsteht in Gestalt von isolirten, metamer angeordneten, soliden Sprossungen des parietalen Peritoneums (Urnierenstränge), die sich sofort an den Vornierengang anlegen, sich vom Bauchfell abschnüren, sich zu Urnierenbläschen und Urnierenanälchen ausbilden und gleichzeitig in den Gang einmünden. Dadurch wird der (secundäre) Vornierengang zum secundären Urnierengange (ebenfalls WOLFF'scher Gang von den Autoren genannt). Die weitere Entwicklung der Urniere erfolgt unter höherer Differenzirung dieser (primären) Urnierenanälchen und unter

---

Endes mit dem WOLFF'schen Gange kann ich keinesfalls die principielle Bedeutung zuschreiben, die ihr BALFOUR (Urogenital Organs etc. pag. 46) vindicirt; sie dürfte wohl nur eine secundäre Bedeutung (wie der Genitalstrang der höheren Säuger) haben. Uebrigens ist sie auch von GASSER, der die bezüglichen Verhältnisse sonst sehr genau beobachtet hat, nicht gesehen worden. — Die SEMPER'sche Annahme (pag. 411) einer ursprünglichen Verbindungsstelle zwischen MÜLLER'schem und WOLFF'schem Gang am Vorderende der Urniere ist lediglich ein theoretisches Postulat ohne empirischen Untergrund und entzieht sich deshalb einer Discussion.

Entstehung von neuen (secundären, tertiären etc.) Canälchen: für die secundären ist ebenfalls eine Abschnürung vom parietalen Peritoneum nachweisbar; weiterhin fehlen die Beobachtungen. Eine Abspaltung von besonderen Harnleitern vom Urnierengange erfolgt nicht, die Urniere wahr allenthalben in ihren Beziehungen zum Ausführungsgange ihr ursprüngliches gleichmässiges Verhalten; indessen differenziren sich ihre Canälchen in verschiedener Weise, was Anlass gegeben hat, einen Genital- und Urnierentheil zu unterscheiden. Schliesslich geht die Urniere zum grössten Theile in mehr oder minder vollkommene Rückbildung: nur beim männlichen Geschlechte gewinnt ihr Genitaltheil und ihr Ausführungsgang eine grössere Bedeutung als Nebenhoden und Samenleiter.

3) Weiterhin entwickelt sich neben dem secundären Urnierengange (WOLFF'schen Gange), aber selbstständig von ihm, der MÜLLER'sche Gang als solide, jedoch sofort darauf sich aushöhlende Anlage, die successive von vorn nach hinten sich fortsetzt und der in Folge der am frühesten erfolgten Aushöhlung seines vorderen Endes (peritoneale Ausstülpung der Autoren) mit der Bauchhöhle gleich von Anfang an communicirt; das hintere Ende mündet erst später und auch nicht immer in die Kloake. Beim männlichen Geschlechte bleibt der Gang bedeutungslos und bildet sich mehr oder minder zurück, beim weiblichen wird er Oviduct und erreicht namentlich bei den Säugethieren (excl. Monotremen) durch Verbindung mit dem der Gegenseite sowie z. Th. mit dem secundären Urnierengange eine besondere Differenzirung (Uterus, Vagina -- Genitalstrang).

4) Als Ersatz für die vergängliche Urniere entwickelt sich die bleibende Niere höchst wahrscheinlich durch Vereinigung zweier Anlagen, von denen die eine System des Ureters und der Sammelröhren) aus dem Ende des Urnierenganges sich ausstülpt, die andere (System der gewundenen Canälchen und HENLE'schen Schleifen) sich selbstständig in dem dorsal von der Urniere gelegenen Stroma entwickelt, aber mit Wahrscheinlichkeit wie die Urnierencanälchen von dem Peritonealepithel ableitbar ist.

Die Geschlechtsorgane entstehen selbstständig vom Excretions-system, gehen aber secundär die angegebenen Beziehungen zu diesem ein. Abdominalporen fehlen oder finden sich nur noch in Rudimenten (Crocodile), ohne irgend welche Bedeutung für die Ausfuhr der Genitalproducte zu haben.



### III. Theil.

#### Vergleichende Zusammenstellung.

Nach den im 1. und 2. Theile angeführten Thatsachen beginnt die Entwicklung des Excretionssystems der kranioten Wirbelthiere, soweit die Ontogenie derselben bekannt ist, mit der Ausbildung eines paarigen Ganges, des Vornierenganges<sup>1)</sup>, der bei den Einen (Cyclostomen, meiste Teleostier, Chondrostei<sup>2)</sup>, Amphibien) vorn mit einem drüsigen Organe, der Vorniere, anfängt, während dasselbe bei den Anderen (einzelne Teleostier, Selachier, Amnioten) nicht zur Entwicklung gelangt. Wo die Vorniere vorhanden ist, kann sie sich weiter zum functionellen Harnorgan differenziren und im erwachsenen Zustande persistiren (Kopfniere der meisten Teleostier und der Chondrostier), oder sie bildet sich nach einer verschiedengradig erlangten Ausbildung wieder zurück und kann dann bei erwachsenen Thieren in grösseren (Cyclostomen) oder kleineren (Amphibien) Rudimenten restiren oder vollständig verschwunden sein (Amphibien). Der Vornierengang dagegen erhält sich in seinem allergrössten Theile bei sämmtlichen Kranioten und geht weitere wichtige Umbildungen und Beziehungen zu anderen Organen ein.

An dieses primitivste System der Excretionsorgane schliesst sich in der Regel (mit Ausnahme einiger Teleostier) nach einem längeren oder kürzeren Zeitintervalle ein zweites Harnsystem, das der Urnieren, an. Dieselbe entwickelt sich in Gestalt von separaten, meist<sup>3)</sup> metamer angeordneten Anlagen, die sich hierauf mit dem Vornierengange verbinden, wodurch dieser zum primären Urnierengange wird. Diese Urnieren, die bei den verschiedenen Abtheilungen der Kranioten eine sehr mannigfache Ausbildung erlangt, bleibt entweder lediglich als bleibendes Harnorgan bestehen (Cyclostomen, Teleostier<sup>4)</sup>,

1) Bei den Amnioten ist diese Bezeichnung zu modificiren; vergl. pag. 75. und die weiter unten folgende Ausführung.

2) Vielleicht auch bei den übrigen Ganoiden, doch ist die Entwicklung derselben nicht bekannt.

3) Ausgenommen Salamandra, wahrscheinlich auch die anderen Urodelen und vielleicht auch die Anuren.

4) Bei einzelnen Teleostiern sind abortive Beziehungen der Urnieren zu den Genitalien nicht ohne Weiteres auszuschliessen, doch ist bei dem Mangel jeglicher ontogenetischen Untersuchungen darüber weder für noch wider Sicheres zu berichten.

Ganoiden; wahrscheinlich Dipnoi, Laemargus) oder sie geht durch Verbindung eines (meist des vorderen Abschnittes mit den männlichen Genitalien neue Beziehungen als Nebenhoden ein (meiste Selachier, Amphibien, Amnioten); im letzteren Falle persistiren die übrigen Abschnitte als bleibendes Harnorgan (Selachier, Amphibien) oder sie bilden sich zu spärlichen Rudimenten zurück (Amnioten). Der primäre Urnierengang persistirt entweder unverändert (Cyclostomen, viele Teleostier, Laemargus) oder es vollzieht sich an ihm eine weitere Sonderung in neue Gänge (übrige Kranioten). Diese Sonderung ist eine zweifache: sie führt einerseits zur Abspaltung von Harnleitern für den hinteren Abschnitt der Urniere, andererseits zur Entstehung des MÜLLER'schen Ganges und des secundären Urnierenganges (LEYDIG'schen Ganges SEMPER's). Die Abspaltung von Harnleitern für den hinteren Abschnitt der Urniere vom Urnierengange bedingt eine höhere Differenzirung der Urniere in einen vorderen und hinteren Abschnitt (LEYDIG'sche Drüse und Niere SEMPER's), hat aber wegen ihres beschränkten Vorkommens (bei vereinzelt Teleostiern, bei den Selachiern, bei vielen Urodelenmännchen) für die allgemeinen Beziehungen des Urogenitalsystems keine weitere Bedeutung. Die Sonderung des primären Urnierenganges, eigentlich des Vornierenganges, in MÜLLER'schen Gang und secundären Urnierengang hingegen ist wegen der grösseren Verbreitung (bei den Selachiern ausser Laemargus, den Ganoiden, den Dipnoi, den Amphibien und den Amnioten) und wegen der Einleitung neuer Beziehungen des Excretionssystems zu den Genitalorganen von wesentlichem Gewichte. Es ist das Verdienst GEGENBAUR's, zuerst diese Sonderung vergleichend-anatomisch begründet zu haben<sup>1)</sup>; später

<sup>1)</sup> Vergleiche GEGENBAUR, Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 1870. pag. 863 u. 864. SEMPER (Urogenitalsystem etc. 1875 pag. 405 u. 406) zweifelt die Bedeutung der Darstellung GEGENBAUR's an und spricht in einer heftigen Polemik die Ansicht aus, dass der Erklärung GEGENBAUR's bisher (bevor von SEMPER die Spaltung des primären Urnierenganges bei Haien ontogenetisch festgestellt worden) alle Thatsachen entgegengestanden hätten und dass diesen damit im Interesse einer subjectiven Auffassung Gewalt angethan worden sei. »Nach den bis jetzt vorliegenden« (cf. pag. 406), »zur Geltung gekommenen Beobachtungen haben Eileiter und Samenleiter der Amnioten nichts miteinander zu thun; sie trotzdem durch die miteinander zeitlebens mehr oder minder weit verbundenen Eileiter und Samenleiter der Amphibien erklären und zwar ohne Ausfüllung der vorhandenen Lücken durch Beobachtungen erklären wollen, zeugt wohl von genialer Vorahnung des wirklich Richtigen, nicht aber von ruhig bewusstem Fortschreiten auf klar und scharf umgrenzter Bahn. Wunder neh-

wurde sie für die Selachier von SEMPER, für die Amphibien von SPENGLER und mir durch die ontogenetische Untersuchung bestätigt. Diese Sonderung bleibt entweder abortiv (männliche Selachier) oder sie beschränkt sich auf den vorderen (resp. mittleren) Abschnitt des

men. kann es dann freilich nicht, wenn trotz einzelner richtiger, aber nur instinctiv erfasster Ausblicke doch der klare Einblick verhindert und durch die mannigfachsten Unklarheiten, welche nicht genügendes Argumentenmaterial nothwendig herbeiführen muss, verschleiert wird. — Jetzt indessen liegt die Sache anders. Nun durch mich zuerst der wirkliche Entwicklungsvorgang der ausführenden Geschlechtsanäle bei Plagiostomen endgültig erkannt worden ist etc.

Es handelt sich also hier wesentlich um einen Prioritätsstreit und um einen persönlichen Ausfall, auf den einzugehen hier nicht der Ort ist. Nur einige sachliche Klarlegungen seien gestattet. Als GEGENBAUR 5 Jahre vor SEMPER seine Theorie aufstellte, war allerdings noch keine Ontogenie des MÜLLER'schen Ganges der Haie bekannt, aber es lag ein reiches vergleichend-anatomisches Material vor, das ganz zerstreut zwar dennoch alle zu einem beweiskräftigen Schlusse nöthigen Entwicklungsstadien darbot. Von der Persistenz des primären Urnierenganges bei Cyclostomen und Teleostiern und von der in mannigfachster Weise fortgeschrittenen partiellen Spaltung desselben bei Ganoïden und Amphibien (nach den Angaben LEYDIG's und WITICH's) bis zu der mehr oder minder vollkommenen Sonderung in zwei Gänge bei Amphibien und Amnioten existirte eine, bisher nur noch nicht erkannte, thatsächliche vergleichend-anatomische Reihe, die in Bezug auf Vollständigkeit sich wenig von der später von SEMPER gefundenen ontogenetischen Reihe bei *Acanthias* oder *Mustelus* unterschied. Diese vergleichend-anatomische Reihe zusammenzustellen und methodisch zu verbinden, war allerdings die That eines nicht inferioren Geistes, — hier aber von subjectiver Auffassung, durch welche den Thatsachen Gewalt angethan werde, von Vorahnen und Mangel an ruhig bewusstem Fortschreiten auf klar und scharf umgrenzter Bahn, von nur instinctiv erfassten Ausblicken, von Unklarheit etc. zu sprechen, zeugt wenig von gerechter Beurtheilung.

Die Kenntniss der morphologischen Thatsachen gipfelt in der phylogenetischen Erkenntniss derselben; den Weg zu derselben eröffnen die vergleichend-anatomische und die ontogenetische Methode, erstere vorwiegend Methode des combinirenden Urtheils, letztere vorwiegend Methode der Beobachtung. Beide dürfen sich nicht ausschliessen, sondern müssen sich vereinen und ergänzen. GEGENBAUR ist nun für den vorliegenden Fall von der vergleichend-anatomischen, SEMPER von der ontogenetischen Methode ausgegangen. GEGENBAUR's damals aufgestellte Theorie besteht noch jetzt zu Recht in ihrem ganzen Umfange und in ihrer vollen Klarheit, SEMPER hingegen kam auf Grund seiner ontogenetischen Untersuchungen zu Ansichten über die Bildung des MÜLLER'schen Ganges und des Samenleiters, die er innerhalb elf Monaten (während der Veröffentlichung von 4 darauf bezüglichen vorläufigen Mittheilungen und einer grösseren Abhandlung) zweimal, das eine Mal (Centralblatt 1874 pag. 818) als »entchieden falsch«, das andere Mal (Centralblatt 1875 pag. 465) als »gänzlich falsch,« widerrufen hat, um schliesslich die Gleichheit oder Aehnlichkeit seiner neuesten Ansicht mit der von GEGENBAUR



primären Urnierenganges (Ganoiden) oder sie vollzieht sich in der ganzen Ausdehnung desselben (weibliche Selachier, Dipnoi, Amphibien, Amnioten)<sup>1)</sup>. Im letzteren Falle ist der Bildungsmodus ein sehr verschiedener: entweder geschieht die Bildung des MÜLLER'schen Ganges und des secundären Urnierenganges durch mehr oder minder gleichwerthige Spaltung des primären Urnierenganges (Selachier), oder der MÜLLER'sche Gang bildet sich durch solide Abschnürung von der Wand des primären Ganges und höhlt sich erst später aus (Salamandra)<sup>2)</sup>, oder er entwickelt sich gleich daneben, aber in selbstständiger Differenzirung (Amnioten)<sup>3)</sup>. Die functionelle Bedeutung beider Gänge geht dahin, dass der secundäre Urnierengang die Beziehungen des primären zur Urniere übernimmt, der MÜLLER'sche Gang Ausführungsgang für die Genitalproducte wird. In erster Ausbildung (bei Ganoiden, wahrscheinlich auch Dipnoi) führt er in gleicher Weise Samen wie Eier aus, in weiterer Differenzirung des Urogenitalsystems (bei Selachiern, Amphibien und Amnioten) entwickelt er sich lediglich zum Oviducte, während durch die oben angegebene Verbindung der Urniere mit den Hoden der secundäre Urnierengang zugleich die Function eines Vas deferens übernimmt.

Bei den Amnioten kommt es, als Ersatz für die vergängliche Urniere derselben, zur Ausbildung eines dritten Harnsystems, das

---

vertretenen zuzugeben. Und danach spricht SEMPER GEGENBAUR »das ruhig bewusste Fortschreiten auf klar und scharf umgrenzter Bahn« ab! —

Schliesslich, wie füllt SEMPER die vermeintlich von GEGENBAUR gelassene Lücke zwischen den bezüglichen Verhältnissen bei Amnioten und Anamnioten aus, wie erklärt er die »verschiedenen scheinbar einander widerstreitenden Angaben«? — »Durch die Thatsache« (der selbstständigen Entstehung des WOLFF'schen Ganges bei den Reptilien) »im Verein mit der Annahme, dass wirklich am Vorderende des WOLFF'schen Ganges der MÜLLER'sche direct aus diesem entstehe«, — einer Annahme, der alle bekannten Thatsachen entgegenstehen.

1) Von den fraglichen Verhältnissen der Teleostier sehe ich hier ab.

2) Ob die Bildung auch bei den anderen Amphibien in derselben Weise erfolgt, ist unbekannt. SPENGLER spricht in seiner kurzen vorläufigen Mittheilung von einer Spaltung bei Tritonenlarven nach Art der Haientwicklung; da aber bei diesen sowohl solide Abschnürung als gleichwerthige Spaltung vorkommt, ist ungewiss, welchen speciellen Bildungsmodus SPENGLER meint.

3) Bei den Amnioten ist das Bildungsmaterial der beiden Gänge vom Anfang der ontogenetischen Entstehung an bereits gesondert; es ist daher der zuerst entstandene Gang (WOLFF'scher Gang der Autoren) dem Vornierengang der Anamnia nicht direct homolog, sondern entspricht ihm erst nach Abzug des Bildungsmaterials für den MÜLLER'schen Gang. Er ist deshalb als secundärer Vornierengang und nach der Verbindung mit der Urniere gleich als secundärer Urnierengang aufzufassen. Vergl. pag. 75 und 76.

durch die Niere und den Ausführungsgang derselben, den Nierengang oder Ureter, repräsentirt wird. Dieses Harnsystem entwickelt sich höchst wahrscheinlich durch secundäre Verschmelzung von zwei ursprünglich getrennten Anlagen, von denen die eine (Nierengang und Sammelröhren) sich aus dem Ende des secundären Urnierenganges ausstülpt, während die andere distal oder dorsal von der Urniere (wahrscheinlich als Abkömmling des Peritoneum's) entsteht.

Die Genitalorgane, deren speciellere Anordnung hier nicht besprochen wird, entwickeln sich ursprünglich allenthalben getrennt von dem Excretionssysteme<sup>1)</sup>. Mit ihrer weiteren Ausbildung bleiben sie entweder ausser Beziehung zu diesem (Cyclostomen, Teleostier<sup>2)</sup>, wahrscheinlich Laemargus)<sup>3)</sup> und entleeren ihre Producte durch Pori abdominales, oder Samen und Eier werden von den MÜLLER'schen Gängen aufgenommen (Ganoiden und wahrscheinlich Dipnoi), oder durch Differenzirung specieller Verbindungen der Hoden mit der Urniere leitet diese nebst ihrem Ausführungsgange (dem secundären Urnierengange) den Samen aus, während der MÜLLER'sche Gang sich auf die Ausführung der Eier beschränkt (Selachier ausser Laemargus, Amphibien, Amnioten).

Dies die allgemeinen Grundzüge einer vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Excretionssystems der kraniioten Vertebraten, soweit fremde und eigene Untersuchungen dieselbe an die Hand geben.

Nach dieser vergleichenden Entwicklung wird zu entscheiden sein, wie hoch oder niedrig die Excretionsorgane der einzelnen Abtheilungen ausgebildet sind. Diejenigen Vertebraten werden die niedrigste Stufe im allgemeinen Organisationsplane des Excretionssystems<sup>4)</sup> einnehmen, bei denen lediglich ein Vornierensystem zur

<sup>1)</sup> Dies ist für die Anamnia sicher erwiesen; bezüglich der Amnioten bestehen noch vereinzelt davon abweichende Auffassungen, die indessen durch anderseitige gewichtige Beobachtungen viel von ihrem früher mehr anerkannten Werthe eingeüsst haben und mit der weiteren Aufklärung der einschlägigen Verhältnisse wahrscheinlich ganz fallen werden.

<sup>2)</sup> Wie ich schon oben betont, bestehen vielleicht bei den meisten Teleostiern sehr primitive Beziehungen zu dem Excretionssystem, über deren Realität indessen erst nach der ontogenetischen Untersuchung geurtheilt werden darf (vergl. auch GEGENBAUR, Grundriss etc. pag. 614 und BALFOUR, Urogenital Organs etc. pag. 36).

<sup>3)</sup> Auch bei Laemargus ist noch festzustellen, ob die Genitalproducte nur durch die Abdominalporen, oder ob sie nicht auch durch den primären Urnierengang entleert werden können.

<sup>4)</sup> Es bedarf wohl kaum der besonderen Betonung, dass es mir zunächst ganz fern liegt, aus dieser Uebersicht über die Excretionsorgane weitere Schlüsse

Ausbildung gelangt (einzelne Teleostier, falls die noch zu gebende Ontogenie derselben nicht eine [abortive] Ausbildung des Urnierensystems nachweist); eine höhere kommt denen zu, bei welchen auf das Vornierensystem das der Urniere folgt (übrige Anamnioten); die höchste endlich bieten diejenigen dar, bei welchen sich an die Differenzirung des Vornierensystems und Urnierensystems die der Niere anschliesst (Amnioten). Jedes einzelne System ist wiederum den verschiedengradigsten einseitigen Differenzirungen unterworfen, und nach diesen werden sich weiterhin höhere oder niedrigere Grade der Entwicklung innerhalb der drei Hauptstufen der morphologischen Ausbildung ergeben. Es kann sogar vorkommen, dass das Vornierensystem allein z. B. eine Höhe der einseitigen Ausbildung erreicht (Teleostier), die es leistungsfähiger macht als die auf mehr abortivem Stadium verbliebenen gemeinsam vorhandenen Vornieren- und Urnierenbildungen (Myxinoiden). Damit ist eine höhere funktionelle (physiologische) Differenzirung der ersteren gegenüber den letzteren gegeben; — die morphologische Stellung kann dadurch nicht alterirt werden.

Hiermit möchte ich indessen die vorliegenden Untersuchungen nicht abschliessen, ohne vorher noch einige vergleichende und kritische Erörterungen hinzugefügt zu haben, zu denen ich einerseits durch die grosse Mannigfaltigkeit des Entwicklungsmodus der einzelnen Abschnitte des Excretionssystems, andererseits durch die verschiedenen Differenzen zwischen den neuerdings von Anderen (namentlich SEMPER und BALFOUR) vertretenen Auffassungen und der meinigen veranlasst werde. Diese Mannigfaltigkeit der Entwicklung zu erklären und meine Auffassung zu begründen, ist der Zweck der folgenden Ausführungen, die ich mit der Besprechung des Systems der Vorniere und des Vornierenganges beginne.

## I. Vornierensystem. Vorniere und Vornierengang (resp. WOLFF'scher Gang).

Bekanntlich hat W. MÜLLER am Schlusse seiner Untersuchungen über das Urogenitalsystem der Cyclostomen<sup>1)</sup> den Satz aufgestellt: »Es verhält sich bei den Petromyzonten die Urniere ähnlich zur Vorniere auf die Gesamtorganisation der bezüglichen Thiere zu machen oder gar darauf hin eine neue Systematik der Vertebraten zu begründen.

<sup>1)</sup> MÜLLER, W., Ueber das Urogenitalsystem etc. 1875. pag. 36.



niere wie bei den Amnioten die Niere zur Urniere; dies gilt aber für alle amnionlosen Kranioten, wie ich in einer umfassenderen Arbeit nachweisen werde.« Dieser Satz gibt SEMPER Anlass zu einer sehr scharfen und absprechenden Kritik<sup>1)</sup>. Ich hingegen mache die in ihm enthaltene Auffassung des Excretionssystems der Vertebraten, allerdings mit einigen Modificationen, zu der meinigen. SEMPER's Kritik gipfelt etwa in folgenden Punkten: 1) Die MÜLLER'sche »Vorniere« fehlt bei manchen Anamnien, z. B. bei den Plagiostomen. 2) Vielleicht will MÜLLER bei diesen den primären Urnierengang (Vornierengang) als Vorniere aufgefasst wissen<sup>2)</sup>, — dieser kommt aber hier nie zur Function, da bei den Plagiostomen die Segmentalgänge (Urnierenanlagen) lange vor der Einmündung des Ganges in die Kloake auftreten. 3) SEMPER habe nachgewiesen, dass die Urniere der Anamnien die Homologa sowohl der Urniere als bleibenden Niere der Amnioten in sich enthalte; darum sei die von MÜLLER angeführte Parallele falsch. 4) Selbst da, wo die »Vorniere« vorkomme, könne sie nicht als Nierenbildung aufgefasst werden, denn »nach dem jetzt bekannten Typus in der Entwicklung der Urniere, wie der bleibenden Niere muss daran festgehalten werden, dass als Niere bei den Wirbelthieren nur ein Organ zu bezeichnen sei, das aus der Verwachsung von isolirten Segmentorganen (Urnierenanälchen) mit einem früher vorhandenen Ausführungsgange entstehe und in welchen durch Einwucherung eines Gefässknäuels in den Grund des primären Segmentalganges (oder der Segmentalblase) ein MALPIGHI'sches Körperchen gebildet werde.« Von allem diesen sei weder bei der »Urniere« noch dem Urnierengange (Vornierengange) eine Rede. Einerseits sei die Entstehung derselben eine ganz andere, als die der Urniere, und namentlich bezeichne der Trichter des Urnierenganges der Selachier nicht eine ursprüngliche Einstülpungsstelle aus der Bauchhöhle, sondern eine Durchbruchstelle eines ursprünglich geschlossenen Canals in dieselbe; andererseits sei das sogenannte MALPIGHI'sche Körperchen der Vorniere der Amphibien sicherlich kein solches, sondern erinnere in seiner Structur durchaus an die Nebennieren der Plagiostomen, — wie auch (p. 429) die von GÖTTE versuchte Deutung des vorderen Abschnittes der Leibeshöhle bei den Amphibien, in der ein Glomerulus vorhanden sein und in die sich

<sup>1)</sup> SEMPER, C., Das Urogenitalsystem der Plagiostomen pag. 439 f.

<sup>2)</sup> Hier wird W. MÜLLER eine Ansicht, allerdings zunächst noch mit »vielleicht« untergeschoben, die er meines Wissens nirgends ausgesprochen oder angedeutet hat.

die MÜLLER'sche Vorniere öffnen solle, als »Harncanalkapsel«, als recht gezwungen bezeichnet wird. Auch bei den Teleostiern scheine SEMPER der Beweis nicht erbracht zu sein, dass ein MALPIGHI'sches Körperchen der Vorniere existire, er müsse vielmehr »nach allerdings flüchtiger Untersuchung« glauben, dass es sich auch hier um eine Nebenniere handle (p. 445). 5) »Es spricht endlich gegen die W. MÜLLER'sche Auffassung des primären Urnierenganges als wirklicher Vorniere<sup>1)</sup> die bei den Plagiostomen völlig sicher gestellte Umwandlung desselben in MÜLLER'schen und WOLFF'schen (oder LEYDIG'schen) Gang. Wollte man MÜLLER's Deutung zu Liebe den Urnierengang der Anamnia als ein verschwindendes Organ, als Vorniere ansehen, so müsste vor Allem erst der Nachweis eines selbstständigen und späteren Auftretens des Eileiters und des Samenleiters — oder eines MÜLLER'schen und WOLFF'schen Ganges — geliefert werden. Dies zu thun, dürfte W. MÜLLER schwer werden gegenüber dem von mir gelieferten Beweis der Entstehung beider Canäle aus dem primären Urnierengang heraus« (p. 441). — SEMPER hält danach die Aufstellung einer Vorniere bei den Anamnia für unberechtigt und bezeichnet dies Organ, »dessen physiologische Bedeutung sicherlich nicht die einer Niere ist«, als MÜLLER'sches Knäuel.

Auf diese Gründe habe ich in Kürze Folgendes zu erwidern. Ad 1) W. MÜLLER hat allerdings geirrt, wenn er eine Vorniere ohne Weiteres allen Anamnienzuschreibt; sie fehlt, wie ich SEMPER beipflichte, den untersuchten Plagiostomen, ausserdem einzelnen Teleostiern und vielleicht auch den Dipnoi. Dieser Mangel bei einzelnen Abtheilungen beweist aber jedenfalls nichts gegen die Existenzberechtigung dieser »Vorniere«. Dass z. B. bei einigen Teleostiern ein Homologon der Urnieren fehlt, wird sicherlich nicht zum Beweise gegen die Realität der Urnieren bei den Wirbelthieren überhaupt erhoben werden können. Ad 2) Dass der Vornierengang der Plagiostomen vor dem Auftreten der Urnieren derselben nicht zur Function kommt, spricht nur für die verkürzte Entwicklung bei dieser Abtheilung, nicht aber gegen seine Functionsfähigkeit überhaupt, — wie man z. B. aus dem Umstande, dass die Kiemen bei den Amnioten nur abortiv angelegt werden, niemals gegen die functionelle Realität der Kiemen überhaupt schliessen wird. Ausserdem aber kommt die Vorniere und der Vornierengang bei anderen Anamnioten sehr wohl zur Function,

<sup>1)</sup> Die SEMPER'sche Vermuthung über eine eventuelle Ansicht MÜLLER's ist hier fait accompli und figurirt als »MÜLLER'sche Auffassung«!

entweder (bei den Cyclostomen und Amphibien) während eines längeren Abschnittes der Larvenzeit, also gerade wie die Urniere bei den Amnioten, oder (bei den meisten Teleostiern und bei den Chondrostei) auch während des ganzen Lebens und, was ich besonders hervorheben möchte, bei einigen (Pectorales pediculati, Pterois, meiste Gymnodonten, Sclerodermi) sogar als ausschliessliche Nierenbildung<sup>1)</sup>. Dieses Verhalten dürfte genügen, um die Berechtigung der Aufstellung eines eventuell auch functionsfähigen Vornieren-systems zu beweisen. Ad 3) Der hier enthaltene Grund involviret die Hypothese SEMPER's (und BALFOUR's), dass die Urniere der Anamnioten der Urniere und Niere der Amnioten entspreche; eine Hypothese kann aber nicht zum Gegenbeweise verworfen werden. SEMPER erhebt seine Hypothese allerdings zur Theorie, indessen werde ich weiter unten (sub III. Niere) den Nachweis versuchen, dass die Niere der Amnioten eine neue, der Urniere der Anamnioten nicht homologe Bildung ist. Ad 4) SEMPER stellt hier eine Definition der Nierenbildungen auf, die allerdings auf die Vorniere nicht passt. Diese Definition erschöpft indessen keinesfalls das wahre Wesen der Nierenbildungen, sondern ist nichts weiter als ein ganz subjectives Schema, das sich SEMPER von Urniere und Niere macht, — und dem sich nicht einmal die zweifellose Urniere der Urodelen, speciell der *Salamandra maculata*, fügt<sup>2)</sup>. Es ist sehr erklärlich, dass SEMPER von den Plagiostomen ausgehend zu diesem Nierenbegriffe gelangte; der Mangel einer Vorniere und die regelmässige Anordnung der

<sup>1)</sup> SEMPER kennt die letzterwähnte Thatsache, die er aber pag. 444 (ob mit Grund?) zu bezweifeln scheint. Uebrigens deutet er die Kopfniere, falls ich ihn recht verstehe als stark entwickeltes oder persistirendes MÜLLER'sches Knäuel (pag. 450). Danach würden diese Teleostierabtheilungen mit *Amphioxus* allein die Eigenschaft theilen, gar keine Nieren zu besitzen, während ihre nächsten Verwandten durch sehr ansehnliche Nierenbildungen ausgezeichnet sind!

<sup>2)</sup> SEMPER führt selbst (pag. 437) an: »Es fragt sich ob die Einsenkungen (des Peritoneums, aus denen sich die Urnierencanälchen entwickeln) segmentweise auftreten, also wirklich Anfänge echter Segmentalorgane sind; doch zweifle ich nicht daran, dass dem so sei, oder dass die etwa vorkommenden Abweichungen noch einmal befriedigend aufgeklärt werden mögen, weil sonst von einer Homologie zwischen Niere der Amphibien und derjenigen der Plagiostomen und Amnioten gar nicht die Rede sein könnte«. Nun ist allerdings inzwischen (bei *Salamandra*) gefunden worden, dass die Urnierencanälchen in ganz unregelmässigen Zahlenverhältnissen sich anlegen und damit im SEMPER'schen Sinne — falls nicht noch eine befriedigende Aufklärung dafür gefunden werden kann — nachgewiesen, dass von einer Homologie zwischen Amphibien- und Selachierniere keine Rede sein kann.



früh entstehenden Urniere sind wohl geeignet, Zweifel an der Bedeutung der ersteren hervorzurufen. Eine eingehende Untersuchung der Entwicklung des Vornierensystems der Amphibien, Teleostier und Cyclostomen hingegen kann über diese bei gewissen Stadien ganz hervorragende Nierenbildung nicht unklar lassen. Ich sehe danach keinen Grund, von dem bisher gebräuchlichen Nierenbegriffe abzugehen, und erblicke in der Vorniere eine Bildung, die allerdings im Einzelnen von Urniere sowohl wie von Niere mannigfach abweicht, die aber bei den meisten Anamnioten kürzer oder länger als einziges Harnorgan fungirt und sich, soweit sie genauer bekannt ist, aus den Hauptbestandtheilen der Nieren, aus gewundenen Harncanälchen und MALPIGHI'schen Körperchen, zusammensetzt. Das, was die früheren Autoren (und ich mit ihnen) als MALPIGHI'sches Körperchen bezeichnen, erkennt SEMPER nicht als solches an und deutet es (bei den Teleostiern auf Grund von »allerdings flüchtiger Untersuchung«) als Nebenniere. Ich gebe zu, dass die Lage dieses MALPIGHI'schen Körperchens von der der MALPIGHI'schen Körperchen der Urniere sehr abweicht; ich finde ferner, dass das MALPIGHI'sche Körperchen der Petromyzontenvorniere <sup>1)</sup> eine andere Lage hat, als das der Vorniere der Teleostier, Ganoiden und Amphibien. Ich möchte deshalb auch keine speciellere Homologie oder speciellere Homodynamie zwischen den MALPIGHI'schen Körperchen der Vorniere und der Urniere (resp. Niere) behaupten. Daraus aber kann ich noch keinen Grund entnehmen, seine Natur als MALPIGHI'sches Körperchen überhaupt zu bezweifeln und dafür eine ganz problematische Homologie mit einer Nebenierenbildung zu betonen. Das MALPIGHI'sche Körperchen der Vorniere setzt sich zusammen aus einem Gefäßknäuel und einer umkleidenden Epithelschichte, die vom Peritoneum abstammt, — dasselbe ist bei den MALPIGHI'schen Körperchen der Urniere der Fall. Ferner liegt das MALPIGHI'sche Körperchen der Vorniere der Teleostier, Chondrostier und Amphibien der Peritonealöffnung (resp. den Oeffnungen) derselben gegenüber und tritt durch Abschluss von der Bauchhöhle zu derselben in nähere Beziehung. Dieser Abschluss bleibt entweder unvollkommen (Amphibien), oder er gelangt zur vollkommenen Ausbildung und führt zur Bildung einer ganz selbstständigen BOWMAN'schen Kapsel (Teleostier, Acipenser), die sich abge-

<sup>1)</sup> Von den Glomerulis in der Vorniere von Myxine sehe ich hier ab, da dieselben eher Glomeruli eines vordersten in dem Vornierenbereiche liegenden Urnientheils, als unzweifelhafte Vornierenglomeruli zu sein scheinen. Der Entwicklungsgeschichte ist hier, noch ein reiches Feld vorbehalten.

sehen von der abweichenden Lage ganz wie die entsprechende Bildung der Urniere verhält<sup>1)</sup>; aber auch für die Fälle von unvollkommenem Abschlusse existirt eine gewisse Uebereinstimmung mit den MALPIGHI'schen Körperchen der mit der Bauchhöhle bleibend communicirenden Urnierencanälchen der Selachier und Amphibien. Endlich ist die Ausbildung und Verkümmerung des MALPIGHI'schen Körperchen der Vorniere an die Entwicklungsphasen der Vorniere selbst gebunden; wo diese zu hoher bleibender Entwicklung kommt (Teleostier und Acipenser), zeigt auch das MALPIGHI'sche Körperchen derselben eine ansehnliche Ausbildung, wo dieselbe sich rückbildet (Amphibien), fällt auch das MALPIGHI'sche Körperchen einem Reductionsprocess anheim. Für eine Nebennierenbildung würde diese Abhängigkeit etwas Räthselhaftes darbieten; für ein MALPIGHI'sches Körperchen ist sie sehr verständlich. Ich werde also durch die SEMPER'schen Ausführungen in keiner Weise veranlasst, von der bisherigen Deutung dieses Körperchens abzugehen. Es ist ein MALPIGHI'sches Körperchen, das allerdings anders gelagert ist, als die bezüglichen Bildungen der Urniere und Niere; damit ist aber nur ausgedrückt, dass die Vorniere eine andere Nierenbildung repräsentirt, als Urniere und Niere, nicht aber, dass auf sie überhaupt der Nierenbegriff nicht anwendbar sei. — Gegen die Vergleichung der Vorniere resp. des Vornierenganges mit der Urniere führt SEMPER noch die Thatsache auf, dass sich bei den Plagiostomen das abdominale Ostium nicht wie die Urnierencanälchen durch Ausstülpung aus der Bauchhöhle, sondern durch einen Durchbruch in dieselbe entwickle. Dazu ist zu bemerken, dass gerade da, wo das Vornierensystem am ursprünglichsten auftritt und wo seine Entwicklung am ausreichendsten erkannt ist, dasselbe sich durch Absehnürung von der Bauchhöhle aus differenzirt; das abweichende Verhalten bei den Plagiostomen ist auch mir für meine Auffassung des Excretionssystems willkommen und werde ich weiter unten Gelegenheit finden, es für meine Annahme zu verwerthen. Ad 5) Zu dem hier angeführten Grunde ist einfach zu bemerken, dass es MÜLLER gar nie eingefallen ist, den primären Urnierengang (Vornierengang) als Vorniere aufzufassen, und dass er eben so wenig jemals eine Vergänglichkeit des

---

<sup>1)</sup> Ich verweise hier des Näheren auf meine früheren Angaben (pag. 8, 11 f., 45 und 59), sowie auf die Darstellung GÖRTE's (Entwicklungsgeschichte der Unke p. 525 f.), die zugleich den unsicheren Punet in ROSENBERG's Darstellung aufklärt.

ersteren behauptet hat. SEMPER schiebt ihm also eine Auffassung unter, welche wie die bezügliche Polemik ganz imaginär ist.

Die soeben ausgeführte Besprechung der SEMPER'schen Gründe gegen die Aufstellung einer Vorniere dürfte hinreichend erwiesen haben, dass es mit der Berechtigung des Systems der Vorniere und des Vornierenganges nicht so schlimm steht, wie es nach den bestimmten Erklärungen dieses Autors scheinen könnte. Ich halte es also als ein System aufrecht, das von der Urnieren sowohl wie von der Niere nicht unwesentlich abweicht, aber jedenfalls zu den Nierenbildungen zu rechnen ist.

Die morphologische Ausbildung, die Entstehung und die Zeitdauer des alleinigen Bestehens dieses Systems verhält sich bei den einzelnen Abtheilungen in so bemerkenswerther und mannigfaltiger Weise, dass ich auf diesen Punct noch kurz eingehen muss.

A. Bezüglich der morphologischen Ausbildung des Vornierensystems gilt Folgendes:

- 1) Bei den Cyclostomen, den meisten Teleostiern, bei Acipenser und bei den Amphibien erreicht es seine höchste Entwicklung und besteht hier aus einer ansehnlichen Vorniere, die durch zahlreiche (Myxinoiden) oder durch wenige (4—5 bei Petromyzon, 4 bei *Coeilia rostrata*, 3 bei Anuren, 2 bei Urodelen) oder nur durch eine Peritonealcommunication (Teleostier, Chondrostier) mit der Bauchhöhle communicirt, und aus dem Vornierengange, der unmittelbar aus der Vorniere sich fortsetzt, hinten in die Kloake mündet und später (nach der Umwandlung in den primären Urnierengang) eine Sonderung in MÜLLER'schen Gang und secundären Urnierengang eingehen kann.
- 2) Bei den Selachiern<sup>1)</sup> fehlt die Vorniere: das Vornierensystem wird repräsentirt durch einen mit der Bauchhöhle vorn communicirenden Vornierengang, der (ganz oder theilweise) das Bildungsmaterial für MÜLLER'schen Gang und secundären Urnierengang in sich enthält.
- 3) Bei den Amnioten entwickelt sich ein ausser Beziehung zur Leibeshöhle bleibender Vornierengang, der lediglich das Material für den secundären Urnierengang in sich enthält und deshalb als secundärer Vornierengang (WOLFF'scher Gang) zu bezeichnen ist (vergl. pag. 75 u. S1 Anm. 3).

<sup>1)</sup> Vielleicht gehören auch hierher die der Kopfnieren ermangelnden Teleostier. Da indessen die Entwicklung derselben ganz unbekannt ist, möchte ich sie nicht ohne Weiteres einreihen.



B. Für die Entstehung dieses Systems ist, unter Aufrechterhaltung der drei soeben aufgestellten Abtheilungen, Folgendes zu betonen:

- 1) Soweit die Entwicklung hinreichend beobachtet ist (bei Teleostiern und Amphibien)<sup>1)</sup>, entsteht die gesammte Anlage in ihrer ganzen Länge durch rinnenartige Abschnürung von der Leibeshöhle; die Peritonealcommunicationen der Vorniere bezeichnen die Stellen, wo diese Abschnürung sich nicht vollzogen, sind also primäre Einstülpungsbildungen; der übrige Theil sondert sich vollkommen von der Bauchhöhle und tritt erst später (durch Durchbruch) in secundäre Beziehung zur Kloake.
- 2) Bei den Selachiern entsteht die Anlage als ein mit einer vorderen knopfförmigen Anschwellung versehener solider retroperitonealer Strang, der sich darauf aushöhlt und zugleich durch Durchbruch an seinem vorderen Ende mit der Bauchhöhle in Verbindung setzt.
- 3) Bei den Amnioten entsteht der WOLFF'sche Gang als solider Strang, der sich danach aushöhlt, aber vorn blind beginnt und nie mit der Bauchhöhle in Communication tritt<sup>2)</sup>.

C. Für das alleinige Bestehen dieses Systems ergibt sich, wieder unter Aufrechterhaltung der drei Abtheilungen, Folgendes:

- 1) Bei einzelnen Teleostiern besteht es als einzige Nierenbildung das ganze Leben hindurch, — bei den meisten Teleostiern und den Chondrostei (vielleicht bei allen Ganoiden) persistirt es während der ganzen Lebensdauer neben dem Systeme der Urniere, das sich erst nach deutlicher Ausbildung des Vornierensystems an dasselbe anschliesst, — bei Petro-

---

<sup>1)</sup> Die bisherigen Beobachtungen über die Entwicklung des Vornierensystems von Petromyzon sind noch zu lückenhaft, um hier eingereiht zu werden. W. MÜLLER's jüngstes beobachtetes Stadium zeigte bereits einen entwickelten Canal und wurde aus Mangel an Material auch nicht durch die Querschnittmethode untersucht. — Anders verhält es sich bei den Teleostiern und Amphibien, bei denen die bezüglichen Verhältnisse mit genügender Genauigkeit ermittelt werden konnten. SEMPER ist allerdings von der Richtigkeit der Untersuchungen ROSENBERG's nicht überzeugt (pag. 444), indessen, wie mir scheint, ohne gerechten Grund, da es meines Wissens nur wenige Entwicklungerscheinungen gibt, die so überzeugend und eingehend dargelegt worden sind wie die erste Entstehung des Vornierenganges durch ROSENBERG.

<sup>2)</sup> Von ROMITI's bereits hinreichend widerlegter Angabe sehe ich ganz ab; auch die bezügliche Darstellung KOWALEVSKY's konnte ich nicht bestätigen (cf. pag. 65).

myzonten und Amphibien existirt es eine Zeit lang als alleinige Nierenbildung, und erst nachdem der Vornierengang schon lange in Communication mit der Kloake bestanden hat, kommt das Urnierensystem zur Ausbildung.

- 2) Bei den Selachiern besteht der Vornierengang einige Zeit als Canal allein; noch bevor er sich hinten nach aussen geöffnet hat, kommt es zur Bildung der Urniere.
- 3) Bei den Amnioten dauert das ausschliessliche Bestehen des WOLFF'schen Ganges nur ganz kurze Zeit; noch bevor er sich in toto ausgehöhlt hat, beginnt die Entwicklung der Urniere.

Eine Zusammenstellung dieser drei Kategorien der morphologischen Ausbildung, der Entstehung und der Zeitdauer des alleinigen Bestehens gestaltet sich folgendermassen:

- A) Bei den meisten Anamnioten: Hohe Entwicklung des Vornierensystems, — Entstehung durch rinnenartige Ausbuchtung der Bauchhöhle und partielle Abschnürung von derselben (Ueberbleiben von primären Peritonealcommunicationen), — lange alleinige Persistenz und Functionirung, ehe die Urniere auftritt; in einzelnen Fällen sogar ausschliessliche Vertretung des Excretionsystems.
- B) Bei den Selachiern: Geringere Entwicklung durch blosse Ausbildung eines (Elemente des MÜLLER'schen Ganges und des secundären Urnierenganges enthaltenden) Vornierenganges, — Entstehung als solider vorn knopfförmig verdickter Strang, der sich danach aushöhlt und vorn mit der Peritonealhöhle in Communication setzt (secundäre Peritonealöffnung), — kürzere alleinige Persistenz und Auftreten der Urnierenanlagen vor Oeffnung des Ganges in die Kloake.
- C) Bei den Amnioten: Noch geringere Entwicklung durch Bildung eines (lediglich Elemente des secundären Urnierenganges enthaltenden) WOLFF'schen Ganges, — Entstehung als solider Strang, der sich hierauf zum Canal aushöhlt, aber stets von der Peritonealhöhle getrennt bleibt, — ganz kurze alleinige Persistenz und Auftreten der Urnierenanlagen, während der hintere Abschnitt noch strangförmig angelegt ist.

Besteht darin ein zufälliges Zusammentreffen oder ein tieferer entwicklungsgeschichtlicher Zusammenhang? Repräsentiren die unter C) oder die unter A) aufgeführten Thierabtheilungen die niederste Stufe der Entwicklung des Excretionssystems? Für beide Fragen entscheide ich mich in dem letzt angegebenen Sinne.

SEMPER ist nicht entgangen, dass bei den Amphibien zwischen der Entstehung des Vornierenganges (Urnierengang SEMPER's) und des Urnierensystems (Segmentalorgane SEMPER's) eine längere Zeit verstreicht, als bei den Plagiostomen, und dass die bei den Amphibien höhere Ausbildung dieses Systems (durch Differenzirung einer Vorniere = MÜLLER'schen Knäuels SEMPER's) zu dem späten Auftreten der Urniere in Beziehung steht. Er versucht auch dafür eine Erklärung und formulirt diese folgendermassen (pag. 453): »Mit der Vergrösserung des Zeitintervalls zwischen dem Auftreten des Urnierenganges und des ersten Segmentalorgans der Niere tritt eine eigenthümliche Modification des ersteren durch die Bildung des MÜLLER'schen Knäuels ein.« Dieser Satz SEMPER's besagt also, dass die Entwicklung der Excretionsorgane der Amphibien eine Retardation erfahre und dass in Folge dieser besonderen ontogenetischen Verlängerung eine neue Eigenthümlichkeit in den Entwicklungsplan des Excretionssystems hineintrete, nämlich die Ausbildung der Vorniere (des MÜLLER'schen Knäuels). Wäre diese Auffassung richtig, so verlöre allerdings die Existenz der Vorniere jede tiefere phylogenetische Bedeutung; die Vorniere würde zu einer speciell ontogenetischen Anpassungsbildung, die in die Kategorie der cenogenetischen Erscheinungen einzureihen wäre. Meiner Ansicht nach ist dem nicht so. Hat überhaupt der Begriff der cenogenetischen Retardation seine Bedenklichkeiten, findet in vielen Fällen das, was man ontogenetisch retardirt nennt, durch die Annahme einer ontogenetischen Verkürzung der Entwicklung correlativer Organe eine genügende Aufhellung, — oder erklärt es sich noch einfacher als ein primitiveres Verhalten der Entwicklung: so gilt das ganz insbesondere für die Vorniere. Ein Organ, das bei den meisten, und zwar gerade bei der überwiegenden Mehrzahl der niederen Vertebraten in mehr oder minder hoher Ausbildung auftritt, das ferner (in allerdings sehr mannigfacher Gestalt) bei den verschiedensten Würmern zur Beobachtung kommt (s. u.), kann keine besondere Modification in Folge einer cenogenetischen Retardation sein, sondern muss als eine wichtige palingenetische Bildung aufgefasst werden; ganz abgesehen davon, dass die phylogenetische Existenz eines ausführenden Vornierenganges ohne drüsiges Organ, dessen Secret ausgeführt wird, a priori recht unwahrscheinlich ist.

Aber zugleich die Art der Entstehung des Vornierensystems gibt einen weiteren Beweis. Oben wurde gezeigt, dass das Vornierensystem da, wo es zu hoher Ausbildung gelangt, also bei den



meisten Anamnia durch Abschnürung von der Bauchhöhle unter Erhaltung ursprünglicher Communicationen sich ausbildet, während es da, wo es nur einen Vornierengang entwickelt, sich als solider Strang ohne directe Beziehungen zur Bauchhöhle anlegt. Vergleicht man diese beiden Modi der Entstehung, so dürfte wohl kein Zweifel bestehen, dass der erste die primitiven Verhältnisse weit reiner wiedergibt als der zweite, d. h. mit andern Worten, dass die Ontogenie im ersteren Falle eine weit weniger verkürzte und gefälschte Recapitulation der Phylogenie ist. Durch die von mir bei Bildung der Urniere von *Salamandra maculata* gemachte Beobachtung der ungleichen Entstehung der vorderen und hinteren Urnierencanälchen (vorn Abschnürung vom Parietalepithel und hinten retroperitoneale Differenzirung in loco) dürfte die Richtigkeit dieser Ansicht förmlich ad oculos demonstrirt sein.

Danach finde ich bei den unter A. angeführten Vertebraten die Entstehung des Vornierensystems relativ am wenigsten cenogenetisch verändert. Je unmittelbarer die Abstammung desselben von der Peritonealhöhle stattfindet, je weniger seine Entwicklung und Ausbildung durch das Eintreten späterer Nierenbildungen beeinflusst und beeinträchtigt wird, um so näher kommt die ontogenetische Wiedergabe der phylogenetischen Originalentwicklung<sup>1)</sup>. — Bei B. (Selachier) zeigt sich bereits eine beträchtliche Verkürzung der Entwicklung<sup>2)</sup>. Hier tritt die Urniere weit früher auf als bei A. Der Vornierengang lässt in seiner Entstehung die ersten (phylogenetischen) Stadien der Ausbuchtung der Bauchhöhle und der Abschnürung von derselben nicht mehr erkennen, sondern bringt gleich die späteren, durch sein

---

<sup>1)</sup> Damit ist nicht behauptet, dass das Vornierensystem sämtlicher Vertebraten phylogenetisch denselben Entwicklungsgang durchgemacht hat, wie z. B. das der meisten Teleostier und Chondrostier, und dass die bei den Einen erhaltene hohe Ausbildung desselben bei den Anderen nur in der ontogenetischen Recapitulation verloren gegangen ist. Es wird vielmehr hier, wie an den anderen Organen, schon eine verschiedengradige phylogenetische Differenzirung des Vornierensystems bei den einzelnen Abtheilungen stattgefunden haben, die bei den Einen (Teleostier etc.) unter günstigen Verhältnissen zu einer hohen und bleibenden Ausbildung führte, bei den Anderen (Selachier, Amnioten etc.) mit Erreichung einer niedrigeren Stufe abschloss; — zu dieser primitiven Differenz hat sich secundär die cenogenetische hinzugesellt.

<sup>2)</sup> Ich füge hinzu: eine Verkürzung der Entwicklung, soweit die Beobachtung genau ist. Vieles wird gemeinhin als verkürzte Entwicklung aufgefasst, was nicht ausreichend, durch Unterlassung der Untersuchung sämtlicher eng auf einanderfolgenden Entwicklungsstadien, erkannt ist.

Auftreten als von der Bauchhöhle gesonderte Anlage, zur Ansicht. Eine Vorniere kommt nicht zur Ausbildung<sup>1)</sup>; indessen möchte ich nicht unterlassen, auf die von BALFOUR beschriebene knopfförmige Anschwellung des vorderen Endes des Vornierenganges aufmerksam zu machen: möglich, dass hierin bei einzelnen Selachiern nach eingehender Untersuchung abortive Elemente einer Vorniere sich finden lassen. Die durch Durchbruch in die Bauchhöhle erfolgende Communication des vorderen Endes ist eine secundäre Bildung und nicht mit den primitiven Peritonealöffnungen der Vorniere zu vergleichen; dagegen hat sie in der Art ihrer Entstehung grosse Aehnlichkeit mit der von mir bei Salamandra beobachteten Einmündung des MÜLLER'schen Ganges in die Bauchhöhle. Da nun dieses vordere Ende des Vornierenganges (resp. primären Urnierenganges) der Selachier sammt abdominalem Ostium bei der später erfolgenden Spaltung des primären Urnierenganges in den Bereich des MÜLLER'schen Ganges gezogen wird, so dürfte die Aufstellung einer Homologie dieser beiden Oeffnungen nicht unberechtigt sein. — Bei C. (Amnioten) ist die Verkürzung der phylogenetischen Entwicklung des Excretionssystems noch weiter gediehen. Die Urniere tritt hier noch früher auf; der Vornierengang entsteht getrennt von der Bauchhöhle als solider Strang<sup>2)</sup>, der sich erst später in einen Canal umwandelt. Zugleich wird die Sonderung des primären Urnierenganges in secundären Urnierengang und MÜLLER'schen Gang ontogenetisch nicht mehr zur Ansicht gebracht; der Vornierengang enthält nur noch Elemente des secundären Urnierenganges in sich und tritt deshalb auch durch Durchbruch nicht mehr zur Bauchhöhle in Beziehung.

Eine ganz andere Ansicht als SEMPER vertritt BALFOUR (Urogenital Organs etc. pag. 25). Er erkennt die fundamentale Bedeutung des Vornierenganges (Segmental duct) an, deutet ihn aber als ein vorderstes, besonders differenzirtes Urnierencanälchen (Segmental

<sup>1)</sup> Denkbar ist auch, dass bei Selachiern (und den der Vorniere ermangelnden noch nicht auf ihre Entwicklung untersuchten Teleostiern) auch phylogenetisch keine Vorniere, sondern nur ein Vornierengang angelegt wird. Dies ist aber sehr unwahrscheinlich, einerseits, weil damit eine polyphyletische Entstehung des Excretionssystems ausgesprochen wäre, die in keiner Weise durch die sonstige Entwicklung der Vertebraten gestützt wird, andererseits, weil (wie pag. 92 betont) die phylogenetische Existenz eines Ausführungsganges (Vornierengang) ohne secernirenden Apparat (Vorniere) schwer verständlich ist.

<sup>2)</sup> Bemerkenswerth ist seine Differenzirung als Wucherung der dorsalen Lamelle der Mittelplatten (pag. 65), ein Verhalten, das seine Entstehung mit der bei den Anamniern vermittelt.

tube). Diese Deutung sucht er zu stützen einerseits durch die Art der Entstehung, die hier wie dort durch Einstülpung des Peritonealepithels erfolge, andererseits durch das Verhalten der Vorniere (Glandular portion) bei vielen Wirbelthieren, das sehr an die Urnierencanälehen erinnere. So sehr ich nun mit BALFOUR's Auffassung der Bedeutung des Vornierensystems einverstanden bin, so kann ich mich doch nicht für die von ihm behauptete Homologie mit einem Urnierencanälehen erklären, selbst wenn ich die recht grosse Differenz in den morphologischen Verhältnissen der ausgebildeten Vorniere und eines Urnierencanäleheus ganz ausser Acht lasse. BALFOUR verwerthet die Entstehung für seine Ansicht; aber gerade diese beweist mir das Gegentheil. Bei Vornierengang sowohl wie bei einem Urnierencanälehen erfolgt sie allerdings durch (solide oder hohle) Ausstülpung des parietalen Peritoneums, — bei dem ersteren jedoch ursprünglich in Gestalt einer langen durch die ganze Leibeshöhle erstreckten Rinne<sup>1)</sup>, bei dem letzteren in Gestalt eines in seiner Ausdehnung sehr beschränkten kurzen Trichters oder Sprosses; nachdem der Vornierengang sich (abgesehen von seinen vorderen Communicationen) in seiner ganzen Länge von der Bauchhöhle abgeschnürt hat, beginnt erst die Entwicklung der Urnierencanälehen und zwar meist in metamerer Anordnung und in rascher Folge längs des Vornierenganges. Darin liegt ein unüberwindlicher Unterschied, der die von BALFOUR betonte Homologie bei den Wirbelthieren von vorn herein ausschliesst<sup>2)</sup>. Ich erblicke also nach wie vor in der Vorniere und dem Vornierengange ein primitives Nierensystem, das von dem der Urniere und Niere in bemerkenswerther Weise abweicht.

Dass das Vornierensystem von principieller phylogenetischer Bedeutung ist, beweist seine auch bei den Wirbellosen constatirbare Existenz. Bekanntlich hat GEGENBAUR<sup>3)</sup> schon 1870 in Beurtheilung der von M. SCHULTZE<sup>4)</sup> beobachteten wimpernden rinnenartigen Organe in der Vornierengegend junger Petromy-

<sup>1)</sup> Bezüglich der Erklärung der bei den Selachiern stattfindenden Entstehungsweise vergl. pag. 93 u. 94 und pag. 50 Anm. 1.

<sup>2)</sup> Ich betone ausdrücklich »bei den Wirbelthieren«, da bei den Wirbellosen (Würmern etc.) möglicher Weise die metamer angeordneten Excretionsorgane von den ungegliederten Formen ableitbar sind. Da aber für diese Möglichkeit niemals ein Beweis erbracht worden ist, so dürfte, selbst mit Berufung auf die Wirbellosen, die BALFOUR'sche Hypothese mindestens verfrüht sein.

<sup>3)</sup> GEGENBAUR, C., Grundzüge etc. 1870. pag. 864 u. 865.

<sup>4)</sup> SCHULTZE, M., Entwicklungsgeschichte des Petromyzon Planeri etc. pag. 30.



zonten auf die bedeutungsvolle Uebereinstimmung mit den Schleifen-canalën der Würmer hingewiesen. Durch die seitdem genauer erkannte Entwicklung der Excretionsorgane der Vertebraten und namentlich des Vornierensystems derselben hat dieser Hinweis eine vollkommene Bestätigung erfahren. Bei mehreren Abtheilungen der Würmer (aber nicht bei den Annulaten) — und seine Spuren sind auch bei anderen Wirbellosen zu verfolgen — findet sich ein ungegliedertes Excretionssystem, das im Einzelnen die mannigfachste Anordnung darbietet, das aber in der Hauptsache aus zwei (paarigen) Gängen besteht, die einerseits durch mehr oder minder zahlreiche Peritonealcommunicationen (Wimpertrichter) mit der Bauchhöhle communiciren, andererseits mit ihren hinteren Enden in das Ende des Darms resp. die Kloake einmünden. Damit ist zugleich die Definition des Vornierensystems der Vertebraten gegeben. Eine Differenz beruht auf dem Mangel von Glomerulusbildungen bei den Wirbellosen. Bedenkt man aber, dass dieselben bei den verschiedenen Anamnia in mannigfacher Anordnung existiren, ja dass bei *Myxine* typische Vornierenglomeruli gar nicht bekannt sind, so liegt es nahe, hierin eine noch nicht fixirte secundäre Differenzirung von neu zum Vornierensystem hinzutretenden Gebilden zu erblicken, — also ein Verhalten, das die primitive Homologie nicht alteriren kann.

Also hier wie dort ein zu der Leibeshöhle die innigsten Beziehungen einnehmendes ungegliedertes paariges Excretionssystem<sup>1)</sup>.

*Amphioxus* scheint dasselbe zu fehlen; wenigstens haben die bisherigen Untersuchungen am erwachsenen Thiere kein Organ constataren können, das unzweifelhaft als Excretionsorgan anzusprechen wäre<sup>2)</sup>. Ob es hier von Anfang an nur abortiv angelegt wird und frühzeitig verkümmert, oder ob es gar nicht zur Entwicklung gelangt und ob die Bauchhöhle hier die excretorischen Functionen übernimmt, kann erst die Entwicklungsgeschichte dieses Thieres lehren, die bekanntlich noch sehr ungenügend erkannt ist. Jetzt schon in dieser Hinsicht eine bestimmte Aussage zu thun oder gar den Am-

1) Vergl. auch: GEGENBAUR, Grundriss der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl. Leipzig 1878. pag. 628.

2) Vergl. SEMPER, C., Die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen etc. pag. 42 f. und ROLPH, W., Untersuchungen über den Bau des *Amphioxus lanceolatus*. Morpholog. Jahrb. Band 2. Leipzig 1876 pag. 87 f., womit meiner Ansicht nach alle früheren gegentheiligen Behauptungen über die Existenz von Nierenbildungen bei *Amphioxus* erledigt sind.

phioxus hauptsächlich darauf hin von den Wirbelthieren abzutrennen. wie SEMPER<sup>1)</sup> thut, ist zum mindesten verfrüht; durch die neueren Untersuchungen, namentlich die von ROLPH<sup>2)</sup>, ist in hinreichender Weise festgestellt, dass die Modificationen der sonstigen Ausbildung des Amphioxus nicht different genug sind, um dieses Thier aus dem Typus der Wirbelthiere (Chordaten) auszuschliessen.

## II. Urnierensystem. Urniere, primärer Urnierengang, Bildung des MÜLLER'schen Ganges und des secundären Urnierenganges.

Meinen früheren Ausführungen habe ich hier nur Folgendes hinzuzufügen.

### 1. Urniere und primärer Urnierengang.

In der Entwicklung der Urniere lassen sich verschiedene Phasen unterscheiden: *A.* die Bildung der einfachen primären Urnierenanälchen, *B.* die Entwicklung der zusammengesetzten Urnierenanälchen, *C.* die besondere Differenzirung des vorderen Abschnittes der Urniere als Genitaltheil und *D.* die Sonderung des hinteren rein excretorischen Abschnittes durch Ausbildung von Harnleitern. Die Phase *A* geht stets der Phase *B* zeitlich voran, während die Phasen *C* und *D* nicht regelmässig auf einander folgen.

**A.** Wie bekannt, bildet sich die Urniere bei den auf ihre Entwicklung genauer untersuchten Vertebraten durch Differenzirung einer mehr oder minder reichen Anzahl von getrennten Anlagen, die in metamerer (meiste Vertebraten) oder unregelmässiger Anordnung (Salamandra, wahrscheinlich auch andere Urodelen) aus dem parietalen Peritoneum medial von dem Vornierengange als in der Regel solide Stränge hervorzunehmen; die ebenfalls beobachtete selbstständige retroperitoneale Differenzirung (hintere Anlagen bei Salamandra) lässt sich als verkürzte peritoneale Sprossung und Abschnürung erklären.

Diese primären Urnierenstränge bleiben im Zusammenhange mit dem Peritoneum und höhnen sich zu mit der Bauchhöhle communicirenden Canälen aus (Selaçhier, Acipenser) oder sie schnüren sich von ihm ab und gehen getrennt von ihm eine weitere Entwicklung

<sup>1)</sup> SEMPER, C., Die Stammesverwandtschaft etc. Ein Aufbau im modernen Stile pag. 35 f.

<sup>2)</sup> ROLPH, W., a. a. O. pag. 87 f.

zu Urnierensbläschen und Urnierencanälchen ein (Petromyzon, Alburnus, Amphibien, Amnioten)<sup>1)</sup>.

In beiden Fällen verbinden sich diese primären einfachen Urnierencanälchen mit dem Vornierengange, der hierdurch zum primären Urnierengange wird.

Weiterhin gehen die Urnierencanälchen durch Ausbildung von MALPIGHI'schen Körperchen (incl. BOWMAN'schen Kapseln) eine höhere Differenzirung ein; dazu kann sich (wahrscheinlich bei allen Amphibien, genau indessen nur bei Salamandra untersucht) die Bildung von secundären Peritonealcanaälen durch Durchbruch in die Bauchhöhle gesellen, die wohl zu unterscheiden sind von den bei den Selachiern erhaltenen primären Peritonealcanaälen<sup>2)</sup>.

Die übrigen Abschnitte der Urnierencanälchen verbleiben auf niederer Stufe (Myxinoiden) oder sie gehen durch Verlängerung und ungleichmässige Differenzirung ihrer einzelnen Theile eine höhere Entwicklung ein (meiste übrigen Vertebraten).

**B.** Zu der weiteren Entwicklung der primären Urnierencanälchen gesellt sich die Neubildung von secundären, tertiären etc. Anlagen.

Diese erfolgt entweder durch Sprossung aus den primären Urnierencanälchen (Plagiostomen nach SEMPER) oder sie geht, in derselben Weise wie die der primären Urnierencanälchen, medial resp. medial-dorsal neben ihnen durch Sprossung vom Bauchfell (oder durch retroperitoneale selbstständige, aber auf eine Sprossung zurückführbare Entstehung) vor sich (Amphibien, Vögel); im letzteren Falle verbinden sich die neuen Canäle secundär mit den lateralen Abschnitten der primären resp. der vorher gebildeten Anlagen<sup>3)</sup>. Auch hier entwickeln sich neue secundäre Peritonealcanaäle, deren Differenzirung übrigens noch nicht näher aufgeklärt ist (Amphibien).

Hierdurch kommt es zur Ausbildung von zusammengesetzten Urnierencanälchen; die Endstücke der primären, welche

1) Die Aufzählung der Thierabtheilungen ist unvollständig, was sich aus der Mangelhaftigkeit der bisherigen Beobachtungen erklärt.

2) Dass diese Peritonealcanaäle der Amphibien nicht ohne Weiteres mit denen der Selachier homologisirt werden dürfen, lehrt auch die Verbindung mit dem Hodennetz, an dessen Bildung die Peritonealcanaäle der ersteren untheilhaftig bleiben. Eine Begründung dieser secundären Beziehungen ist z. Z. nicht zu geben, und dürfte unsere mangelhafte Erkenntniss dieser Verhältnisse sich zunächst mit dem, freilich wenig sagenden, Begriffe Rückschlag begnügen.

3) Dieser Unterschied ist sehr bemerkenswerth und fordert zu neuen Untersuchungen auf.



nun die Secrete der zusammengesetzten Canälchen in den Urnierengang leiten, repräsentiren Sammelröhren.

Die Ausbildung von zusammengesetzten Canälchen unterbleibt (Cyclostomen) oder sie findet, aber in der Regel nicht an allen Theilen der Urniere statt (Selachier, Amphibien, Amnioten); gewöhnlich sind es die vordersten Canälchen, die einfach bleiben, während die des hinteren Urnierenabschnittes in der Regel zusammengesetzte werden. Hier lassen sich meistens die mannigfachsten Verhältnisse beobachten: den Urodelen kommt eine scharfe Sonderung der auf die einfachen und der auf die zusammengesetzten Canäle beschränkten Abschnitte zu.

C. In dieser Ausbildungsstufe kann die Urniere verbleiben (Cyclostomen, Ganoiden, Dipnoi, meiste Teleostier, Laemargus). Sie kann sich aber auch noch weiter differenziren durch Entwicklung einer Verbindung mit den (männlichen) Genitalien (vielleicht einzelne Teleostier?, meiste Selachier, Amphibien, Amnioten), womit gewöhnlich eine verschiedengradige Rückbildung der secernirenden Abschnitte derselben Hand in Hand geht. Diese Differenzirung ist in der Regel (abgesehen von vielen Anuren) auf den vorderen Abschnitt beschränkt, der dadurch als Genitaltheil sich hervorhebt.

D. Auch der hintere, lediglich als Harnorgan functionirende, Abschnitt kann sich sondern durch Abspaltung von besonderen Harnleitern vom Urnierengange, welche ausschliesslich sein Secret befördern. Diese Abspaltung unterbleibt (Cyclostomen, meiste Teleostier, Ganoiden, Dipnoi, Coccilien, weibliche und einzelne männliche Urodelen, meiste Anuren, Amnioten) oder sie findet in verschiedener Entwicklung statt (einzelne Teleostier, Selachier, meiste männliche Urodelen, Alytes?).

Welche Urnierenbildung ist die niedrigste, welche die höchste? — Diese Frage ist nicht leicht zu entscheiden, da die höheren oder niedrigeren Stufen der Entwicklung der einzelnen Phasen nur bei den wenigsten Urnierenbildungen der verschiedenen Vertebraten coincidiren. Bei den Einen z. B. erreicht die Phase *A* eine hohe Stufe, während die übrigen zurückbleiben, bei den Anderen wieder ist es Phase *B* oder *C* oder *D*, die eine hohe Entwicklung zeigt, während Phase *A* auf einer niedrigeren Stufe persistirt. Es kommt hier dasselbe zur Beobachtung, was die Entwicklung anderer Organe auch darbietet, dass mit einer hohen Entwicklung in der einen Richtung und oft vielleicht gerade wegen dieser hohen einseitigen Ausbildung eine geringere Differenzirung in der anderen sich verbindet. Indessen gelingt es doch bei den meisten die geringere oder

grössere Ausbildung zu erkennen. SEMPER hat bekanntlich die Theorie aufgestellt, dass die Plagiostomen auch bezüglich ihrer Nierenbildungen einen ursprünglicheren Typus repräsentiren, als irgend eine andere Thiergruppe<sup>1)</sup>. Damit steht freilich die hier gegebene Zusammenstellung der Phasen *A* bis *D* in schroffem Widerspruche. Hinsichtlich der Phase *A* theilen die Plagiostomen mit Acipenser allerdings die primitive Stufe der längeren Persistenz der primären Peritonealcanäle, bezüglich der Phasen *B*, *C* und *D* hingegen ergibt sich gerade hier eine ausnehmend hohe Differenzirung, die selbst von der der Höchstentwickelten unter den Amphibien nicht oder nur wenig übertroffen, von der der Cyclostomen, Teleostier, Ganoiden und Dipnoi aber lange noch nicht erreicht wird. Die Summation dieser höheren Phasen *B*, *C* und *D* ist für die Bestimmung der Entwicklungshöhe entscheidend; die Existenz der primären Peritonealcanäle (die später übrigens auch bei Vielen sich schliessen) kann nur modificiren. Ich erblicke danach in der Urniere der Plagiostomen eine sehr hoch differenzirte, allerdings mit theilweiser Erhaltung einer primitiven Eigenschaft einhergehende Bildung. Am niedrigsten stelle ich unter den bekannten Urnierenbildungen die der Myxinoiden, da diese auch bei Erwachsenen innerhalb der Phase *A* persistirt. Eine höhere Stufe nimmt die Urniere vieler Teleostier ein, da hier die Entwicklung mit Durchlaufung der Phasen *A* und *B* abschliesst. Noch höher ist die Stufe bei denen, welche in ihrer Entwicklung auch die Phasen *C* oder *D* passiren, also bei den Selachiern (abgesehen von Laemargus), Amphibien und Amnioten; und unter diesen wird die höchste Stufe von denen erreicht sein, welche in ihrer Ontogenie alle vier Phasen durchlaufen haben, also bei den Selachiern und den meisten männlichen Urodelen. Bei den Amnioten kommt die Urniere nicht zu dieser höchsten Entwicklungsstufe, weil vorher das Nierensystem mit seiner Entstehung eingreift.

In der Regel legen sich die Urnierenanälchen in metamerer Reihe an: erst mit der weiteren Ausbildung wird dieses regelmässige Verhalten bei den meisten Abtheilungen aufgegeben. Ganz ab-

<sup>1)</sup> SEMPER a. a. O. pag. 455 u. 457. Damit geht SEMPER sogar weiter als derjenige Anatom, der zuerst die primitive Stellung der Selachier in der Reihe der Gnathostomen hinsichtlich der Verhältnisse des Skeletsystems, des Nervensystems, des Integumentes etc. begründet hat; denn dieser (vergl. GEGENBAUR, Das Kopfskelet der Selachier. Leipzig 1872. pag. 19, 20) erkennt gerade hinsichtlich des Urogenitalsystems den Selachiern eine relativ hohe Stufe zu.

weichend hiervon verhält sich die Urniere der Urodelen, speciell der Salamandra, deren Canälchen von Anfang an in ganz unregelmässiger Anordnung, dysmetamer, entstehen.

Diese Abweichung ist von nicht zu unterschätzender Bedeutung für die Beurtheilung einer damit zusammenhängenden Frage. Ich meine die von SEMPER und BALFOUR betonte Homologie der Urniere der Vertebraten mit den Segmentalorganen der Anneliden<sup>1)</sup>. Es ist namentlich das Verdienst SEMPER'S<sup>2)</sup>, auf die mannigfache Uebereinstimmung der Segmentalorgane der Anneliden und der Urniere der Vertebraten hingewiesen zu haben. Bevor indessen eine wirkliche Homologie beider Organe angenommen werden darf, sind einige principielle Differenzen zwischen Segmentalorganen und Urniere aufzulösen. Diese sind einmal das dysmetamere Verhalten der Urodelenurniere, dann die ganz verschiedene Art der Ausmündung von Segmentalorganen und Urniere.

Das dysmetamere Verhalten der Urodelenurniere anlangend, wurde von SEMPER wie von SPENGLER auseinandergesetzt, dass für dieses abweichende Verhalten jedenfalls noch eine befriedigende Erklärung gefunden werden möge, wahrscheinlich durch die Entwicklungsgeschichte derselben; SPENGLER<sup>3)</sup> seinerseits betonte eine regelmässige Vermehrung der einzelnen Anlagen innerhalb jedes Myokomma's etwa nach Art der Vermehrung der Beinpaare eines chilognathen Myriapoden. Nun hat aber die Ontogenie der Urniere von Salamandra gerade den Beweis geliefert, dass hier die einzelnen Urnierencanälchen nicht nur in einer die Metameren des Körpers weit überschreitenden Anzahl, sondern sogar in einer ganz unregelmässigen Anordnung von Anfang an angelegt werden. Damit wurde selbstverständlich eine bedeutsame Abweichung vom Typus der Segmentalorgane constatirt, zugleich aber auch das Bedenken hervorgerufen, ob in der metameren Anordnung der Urnierencanälchen bei den anderen Wirbelthieren wirklich eine durchgreifende und bedeutungsvolle Uebereinstimmung mit den Segmentalorganen der Anneliden zu erkennen sei oder ob es sich hier nicht um eine mehr oder weniger zufällige Aehnlichkeit handele. Nun glaube ich aller-

<sup>1)</sup> Diese metameren Segmentalorgane Schleifencanäle sind nicht zu verwechseln mit den ungegliederten Excretionsorganen der Würmer, die ich oben (pag. 96) mit Vorniere und Vornierengang verglichen habe.

<sup>2)</sup> SEMPER, C., Die Stammesverwandschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen etc.

<sup>3)</sup> SPENGLER, J. W., Das Urogenitalsystem der Amphibien etc. pag. 49.



dings auch, dass das metamere Verhalten der Urniere bei den Vertebraten das ursprüngliche ist. Indessen bedarf es hierfür des Beweises: bis dieser nicht zur Genüge erbracht worden, besteht das obige Bedenken zu Recht.

Gewichtiger als dieser Einwand erscheint mir das verschiedene Verhalten der Ausmündung der Segmentalorgane und der Urniere. Bei den Segmentalorganen der Anneliden geschieht dieselbe im Bereiche jedes Segments, bei der Urniere der Vertebraten nur einfach am Ende der Bauchhöhle; bei den ersteren repräsentirt das ausmündende Endstück eine ektodermale Bildung, bei der letzteren ist es der aus dem Mesoderm entstandene primäre Urnierengang, der die Ausmündung besorgt. SEMPER hat auch an diesen Einwand gedacht, hat ihn aber ohne Weiteres durch den kühnen Satz: »Wenn man bedenkt, dass die Verbindung des Drüsentheils mit dem Ausführungsgang in beiden Fällen (bei Segmentalorganen und bei Urniere) eine secundär durch Verwachsung entstandene ist, so leuchtet ohne Weiteres die Kraftlosigkeit dieses Argumentes ein« beseitigt. Ich für meinen Theil muss gestehen, dass ich die Kraftlosigkeit dieses Einwandes nicht ohne Weiteres erkenne. Im Begriffe eines Segmentalorgans liegt, dass es sich entwickelt durch Verschmelzung eines mesodermalen drüsigen und eines ektodermalen ausführenden Abschnittes; der Begriff der Urniere hingegen besagt, dass sie aus der Vereinigung zweier mesodermalen Abschnitte, einerseits eines primären ausführenden (primärer Urnierengang) andererseits secundärer secretorischer (Urnierenanälchen), besteht und erst als einheitliches Organ in die ektodermale Kloake einmündet. Wenn man eine Vergleichung der beiden Organe geben will, so kann das nur geschehen, dass man die Homologie der beiden Abschnitte, des secretorischen und des ausführenden, jedes Organs feststellt. Streicht man aber einen von diesen Abschnitten, so ist sowohl der Begriff der Urniere, wie des Segmentalorgans zerstört. Das hat SEMPER gethan, indem er von dem Begriffe Segmentalorgan den ektodermalen ausführenden Abschnitt, von dem Begriffe Urniere die Beziehung zu dem primären Urnierengange als unwesentlich ablöste und nichts weiter mit einander verglich, als die, allerdings ähnlich entstehenden, mesodermalen drüsigen Abschnitte beider Organe. Im günstigsten Falle kann danach nur von einer ganz partiellen, incompleten Homologie beider Organe die Rede sein, und selbst hierfür bedarf es noch eines besonderen Nachweises. SEMPER führt als Beispiel für die

Kraftlosigkeit des oben besprochenen Einwandes das Verhalten des Hodens an, der sich bei den einzelnen Ordnungen der Wirbelthiere mit Ausführungsgängen verbinde, die sich mit einander gar nicht morphologisch vergleichen lassen. Die Herbeizichung dieser Parallele erscheint mir nicht als ein glücklicher Griff. Es ist allerdings auch meine Ansicht, dass eine gewisse morphologische Differenz dieser mesodermalen (endgültig auf das Peritoneum zurückführbaren) Ausführungsgänge bei den einzelnen Vertebraten besteht; ob aber diese Differenz zu der tiefgehenden zwischen dem mesodermalen primären Urnierengange und den ektodermalen Ausführabschnitten der Segmentalorgane in Parallele gebracht werden darf, muss ich stark bezweifeln. Ferner aber liegt in dem Begriffe des Hodens nichts weiter, als dass er ein vom Peritoneum ableitbares samenbereitendes Organ ist; ob dieses Organ sich secundär noch mit besonderen Ausführungsgängen verbindet oder nicht, und in welcher Weise es sich damit verbindet, ist ganz gleichgültig für diesen Begriff des Hodens. Auch zeigt uns die vergleichende Anatomie deutlich genug, dass solche Hoden ohne besondere Ausführungsgänge, mit denen sie sich secundär verbinden, sehr wohl als functionsfähige Organe bei vielen Thieren (Cyclostomen, viele Teleostier etc.) bestehen. Total anders ist dies mit dem Begriffe der Urniere und der Segmentalorgane, von denen die ausführenden Abschnitte eben nicht zu trennen sind. Auch ist meines Wissens weder bei Vertebraten eine functionsfähige Urniere ohne Verbindung mit einem primären Urnierengange, noch bei Anneliden ein functionsfähiges Segmentalorgan ohne ektodermalen ausführenden Abschnitt jemals angetroffen worden. Das beweist genugsam, dass ein Segmentalorgan ohne ausführenden Abschnitt und eine Urniere ohne Urnierengang nach unserer jetzigen Kenntniss gar keine im ausgebildeten Zustande vorkommenden Dinge vorstellen. SEMPER vergleicht nichts weiter, als frühe ontogenetische Stadien von Theilen dieser Organe; ob aber diese lediglich ontogenetische, nur im Werden begriffene Stufen repräsentiren, oder ob die vergleichende Anatomie einstmals das Recht geben wird, aus diesen ontogenetischen Beobachtungen auf ein phylogenetisches, functionirendes Vorkommen Schlüsse zu machen, — das Alles liegt im Schoosse der Zukunft <sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> BALFOUR's Hypothese (Urogenital Organs pag. 25), die Verschiedenheit der Ausführungsgänge durch successive Vereinigung bei den Vertebraten zu erklären,

Mit dieser Ausführung glaube ich gezeigt zu haben, dass es sich bezüglich des SEMPER-BALFOUR'schen Vergleichs zunächst um nichts weiter als um eine Hypothese handelt. Ich verkenne keineswegs das Verdienstvolle dieses hypothetischen Versuches, — regt er doch eine ganze Reihe kritischer Erörterungen und Untersuchungen an und ist dadurch Anstoss, uns, wenn gleich nicht auf diesem Wege der Wahrheit näher zu führen: — indessen muss ich Einsprache dagegen erheben, wenn diese Hypothese als wirklicher Beweis für die Homologie der Segmentalorgane der Anneliden und der Urniere der Vertebraten aufgeführt wird<sup>1)</sup>. Von einem Beweise und danach von einer wirklichen Theorie kann erst die Rede sein, wenn 1) eine Erklärung des dysmetameren Verhaltens der Urodelenurniere gegeben wird, wenn 2) die principielle Differenz zwischen ausführenden Abschnitten der Segmentalorgane und zwischen Urnierengang in genügender Weise aufgelöst wird<sup>2)</sup> und wenn 3) der Nachweis geliefert wird, dass die drüsigen Abschnitte sowohl der Segmentalorgane als der Urniere bei erwachsenen Anneliden und Vertebraten für sich, d. h. ohne Verbindung mit ausführenden Abschnitten, als functionierende Organe vorkommen können<sup>3)</sup>. — Ob dieser Nachweis bei den Anneliden zu führen ist, ob es nicht vielleicht eher die, ungegliederte und gegliederte Excretionsorgane besitzenden, Gephyreen sind, welche hierfür Klarheit geben könnten, ob dieser Nachweis je gelingen wird. — oder ob überhaupt die von SEMPER-BALFOUR gegebene Richtung die rechte ist, bleibt abzuwarten.

Bis aber die Entscheidung nicht in dem oder jenem Sinne erfolgt ist, dürfte es sehr zweckmässig sein, die alten guten Bezeichnungen Urniere und Urnierencanälchen beizubehalten und nicht zu Gunsten der modernen Segmentalorgane aufzugeben.

---

ist ein zwar geistreicher Versuch, aber eine Meinung, die durch die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen bei Teleostiern und Amphibien widerlegt wird.

<sup>1)</sup> Vergl. SEMPER, Stammesverwandtschaft etc. p. 21 f. und: Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. Arbeiten aus d. zool.-zoot. Institut in Würzburg. Bd. III. Hamburg 1876. pag. 324.

<sup>2)</sup> In der zuletzt citirten Arbeit (pag. 326) scheint übrigens SEMPER bezüglich dieses Punctes nicht mehr so sicher zu sein wie früher; wenigstens erkennt er die Beziehungen der Urniere zum primären Urnierengang als ein noch zu lösendes Problem an.

<sup>3)</sup> Dass die vereinzelt abortiven Bildungen von Urnierencanälchen etc. nicht zum Beweise zu verwerthen sind, braucht kaum erwähnt zu werden: hier handelt es sich um unfertige (oder verkümmerte) ontogenetische Stadien, die functionell gar keine Bedeutung haben.



## 2. Primärer Urnierengang: Bildung des MÜLLER'schen Ganges und des secundären Urnierenganges.

Bei den Cyclostomen, Teleostiern und bei Laemargus unter den Selachiern erhält der primäre Urnierengang (resp. Vornierengang) zeitlebens sein ursprüngliches Verhalten und bleibt wahrscheinlich ausser jeder Beziehung zu den Genitalorganen.

Bei den anderen kranioten Vertebraten hingegen geht er eine partielle (Ganoiden, männliche Selachier) oder totale (weibliche Selachier, Dipnoi, Amphibien, Amnioten) Sonderung in den MÜLLER'schen Gang und den secundären Urnierengang ein, von denen der erstere zum Ausführungsgang der Genitalproducte (der männlichen und weiblichen bei den Dipnoi, der weiblichen bei Selachiern, Amphibien und Amnioten) wird, während der letztere die Beziehungen des primären Urnierenganges zur Urniere beibehält. Diese Sonderung kann erfolgen durch mehr oder minder gleichwerthige Spaltung des hohlen Canals (Selachier) oder durch solide Abschnürung des MÜLLER'schen Ganges von der Wand des primären Urnierenganges (Salamandra): durch diese letztere Beziehung wird die selbstständige Differenzirung des MÜLLER'schen Ganges bei den Amnioten vermittelt. An der Bildung des abdominalen Ostium's betheiligt sich stets das Peritonealepithel.

### III. Nierensystem. Niere und Ureter.

Oben (p. 51 f.) habe ich behauptet, dass nur bei den Amnioten das System der Niere zur Entwicklung kommt.

Es gilt jetzt diese Behauptung zu begründen, um so mehr, als gerade die neuesten Autoren eine gegentheilige Ansicht vertreten, wonach auch bei Anamniern, speciell den Selachiern und Amphibien, ein Homologon der Amniotenniere zur Ausbildung gelangt<sup>1)</sup>.

Dieses Homologon ist nach SEMPER und BALFOUR gegeben in dem hinteren, durch besondere Harnleiter ausmündenden und als Niere bezeichneten Abschnitte der Plagiostomen- und Urodelen-Urnieren.

Zur Begründung dieser Ansicht führt SEMPER<sup>2)</sup> vor Allem die

<sup>1)</sup> SEMPER, C., Urogenitalsystem etc. pag. 420 f. — BALFOUR, FR., Urogenital Organs etc. pag. 27 und 41.

<sup>2)</sup> SEMPER a. a. O. — Eine frühere Ansicht Das Urogenitalsystem der höheren Wirbelthiere erklärt durch das der Plagiostomen. Medic. Centralblatt

ähnliche Entstehung der Amnioten- und Plagiostomen-Niere, die Ausmündung beider durch besondere Harnleiter und die mangelnden Beziehungen zu den Genitalorganen an, während er eventuelle Einwände, bezüglich des späteren Auftretens der Amnioten-Niere und bezüglich der Abweichungen im Detail der Entstehung (indirecte Abhängigkeit der Nierenanälchen vom Peritonealepithel, Verbindung derselben mit einem erst aus dem Urnierengange ausgestülpten Ureter), nicht genügend crachtet, um die Homologie beider Bildungen auszuschliessen.

Dazu habe ich in Kürze Folgendes zu bemerken.

1) Die Entstehung der Amnioten-Niere ist noch nicht genügend aufgeklärt. Sicher ist indessen, dass der Ureter der Amniotenniere und die Harnleiter der Anamniotenniere in so verschiedener Weise, sich bilden, dass sie nicht ohne Weiteres homologisirt werden können. Unsicher (wenn schon sehr wahrscheinlich) ist, ob die Nierenanälchen wirklich Abkömmlinge des Peritonealepithels sind wie die Urnierenanälchen. Bis nicht die erstere Differenz gelöst und die letztere Wahrscheinlichkeit als thatsächlich erwiesen worden, ist eine Homologie beider Nierenbildungen problematisch.

2) Die Urniere der Urodelen (Urniere und Niere SEMPER's und BALFOUR's) ist der der Anuren homolog; bei dieser können aber auch die mehr hinten liegenden Urnierenanälchen z. Th. directe Verbindungen mit den Hoden eingehen. Wollte man diese mit Nierenabschnitten homologisiren, so würde man damit statuiren, dass die Niere sich gerade wie die Urniere mit den Genitalien verbinden kann.

3) Die Differenz der Zeit des Entstehens erscheint auch mir nicht wesentlich genug, um ohne Weiteres darauf hin eine Homologie beider Bildungen auszuschliessen. Ein principieller Unterschied liegt aber in der Zusammensetzung beider. Der hintere Theil der Amphibienurniere bildet sich im unmittelbaren Anschluss an den vorderen aus primären ventralen Canälchen, mit denen sich erst secundär die secundären etc. dorsalen verbinden. Die Amniotenniere hingegen entsteht erst nach Ausbildung der ventralen Urnierenanälchen aus einer Nierenanlage, die nach Lage und Art der Entstehung höchst wahrscheinlich nur den dorsalen Urnierenanlagen der An-

---

1874 pag. 94S), wonach die Amniotenniere als eine diesen eigenthümliche Bildung (in Uebereinstimmung mit meiner Auffassung gedeutet wird, scheint inzwischen wieder verlassen worden zu sein.

phibien vergleichbar ist. Bei einer event. Homologisirung könnten also nur die dorsalen Canälchen in Frage kommen. Da aber diese bei den Amphibien einzeln in die ventralen münden, ihre event. Homologe in der Amniotenniere aber sich in toto mit dem Ureter verbinden, so kann zwischen der Amniotenniere und dem hinteren Abschnitte der Amphibienurniere höchstens eine ganz incomplete Homologie statuirt werden<sup>1)</sup>.

Auf Grund dieser kurzen Andeutungen kann ich eine Homologie der Niere der Amnioten mit Theilen der Urniere der Anamnioten nicht annehmen: Der Urniere der Anamnioten entspricht die Urniere der Amnioten, die zugleich ein einfacheres Verhalten als die höheren Formen der Selachier- und Amphibien-Urniere gewahrt hat.

Indessen erkenne ich manche Uebereinstimmungen zwischen Niere und Urniere an und halte es für sehr wahrscheinlich, dass die Erstere phylogenetisch von einem früheren urnierenartigen Stadium ausgegangen ist. Sie hat sich aber aus diesem in einer so eigenartigen Weise weiter differenzirt, dass sie in ihrer jetzigen Bildung als ein besonderes Harnsystem aufzufassen ist.

## Erklärung der Abbildungen.

Die Abbildungen sind sämtlich Querschnitten entnommen; auf Tafel III wurden einzelne Figuren (Fig. 26 u. 27) aus mehreren Querschnitten combinirt.

Für alle Figuren der Tafeln gültige Bezeichnungen:

- a* Aorta.
- ch* Cuticula chordae.
- ch* Chorda dorsalis.
- chep* Chordaepithel.
- cp* Peritonealhöhle.
- d* Darmanlage.
- g* Genitalien (Fig. 27).
- g'* Erste Genitalanlagen (Fig. 18—26).
- gg* Gefäße der Glomeruli der Urniere (Fig. 25, 26).
- gg'* Gefäße des Glomerulus der Vorniere (Fig. 5).
- gl* Glomerulus der Vorniere (Fig. 2—5).
- hch* Aehsenstrang des Darmblatts (GÖTTE).
- id* Einstülpung der dorsalen Wand des Urnierenanälchens.

<sup>1)</sup> Noch ungünstiger für Vergleichung sind die Plagiostomen, wo (nach SEMPER) die secundären Canälchen direct aus den primären hervorsprossen.



- iv* Einst. d. ventralen Wand d. Urnierenbläschens (resp. Urnierenanälchens).  
*l* Anlage der Lunge.  
*ly* Lymphgefäße (Lymphspalten).  
*m* Muskelplatte.  
*mg* MÜLLER'scher Gang.  
*mgp* Abdominales Ostium (Peritonealöffnung des MÜLLER'schen Ganges).  
*ms* Mesenterium.  
*p'* Erhöhtes Epithel des Bauchhöhlendivertikels um die Vorniere (Fig. 5).  
*p''* Erhöhtes Peritonealepithel im Bereiche der hinteren Peritonealöffnung der Vorniere (= *p'*) und des vorderen Endes der Anlage des MÜLLER'schen Ganges (Fig. 6—16).  
*pp* Parietales Blatt des Bauchfells.  
*pp''* Erhöhtes Peritonealepithel neben der ventralen Ausstülpung des Urnierenanälchens (*ap'*) (Fig. 25).  
*pv* Viscerales Blatt des Bauchfells.  
*sk* Skeletogene Schichte um die Chorda dorsalis.  
*u* Primäre (ventrale) Urnierenanlagen. (Auf Fig. 17 rechts irrtümlich als *u'*, auf Fig. 26 rechts fälschlich als *ud'* bezeichnet :  
     Urnierenstränge (Fig. 17, 15).  
     Urnierenbläschens (Fig. 19, 20).  
     Urnierenanälchen (Fig. 22—30).  
*u'* Abortive Urnierenstränge (Fig. 31).  
*ud* Secundäre dorsale Urnierenanlagen :  
     Urnierenstränge (Fig. 28).  
     Urnierenanälchen (Fig. 30).  
*udd* Tertiäre dorsale Urnierenanlagen (Urnierenstränge) (Fig. 30).  
*udgl* Secundäres dorsales MALPIGHI'sches Körperchen (Fig. 30).  
*uli* Intermediärer Schenkel des secundären dorsalen Urnierenanälchens (Fig. 29).  
*ull* Lateraler Sch. d. s. d. U. (Fig. 29).  
*udm* Medialer Sch. d. s. d. U. (Fig. 29).  
*udmk* Secundäre dorsale BOWMAN'sche Kapsel (Fig. 30).  
*ugl* Anlage des primären MALPIGHI'schen Körperchens der Urniere (Fig. 27, 30).  
*ugle* Epithelbekleidung des primären M. K. der Urniere (Fig. 21—26).  
*ui* Intermediärer Schenkel des primären Urnierenanälchens (Fig. 21).  
*ul* Lateraler Sch. d. pr. U. (Fig. 21).  
*(ul+vg)* Offene Communication zwischen primärem Urnierenanälchen und Vornierengang (Fig. 23).  
*um* Medialer Sch. d. pr. U. (Fig. 21).  
*umk* Anlage d. prim. BOWMAN'schen Kapsel d. Urnierenanälchens (Fig. 21 bis 26).  
*umkh* Anlage des Halses der pr. B. K. (Fig. 26, 27).  
*up* Peritonealcanal der Urniere.  
*up'* Ventral gerichtete Ausstülpung des Urnierenanälchens (Anlage des Peritonealcanals).  
*v* Vorniere, Vornierenanäle.  
*vc* Vena cardinalis.  
*vc'i* V. cava inferior.

- vei'* Aeste der V. cava inferior.  
*vg* Vornierengang.  
*vg'* Vornierengang nach Abschnürung des MÜLLER'schen Ganges. (Auf Fig. 11 und 12 fälschlich mit *vg* bezeichnet.)  
*vj* Vena jugularis externa (Fig. 4).  
*ek* Kapsel der Vorniere (Fig. 4).  
*eo* Oberer Theil der Vornierenanlagen (Fig. 2).  
*ep* Ast der Vena portae (Fig. 23).  
*ep<sub>1</sub>* Erste Peritonealcommunication der Vorniere (Fig. 1).  
*ep<sub>2</sub>* Zweite Pe. d. V. (Fig. 2, 4, 6, 9).  
*ep'<sub>2</sub>* Zweiter Peritonealcanal der Vorniere vor der Einmündung in die Bauchhöhle (Fig. 6).  
*ep<sub>3</sub>* Dritte Pe. d. V. (Fig. 3).  
*era* Vv. renales advehentes.  
*err* Vv. renales revehentes.  
*vu* Unterer Theil der Vornierenanlage (Fig. 2).

Tafel I.

Entwicklung der Vorniere und des Müller'schen Ganges.

- Fig. 1—4. Vorniere von *Rana temporaria*.  
 Fig. 1. Querschnitt durch die Vorniere einer 5,0 Mm. langen Larve in der Höhe der ersten Peritonealcommunication. Vergrößerung: 90.  
 Fig. 2. Querschnitt durch dieselbe Vorniere in der Höhe der zweiten Peritonealcommunication. Vergr.: 90.  
 Fig. 3. Querschnitt durch dieselbe Vorniere in der Höhe der dritten Peritonealcommunication. Vergr.: 90.  
 Fig. 4. Querschnitt durch die Vorniere einer 12 Mm. langen Larve in der Höhe der zweiten Peritonealcommunication. Vergr.: 90.  
 Fig. 5—16. Vorniere, Vornierengang und MÜLLER'scher Gang von *Salamandra maculata*.  
 Fig. 5. Querschnitt durch die Mitte der Vorniere eines 21 Mm. langen Embryo aus dem September. Vergr.: 150.  
 Fig. 6. Querschnitt durch das hintere Ende der Vorniere einer 43 Mm. langen Larve aus dem Spätsommer (Exemplar A); 35. Schnitt einer Serie. Rechts ist der Peritonealcanal kurz vor seiner Einmündung in die Bauchhöhle, links die Peritonealcommunication selbst getroffen. Vergr.: 90.  
 Fig. 7. Dasselbe Thier; 37. Schnitt der Serie. Vergr.: 90.  
 Fig. 8. Dasselbe Thier; 40. Schnitt der Serie. Vergr.: 90.  
 Fig. 9. Querschnitt durch das hintere Ende der Vorniere einer 48 Mm. langen Larve aus dem Spätsommer (Exemplar D); 8. Schnitt einer Serie. Die Peritonealcommunication ist getroffen. Vergr.: 90. (Die Punctlinie von *ep<sub>2</sub>* ist nach oben bis zur Communication zu ergänzen.)  
 Fig. 10. Dasselbe Thier; 10. Schnitt der Serie. Vergr.: 90.  
 Fig. 11. Dasselbe Thier; 13. Schnitt der Serie. Das abdominale Ostium des MÜLLER'schen Ganges ist getroffen. Vergr.: 90. (Lies *vg'* statt *vg*.)  
 Fig. 12. Dasselbe Thier; 15. Schnitt der Serie. Der MÜLLER'sche Gang ist getroffen. Vergr.: 90.

- Fig. 13. Querschnitt durch den vorderen Abschnitt des MÜLLER'schen Ganges einer 46 Mm. langen Larve aus dem Spätsommer (Exemplar E ; 40. Schnitt einer Serie. Vergr.: 150.
- Fig. 14. Dasselbe Thier; 47. Schnitt der Serie. Vergr.: 150.
- Fig. 15. Dasselbe Thier; 60. Schnitt der Serie. Der M. G. ist kurz vor der Vereinigung mit der Wand des Vornierengangs getroffen. Vergr.: 150.
- Fig. 16. Dasselbe Thier; 62. Schnitt der Serie. Der M. G. ist nicht mehr nachweisbar. Vergr.: 150.

## Tafel II u. III.

## Entwicklung der Urniere.

- Fig. 17. Querschnitt durch den Anfang der ersten Urnierenanlage von Triton alpestris. Vergr. 265. (Auf der rechten Seite lies *u* anstatt *u'*.)
- Fig. 18—30. Urnierenanlagen von Salamandra maculata.
- Fig. 18. Querschnitt durch einen Urnierenstrang eines 14 Mm. langen Embryo aus der Mitte des Juli. Vergr.: 185.
- Fig. 19. Querschnitt durch ein hinteres einfaches Urnierenbläschen eines 16 Mm. langen Embryo aus dem Ende des Juli; 65. Schnitt einer Serie. Vergr.: 185.
- Fig. 20. Dasselbe Thier; 40. Schnitt der Serie. Ein mehr entwickeltes Urnierenbläschen ist getroffen. Vergr.: 185.
- Fig. 21. Querschnitt durch ein einfaches Urnierenanälchen eines 17 Mm. langen Embryo aus der Mitte des August; 77. Schnitt einer Serie. Vergr.: 185.
- Fig. 22. Dasselbe Thier; 63. Schnitt der Serie. Das getroffene Urnierenanälchen communicirt mit dem Vornierengange und zeigt die ersten Anlagen des MALPIGHI'schen Körperchens, der BOWMAN'schen Kapsel und des Peritonealcanals. Vergr.: 185.
- Fig. 23. Querschnitt durch das laterale mit dem Vornierengange verbundene Ende des Urnierenanälchens eines 18 Mm. langen Embryo aus der Mitte des August zur Darstellung der Entwicklungsvorgänge, welche der Einmündung des Urnierenanälchens in den Vornierengang vorausgehen. Vergr.: 265.
- Fig. 24. Querschnitt durch die peritonealwärts gerichtete Ausstülpung des Urnierenanälchens (Anlage des Peritonealcanals) eines 18 Mm. langen Embryo aus der Mitte des August. Früheres Stadium. Vergr.: 265.
- Fig. 25. Dieselbe Stelle bei einem anderen (älteren) Embryo aus der Mitte des August. Entwickelteres Stadium. Vergr.: 265.
- Fig. 26. Querschnitt durch den vorderen Abschnitt der Urniere eines 18 Mm. langen Embryo aus dem Ende des August. Combination aus 5 auf einander folgenden Schnitten zur übersichtlichen Darstellung des MALPIGHI'schen Körperchens, der BOWMAN'schen Kapsel und der Peritonealcommunication. Vergr.: 185. (Anstatt *u'* links lies *u*.)
- Fig. 27. Querschnitt durch den vorderen Theil der Urniere eines 21 Mm. langen weiblichen Embryo aus dem September. Combination aus den Schnitten 178 bis 180 einer Serie zur übersichtlichen Darstellung des M. K., der B. K. und der Peritonealcommunication. Vergr.: 185.
- Fig. 28. Dasselbe Thier; Querschnitt durch den hinteren Theil der Urniere





Fig 1



Fig 2



Fig 3



Fig. 7



Fig 8



Fig 6

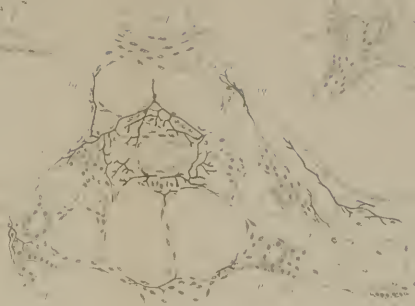


Fig 4

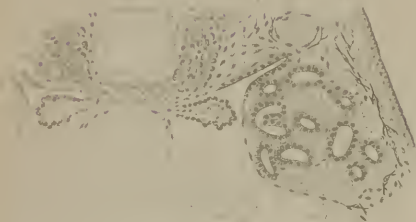


Fig 13.

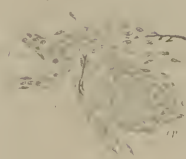


Fig 5

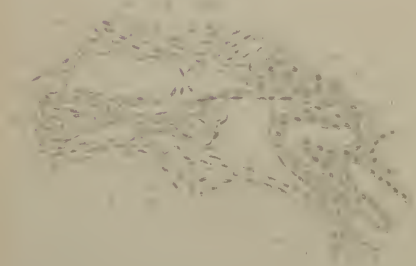


Fig 14.



Fig 9



Fig 10



Fig 15



Fig 16



Fig 11



Fig 12







Fig. 17

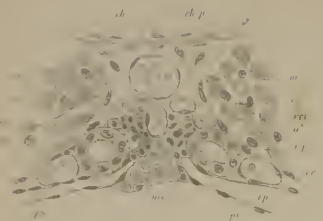


Fig. 20.

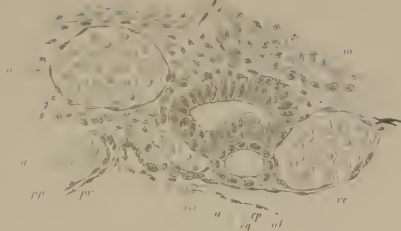


Fig. 22



Fig. 18.

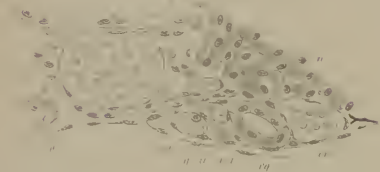


Fig. 21

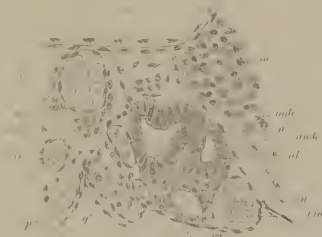


Fig. 24

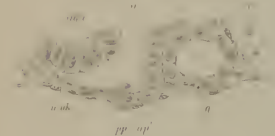


Fig. 19

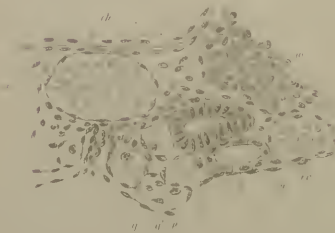


Fig. 23.

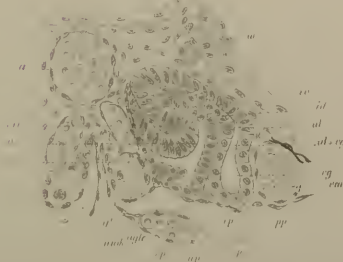
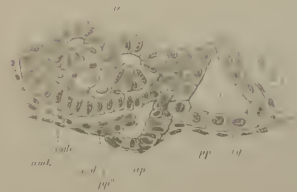
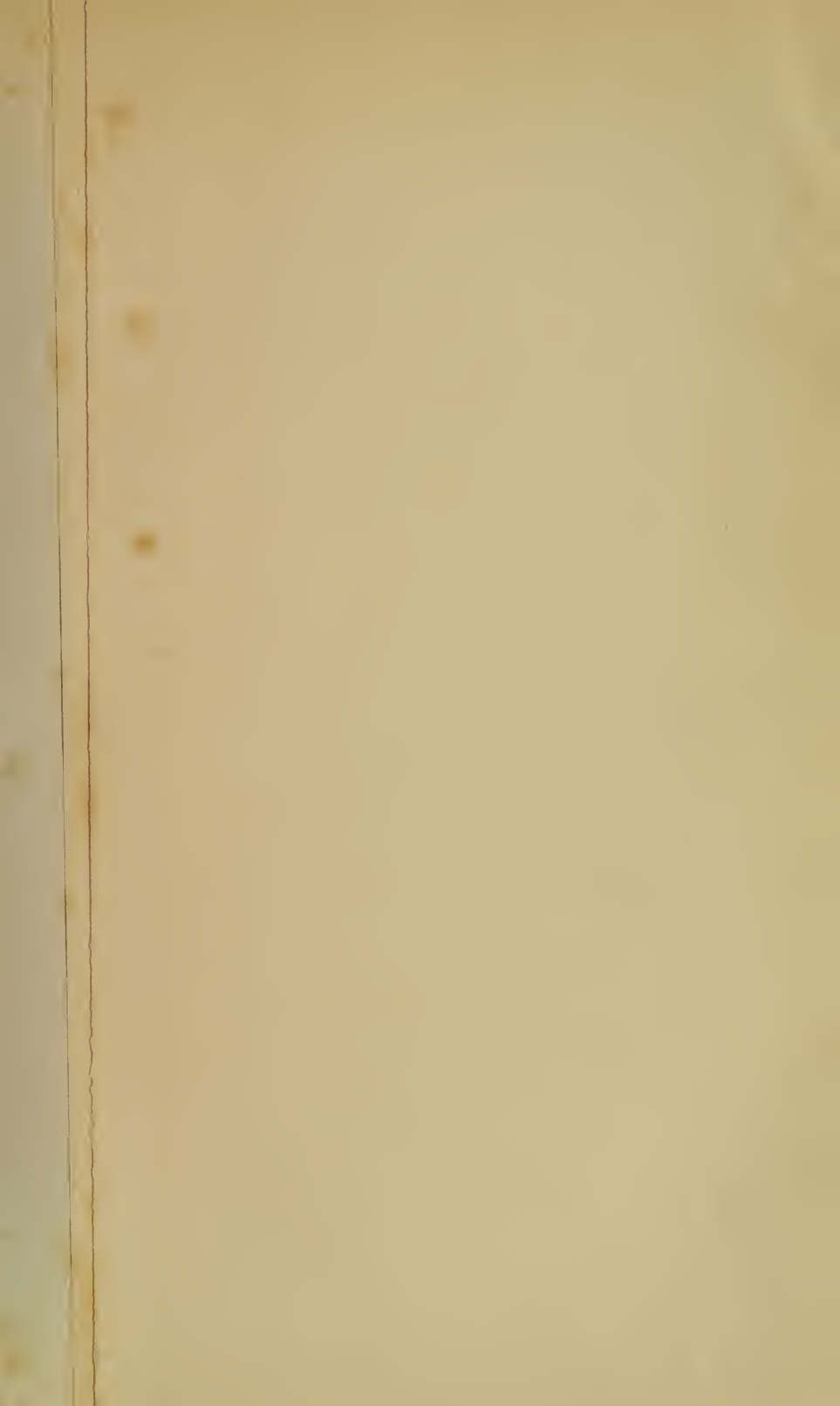


Fig. 25









(Schnitt 210 der Serie, zur Darstellung der secundären dorsalen Urnierenstränge. Vergr.: 185.

Fig. 29. Querschnitt durch den hinteren Theil der Urniere eines 25 Mm. langen Embryo aus dem Anfang des October zur Darstellung der weiteren Entwicklung der secundären dorsalen Urnierenanlagen zu Canälchen. Vergr.: 185.

Fig. 30. Querschnitt durch den hinteren Theil der Urniere eines 25 Mm. langen Embryo aus dem Ende des October; Combination aus 2 aufeinander folgenden Schnitten zur übersichtlichen Darstellung der ersten Entwicklung der tertiären dorsalen und der weiteren Ausbildung der secundären dorsalen Urnierenanlagen. Vergr.: 150.

Fig. 31. Querschnitt durch einen abortiven Urnierenstrang eines 19 Mm. langen Embryo aus dem September. Vergr.: 185.

### Nachträgliche Bemerkungen.

Während des Druckes dieser Arbeit erhalte ich BRAUN's Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien (Arb. u. d. zool.-zoot. Inst. in Würzburg. IV. 1877. pag. 115 f.). Leider erlaubt der mir gestattete Raum nicht auf diese genauen und dankenswerthen Untersuchungen ausführlicher einzugehen, und muss ich mich für jetzt auf die Berührung einiger die frühere Mittheilung BRAUN's ergänzenden Punkte beschränken. Pag. 133 f. werden an den ersten Stadien der sonst soliden Urnierenanlagen von *Laecerta agilis* kurze hohle Peritonealcommunicationen beschrieben, welchen ephemeren Bildungen übrigens BRAUN selbst keine grosse Bedeutung beilegt. — Pag. 144. Eine Entstehung secundärer Urnierencanälchen durch Einstülpung des Peritonealepithels wird von BRAUN ausgeschlossen. Danach bestehen also bei den Reptilien andere Verhältnisse, als ich beim Hühnchen (pag. 68) und bei *Salamandra* (Amphibienniere pag. 83 f.) fand. — Pag. 179. f. Der MÜLLER'sche Gang der Reptilien entwickelt sich wie BORNHAUPT und GASSER beim Hühnchen angeben und wie ich (pag. 71) ebenfalls vertreten habe. Dagegen weicht BRAUN's Deutung dieser Vorgänge (pag. 211) wesentlich von der (pag. 71, 72, 75, 77 und 105) von mir gegebenen ab, die ich gerade mit auf Grund von BRAUN's Untersuchungen nach wie vor aufrecht erhalte. — Pag. 199 f. wird von BRAUN die Abstammung der Nierencanälchen vom Peritonealepithel nachgewiesen. Damit ist der Beweis für das erbracht, was ich bisher nur als »sehr wahrscheinlich« bezeichnen konnte. Im Uebrigen werden meine Ausführungen auf pag. 106 und 107 hierdurch nicht alterirt.

Ferner ist es mir eine sehr angenehme Pflicht, auf Grund einer (mir im December 1877 gewordenen) brieflichen Mittheilung SPENGLER's zu constatiren, dass dieser Autor die Entstehung des MÜLLER'schen Ganges der Urodelen, seine weitere Ausbildung und theilweise Verkümmern, sowie sein Verhalten bei jungen Männchen ganz unabhängig von mir und etwa gleichzeitig mit mir gerade so gefunden hat, wie ich es in meiner früheren Abhandlung (Entwicklung der Amphibienniere pag. 98 f.) dargestellt habe. Auch bezüglich der Entwicklung der Peritonealcommunicationen (Nephrostomen) und der secundären etc. dorsalen Urnierencanälchen der Urodelen stellt sich SPENGLER auf meine Seite.