

# Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbeltiere.

Dargelegt an der Entwicklung dieses Organsystems bei *Ichthyophis glutinosus*.

Von

**Dr. Richard Semon,**

a. o. Professor an der Universität Jena.

Hierzu Tafel I—XIV.

---

## Einleitung.

Im Oktober 1889 stellten mir die Herren PAUL und FRITZ SARASIN eine reichliche Auswahl des von ihnen auf Ceylon gesammelten Materials von *Ichthyophis glutinosus* zur Bearbeitung der Urogenitalentwicklung zur Verfügung. Es waren im ganzen 47 Exemplare, die eine ziemlich vollständige Entwicklungsreihe von Stadien an, bei welchen eben die Kiemenknötchen hervortraten (SARASIN 35, Figur 30), bis zur völligen Ausbildung und Geschlechtsreife des Tieres darstellten. Nur die ersten Entwicklungsstadien fehlten. Der Erhaltungszustand des mit Chromsäure konservierten Materials war größtenteils für das Urogenitalsystem das durch Eröffnung der Leibeshöhle der Konservierungsflüssigkeit frei zugänglich gemacht worden war, ein vortrefflicher. Wenn ich trotzdem ein genaueres Eingehen auf die feineren histologischen Details und auf die Spermatogenese möglichst vermieden habe, so geschah dies deshalb, weil ich für derartige Untersuchungen die Kontrolle an frischem und an durch andere Methoden konserviertem Material für unerlässlich halte. Im übrigen habe ich mich möglicher Vollständigkeit befließigt und insbesondere auch viele Abbildungen der ungewöhnlich klaren und übersichtlichen Organisationsverhältnisse gegeben, die die Urogenitalentwicklung dieses Wirbeltiers vor allen anderen, die ich kenne, darbietet.

Daß ich das Thema keineswegs erschöpft habe und das reiche Material eine viel umfassendere Ausbeutung gestattete, ist mir

selbst durchaus klar. Auch im vergleichenden Teil habe ich in keiner Weise versucht, eine erschöpfende Vergleichung des Urogenitalsystems der Wirbeltiere zu geben. Mein Ziel war nur, die Hauptetappen zu charakterisieren, die das Urogenitalsystem der Wirbeltiere in seiner stammesgeschichtlichen Entwicklung durchgemacht hat, und darzulegen, wie die oft recht abweichenden Bauverhältnisse dieses Organsystems in den verschiedenen Wirbeltierklassen sich aus einem gemeinsamen Grundplan ableiten lassen. Fragen, zu deren Beantwortung das vorliegende Beobachtungsmaterial nicht ausreichte, wurden nur flüchtig gestreift. Auch blieben viele Einzelheiten unerörtert, die sich auf morphologisch unwichtige Abweichungen beziehen, und deren Ableitung aus den dargelegten Grundzügen des Baues keine Schwierigkeit darbietet.

Die Stellung einer Tiergruppe im System kann natürlich nur unter Berücksichtigung der Gesamtorganisation und nicht durch noch so eingehende Behandlung eines einzigen Organsystems erkannt werden. Auch ist in dieser Beziehung das Urogenitalsystem bei den Wirbeltieren von viel geringerer Bedeutung als Skelett- und Nervensystem. Die phylogenetische Stellung der Coecilien ist deshalb in vorliegender Arbeit nicht weiter erörtert worden. Entwicklung und Bau der Harn- und Geschlechtsorgane zeigen bei ihnen in den meisten Punkten primitivere Verhältnisse als bei den übrigen Amphibien; andererseits ist es leichter, die Befunde bei Reptilien an sie, als an diejenigen der Urodelen und Anuren anzuknüpfen. Der naheliegende Schluß, daß die Coecilien ein einseitig entwickelter Seitenzweig der Stammgruppe der Amphibien sind und daß die Amnioten sich ihrerseits ziemlich tief unten von dieser Stammgruppe abgezweigt haben, findet durch manche andere Organisationseigentümlichkeiten seine Stütze und entspricht im allgemeinen den Resultaten, zu denen P. und F. SARASIN (35, p. 239) auf Grund viel umfassenderer Untersuchungen der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Coecilien gelangt sind.

Wohl selten ist ein hochwertiges Beobachtungsmaterial in so planvoller Weise gesammelt und in so ausgiebiger Weise ausgenutzt worden, als von diesen beiden Forschern, die sich nicht damit begnügt haben, eine Reihe von Organsystemen selbst eingehend durchzuarbeiten, sondern die ihr Material zur Bearbeitung derjenigen Organe, die sie nicht selbst behandelt haben, in freigiebigster Weise anderen Forschern zur Verfügung gestellt haben. Ich spreche ihnen an dieser Stelle noch einmal meinen wärmsten Dank aus.

## I. Beschreibender Teil.

### Entwicklung und Bau des Urogenitalsystems von *Ichthyophis glutinosus*.

Wie sich im Laufe der folgenden Darstellung ergeben wird, entwickeln sich die einzelnen Teile des Exkretions- und Genitalsystems in so enger Beziehung zu einander und hängen beide Systeme unter sich von ihrer ersten Entstehung an so innig zusammen, daß es unratsam ist, die einzelnen Teile, wie Vorniere, Urnieren, Nebennieren und Keimdrüse abgetrennt voneinander von ihrer ersten Entstehung an bis zur fertigen Ausbildung zu verfolgen. Obgleich die Darstellung etwas erschwert wird, und sich Wiederholungen nicht völlig vermeiden lassen werden, muß das Urogenitalsystem in den verschiedenen Entwicklungsstadien, die es durchläuft, jedesmal in seiner Gesamtheit untersucht und beschrieben werden, da es in hervorragender Weise auf das gegenseitige Verhältnis der verschiedenen Bestandteile ankommt.

Wir können in der Entwicklung des Urogenitalsystems von *Ichthyophis* 5 Hauptetappen unterscheiden:

1. Stadium. Erste Entstehung der Vorniere und des Vornierenganges.

2. Stadium. Vorniere wohl ausgebildet; funktioniert als einziges Exkretionsorgan des Embryos. Urnieren im Entstehen begriffen. Gewisse Peritonealzellen werden als Keimzellen kenntlich. Auf dieser Stufe stehen die Embryonen, welche zwar schon drei Kiemenknötchen besitzen, aber deren Kiemen noch keine Fiederchen tragen. (SARASIN 35, erstes Heft, Figur 30—37.)

3. Stadium. Vorniere und Urnieren vollentwickelt, funktionieren beide als Exkretionsorgane. Keimdrüse noch indifferent. Auf diesem Stadium stehen die Embryonen mit den gefiederten Kiemen. SARASIN Figur 38—48. Bei den älteren (SARASIN, Figur 46—48) zeigt sich eine rasch fortschreitende Rückbildung der Vorniere.



4. Stadium. Vorniere rückgebildet und funktionslos. Keimdrüse geschlechtlich differenziert, aber noch unreif. Umfaßt das Larvenstadium von *Ichthyophis*, in welchem die Tiere im Wasser leben und nach Verlust der Kiemen Luft von der Oberfläche durch den Mund einatmen. Das am Ende des vorigen Stadiums unterhalb der letzten Kiemenfeder durchbrochene Kiemenloch ist bestehen geblieben (SARASIN, Figur 49—54).

5. Stadium. Stadium der Geschlechtsreife. Tiere leben unterirdisch im Boden. Kiemenöffnung geschlossen (SARASIN, Figur 1).

1. Stadium. Erste Entstehung der Vorniere und des Vornierenganges.

Leider stand mir von diesem Stadium kein Exemplar zur Verfügung. Ich kann daher keinerlei Angaben über die erste Entstehung der Vorniere und des Vornierenganges bei *Ichthyophis* machen. Im vergleichenden Teil werde ich die diesbezüglichen Thatsachen, die bei anderen Amphibien und bei den übrigen Wirbeltierklassen festgestellt worden sind, erörtern.

2. Stadium. Vorniere voll ausgebildet, funktioniert als einziges Exkretionsorgan des Embryos. Urnieren im Entstehen begriffen. Gewisse Peritonealzellen werden als Keimzellen kenntlich. Embryonen mit drei Kiemenknötchen, aber ohne Kiemenfederchen (SARASIN, Figur 30 bis 37; vorliegende Arbeit, Tafel I, Figur 1 und 2, Tafel IV und V).

### Vorniere.

Von diesem Stadium standen mir drei Embryonen zur Verfügung, die sämtlich auf Querschnittsserien untersucht worden sind. Die Querschnitte wurden der Reihe nach gezeichnet und aus den Zeichnungen das Bild der Vorniere rekonstruiert. Figur 1 ist eine derartige Rekonstruktion der Vorniere aus 180, Figur 2 die einer etwas älteren Vorniere aus 150 Schnitten. Die Rekonstruktionen sind in allen Längenmaßen genau, dagegen insofern schematisiert, als die Kanäle, welche dicke Schläuche vorstellen, als Linien eingetragen sind. Das wahre Bild eines Vornierenkanals mit Trichter erhält man aus Figur 5, Tafel III. In den Figuren 1—3 auf Tafel I ist das Gewirr der Kanäle, die einander innig berühren und sich in den verschiedensten Richtungen des Raumes winden, entwirrt und in eine Ebene ausge-



breitet worden. Dieser Schematismus der Rekonstruktion ließ sich nicht ohne Beeinträchtigung der Klarheit beseitigen. Zur Korrektur der Vorstellung, die man sich von der Vorniere zu machen hat, betrachte man Figur 4a auf Tafel II. Letztere Abbildung eines Totalpräparats giebt uns das wirkliche Aussehen einer Vorniere wieder. Freilich ist es eine etwas ältere Vorniere, die dem dritten Entwicklungsstadium entspricht, nicht dem zweiten, mit dem wir uns jetzt beschäftigen. Die Rekonstruktion, die dem Stadium jener Totalansicht etwa entspricht, finden wir in Figur 3. Doch ist leicht ersichtlich, daß die Differenz im Bau der Vorniere zwischen Figur 1 und 2 einerseits, Figur 3 andererseits keine sehr bedeutende ist. Proximalwärts reicht die Vorniere bis zur Vereinigungsstelle der beiden Aortenwurzeln oder auch bei hoher Lage dieser Vereinigung nicht ganz so hoch hinauf. Von da erstreckt sie sich abwärts durch 12—13 Segmente. In Figur 1 ist sie in fast allen ihren Bestandteilen schon voll ausgebildet. Sie stellt sich als eine streng paarige Bildung dar. Jede Hälfte besteht aus einer größeren Anzahl von Querkanälen, die in einen im oberen Abschnitte etwas gewundenen, im unteren noch gestreckten Längskanal einmünden. Dieser Längskanal ist der Vornierengang; er setzt sich nach unten bis zur Kloake fort, in die er einmündet.

Das andere Ende der Querkanälchen gabelt sich in zwei Äste, von denen jedesmal der eine in die freie Leibeshöhle, der andere in einen vor der Aorta gelegenen retroperitonealen Hohlraum einmündet.

Je ein solcher Hohlraum liegt rechts und links vor der Aorta und begleitet dieselbe im ganzen Bereich der Vorniere. Morphologisch sind beide Hohlräume als Divertikel der unsegmentierten Leibeshöhle aufzufassen, von der sie sich im Laufe der ontogenetischen Entwicklung allmählich abgeschnürt haben. Das läßt sich mit Leichtigkeit bei anderen Amphibien und anderen Wirbeltierklassen feststellen, und auch bei *Ichthyophis*, bei welchem in meinen jüngsten Stadien die Abschnürung schon größtenteils vollzogen ist, kommuniziert dann vorläufig doch noch das proximale Ende sowohl des rechten wie des linken Hohlraums direkt mit der freien Leibeshöhle durch einen langen, schmalen Längsspalt (Figur 1). Das Leibeshöhlenepithel setzt sich dort ununterbrochen und ohne Veränderung in das des Hohlraums fort. In älteren Stadien (Figur 2) ist auch diese Kommunikation verklebt, und beide Hohlräume stellen proximal wie distal geschlossene Säcke dar.

In dem etwas jüngeren Stadium Figur 1 zeigt das Lumen jedes Sackes bedeutende Schwankungen im Längsverlauf des Gebildes. Immer da, wo ein Trichter der oben erwähnten Querkänäle der Vorniere einmündet, erweitert sich der Hohlraum beträchtlich. In den zwischenliegenden Partien verengert er sich wieder bis zur Berührung seiner dorsalen und ventralen Wandung. Diese Verengerung rührt daher, daß an dieser Stelle eine vorläufig noch solide, segmentale Gefäßsprosse aus der Aorta die dorsale Wand gegen die ventrale hin einstülpt (Figur 1). Doch läßt sich die Kontinuität der gesamten Bildung auch an jenen Stellen deutlich verfolgen. Etwas ältere Stadien (Figur 2) zeigen in dieser Beziehung ganz ähnliche Verhältnisse. Eine Wundernetzbildung am Ende der segmentalen Gefäßsprossen ist noch nicht erfolgt.

Wie oben angegeben, pflegt sich jeder Querkanal in zwei Schenkel zu spalten. Der eine mündet durch einen Trichter in das abgeschnürte Leibeshöhlendivertikel: wir nennen ihn den Innentrichter; der andere mündet in die freie Leibeshöhle: wir nennen ihn den Außentrichter. Tafel I, Tafel II, Figur 4a, Tafel 5, Fig. 17 und 18, Tafel VI, Figur 19a und b geben über die Lage und das Verhältnis der beiden Trichter Auskunft.

Im jüngsten Stadium (Figur 1) besitzt jeder Querkanal sowohl einen Außen- wie einen Innentrichter. In älteren Stadien leitet sich insofern eine Rückbildung ein, als an den obersten Querkänälen die Innentrichter, an den untersten die Außentrichter rückgebildet werden. Nur die mittleren Querkänäle besitzen beide Trichterarten in voller Ausbildung. Der zeitliche Beginn und die Ausdehnung dieser Rückbildung unterliegt individuell bedeutenden Schwankungen (vgl. Fig. 2, 3, 4).

Auf Figur 1 hat man den Eindruck, als ob die Querkänäle und Trichter der Vorniere trotz einiger Unregelmäßigkeit doch ausgesprochen segmentale Anordnung zeigen, und in der That lehrt die Untersuchung, daß die 12 (resp. 13) Kanäle und Trichter 12 (resp. 13) Körpersegmenten des Embryos entsprechen. Später ändert sich dies insofern, als das Wachstum der Vorniere mit dem des übrigen Körpers nicht gleichen Schritt hält, so daß im dritten Entwicklungsstadium auf 11 Vornierensegmente nur 7 Körpersegmente kommen. Doch zeigt schon das bloße Aussehen der Vorniere in jener Zeit (Tafel II, Figur 4), daß es sich dabei um ein sekundäres Zurückbleiben im Wachstum handelt.

Wie aus den Abbildungen (Figur 1 und 2) ersichtlich, zeigen Trichter und Querkänäle in den verschiedenen aufeinanderfolgen-



den Segmenten, und ebenso auch in demselben Segmente die entsprechenden Bildungen der rechten und linken Seite zu einander mannigfache kleine Abweichungen und Schwankungen. Niemals ist das Bild ein so regelmäßiges, wie die Urniere es in entsprechenden Entwicklungsstadien bietet. Kein Wunder, da es sich um ein nur temporär funktionierendes, baldiger Rückbildung geweihtes Gebilde handelt.

So besitzt zum Beispiel in Figur 1 die Vorniere linkerseits (auf der Figur rechts) proximalwärts einen Querkanal mit Außen- und Innentrichter mehr als rechterseits. Diesen Kanal mit Trichtern habe ich mit *o* bezeichnet. Bemerkenswert ist, daß der Längskanal, in den er einmündet, sich nicht direkt in den Vornierengang fortsetzt, sondern von demselben durch eine kurze Unterbrechung getrennt ist. Diese Eigentümlichkeit läßt sich auf zwei Weisen, entweder als Bildungshemmung oder aber als Rückbildung deuten. Da alle neueren Untersuchungen darin übereinstimmen, daß sich der Vornierengang im Bereich der Vorniere durch Verwachsung der peripheren Enden der Vornierenkanälchen bildet, erscheint die ersterwähnte Deutung als die weitaus wahrscheinlichere. Ebenso zu beurteilen ist der Umstand, daß die untersten Vornierenkanäle zunächst noch keine Verbindung mit dem Vornierengang zeigen (Figur 1 rechts in der Figur der XI. und XII., links der XII.), später aber meist noch den Anschluß zu erreichen scheinen (Figur 2). Doch kann es auch vorkommen, daß der Anschluß von den letzten Trichtern niemals erreicht wird (Figur 3).

Meistens mündet jeder Querkanal für sich in den Vornierengang oder strebt wenigstens auf ihn zu. Zuweilen, obwohl ziemlich selten, münden zwei Querkanäle mit einem gemeinsamen Endstück in den Längskanal, z. B. auf Figur 1 links in der Figur der IX. und X., Figur 2 rechts in der Figur der VI. und VII., links der VII. und VIII.

Noch eine Eigentümlichkeit will ich erwähnen, auf deren Bedeutung ich später zurückkomme. Ab und zu sehen wir nämlich den Hohlraum der abgeschnürten Leibeshöhle durch einspringende Falten in zwei hintereinanderliegende Abschnitte geteilt. Dann kommt es zuweilen vor, daß der zum Innentrichter führende Kanal sich in zwei Schenkel spaltet, die beide in einen Innentrichter auslaufen, der eine für den vorderen, der andere für den hinteren Abschnitt der abgeschnürten Leibeshöhle. Solch einen Fall sehen wir auf Tafel I in Figur 1 rechts an Kanal III.

Ursprünglich haben wohl alle Querkanäle einen gestreckten



Verlauf, wie ihn in meinem jüngsten Stadium Figur 1 noch die obersten und die untersten zeigen. Später beginnen sie sich in einer Weise zu schlängeln, die zwar in den Hauptzügen einen gleichen Typus erkennen läßt, dabei aber doch große Unregelmäßigkeiten aufweist. Ein Blick auf die Figuren der Tafel I wird hierüber Auskunft geben. Charakteristisch für die Windungen der Vornierenkanälchen im Gegensatz zu denen der Urniere ist die Blindfortsatzbildung, die meistens die Einleitung dazu bildet, daß eine bestimmte Kanalstrecke sich windet. Die Kuppe der Windung wird dann gewöhnlich durch den Blindfortsatz gekrönt. Solche Blindfortsätze mangeln den Windungen der Urnierenkanäle vollständig.

Der Längskanal (Vornierengang) ist im Bereich der Vorniere zunächst in seinem unteren  $\frac{4}{5}$  durchaus gestreckt. Das obere Fünftel dagegen zeigt sich auch bei meinen jüngsten Exemplaren mehr oder weniger gewunden. Ich kann nicht entscheiden, ob sich diese Windungen des oberen Fünftels resp. Viertels gleich bei der ersten Entstehung des Ganges gebildet haben oder erst sekundär aufgetreten sind. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung kann man dann eine fortschreitende Schlängelung des Ganges im ganzen Bereich der Vorniere verfolgen; doch erstreckt sich diese Bildung von Windungen am Vornierengang nie tiefer abwärts als bis zu der Stelle, an welcher die ersten Urnierenkanälchen auftreten und in den Gang einmünden (Tafel I, Figur 3).

### Urnieren.

Wie schon in der Überschrift dieses Abschnittes angedeutet ist, besitzt der Embryo auf diesem Stadium nur in der Vorniere ein funktionierendes Exkretionsorgan. Urnierenkanäle sind allerdings angelegt; sie stehen aber auf einer sehr niederen Entwicklungsstufe, haben auch bis jetzt die Verbindung mit dem Ausführgang (Vornierengang) nicht erreicht, so daß sie entschieden noch als funktionslos zu bezeichnen sind.

Bekanntlich schreitet die Entwicklung der Segmente am Wirbeltierembryo von vorn nach hinten fort, das heißt die hinteren Segmente sind weniger weit ausgebildet, repräsentieren jüngere Entwicklungsstadien als die vorderen. Wir können also manche Entwicklungsphänomene an demselben Embryo studieren, wenn wir in der Untersuchung von den hinteren Segmenten zu den vorderen aufsteigen. Ganz besonders eignen sich für diese Untersuchungsmethode so langgestreckte, eine überaus große Anzahl

von Segmenten besitzende Tiere wie die Coccilien. Die Differenz in der Ausbildung der Segmente des Hinterendes, der Körpermitte und des vorderen Rumpfabschnittes ist hier sehr bedeutend, wie die Tafeln IV und V veranschaulichen, die bei demselben Embryo von hinten nach vorn fortschreitende Querschnitte durch Rumpfssegmente im Bereiche der Urniere und des distalen Endes der Vorniere darstellen.

Schon bei meinen jüngsten Embryonen sind am Vorderende des Rumpfes gleich unterhalb der Vorniere die Urnierenanlagen fertig entwickelt; nach hinten zu dagegen ist die Ausbildung immer weniger weit fortgeschritten, bis endlich in den hintersten Abschnitten, in denen bei älteren Stadien noch Urnierenkanälchen zur Ausbildung kommen, dieselben auf diesem Stadium noch nicht in Erscheinung getreten sind.

Ich wende mich zunächst zur Betrachtung der letzterwähnten Segmente.

Wie Figur 9 auf Tafel IV zeigt, haben sich die Ursegmentplatten von den Seitenplatten schon vollkommen abgeschnürt. Die Epithellagen der unsegmentierten und der segmentierten Coelombildung sind aber an der Abschnürungsstelle in Kontakt geblieben, und es sei gleich hier darauf aufmerksam gemacht, daß dieser Kontakt dauernd erhalten bleibt und den Anknüpfungspunkt zu wichtigen Weiterbildungen darstellt <sup>1)</sup>).

Das Ursegment stellt eine einheitliche, mit weitem Hohlraum versehene Bildung dar. In der halben Höhe des Somiten bemerkt man einen ansehnlichen Wulst an der medialen Somitenwand, der sich zwischen Aorta und Chorda einschiebt. Es ist der Sklerotomwulst, von dem aus bald eine Einwucherung von mesenchymatösem Gewebe zwischen die mediale Wand des Somiten einerseits, Chorda und Medullarrohr andererseits seinen Ausgang nimmt (Tafel IV, Figur 11, 12). Lateral von der Stelle, an welcher die Abschnürung der Ursegmente von den Seitenplatten erfolgt ist, und die in den Figuren wegen des bleibenden Zusammenhanges beider Bildungen als „Kontaktstelle“ bezeichnet worden ist, liegt der fertig ausgebildete Vornierengang.

Figur 9, Tafel IV stellt einen Querschnitt durch das oberste

1) In den allerletzten Segmenten vor der Kloake, in welchen überhaupt keine Urnierenbildung stattfindet, geht der Kontakt verloren, und die Seitenplatten schnüren sich vollkommen von den Ursegmenten ab.



Segment im Urnierenbereich des Rumpfes dar, das noch eine große, ungeteilte, bis zur „Kontaktstelle“ reichende Ursegmenthöhle besitzt. Hier wie in den folgenden Figuren sind immer Schnitte zur Darstellung gewählt, die die Segmente möglichst in ihrer Mitte treffen.

Im nächsthöheren Segment (Tafel IV, Figur 10) ist die Ursegmenthöhle durch das Auftreten einer Scheidewand in zwei Abschnitte gesondert: einen dorsalen und einen ventralen. Noch deutlicher tritt uns diese Sonderung zwei Segmente weiter nach oben entgegen (Tafel IV, Figur 11).

Wir haben also im Laufe der Entwicklung eine Teilung der ursprünglich einheitlichen Ursegmenthöhle zu verzeichnen. Es entsteht die Frage: Was bedeuten die beiden Teile und was wird aus ihnen? Die Untersuchung älterer Segmente liefert hierauf eine präzise Antwort.

Vergleichen wir das Segment Figur 11 mit dem erheblich höher gelegenen und somit weiter entwickelten, das in Figur 12 dargestellt ist, so sehen wir und können es auch kontinuierlich durch Aufsteigen in die Schnittserie verfolgen, daß das Lumen des dorsal gelegenen Ursegmentabschnittes geschwunden ist, indem die Zellen der medialen Wandung unter reichlicher Vermehrung sich bis an die laterale Wand vorgeschoben haben. Aus diesen Zellen der medialen Wand entsteht die Seitenrumpfmuskulatur; aus denen der lateralen Wand die Cutis.

Vom dorsalen Abschnitt des Ursegments hat sich der ventrale jetzt vollkommen abgeschnürt, indem die ursprünglich vom Sklerotomwulst zur lateralen Ursegmentwand hinüberziehende Scheidewand sowohl dem dorsalen wie dem ventralen Abschnitt eine Begrenzungsschicht geliefert hat. Zwischen diesen beiden Begrenzungsschichten hat sich aber der mittelste Teil der Scheidewand als eine Gewebsplatte erhalten, die vom Sklerotomwulst quer zwischen dorsalem und ventralem Somitenabschnitt herüberzieht und beide jetzt noch deutlicher trennt (Figur 12).

Die ventralen Abschnitte der Somiten stellen nunmehr allseitig geschlossene, streng segmental geordnete Epithelbläschen dar. Ihr Kontakt mit der Wandung der Seitenplatten an der oben bezeichneten Stelle hat sich erhalten, aber insofern modifiziert, als der Kontakt, der sich in jüngeren Stadien (Figur 11) von der Umschlagsstelle des Peritoneums bis in die Nähe des Vornierenganges erstreckte, jetzt (durch Zwischenlagerung von Bindegewebszellen) an zwei getrennten Stellen für jedes Segment

*es ist mehr kontinuierlich, aber*



stattfindet. Einmal in der Nähe des Vornierenganges: ich bezeichne ihn als Kontakt a; zweitens an der Umschlagsstelle des Peritoneums: ich bezeichne ihn als Kontakt b.

Jene ventralen Somitenabschnitte sind, wie die spätere Entwicklung lehrt, nichts anderes als die Nierenanlagen.

Wir sind demnach berechtigt, den dorsalen Somitenabschnitt als Myotom, den ventralen als Nephrotom zu bezeichnen.

Es liegt somit, was die Nierenanlage anbetrifft, ein Entwicklungsgang vor, wie er mit gewissen Abweichungen zuerst von A. SEDGWICK (36) sowohl für Elasmobranchier als auch für Amnioten (Vögel) beschrieben worden ist.

Jene Abweichungen beziehen sich im wesentlichen nur auf zeitliche Verschiebungen in bezug auf die Abschnürung der verschiedenen Coelomabschnitte voneinander.

Durch die Untersuchungen von RÜCKERT (34), VAN WIJHE (51), RABL (32), ZIEGLER (54) fand die wichtige Entdeckung SEDGWICK's für Elasmobranchier ihre volle Bestätigung. Bis dahin hatte man nämlich ganz allgemein und in allen Gruppen die sogenannte Urnierenanlage entweder auf Wucherungen oder auf Einstülpungen des parietalen Blattes der Seitenplatten zurückgeführt. Eine solche Entstehung vindizierte in einer 1886 erschienenen Arbeit HOFFMANN (17) den Urnierenkanälen der Amphibien, Urodelen sowohl wie Anuren. Dagegen beschreibt HOFFMANN in einer späteren Arbeit (18) die Bildung der Urnierenkanälchen bei Reptilien (*Lacerta*) in einer mit den Befunden bei Selachiern, Coecilien und Vögeln viel besser übereinstimmenden Weise.

Die oben mitgeteilten Untersuchungen bei Coecilien beweisen, daß in dieser Amphibiengruppe ein prinzipiell vollkommen identischer Bildungsprozeß der segmentalen Nierenbläschen stattfindet, wie bei den Selachiern. Der einzige Unterschied beruht in einer zeitlichen Verschiebung: bei Selachiern schnürt sich das Nephrotom vom Myotom zu einer Zeit ab, in welcher die Epithelien des Ursegments noch kontinuierlich mit denen der Seitenplatten zusammenhängen; bei Coecilien hatten sich zu dieser Zeit schon Ursegmente und Seitenplatten voneinander abgelöst. Doch ist diese Differenz keine sehr bedeutende. Denn die Abschnürung der Seitenplatten von den Ursegmenten ist auch bei Coecilien keine vollständige, da ein Zusammenhang in jedem Segmente erhalten bleibt. Dieser Zusammenhang ist in den Figuren 9—12 als „Kontaktstelle“ bezeichnet.

Ein Teil dieses Zusammenhanges, derjenige, der in Figur 12 mit Kontakt a bezeichnet ist, erhält sich dauernd und aus ihm

wird der bekannte Peritonealtrichter der Amphibienniere. Auch bei Selachiern scheint zuweilen zeitweilig nur ein Kontakt und keine offene Kommunikation des Nephrotoms und Seitenplatten-coeloms zu existieren, wie RÜCKERT (34) und ZIEGLER (54) übereinstimmend berichten. Letzterer sagt darüber: „Wenn die Entstehung der Leibeshöhle in den Embryonalkörper vordringt, setzt sich der Hohlraum mit der Höhle jedes Ursegmentes in Verbindung; in der Mitte jedes Ursegmentes kommunizieren die Höhlen, oder es setzen sich doch wenigstens die beiden Epithellamellen des Ursegmentes kontinuierlich in die Seitenplatten fort“<sup>1)</sup>.

Urodelen und Anuren habe ich auf diese Verhältnisse nicht untersucht. Zweifelsohne werden bei ihnen die Dinge prinzipiell nicht anders liegen als bei Elasmobranchiern, Coecilien, Reptilien und Vögeln.

Noch ältere Stadien (Tafel V, Figur 13 und 14) bieten insofern bemerkenswertes, als die eigentliche Nierenanlage durch Zwischenlagerung von Bindegewebe noch weiter von den Seitenplatten oder kurz gesagt der Leibeshöhle dorsalwärts abgedrängt wird und so noch weiter retroperitoneal zu liegen kommt. Dabei erhalten sich aber die beiden Kontaktstellen a und b. Beide werden dadurch zu Epithelsträngen ausgezogen. Der Epithelstrang des Kontaktes a wird, wie oben erwähnt, zum Peritonealtrichter der Urniere.

Da, wo der Epithelstrang des Kontaktes b in das Peritonealepithel übergeht, beginnen sich in letzterem einige Zellen in eigentümlicher Weise zu vergrößern: diese Stelle wird dadurch als Ausgangspunkt der Keimdrüse gekennzeichnet (Tafel V, Figur 13 und 14).

#### Übergangsgebiet von Vorniere und Urniere.

Bisher wurden unter der Überschrift „Vorniere“ und „Urniere“ zwei Bildungen beschrieben, von denen die erstere, mehr proximalwärts gelegene, auf dem uns beschäftigenden Stadium eine volle Ausbildung als Exkretionsorgan zeigt, die andere, in tiefer gelegenen Segmenten angetroffene sich als eine noch recht indifferente, bis jetzt nicht funktionierende „Anlage“ charakterisieren läßt. Das Recht, die eine Bildung als Vorniere zu bezeichnen, leitet sich aus verschiedenen, später zu erörternden Eigentümlich-

1) Im Original nicht gesperrt gedruckt.



keiten ihrer Organisation und aus ihrem späteren Entwicklungsgange ab. Ebenso wurde oben schon hervorgehoben, daß die tiefer gelegenen segmentalen Epithelbläschen später zu den segmentalen Urnierenkanälchen werden.

Es fragt sich aber: giebt es eine scharfe Grenze zwischen beiden Bildungen? ist es möglich, mit Bestimmtheit anzugeben: hier hört die Vorniere auf; hier fängt die Urniere an?

Zur Beantwortung dieser Frage ist ein näheres Eingehen auf das Übergangsgebiet von Vorniere und Urniere notwendig. Denn bei Ichthyophis werden Vorniere und Urniere nicht wie bei Urodelen und Anuren durch eine Anzahl von Segmenten getrennt, die weder Vornieren-, noch Urnierenkanälchen enthalten; ganz im Gegenteil finden wir bei unserem Tiere in späteren Entwicklungsstadien Segmente, in denen beide Bildungen einträchtig zusammen vorkommen (Tafel VI, Figur 22, Tafel VIII, Fig. 27).

Wenden wir zunächst den untersten Vornierenkanälen unsere Aufmerksamkeit zu, so sehen wir (Tafel I, Figur 1, 2), daß dieselben ganz wie die Urnierenkanälchen der tieferen Segmente auch noch zunächst keine Verbindung mit dem Vornierengange haben.

In Figur 1 ist das XII. Kanälchen als das letzte Vornierenkanälchen bezeichnet; die Epithelbläschen der folgenden Segmente sind als 1., 2. u. s. w. Urnierenbläschen bezeichnet. Mit welchem Rechte ist dies geschehen? könnte es sich nicht ebenso gut um jüngere, weniger entwickelte Vornierenanlagen handeln?

Das erste der fraglichen Epithelbläschen (Tafel I, Figur 1 links) steht ventralwärts und nach innen mit einem Hohlraum in Verbindung, der sich bei näherer Untersuchung als eine Fortsetzung der „abgeschnürten Leibeshöhle“ der Vorniere ausweist (Tafel V, Figur 18).

Wird unsere Vermutung, dass wir es wirklich mit einer Vornierenbildung zu thun haben, durch diesen Befund scheinbar bestätigt, so steht damit in Widerspruch, daß unser Bläschen zwar auch durch einen Epithelstrang mit dem parietalen Blatt des Peritoneums in Verbindung steht. Dieser Strang aber, aus dem später ein Peritonealtrichter wird, entspricht seiner Lage nach genau einem Peritonealtrichter der Urniere (Tafel IV, Figur 12, Kontakt a), nicht einem Außentrichter der Vorniere (Tafel V, Figur 17).

Um über die Bedeutung des Bläschens und seiner Verbindungen ins Klare zu kommen, ist es notwendig, vorgreifend seine spätere Entwicklung ins Auge zu fassen.



Auf Tafel VIII, Figur 27 ist ein Querschnitt durch ein entsprechendes Segment in einem älteren Stadium dargestellt. Aus dem Epithelbläschen ist ein Urnierenkanälchen mit MALPIGHI'schem Körperchen und Peritonealtrichter geworden. Jenes Körperchen stößt aber nach innen zu an ein medial vor der Aorta gelegenes Gebilde, welches, aus der abgeschnürten Leibeshöhle hervorgegangen, den MALPIGHI'schen Körper der Vorniere vorstellt. Wir haben also in Figur 18 eine Anlage vor uns, die aus ihrem ventralen Teil Vorniere, aus ihrem dorsalen Urniere hervorgehen läßt. Die Vornierenbildung pflegt allerdings in diesem Segment in rudimentärer Weise zu erfolgen, da im wesentlichen nur der MALPIGHI'sche Körper der Vorniere sich soweit fortsetzt. Der Außentrichter pflegt zu fehlen oder rudimentär zu sein. Ein Innentrichter (Tafel VIII, Figur 27) ist vorhanden, aber die Fortsetzung desselben in einen Querkanal ist stets mehr oder weniger rückgebildet, und nie erreicht dieser Querkanal später noch den Vornierengang (Tafel I, Figur 3, Vornierenkanal X).

Dagegen erhält sich der Zusammenhang des MALPIGHI'schen Körpers der Vorniere mit der Urniere durch eine segmentale Verbindung. Aus dem Urnierenanteil der letzteren wird das MALPIGHI'sche Körperchen der Urniere.

Im nächsttieferen Segment des jungen Stadiums (Taf. V, Fig. 17) liegen die Dinge eigentlich ganz ebenso wie in dem eben besprochenen 1. Urnierensegment. Auch hier hängt das Epithelbläschen ventral mit einem (allerdings soliden Epithelrohr zusammen, das sich als eine Fortsetzung der abgeschnürten Leibeshöhle (MALPIGHI'scher Körper) der Vorniere erweist. Die Zellen des Epithelrohrs zeigen hier eine eigentümliche Anordnung; sie bilden unregelmäßige solide Epithelkugeln und Schläuche. In dieser Form setzt sich die Fortsetzung der abgeschnürten Leibeshöhle der Vorniere nach unten hin fort, soweit überhaupt Nephrotombildungen erfolgen.

Jedesmal, wo segmental eine Verbindung mit dem Nephrotom erfolgt, zeigt das Gebilde eine Anschwellung. In den Zwischenräumen zwischen den Segmenten ist die Bildung manchmal so verdünnt, daß ihr Querschnitt nur wenige Zellen enthält. Ein kontinuierlicher, intersegmentaler Zusammenhang ist jedoch an guten Präparaten auch in den jüngsten Stadien unverkennbar.

Aus jenem paarigen Epithelstreifen nun, der Fortsetzung der abgeschnürten Leibeshöhle der Vorniere, und seinen segmentalen

Verbindungen mit der Urniere wird der nicht nervöse Teil der Nebenniere (interrenales Organ).

Daß der Hohlraum, den wir nebst seinem Inhalt als MALPIGHI'schen Körper der Vorniere bezeichnet haben, ein Divertikel der unsegmentierten Leibeshöhle ist, und zwar des am meisten ventral und medial gelegenen Teiles derselben, kann keinem Zweifel unterliegen und läßt sich entwicklungsgeschichtlich direkt nachweisen.

Dasselbe gilt von seiner Fortsetzung, dem ebenerwähnten Epithelstrang, der zur Nebenniere wird. Da in demselben das Lumen verloren gegangen ist, bildet er sich nicht als hohle Abschnürung, sondern als solide Wucherung gerade an der Umschlagsstelle des Peritoneums, wo parietales und viscerales Blatt ineinander übergehen (Taf. IV, Fig. 9—12). Hier ist er in jüngeren Stadien als unsegmentierter paariger Streifen leicht aufzufinden. Wie ersichtlich (Fig. 12), liegt er medial von der Stelle des Peritoneums, an welcher später die Epithelzellen sich in Keimzellen umwandeln. Er entspricht dem innersten Winkel des Kontaktes zwischen Nephrotom und Seitenplatten und später, nach Teilung des Kontaktes in 2 Verbindungen, dem innersten Winkel des Kontaktes b.

In älteren Stadien schnürt sich die streifenförmige Epithelverdickung ganz vom Peritoneum ab und kommt retroperitoneal zu liegen. Dabei verliert sie aber nicht ihre Verbindung mit Kontakt b, der sich zu einem segmentalen Epithelstrang ausgezogen hat, sondern ist in jedem Segment mit jenem Epithelstrang durch einen medial zu letzterem tretenden Strang (Nebennierenstrang) verbunden (Tafel V, Figur 13, 14).

Anders ausgedrückt können wir sagen, daß medial von der Wand jedes Urnierenkanälchens ein Epithelstrang ausgeht, der sich in zwei Arme gabelt; der eine tritt zur Nebenniere, der andere zur Keimdrüse. Beide sind Derivate der ursprünglichen Verbindung zwischen Nephrotom und Seitenplatten und zwar des inneren Teils dieser Verbindung, des Kontaktes b. In denjenigen Segmenten, in denen keine Keimdrüse zur Entwicklung kommt, abortiert die zu ihr gehörige Verbindung, die wir Sexualstrang nennen wollen. Nebennierenstränge dagegen finden sich in allen Segmenten. Die gemeinsame Wurzel beider Stränge geht in die Kapsel des MALPIGHI'schen Körperchens der Urniere über. Wir bezeichnen die gemeinsame Wurzel als Segmentalstrang (vgl. auch Tafel XIV, Figur 60).



## Keimepithel.

Teilen wir die Rumpfgegend, in welcher sich Urnierenbläschen anlegen, der Länge nach in 4 gleiche Teile, so findet sich, daß das Keimepithel auf den zweiten und dritten und etwa die Hälfte des vierten Abschnitts beschränkt ist. Sowohl in der obersten als in der alleruntersten Urnierenregion kommt es nicht zur Bildung einer Keimfalte.

In unserem Stadium macht sich die Keimepithelanlage dadurch bemerklich, daß in einem Längsstreifen des parietalen Peritoneums lateral und unmittelbar neben dem Längsstreif, den wir als Anlage der Nebenniere bezeichnet haben, eine Wucherung des Peritonealepithels stattfindet. Diese Wucherung besteht nicht in einfacher Zellvermehrung, sondern auch in einer beträchtlichen Vergrößerung und Umgestaltung einer Anzahl von Peritonealzellen, auf die in einem folgenden Abschnitt näher eingegangen werden soll. Die so veränderten Zellen werden als Ureier oder besser als Urkeimzellen bezeichnet. Meistens behalten sie nicht ihre oberflächliche Lage, sondern rücken in die Tiefe des an dieser Stelle mehrschichtig gewordenen Peritonealepithels. In diesem und auch noch in dem folgenden Entwicklungsstadium findet sich auf einem Querschnitt nie mehr als eine Urkeimzelle. Der Epithelstreifen der Keimdrüse und der medial davon gelegene Streifen der Nebenniere stehen von Segment zu Segment durch den Kontakt *b* in Verbindung mit den Ursegmenten, beziehentlich den Nephrotomen. Wie schon oben erwähnt, erhält später der Nebennierenstreifen eine retroperitoneale Lage, während der Keimepithelstreifen seine peritoneale Lage beibehält. Der Kontakt hat sich mittlerweile zu einem Epithelstrang ausgezogen, der im Nephrotom wurzelt. Ein Ast dieses Stranges zieht zur Nebenniere (Nebennierenstrang); ein anderer zum Keimepithel (Sexualstrang) (Tafel V, Figur 13, 14).

Vom MÜLLER'schen Gange läßt sich auf diesem Entwicklungsstadium noch keine Spur wahrnehmen.

**3. Stadium.** Vorniere und Urnieren, in ihren typischen Bestandteilen ausgebildet, funktionieren beide als Exkretionsorgane. Keimdrüse noch indifferent. (Embryonen mit gefiederten Kiemen (SARASIN, Figur 38—48). Bei den älteren (SARASIN, Figur 46—48) zeigt sich eine rasch fortschreitende Rückbildung der Vorniere).



## Vorniere.

Figur 3 auf Tafel I ist die lineare Rekonstruktion einer Vorniere auf diesem Stadium nebst den daran anschließenden Urnierensegmenten. Figur 4, Tafel II ist die Oberflächenansicht eines Totalpräparats desselben Stadiums.

Was beim Vergleiche von Figur 1 und 2 mit Figur 3 zunächst auffällt, ist die viel stärkere Schlängelung der Kanäle. Nicht nur die Querkanäle zeigen dieselbe; auch der Längskanal oder Vornierengang, der im früheren Stadium nur an seinem obersten Ende einige Windungen machte, im übrigen aber völlig gestreckt verlief, hat sich jetzt im ganzen Bereich der Vorniere, den untersten Abschnitt ausgenommen, so stark gewunden, daß sich nicht mehr sagen läßt, welche Schlingen ihm selbst, welche den in ihn einmündenden Querkanälen angehören (vgl. Figur 3).

Diese Veränderung ist von keiner prinzipiellen Bedeutung. Wichtiger ist, daß die segmentalen Gefäßsprossen aus der Aorta, die wir als solche im vorigen Stadium kennen gelernt, und von denen wir bemerkt haben, daß sie segmental zwischen je zwei aufeinanderfolgenden Innentrichtern die dorsale Wand der abgeschnürten Leibeshöhle gegen die ventrale entgegenbuchten (Fig. 1, 2), nunmehr ein Lumen erhalten und an ihrem Ende ein Wundernetz (Glomerulus) entwickelt haben.

In der Oberflächenansicht Figur 4 a lassen sich nunmehr eine Anzahl getrennter, abgegrenzter Glomeruli unterscheiden. Um diese Zeit beginnt die Vorniere im Wachstum zurückzubleiben. Da sie unten durch ihren Gang an der Kloake fixiert ist, oben aber nicht fixiert, so wird sie infolge der Wachstumsdifferenz gegen die Körpersegmente und die Aorta nach unten verschoben oder sozusagen herabgezogen. So machen auch die von der Aorta zum MALPIGHI'schen Körper der Vorniere tretenden Glomeruli natürlich jene Verschiebung mit; da sie aber ihrerseits an der Aorta fixiert sind, welche im Wachstum nicht zurückbleibt, so müssen sie von ihrem Aortenursprung zum und im MALPIGHI'schen Körper schräg herabsteigen (Tafel I, Figur 3, Tafel VI, Fig. 20).

Durch diese eigentümlichen Wachstumserscheinungen kommt, wie leicht durch Vergleichung der Figuren 1—3 einzusehen ist, die eigentümliche, man könnte sagen schuppenförmige Ueberlagerung der Glomeruli der Vorniere in späteren Stadien zustande, dergestalt, daß das Ende des nächsthöheren Glomerulus über und vor den Anfang des nächsttieferen zu liegen kommt (Tafel I,

Figur 3, Tafel VI, Figur 20). Auf diese Weise entstehen Querschnittsbilder wie Figur 19 a und b, auf denen innerhalb des Querschnitts des MALPIGHI'schen Körpers der Vorniere zwei hintereinander gelegene Glomeruli gefunden werden. Der ventrale entspricht dann dem Ende des höheren, der dorsale dem Anfang des nächstunteren Glomerulus (vgl. Figur 20).

Das soeben beschriebene Lageverhältnis der Glomeruli der Vorniere kann auf Querschnitten den Anschein erwecken, als hätte man es mit einem einzigen großen Glomerulus im Bereich der ganzen Vorniere, einem „Glomus“ zu thun. Denn überall in der Querschnittsserie findet man Glomerulus getroffen, nie eine Lücke. Längsschnitte aber belehren über das Vorhandensein segmentaler Glomeruli, die allerdings statt, quer von vorn nach hinten, schief nach abwärts verlaufen.

Ich selbst wurde im Anfang durch diesen Anschein getäuscht und habe in meiner vorläufigen Mitteilung über das Urogenitalsystem von *Ichthyophis* (39) den streng segmentalen Bau des Glomerulus der Vorniere nicht erkannt. Ich glaube übrigens, daß noch mancher bei anderen Wirbeltieren beschriebene „Glomus“ sich bei genauerer Untersuchung in eine Anzahl segmentaler Glomeruli auflösen wird.

Dadurch, daß die Glomeruli nicht frei in das Lumen der abgeschnürten Leibeshöhle hineinhängen, sondern bis in die der eingestülpten entgegengesetzten Wand vorspringen und diese berühren (Tafel I, Figur 3, Tafel VI, Figur 19 a, b, Figur 20), kommt es zu einer Art von segmentalen Kammerung der eingestülpten Leibeshöhle. Niemals aber erfolgt eine gänzliche Trennung der Kammern, vielmehr bleibt die Einheitlichkeit der Bildung dauernd gewahrt (Figur 3, 4).

Die Innentrichter münden in jüngeren Stadien (Tafel I, Figur 1, 2) zwischen je zwei Aortenknospen. Dies thun sie auch später, wenn die Glomeruli sich übereinanderschoben. Alsdann münden sie zwischen dem oberen Glomerulus und dem jetzt dorsal hinter ihm liegenden nächstunteren (Tafel VI, Figur 19 b).

In jüngeren Stadien habe ich zuweilen gesehen, daß ein Trichterkanal zwei getrennte Außentrichter zur abgeschnürten Leibeshöhle entsendete (Figur 1, III, Vornierenkanal rechts). Auch in älteren Stadien findet man gelegentlich, besonders in unteren Abschnitten auf demselben Querschnitt zwei getrennte Innentrichter (Tafel VI, Figur 21). Es könnte sich in letzterem Falle aber auch um eine sekundäre Nebeneinanderschichtung zweier ursprünglich hinterein-



ander gelegener Trichter handeln. Eine sichere Entscheidung kann ich nicht geben, da beide Trichter rudimentär sind, und ihre Trichterkanäle blind endigen. Wir sind somit nicht berechtigt, Bilder, wie das auf Figur 21, Tafel VI dargestellte, als sicheres Argument für eine beginnende Teilung des MALPIGHI'schen Körpers der Vorniere zu verwerten, wie ich es früher gethan habe. Es läßt sich das vielmehr ebenso gut aus einer bloßen Lageverschiebung der Teile erklären.

Umbildungs- und Reduktionserscheinungen anderer Art machen sich an der Vorniere in diesen Stadien in individuell wechselnder Weise auch dadurch bemerkbar, daß die Querkanäle ebenso wie der Längskanal der Vorniere hie und da in ihrer Kontinuität Unterbrechungen zeigen, und daß besonders die Trichterkanäle sich von den Querkanälen ablösen (Figur 3).

Nach genauerem Studium jüngerer Stadien bin ich zu dem Resultat gelangt, daß fast alle diese Erscheinungen auf Rückbildung, nicht auf mangelnde Ausbildung zurückzuführen sind, obwohl für die obersten Trichter (vgl. Figur 1, Trichter 0 und Figur 3, Trichter I) und besonders für die untersten (vgl. Figur 1, Trichter XII, Figur 3, Trichter XI) die Möglichkeit einer von vornherein mangelhaften Ausbildung nicht in Abrede gestellt werden kann.

Die vollkommenste Ausbildung zeigen auch auf diesem Stadium die mittleren Abschnitte der Vorniere.

Ich möchte hier noch einige Worte über Gebrauch und Sinn des Ausdrucks „MALPIGHI'sches Körperchen“ einfügen.

Die älteren Autoren gebrauchen den Ausdruck „MALPIGHI'sches Körperchen“ einfach als synonym mit Glomerulus der Urniere oder der bleibenden Niere.

Nachdem durch BOWMAN die den Glomerulus umhüllende Kapsel entdeckt worden war, unterschied man zwischen Glomerulus oder MALPIGHI'schem Körperchen einerseits, Kapsel, das heißt Umhüllung des MALPIGHI'schen Körperchens andererseits.

Allmählich hat sich nun eine Änderung im Gebrauch dieser Ausdrücke vollzogen. Man hat angefangen, den Gefäßknäuel oder Glomerulus an und für sich nicht mehr als MALPIGHI'sches Körperchen zu bezeichnen, sondern nur zusammen mit dem Säckchen, in welches er eingestülpt ist (HERTWIG, Lehrb. d. Entwicklungsgeschichte, 1. Aufl., p. 269). Leider hat sich diese Änderung im wissenschaftlichen Sprachgebrauch noch nicht definitiv vollzogen, und viele Autoren brauchen den Ausdruck MALPIGHI'sches

Körperchen immer noch für den Glomerulus, also für den Teil, nicht für das Ganze.

Trotz der historischen Berechtigung letzteren Standpunktes wäre es aus Zweckmäßigkeitsgründen sehr angebracht, für das komplexe Organ in seiner Gesamtheit, bestehend aus Glomerulus, Säckchen und dessen Verbindung mit dem Urnierenkanälchen (Innentrichter), entweder ein neues Wort zu finden oder für diesen Begriff den Ausdruck „MALPIGHI'sches Körperchen“ zu reservieren.

Ein neues Wort dürfte für einen so altbekannten Begriff nur schwer oder gar nicht in Aufnahme kommen und könnte leicht die Verwirrung vermehren. Ich werde deshalb das gesamte Gebilde als „MALPIGHI'sches Körperchen“ bezeichnen. Dasselbe besteht

1. aus dem Harnsäckchen und
2. aus dem in dasselbe eingestülpten Glomerulus.

Infolge der Einstülpung des Glomerulus in das Säckchen können wir an letzterem ein viscerales Blatt unterscheiden, das den Glomerulus allseitig fest überkleidet wie die viscerale Pleura die Lunge, und ein parietales Blatt, in das sich ersteres umschlägt. Unter BOWMAN'scher Kapsel versteht man meistens nur das parietale Blatt.

Bei Ichthyophis fanden sich in das uns bekannte Leibeshöhlendivertikel der Vorniere eine Anzahl von Glomeruli in ganz ähnlicher Weise eingestülpt, wie die Glomeruli der Urniere oder bleibenden Niere in das BOWMAN'sche Harnsäckchen eingestülpt sind. Unten soll gezeigt werden, daß auch die Beziehungen der Urnierenkanäle durch ihre Innentrichter ganz dieselben sind, wie die der Innentrichter der Vorniere zur abgeschnürten Leibeshöhle. Aus diesen Gründen und anderen, die im vergleichenden Teil ausführlich auseinandergesetzt werden sollen, halte ich mich für berechtigt, die abgeschnürte Leibeshöhle der Vorniere mit ihren Glomeruli und ihren Verbindungen mit den Querkanälen der Vorniere durch Trichter (Innentrichter) als einen „MALPIGHI'schen Körper“ der Vorniere zu bezeichnen, von den MALPIGHI'schen Körperchen der Urniere nur dadurch unterschieden, daß der Leibeshöhlensack zwar durch die segmental eingeschobenen Glomeruli gekammert, in seiner Totalität aber noch nicht gelöst und nicht in einzelne Teilstücke zerfallen ist. Das ist aber auch der einzige wesentliche Unterschied zwischen MALPIGHI'schem Körper der Vorniere und den gleichgebauten, nur in ihrem Zusammenhange gelösten Körperchen der Urniere. Ein Vergleich



der Querschnitte beiderlei Bildungen (Tafel III, Figur 7 Vorniere, Figur 8 c Urniere) wird das bestätigt. Für den MALPIGHI'schen Körper der Vorniere ist ein Querschnitt im oberen Abschnitt der Vorniere gewählt, wo die Glomeruli noch nicht so stark übereinandergeschoben sind. Um auf demselben Querschnitte Außenrichter und Innenrichter zu zeigen, wurde das Querschnittsbild Figur 7 durch Übereinanderzeichnen dreier aufeinanderfolgender Querschnitte hergestellt.

### Übergangsgebiet von Vorniere und Urniere. Nebenniere.

Wie schon im vorigen Entwicklungsstadium angegeben wurde, treten bei *Ichthyophis* im Bereich derjenigen Körpersegmente, die den untersten Abschnitt der Vorniere enthalten, die obersten Urnierenbildungen auf. Über das gegenseitige Lageverhältnis beider Bildungen kann man sich am besten auf Figur 4, Tafel II orientieren; ferner geben die Querschnitte Figur 22, 23 auf Tafel VI, Figur 24, 25 auf Tafel VII über diesen Punkt näheren Aufschluß.

Die Abbildungen zeigen ohne weiteres, daß da, wo beide Bildungen zusammen auftreten, die Vorniere ventral vor der Urniere liegt. Meistens (nicht immer) sind beide Organe durch eine Einschnürung voneinander gesondert, so daß sich die Vorniere faltenartig vor die Urniere legt (Figur 4, Tafel II). Diese Falte verstreicht nach unten zu (Figur 4), indem sich ihr Ende mehr und mehr zwischen die Urnieren einkeilt (Tafel VI, Figur 22; Tafel VII, Fig. 23—25).

Die Urniere liegt mit einem Worte dorsal hinter der Vorniere; bei manchen Exemplaren ist die dorsale Lage sekundär in eine mehr laterale (Figur 27) umgewandelt. Die Außenrichter der Urniere haben stets eine ausgeprägt laterale Lage im Vergleich zu denen der Vorniere (Figur 4 und 27).

In Figur 27 liegt das MALPIGHI'sche Körperchen der Urniere Wand an Wand mit dem MALPIGHI'schen Körper der Vorniere. In Figur 22 sind sie räumlich weiter voneinander getrennt. Ursprünglich sind sie aber eng zusammengehörige Bildungen, wie ihre beim vorigen Stadium dargestellte Entwicklung (Tafel V, Figur 16) beweist. Im vergleichenden Teil will ich versuchen, den Beweis anzutreten, daß die MALPIGHI'schen Körperchen der Urniere als dorsale Abschnürungen vom MALPIGHI'schen Körper der Vorniere aufzufassen sind, abzuleiten aus Teilungen des

MALPIGHI'schen Körpers der Vorniere durch Längsspaltung des Glomerulus, seines Leibeshöhlensackes und des in letzteren einmündenden Innentrichters.

Steigen wir nun bei Betrachtung des Übergangsgebietes von Vorniere und Urnieren weiter abwärts (Tafel VI, VII, Figur 22–25), so sehen wir die Außentrichter der Vorniere mehr und mehr rudimentär werden; auch die abführenden Querkanälchen, die schon weiter oben nicht mehr den Längskanal (Vornierengang) erreicht haben, verschwinden. Erhalten bleibt nur der MALPIGHI'sche Körper der Vorniere und der Vornierengang, beide infolge der mangelhaften Ausbildung und weiter unten infolge der gänzlichen Abwesenheit der Querkanäle jetzt ohne direkte Verbindung untereinander. Zwischen beide hat sich eine scheinbar neue Bildung, die Urnieren, eingeschoben. Wie angedeutet, fasse ich dies Gebilde als ein dorsales Abspaltungsprodukt, ein Derivat der Vornieren auf.

Erhalten bleiben und kontinuierlich bis zum Hinterende des Körpers setzen sich fort der Vornierengang und der stark umgebildete MALPIGHI'sche Körper der Vorniere.

Letzterer läßt schon im Bereich der untersten Vornierenkanäle häufig die Glomeruli vermissen (Figur 23). Bald schwindet auch das Lumen des Harnsacks, und an Stelle des letzteren sehen wir solide Epithelstränge und Epithelkugeln den Raum vor der Aorta und dorsal von der hier auftretenden Vena cava inferior einnehmen (Längsschnitt Tafel VI, Figur 20, Querschnitte Tafel VII, Figur 25, 26).

Zuweilen setzen sich auch noch rudimentäre Innentrichter an das Gebilde an. Zweimal fand ich sogar eine kleine arterielle Gefäßschlinge, die sich glomerulusähnlich in die Epithelstränge einstülpte (angedeutet in Figur 3, Tafel I).

Was wir schon im vorigen Stadium beobachten konnten: der Leibeshöhlenteil des MALPIGHI'schen Körpers der Vorniere erstreckt sich in umgebildeter Form durch die ganze Länge des Rumpfes bis zum Aufhören der Urnieren hin abwärts. Dieser in Epithelstränge, Zapfen, solide Kugeln umgebildete Leibeshöhlensack des MALPIGHI'schen Körpers der Vorniere wird von da an, wo er die angegebenen Umbildungen zeigt, als Nebennieren, interrenales Organ, bezeichnet.

Auch jetzt noch treten von Segment zu Segment in unser Organ die Nebennierenstränge als Äste der Segmentalstränge ein



und setzen dasselbe durch letztere mit der Urniere, und zwar mit den MALPIGHI'schen Körperchen derselben in Verbindung.

In den Segmenten, in welchen sich Keimepithel bildet, entspringt als zweiter Ast jedes Segmentalstranges ein Sexualstrang (Tafel VIII, Figur 29).

Wir haben hier die kontinuierliche und einfach verständliche Weiterentwicklung der im vorigen Stadium (Tafel V, Figur 13, 14) näher beschriebenen und in ihrer Entstehung weiter zurück verfolgten Anlagen vor uns. Ein nochmaliges Eingehen auf diese Punkte erscheint mithin nicht notwendig.

#### Urniere. (Primäre Urnierenkanälchen.)

Die Urniere haben wir in einem Stadium verlassen, in dem sie repräsentiert wurde durch eine segmentale Reihe blindgeschlossener Epithelbläschen, die medial vom Vornierengang lagen (Tafel IV, Figur 12, Tafel V, Figur 13, 14). Jedes Bläschen stand durch zwei Epithelstränge mit dem Peritonealepithel in Kontakt. Der eine Strang, mehr medial gelegen und als Segmentalstrang bezeichnet, führte durch seinen einen Ast, den Sexualstrang, zu dem Teil des Peritonealepithels, das Keimzellen zu bilden begann. Der zweite, mehr medial verlaufende Seitenast führte zur Nebenuriere (Tafel V, Figur 14). Der aus Kontakt a entstandene Strang mündete lateral vom Segmentalstrang in das Epithelbläschen der Urniere und begab sich zu einer mehr lateral gelegenen Partie des Peritoneums (Tafel V, Figur 13).

Eine Verbindung des Bläschens mit dem Vornierengang fehlte noch durchaus.

Bald darauf beginnt das Bläschen sich zu strecken, so daß es einen von hinten lateral nach vorn medial verlaufenden Blindkanal darstellt. Dieser Blindkanal krümmt sich nun in verschiedenen Richtungen des Raums. FÜRBRINGER (12, p. 15) hat bei Salamandra die ersten Krümmungen des Urnierenkanälchens genau studiert. Ich habe mich mit diesem Punkte nicht so eingehend beschäftigt, finde aber, daß die Entwicklung der Krümmungen bei Ichthyophis ähnlich erfolgt wie bei Salamandra.

Das dorsal und lateral gerichtete Ende des Urnierenkanälchens legt sich innig an den Vornierengang an. An der Berührungsstelle erfolgt zunächst eine Verklebung der Epithelien, später ein Auseinanderweichen vom Centrum der Verklebungsstelle zur Peripherie hin, so daß sich eine offene Kommunikation bildet. Ebenso wie FÜRBRINGER (12, p. 18) habe ich nie beobachten können, daß

hierbei die Wand des Vornierenganges sich an der betreffenden Stelle ausgestülpt hätte und dem dorso-lateralen Ende des Urnierenkanälchens entgegengewachsen wäre. Merkwürdigerweise findet aber ein solches Entgegengewachsen einer Ausstülpung des Vornierenganges stets und in sehr augenfälliger Weise der zweiten Generation von Urnierenkanälchen gegenüber statt, deren Entwicklung unten geschildert werden soll.

Aus dem medialen und ventralen Ende des Urnierenkanälchens, von dem die mehrfach erwähnten Epithelstränge ausgehen, wird das MALPIGHI'sche Körperchen der Urniere. Der laterale Strang wird zum Peritonealtrichter des Körperchens, der mediale oder Segmentalstrang entsendet den Sexualstrang zur Keimdrüse, den Nebennierenstrang zur Nebenniere. Aus dem intermediären Abschnitt des Urnierenkanälchens gehen die zahlreichen Schlingen und Windungen desselben hervor.

So zahlreich und scheinbar unregelmäßig diese Windungen auch sind, so sind sie doch in Wirklichkeit in ihren Hauptzügen durchaus konstant, sie wiederholen sich von Segment zu Segment und behalten ihren Typus auch in älteren Stadien.

Auf Tafel III, Figur 6a—d sind die Windungen eines Urnierenkanälchens dargestellt. Die 4 Abbildungen sind so aufzufassen, als ob ein Kanälchen durch 3 Längsschnitte in 4 dicke Teilstücke zerlegt worden sei. Jedes Teilstück wurde durch Übereinanderzeichnen von 5 feinen Längsschnitten gewonnen. Den Windungen folgt man, wenn man vom Peritonealtrichter 1 beginnend durch das MALPIGHI'sche Körperchen 2 den Ziffern bis zur Einmündung in den Vornierengang bei 22 folgt. Figur 6a stellt den am meisten lateral, Figur 6d den am meisten medial gelegenen Teil des Segments dar. Wie man sieht, nimmt das MALPIGHI'sche Körperchen nebst seinem Trichter den obersten (proximalen) Teil des Nierensegments ein. Ihm liegt innig die Anlage eines Kanälchens 2. Ordnung an, dem eine Ausstülpung der Wand des Vornierenganges entgegengewachsen ist.

Auf die Entwicklung und den Bau des MALPIGHI'schen Körperchens muß noch etwas näher eingegangen werden.

Dasselbe bildet sich genau an der Stelle, wo die beiden Epithelstränge vom Peritoneum zum Urnierenbläschen ziehen, also an der Kontaktstelle des Nephrotoms mit der unsegmentierten Leibeshöhle (vgl. Figur 9—14). An der Wurzel der beiden Stränge sehe ich nun in dem an dieser Stelle soliden Epithelwulst (Tafel V, Figur 13, 14) eine Gefäßbildung auftreten. Ich finde



dieselbe von Anfang an durch ein feines arterielles Stämmchen in kontinuierlichem Zusammenhang mit der Aorta.

Um die Gefäßbildung, die zum Glomerulus wird, gruppieren sich die Zellen des Epithelwulstes in zwei konzentrischen Schichten. Die innere Schicht (viscerales Blatt) besteht zunächst aus hohen cylindrischen Zellen (Tafel III, Figur 8 a). An der Stelle, wo das Aortenästchen zum Glomerulus tritt, schlägt sich diese innere Zellschicht in die äußere um, die aus Zellen besteht, die schon in sehr frühen Stadien eine bedeutende Abplattung zeigen. Die beiden Zellschichten lassen zwischen sich einen Hohlraum erkennen, der sich allmählich ausweitet; es ist der Hohlraum des MALPIGHI'schen Körperchens (Figur 8 b, c).

Mit weiterem Wachstum des Glomerulus verlieren die Zellen des visceralen Kapselblattes viel von ihrer regelmäßigen Anordnung. Ihre kernhaltigen Teile ragen oft vorsprungartig in das Innere des Hohlraumes hinein (Tafel VII, Figur 25). Ein ganz ähnliches Verhalten der visceralen Glomerulusüberkleidung beobachtet man übrigens auch am MALPIGHI'schen Körper der Vorniere (Tafel VI, Figur 19 a, b).

Der laterale Epithelstrang (Kontakt a), der in früheren Stadien das mediale und ventrale Ende des Urnierenbläschens mit dem Peritoneum verband, wird zum Peritonealtrichter. Manchmal erhält der Epithelstrang schon sehr früh ein Lumen und wird dadurch zum Trichter, früher als sich eine deutliche Glomerulusbildung nachweisen läßt; zuweilen erfolgen beide Prozesse gleichzeitig. Bei den später zu besprechenden Kanälchen zweiter Ordnung erfolgt die Eröffnung des Epithelstranges zum Trichter erst lange nach vollkommener Ausbildung des Glomerulus. Hier finden also bedeutende zeitliche Schwankungen statt, besonders wenn man noch den MALPIGHI'schen Körper der Vorniere mit berücksichtigt, bei dem die Glomerulusbildung stets später auftritt als die fertige Ausbildung der Trichter.

Untersuchen wir das Verhalten des Trichters zum MALPIGHI'schen Körperchen genauer, so finden wir, daß der Peritonealtrichter keineswegs auf geradem Wege in das Körperchen hineinführt. Er führt vielmehr in einen wimpernden Kanal (Trichterkanal), der sich weiter hin in das Urnierenkanälchen fortsetzt (Tafel III, Figur 10). Nach der entgegengesetzten Richtung entsendet der Trichterkanal eine Fortsetzung zum MALPIGHI'schen Körperchen, die in dasselbe trichterförmig einmündet (Innentrichter). Anders ausgedrückt: Jedes Urnierenkanälchen entsendet aus einem gemein-

samen wimpernden Endstück zwei trichterförmige Enden; das eine mündet in den Hohlraum des MALPIGHI'schen Körperchens (Innentrichter), das andere in die freie Leibeshöhle (Außentrichter). Die Urnierenkanälchen verhalten sich also in dieser Beziehung absolut identisch mit den Vornierenkanälchen; der einzige Unterschied ist der, daß die Vornierenkanälchen ihren Innentrichter in den großen, zwar segmental gekammerten aber nicht in isolierte Teilstücke zerfallenen MALPIGHI'schen Körper der Vorniere entsenden, die Urnierenkanälchen dagegen in die segmental völlig isolierten Körperchen der Urniere. Ein Vergleich von Figur 7 (Vorniere) mit Figur 8 c (Urnieren) auf Tafel III zeigt, daß Außentrichter, Innentrichter und Trichterkanal in ihrem gegenseitigen Verhalten bei beiden Bildungen durchaus übereinstimmen.

#### Entwicklung der Urnierenkanälchen 2., 3. u. s. w. Ordnung.

Gefärbte und aufgehellte Totalpräparate der Urniere im dritten Stadium gewähren einen merkwürdigen Anblick, insofern als man zwischen den deutlich segmental geordneten Urnierensegmenten, also genau intersegmental, lebhaft gefärbte Knötchen entdeckt, die, wie eine nähere Untersuchung zeigt, kleinen Auswüchsen des Vornierenganges beerenförmig aufsitzen. Untersuchung älterer Stadien lehrt, daß es Anlagen von Kanälchen zweiter Ordnung sind (Figur 6 b).

Bekanntlich kommen bei den Urodelen (ausgenommen *Spelerpes variegatus*) und Anuren auf ein Körpersegment nicht je ein, sondern 2 und mehr hintereinanderliegende Urnierenkanälchen; bei *Salamandra maculata* nach FÜRBRINGER (10, p. 20) in vorderen Segmenten 3—4, in mittleren 4—5, in hinteren 5—6.

Da nun angegeben wurde, daß diese zahlreichen Kanälchen der Urodelen- und Anurenniere gleichzeitig auftreten, hat man sie sämtlich als Kanälchen erster Ordnung gedeutet und sie als primäre Urnierenkanälchen den später dorsal von ihnen auftretenden jüngeren gegenübergestellt. Diese „Dysmetamerie“ der Urodelen- und Anurenniere erscheint zunächst als etwas sehr Wunderbares, schwer Erklärliches.

Nur die Coécilien hätten nach SPENGLER, der Stadien wie das uns jetzt beschäftigende untersucht und beschrieben hat, eine in der Jugend wirklich metamer gebaute Niere, das heißt eine solche, deren Segmente mit den Körpersegmenten in Einklang stehen.



Der oben mitgeteilte Befund von sehr frühen, zwischen die primären Urnierenkanälchen eingeschobenen Kanälen 2. Ordnung zeigt nun aber, daß sich auch bei ihnen schon sehr früh die Tendenz zeigt, die Zahl der Querkänäle in jedem Segment durch Einschiebung neuer zu vermehren. In späteren Stadien schreitet diese Vermehrung noch weiter fort, es schieben sich eine dritte, vierte, ja fünfte Generation ein, dergestalt, daß ähnlich wie bei Salamandern die Vermehrung nach unten zu weitere Ausdehnung gewinnt, als in den oberen Abschnitten der Urniere.

So wird die Coecilienniere sekundär dysmetamer, die Urodelen- und Anurenniere ist es scheinbar von Anfang an. Ich bin fest überzeugt, daß sich auch die Urnieren der Urodelen und Anuren ursprünglich streng metamer und zwar derart anlegt, daß jedes Nephrotom je ein Urnierenkanälchen liefert. Höchstwahrscheinlich erfolgt aber sehr früh ein Zerfall dieser metameren Primäranlagen in eine Anzahl sekundäre Teilstücke, so daß schon in relativ jungen Stadien die metamere Anordnung verwischt erscheint. Ganz ähnlich verhält es sich ja, wie neuere Untersuchungen gezeigt haben (SEDGWICK 36, HOFFMANN 18) mit der sekundär ebenfalls dysmetameren Urniere der Amnioten.

Allerdings besitzen nach SPENGLER (42, p. 69) bei Urodelen sämtliche ventrale Kanäle jedes Segments Sexualstränge, während bei den Coecilien nur die wirklich primären solche besitzen. Auf die ganze Frage komme ich noch einmal im vergleichenden Teile zurück.

Wie erwähnt, liegen bei *Ichthyophis* im dritten Stadium die Kanäle zweiter Ordnung als deutlich hervortretende Knötchen zwischen denen 1. Ordnung, und zwar so, daß jedes Knötchen dem zugewandten MALPIGHI'schen Körperchen 1. Ordnung innig anliegt.

Eine genauere Untersuchung zeigt, daß an der Berührungsstelle das Epithel der parietalen Kapselwand einen Fortsatz gegen das Knötchen entsendet, welcher kontinuierlich in letzteres übergeht. Die Zellen dieses Fortsatzes sind häufig blasig aufgetrieben, liegen weniger dicht und sind blasser gefärbt als die des Knötchens; doch ist der kontinuierliche Zusammenhang beider Bildungen evident. Auf Tafel VIII, Figur 30 ist dies Verhältnis auf dem Querschnitt, auf Figur 31 auf dem Längsschnitt dargestellt. Man muß diese Figuren genau betrachten, um das Detail der Verbindung zu erkennen.

Obwohl ich keine jüngeren Stadien der Entwicklung der Kanälchen 2. Ordnung gefunden habe, die deutlich als solche zu

erkennen wären, nehme ich auf die eben mitgeteilten, häufig beobachteten Befunde hin keinen Anstand, die Kanälchen 2. Ordnung für Produkte der Wand der MALPIGHI'schen Körperchen 1. Ordnung zu erklären. Es verdient übrigens erwähnt zu werden, daß die Knospe des Kanälchens 2. Ordnung vom MALPIGHI'schen Körperchen nicht von derjenigen Stelle ausgeht, wo der Segmentalstrang in dasselbe eintritt, sondern etwas über demselben. Hieraus resultiert, daß die Kanälchen 2. und aller späteren Ordnungen keinerlei Konnex mit Nebennieren- und Sexualsträngen erlangen, und die Beziehungen zur Keimdrüse bei Coecilien auf die Kanäle 1. Ordnung beschränkt bleibt.

Später löst sich die Knospe völlig vom MALPIGHI'schen Körperchen 1. Ordnung ab.

Wie erwähnt, wächst der Knospe eine Ausstülpung des Vornierenganges auf eine weite Strecke hin entgegen und dient der Knospe sozusagen als Stiel (Figur 30, 31 auf Tafel VIII). In dieser Beziehung zeigt der Vornierengang dem Kanälchen 2. Ordnung gegenüber ein anderes Verhalten als demjenigen erster, da er sich gegen letzteres viel mehr passiv verhält.

Schon früh sehe ich die Knospe des Kanälchens 2. Ordnung durch einen Epithelstrang in Verbindung mit dem parietalen Peritoneum. Der Strang verläuft ganz dicht über und genau parallel dem Aussentrichter des Kanälchens 1. Ordnung (Figur 3, Tafel I). Dieses Lagerungsverhältnis macht es mir sehr wahrscheinlich, daß der Trichter 2. Ordnung in einer gewissen Kontinuität oder Anlehnung an denjenigen 1. Ordnung entsteht. Einen sicheren Beweis hierfür aber kann ich nicht erbringen.

Die Knospe hat auf Schnitten einen eigentümlich geschichteten Bau (Figur 30). Später wird in der zusammengeballten Masse ein Lumen sichtbar, und wir erkennen ein stark gekrümmtes Kanälchen, das dorsal in die Ausstülpung des Vornierenganges mündet, nach vorn und lateral einen Trichter zur Leibeshöhle entsendet. An der Stelle, wo der Trichter abgeht und früher die Verbindung der Knospe mit dem MALPIGHI'schen Körperchen 1. Ordnung bestand, entwickelt sich ein MALPIGHI'sches Körperchen mit allen typischen Bestandteilen. Aus der Entwicklung ergibt sich unmittelbar die Thatsache, dass das Kanälchen 2. Ordnung durch einen besonderen Ausführgang in den Vornierengang einmündet, nicht in den Ausführgang des Kanälchens 1. Ordnung.



Ebenso wie die Kanälchen 2. Ordnung entstehen im nächsten Stadium (Larvenstadium) diejenigen 3. 4. etc. Ordnung durch Einschlebung zwischen die älteren Generationen. Ob die jüngere Generation immer von der nächstälteren abstammt, oder auch von der übernächsten, habe ich nicht näher untersucht, da die Entscheidung der Frage schwierig ist und mir vorläufig ohne besondere Bedeutung zu sein scheint.

Bisher lagen die Kanälchen der verschiedenen Ordnungen in einer Längsreihe übereinander. In erheblich älteren Stadien (Übergang der Larve zum ausgebildeten Tier) bilden sich besonders in den unteren Abschnitten der Niere auch dorsal von der ersten Reihe neue Urnierenkanälchen mit MALPIGHI'schen Körperchen und Trichtern aus, so daß man bei erwachsenen Tieren mehrere Reihen Körperchen hintereinander findet. Es scheint, daß diese dorsalen Kanäle keine selbständigen Mündungen in den Vornierengang besitzen, sondern die Mündungsstücke der ventralen Kanalreihe mitbenutzen.

#### Histologische Notizen über Vorniere und Urniere.

Ich habe schon in der Einleitung hervorgehoben, daß ich in den vorliegenden Untersuchungen mehr den vergleichend morphologischen, weniger den speziell histologischen Fragen meine Aufmerksamkeit zugewendet habe. Die Histogenese hat mich nur insoweit beschäftigt, als sie mir zum Eindringen in den allgemeinen Bau der betrachteten Organe eines Schlüssel zu liefern schien. Doch habe ich mich insofern bemüht, Einseitigkeit zu vermeiden, als die histologischen Zeichnungen Tafel IV—XIII möglichst naturgetreu, Zelle für Zelle, Wimper für Wimper mit dem Zeichenprisma vom Objekte abgezeichnet wurden. So geben die Zeichnungen Tafel IV—VII direkt die Histogenese der Vorniere und Urniere wieder, soweit ich sie an dem mir zu Gebote stehenden Material ergründen konnte. Da mir frisches Material nicht vorlag, und die Konservierung des mir vorliegenden durchweg mittelst einer und derselben Konservierungsflüssigkeit (Chromsäure) erfolgt war, verzichte ich auf eine detaillierte Beschreibung, die nur dann einen Wert hat, wenn eine Kontrolle durch Vergleichung verschiedenartig konservierten Materials möglich ist.

Nur auf einen Punkt möchte ich etwas näher eingehen: die Wimperung in den Kanälen der Vorniere und Urniere.

Die jüngsten Stadien der Urnierenkanäle, des Vornierenganges in seinen unteren Abschnitten (Tafel III, Figur 9—12,

Tafel IV, Fig. 13, 14) sind durchweg wimperlos, und dasselbe gilt ohne Zweifel auch für die jüngsten Stadien der Vorniere und des oberen Teils des Vornierenganges, die mir zur Untersuchung nicht zu Gebote standen, deren Entwicklung aber bei zahlreichen anderen Tieren bekannt ist.

In älteren Stadien sind zweifellos wimpernd die Außentrichter, Innentrichter und Trichterkanäle sowohl der Vorniere als auch der Urnieren.

Das einschichtige, cylindrische Wimperepithel dieser Trichter und Kanäle ist durch sehr starke Färbbarkeit der Zellen und zwar sowohl der Kerne als des Zellprotoplasmas ausgezeichnet. Die eiförmigen Kerne nehmen den grössten Teil der Zelle ein, so daß die Kerne der verschiedenen Zellen nahe zusammengedrückt erscheinen. Jede Zelle trägt eine sehr lange, dicke, nicht starre Geißel.

Was nun die Wimperung der Vornierenkanäle im zweiten und der Vornieren- und Urnierenkanäle sowie des Vornierenganges im dritten Stadium anlangt, so bin ich hierüber zu keiner absoluten Sicherheit gekommen.

Die Zellen dieser Kanäle sind flacher, mehr kubisch geformt, weniger leicht und stark färbbar als die der Trichter, ihre Kerne im Verhältnis zum Zellganzen kleiner. Häufig finde ich Schnitte, auf welchen die Zellen fast aller Kanäle eines Querschnittes Wimpern tragen (Tafel VI, Figur 25), häufig kann ich Wimperung nur in einigen Kanälen, zuweilen nirgends wahrnehmen. Höchstwahrscheinlich hängt dieser negative Befund mit Eigentümlichkeiten der Konservierung, zufälliger Stellung der Wimpern etc. zusammen. Ich glaube, daß in gewissen Entwicklungsstadien sämtliche Teile der Querkäle von Vorniere und Urnieren Wimpern tragen. Voll hierfür eintreten kann ich aber nicht. Wo Wimperung vorhanden ist, da trägt jede Zelle eine Wimper, die kürzer und dünner ist als die Wimpern der Trichter und Trichterkanäle. Wie wir später sehen werden, geht in älteren Stadien diese Wimperung im Vornierengang vollkommen, in den Querkälen größtenteils verloren.

Ich möchte schließlich noch eine eigentümliche Bildung erwähnen, die bei vielen Embryonen und an verschiedenen Stellen das Lumen des Vornierenganges sowie der Vornieren und Urnierenkanäle erfüllt. Dieselbe bildet Fäden und Netze, die zuweilen Wimpern vortäuschen können, sich wohl auch nicht selten an die Wimpern anlegen und mit ihnen verkleben.



Solche Bildungen habe ich übrigens auch im Darm und in den Lungen gefunden. In Figur 30 auf Tafel VIII sieht man sie im Vornierengang. Ich will hervorheben, daß es sich keinesfalls um ein durch die Aufklebmasse der Schnitte erzeugtes Kunstprodukt handelt. Ebenso wenig ist an Anschnitte von Zellen zu denken, was sich natürlich leicht durch Betrachtung der aufeinanderfolgenden Schnitte einer Serie feststellen läßt. Auch mit einem gewöhnlichen Gerinnsel hat die Bildung durchaus keine Ähnlichkeit. Ihre Maschen bilden häufig Figuren, die nach Form und Größe den Epithelzellen des umgebenden Rohres entsprechen. Die Fäden des Netzwerkes setzen sich oft sehr regelmäßig an die die einzelnen Zellen trennenden Wände an. Man wird durch derartige Bilder auf die Vermutung geführt, daß es sich um Ausscheidungsprodukte der Zellen oder aber um die Membrane untergegangener Zellen handeln könnte. Diese Vermutungen zu beweisen bin ich aber nicht in der Lage und muß die ganze Frage offen lassen. Im Larvenstadium ist die Erscheinung verschwunden. Ähnliche Netze sah ich auch in den Kanälen der Vorniere und Urnieren von Embryonen von *Salamandra maculata*.

#### Keimfalte.

Die Keimfalte fanden wir im vorigen Stadium in einer Zellwucherung des parietalen Peritoneums rechts und links von der Umschlagsstelle des Peritoneums (dem Ausgangspunkt der Nebenniere) angelegt. Diese Zellwucherung grenzte in frühesten Stadien unmittelbar an die Nebenniere. Beide Bildungen zusammen standen durch Kontakt b in segmentaler Verbindung mit den Urnierenkanälchen. (Figur 9—12.) Wenn später die Nebenniere sich vom Peritoneum abschnürt und retroperitoneal zu liegen kommt, gabelt sich Kontakt b in zwei Stränge: den Sexual- und Nebennierenstrang, die mit gemeinschaftlicher Wurzel, dem Segmentalstrang, dem medialen und ventralen Ende des Urnierenkanälchens da aufsitzen, wo sich später dessen MALPIGHI'sches Körperchen entwickelt.

Im jetzigen Stadium ist dieses Verhältnis nicht weiter geändert. Nur hat sich die Zellwucherung, in welcher sich schon im vorigen Stadium gewisse Zellen als „Urkeimzellen“ bemerklich machten, leistenförmig über das Niveau erhoben: sie ragt nunmehr als Falte, die wir Keimfalte nennen wollen, in die Leibeshöhle hinein.

Es ist für die Keimfalte charakteristisch, daß nur in ihrer

lateralen Wand Urkeimzellen zur Entwicklung kommen, nicht in der medialen. Sobald die Falte ansehnlichere Dimensionen erreicht hat, sieht man, daß die Urkeimzellen nicht allenthalben in der lateralen Wand gebildet werden, sondern sowohl die Wurzel als auch die Kuppe der Falte von ihnen frei gelassen wird. Die Zellen finden sich zwischen beiden Abschnitten und die Stelle, wo sie liegen, springt ihrerseits als ein Längswulst über das Niveau der übrigen Falte hervor. Dieser Längswulst stellt die eigentliche Anlage der Keimdrüse dar (Taf. VIII, Figur 29, Tafel IX, Fig. 33).

In die Kuppe der Falte sind reichliche Bindegewebsmassen und Gefäße eingedrungen und haben die Kuppe dadurch aufgetrieben, so daß sie auf dem Querschnitt ein keulenförmiges Aussehen erhält (Tafel VIII, Fig. 29). Die so umgewandelte Kuppe stellt die Anlage des Fettkörpers dar, der somit auf diesem Stadium genau dieselbe Lage zur Keimdrüse hat, wie derjenige der Urodelen.

Die Sexualstränge treten niemals über die Anlage der eigentlichen Keimdrüse hinaus in die Kuppe ein, sondern sie biegen stets seitlich in erstere ab (Tafel VIII, Figur 29). Auf ihrem Verlaufe von den MALPIGHI'schen Körperchen der Urniere zur Keimdrüse zeigen sie mannigfache Anastomosen und Längsverbindungen. Auf die besondere Natur dieser Längsverbindungen soll bei Beschreibung der Keimdrüse im nächsten Stadium näher eingegangen werden, da dieselben dann viel deutlicher hervortreten und sich nicht nur auf Schnitten, sondern auch auf Totalpräparaten untersuchen lassen. Die Existenz der Längsverbindungen läßt sich aber schon jetzt auf Schnitten nachweisen.

Die gesamte Keimfalte zeigt in ihrem Längsverlauf An- und Anschwellungen. Dieselben betreffen sowohl die Kuppe (den Fettkörper) als auch die eigentliche Keimdrüse.

Erwähnt sei, daß diese An- und Anschwellungen sich am Fettkörper dauernd bei beiden Geschlechtern, an der Keimdrüse aber nur beim männlichen Geschlecht bis in den geschlechtsreifen Zustand hinein erhalten. Der Hoden wird dadurch in eine Reihe perlschnurartig zusammenhängender Lappen zerlegt.

Nach RÜCKERT (34) tritt bei Selachiern der größere Teil der Keimdrüsenanlage im ventralen Teile des Nephrotoms auf und ist somit als ein Derivat des segmentierten Mesoblasts und deshalb als eine ursprünglich ebenfalls segmentale Bildung aufzufassen. Ursprünglich ist ja, wie die Entwicklung von Amphioxus



zeigt, der ganze Mesoblast segmentiert gewesen. Möglicherweise wird sich bei Untersuchung sehr junger Entwicklungsstadien von Amphibien herausstellen, daß auch bei ihnen das Keimepithel bei der ersten Entstehung zum Teil noch dem segmentierten Mesoblast angehört. Jedenfalls verschwindet bei ihnen wie bei Sela-chiern jede Spur dieser segmentalen Entstehung sehr bald, und das eben beschriebene An- und Anschwellen der Keimfalte hat nichts mit jener Segmentation zu thun.

Das An- und Anschwellen findet in ziemlich regelmäßigen Intervallen statt und zwar augenscheinlich in Zusammenhang mit dem Eintritt der Gefäße in die Keimfalte. Wie wir später sehen werden, begleiten die Gefäße sehr häufig die Sexualstränge auf ihrem Wege zur Keimdrüse. Es wird sich aber zeigen, daß die Sexualstränge, trotzdem sie mit den genau metamer geordneten „Segmentalsträngen“ zusammenhängen, ihrerseits in ihrer Anordnung jede Segmentation vermissen lassen.

#### MÜLLER'sche Gänge.

Von den MÜLLER'schen Gängen war im vorigen Stadium noch keine Spur wahrzunehmen. In dem uns jetzt beschäftigenden Stadium legen sie sich an, also in einem verhältnismäßig viel früheren Stadium als bei Urodelen und Anuren.

Ihre Anlage ist eine sehr einfache und von derjenigen der übrigen Amphibien durchaus abweichend. Sie entstehen nämlich ohne jede Beziehung zu irgend einem Theil der Vorniere und des Vornierenganges dorsal von diesen Bildungen als eine faltenförmig vorspringende Peritonealwucherung.

Diese Wucherung erstreckt sich proximalwärts viel weiter (2—3 Segmente) nach oben als das proximale Ende der Vorniere und ihres Ganges. Bei dem Embryo (Tafel IX, Fig. 32 a) erstreckte sich die Vorniere rechterseits (in der Figur links) weiter nach oben als links. Für die Zeichnung ist ein Querschnitt gewählt, der rechts noch eben das proximale Ende der Vorniere traf, links nicht. Auf beiden Seiten sieht man die MÜLLER'schen Gänge rechts sowohl wie auch natürlich links ohne jede Beziehung zur Vorniere. Im Bereich der Vorniere könnte auf diesem Stadium überhaupt nicht der Vornierengang in Frage kommen, da dieser bei seiner enormen Schlingelung (Tafel I, Figur 3) unmöglich den schnurgeraden MÜLLER'schen Gang von sich abspalten oder aus einem Teil seiner Wandung erzeugen könnte. Aber auch die Trichter der Vorniere (Außentrichter)

haben nicht die mindeste Beziehung zu jener Peritonealfalte, da beide Bildungen gerade an entgegengesetzten Punkten, der MÜLLER'sche Gang dorsal hinter der Vorniere, die Außen-trichter auf der ventralen Kuppe der Vorniere zur Entfaltung kommen (Tafel IX, Figur 32 a, linke Seite der Figur).

Auch in den unteren Abschnitten im Bereich der Urniere, wo der Vornierengang durchaus gestreckten Verlauf besitzt, habe ich an keiner Stelle und auf keinem Stadium je irgendwelche Beziehungen des Vornierenganges zur Peritonealfalte, aus der sich der MÜLLER'sche Gang bildet, entdecken können. Ich habe sehr zahlreiche Präparate hieraufhin untersucht. Ich betrachte daher als sicher, daß bei *Ichthyophis* der MÜLLER'sche Gang ohne Beziehung zum Vornierengang und zur Vorniere entsteht.

Das Ostium abdominale bildet sich meist etwas über dem proximalen Ende der Vorniere, manchmal in gleicher Höhe mit ihm, durch eine Art Einfaltung in dem vorspringenden Wulst des MÜLLER'schen Ganges (Tafel IX, Figur 32 c). Die auf diese Weise eingefaltete Stelle des Peritoneums sendet schon früh Wimpern aus. Sie liegt nicht völlig am proximalen Ende des Wulstes, sondern etwas tiefer, so daß man sagen kann, daß der Tubenwulst vom Ostium nach oben zu nur allmählich verstreicht.

Nach unten schließt sich die Einfaltung durch Aneinanderlegen der Ränder der Falte zu einem zunächst noch kurzen Kanal (Tafel IX, Figur 32 b), der abwärts in einen ganz unregelmäßig gebauten Peritonealwulst ausläuft (Figur 32 a).

Tafel VI und VII, Figur 19—26 sind absteigende Querschnitte durch denselben Embryo wie der auf Tafel IX, Figur 32 dargestellte. Figur 27—30 zeigen die Anlage des MÜLLER'schen Ganges im Bereich der Urniere in entsprechenden Stadien.

In älteren Stadien beginnen in der Verlängerung des vom Ostium abdominale ausgehenden kurzen Kanals die Zellen im Centrum des Tubenwulstes sich in eigentümlicher Weise zu ordnen; im Larvenstadium wird daraus ein solides Epithelrohr (Tafel IX, Figur 34), das später ein Lumen erhält.

Sowohl in dem uns eben beschäftigenden indifferenten, als auch in dem nächstspäteren, geschlechtlich differenzierten Stadium macht sich in der Entwicklung des MÜLLER'schen Ganges bei den verschiedenen Embryonen in keiner Weise ein Unterschied bemerkbar, mögen nun männliche oder weibliche Tiere aus ihnen hervorgehen,



## Gefäße des Urogenitalsystems.

Ihr arterielles Blut beziehen Vorniere wie Urnieren aus segmentalen Zweigen der Aorta, die in die Glomeruli als Vasa afferentia eintreten und die Gefäßknäuel als Vasa efferentia verlassen.

Die Querkanäle von Vorniere und Urnieren sowie der Vornierengang sind wesentlich von venösem Blut umspült. Die Vorniere liegt ganz eingebettet zwischen einem weiten Maschenwerk der Vena cardinalis posterior, die Urnieren in einem sehr ähnlichen der Venae renales advehentes. Leider fehlen mir gerade die Entwicklungsstadien, die über die Entstehung jener Venae renales advehentes und der Vena cava inf. Aufschluß geben würden. Zur Orientierung gebe ich im Anschluß an RATIKKE (33) einige Notizen, die durchaus keinen Anspruch auf Vollständigkeit machen. Auf unseren Stadien liegen die Dinge folgendermaßen.

Die Vorniere erhält ihr venöses Blut aus seitlichen Rumpfmuskelvenen, die um die Kanäle der Vorniere einen mächtigen Plexus bilden. Diesen Plexus und seine am proximalen Ende der Vorniere als abführende Vene austretende Fortsetzung bezeichnen wir als Vena cardinalis posterior (Tafel II, Figur 4).

Die Urnieren erhält ihr Blut ebenfalls aus seitlichen Rumpfmuskelvenen, die wir als Venae ren. adv. bezeichnen. Diese Venen bilden bis jetzt noch keinen Längsstamm (JACOBSON'sche Vene). Ein solcher bildet sich erst später und liegt dann an der Außenseite der Urnieren zwischen Vornieren- und MÜLLER'schem Gang.

Das venöse Blut der Urnieren fließt nun nicht am proximalen Ende des ganzen Gebildes ab, wie das der Vorniere, sondern begiebt sich durch segmentale Aste in einen medialen Gefäßstamm, der sich zunächst als paarige Bildung darstellt, allmählich von oben beginnend zu einem einheitlichen unpaaren Gefäßstamm, der Vena cava inferior zusammenfließt. Figur 29, Tafel VIII, Figur 33, Tafel IX zeigen die Vena cava in ihrem noch paarigen Zustande.

Die Vena cava-Bildung erstreckt sich längs der ganzen Urnierenanlage vor der Aorta zwischen den Nebennieren, die die Vena cava seitlich von den Urnieren trennen und die Rami renales advehentes durch ihre Substanz durchtreten lassen (Tafel XII, Figur 52 a und b).

Das Gefäß, das in den unteren zwei Dritteln seines Verlaufs eine ansehnliche Dicke erlangt hat, giebt am unteren Ende der Leber einen Ast ab, der stärker ist als die Fortsetzung des

Stammes nach oben. Dieser Ast verläuft am Leberrande entlang und nimmt die abführenden Lebervenen auf. Er wird gewöhnlich als die eigentliche Fortsetzung der Hohlvene angesehen.

Die wirkliche Fortsetzung derselben, der dünne Stamm, der zwischen den Urnieren in deren proximalem Drittel nach oben läuft, endet auf unserem Stadium genau am Übergang von Vorniere und Urniere (Tafel II, Figur 4). Allmählich aber, während sich indessen die Vorniere rückbildet, wächst er weiter nach oben in deren Gebiet hinein (Tafel II, Figur 5) und mündet schließlich mit dem anderen, längs der Leber verlaufenden Ast und der Vena jugularis dextra zusammen. RATHKE (33) bezeichnet diese eigentliche Fortsetzung der Vena cava als „vordere Nierenvene“. Auf meinen Zeichnungen ist sie als Vena cava inf. (Ramus renalis anterior) bezeichnet.

Mit der Rückbildung der Vorniere und dem Wachstum der Vena cava inf. (Ram. renalis ant.) nach oben geht eine allmähliche Reduktion des Vornierenplexus der Venae card. post. Hand in Hand (vgl. den folgenden Abschnitt). Die mehr und mehr rudimentär werdende Vorniere läßt dann ihr venöses Blut zum größten Teil durch quere Verbindungsäste in den Ramus renalis ant. der Vena cava abfließen (Tafel II, Figur 5).

4. Stadium. Vorniere rückgebildet und funktionslos. Keimdrüse geschlechtlich differenziert, noch unreif. Umfaßt das Larvenstadium von Ichthyophis, in welchem die Tiere im Wasser leben und nach Verlust der Kiemen Luft von der Oberfläche durch den Mund einatmen. Das am Ende des vorigen Stadiums unterhalb der letzten Kiemenfeder durchgebrochene Kiemenloch ist bestehen geblieben. (SARASIN, Figur 49—54.)

### Vorniere.

Die schon am Ende des vorigen Stadiums bemerkbar werdende Rückbildung des Organs macht im Larvenstadium rasche Fortschritte. Figur 4b auf Tafel II stellt die Vorniere am Anfang, Figur 4c am Ende dieses Stadiums dar. Da die Figuren 4a—c bei derselben Vergrößerung gezeichnet sind, kann man aus ihnen die direkte Verkleinerung des Organs erkennen.

Die Veränderungen, die an der Vorniere vor sich gehen, drücken sich in folgenden Punkten aus.

1. Zerfall und Schwund der schlingenförmig gewundenen



Kanäle. Sowohl die Schlingen der Querkanäle als auch des Vornierenganges werden hiervon betroffen.

2. Hand in Hand hiermit geht die Ablösung der Außentrichter wie der Innentrichter von den Kanälen und voneinander. Die Außentrichter bleiben größtenteils erhalten; die Innentrichter bilden sich gänzlich zurück.

3. Umwandlung des MALPIGHI'schen Körpers der Vorniere in Nebenniere (Tafel VI, Figur 20, Tafel II, Figur 4b) unter Rückbildung der Glomeruli.

4. Weiterwachstum des Ramus renalis anterior der Vena cava inferior nach oben in das Gebiet der Vorniere hinein. Das Venenblut des Vornierenrudiments fließt dann zum größten Teil durch quere Äste in den Ramus renalis ant. ab.

Das Resultat dieser Veränderungen ist folgendes: Jederseits liegt dem proximalen Ende der Urnieren ein Knötchen an, das aus einem Haufen blindgeschossener Epithelröhren besteht. Dieselben hängen weder unter sich, noch mit dem Vornierengang im Bereich der Urnieren zusammen. Auf der ventralen, in späteren Stadien der lateralen Oberfläche des Knötchens liegt eine Längsreihe abgelöster Trichter. Das abgelöste Ende derselben dringt in das Innere des Knötchens ein, hat hier aber keine Verbindung mit den Kanalblindschläuchen. Zuweilen löst sich auch ein Trichter völlig von der Hauptmasse des Knötchens ab und liegt dann frei neben dem Knötchen. Die Zahl der mit großen Wimperhaaren versehenen Trichter schwankt sehr. In jüngeren Stadien zähle ich meist 8—9, in älteren 5—7.

Von Innentrichtern ist keine Spur mehr wahrzunehmen. Dort, wo früher der MALPIGHI'sche Körper der Vorniere lag, liegt jetzt Nebenniere (Figur 5).

Die histologischen Vorgänge bei dieser Umwandlung werden durch Figur 20, Tafel VI veranschaulicht, die einen Längsschnitt durch einen MALPIGHI'schen Körper der Vorniere eben im Beginn der Umwandlung darstellt. Wir sehen hier, daß die Wucherung der Nebennierenelemente von der Epithelwand (Kapsel) des MALPIGHI'schen Körpers ausgeht und von unten nach oben zu fortschreitet.

### Urnieren.

Die Hauptveränderungen, die die Urnieren auf diesem Stadium betreffen, sind zweierlei Art. Erstens bestehen sie in einer ansehnlichen Volumszunahme des Organs, indem jetzt zu den inter-

segmental eingeschobenen Kanälen 2. Ordnung solche 3. und 4., vielleicht sogar in unteren Abschnitten noch höherer Ordnung treten. Überhaupt erfolgt die Volumszunahme des Organs je weiter nach abwärts, um so stärker, so daß die Kanäle in den oberen Abschnitten lockerer, in den unteren dichter gedrängt liegen. Weniger ausgeprägt ist die Dickenzunahme des Organs von vorn nach hinten.

Die neuen intersegmental eingeschobenen Kanälchen, die in derselben Längsreihe liegen, wie die primären, münden durch eigene Ausführgänge in den Vornierengang ein. Für diejenigen 2. Ordnung kann ich das mit völliger Bestimmtheit, für die höherer Ordnung mit großer Wahrscheinlichkeit angeben.

Das Auftreten neuer Kanäle dorsal von der Längsreihe der primären und der zwischen diesen eingeschobenen 2., 3. und 4. Ordnung erfolgt nicht im Larvenstadium, sondern erst, wenn die Larve ihr Wasserleben aufgibt, ans Land geht und hier noch ansehnlich wächst.

Die histologischen Veränderungen betreffen ausschließlich die Harnkanäle jenseits ihres Überganges in die Trichterkanäle. Letztere mit ihren beiden Endästen, dem Außen- und Innentrichter, und das MALPIGHI'sche Körperchen, in das der Innentrichter einmündet, bewahren dauernd den im vorigen Stadium geschilderten Bau.

Die Hauptveränderung, die eintritt, besteht darin, daß Vornierengang und die bei weitem größte Strecke des Epithelrohrs der Querkanälchen ihre Wimperung verlieren. Nur eine kurze Strecke, mitten im Verlauf jedes Querkanals, behält seine Wimpern. Sie entspricht dem zwischen den Ziffern 18 und 19 gelegenen Kanalstück auf Figur 6 d, Tafel III. Das Epithelrohr dieser wimpernden Strecke bleibt im Verhältnis zu den beiden anderen Kanalstrecken, zwischen die es eingeschaltet ist, sehr dünn. Hierdurch wird jedes Urnierenkanälchen in drei, ihrer Dicke und epithelialen Auskleidung nach verschiedene Abteilungen zerlegt; die Übergänge von einer Abteilung in die andere erfolgen sehr unvermittelt.

Rechnen wir den Trichterkanal, der Außentrichter und Innentrichter nebst MALPIGHI'schem Körper mit dem Urnierenkanälchen verbindet, hinzu, so können wir mit SPENGLER (42, p. 7) an letzterem 4 Abteilungen unterscheiden.

1. Trichterkanal mit Außen- und Innentrichter. Der Außentrichter mündet in die freie Leibeshöhle, der Innentrichter in das MALPIGHI'sche Körperchen.



2. Eine wimperlose Kanalstrecke, die vom Trichterkanal aus etwa die Hälfte des Verlaufs des Harnkanälchens einnimmt. Hohe, kubische Epithelzellen ohne Wimpern mit wandständigen runden Kernen und trübem, körnigem Protoplasma.

Diese Strecke würde dem Teil 4—13 der Windungen des auf Figur 6 dargestellten Kanälchens entsprechen, das freilich ein jüngeres Stadium wiedergibt.

3. Wimpernde Kanalstrecke, sehr kurz; verläuft quer von außen nach innen. Entspricht der zwischen 13 und 14 liegenden Kanalstrecke Figur 6 a. Epithel ähnlich demjenigen der Trichter und Trichterkanäle.

4. Daran anschließende wimperlose Strecke bis zur Einmündung in den Vornierengang 14—22 Figur 6. Epithel zunächst ähnlich demjenigen der 2. Kanalstrecke. Wird allmählich gegen die Einmündung in den Vornierengang zu niedriger. „Stäbchenstruktur“ des Protoplasmas vermag ich in diesen Abschnitten ebensowenig nachzuweisen wie SPENGLER. Es ist aber sehr möglich, daß auch bei meinen Präparaten dieser negative Befund auf die Konservierung zurückzuführen ist.

Die Wandung des Vornierenganges besteht aus niedrigen cylindrischen Epithelzellen mit runden Kernen, die den größten Teil des Zellinhalts ausmachen.

Vorstehende Angaben bieten der SPENGLER'schen Beschreibung gegenüber nichts neues. Nur die Topographie des 2., 3. und 4. Kanalabschnittes habe ich genauer bestimmt.

### Nebenniere.

Nicht nervöser Teil. Die Nebenniere ist gegen das vorige Stadium in gleichem Schritte mitgewachsen, wie die übrigen Teile des Urogenitalsystems. Dabei hat sie ihren streng paarigen Bau bewahrt. Von dem segmentalen An- und Abschwellen ist dagegen nichts mehr wahrzunehmen. Zwar sehen wir die Nebennierenschläuche, die rechts und links der Wand der Vena cava angelagert sind, sich hie und da anhäufen, dann auch wieder einmal in ihrem Längsverlauf eine Unterbrechung zeigen und die Venenwand an dieser Stelle frei lassen. Solche Verdickungen und Unterbrechungen der Längsreihe von Nebennierenschläuchen erfolgen aber nicht segmental. Die Unterbrechungen können über eine längere Strecke hin ganz fehlen. Wo Unterbrechungen der Epithelballen vorhanden sind, deuten wenigstens verbindende Bindegewebs-

brücken auf die Einheitlichkeit des Längsverlaufs der gesamten Bildung (Tafel XIII, Figur 53 a).

Aus dem für die vorigen Stadien Berichteten geht hervor, daß die Nebenniere durch die „Nebennierenstränge“ mit den Sexualsträngen zusammenhängt, und die Vereinigung beider Stränge mit den MALPIGHI'schen Körperchen erster Ordnung in Verbindung tritt.

Aus diesem Strangsystem wird ein kompliziertes Netzwerk, oder vielmehr es hat von vornherein einen netzförmigen Bau. Derselbe kann aber als solcher erst auf späteren Stadien klar erkannt werden, da es erst dann gelingt, die Teile auseinanderzuziehen und auf Totalpräparaten zu untersuchen. Auf Schnitten ist das kaum ausführbar. Im folgenden Abschnitt soll jenes Netz, das Keimdrüsennetz, ausführlich beschrieben werden. Es entsteht die Frage, ob auch in späteren Stadien die Nebennierenschläuche durch Nebennierenstränge mit jenem Netzwerk zusammenhängen.

Das Keimdrüsennetz liegt im Aufhängeband der Keimdrüse (Mesorchium, Mesophoron). Gerade an der Wurzel dieses Bandes sind die queren Züge des Netzwerks durch eine Längskommissur verbunden, die wir als Längskommissur des Keimdrüsennetzes bezeichnen wollen (Tafel XI, Figur 45, auch angedeutet in Tafel X, Figur 43).

Die Wurzel des Aufhängebandes und damit die Längskommissur liegt nun dauernd in nächster Nähe der Nebenniere (Taf. XIII, Figur 52 a), und an dieser Stelle fand früher (Tafel VIII, Figur 29) der Abgang der Nebennierenstränge von der gemeinsamen Wurzel statt, die zum primären MALPIGHI'schen Körperchen führte.

In älteren Larvenstadien kann ich nicht mehr, weder auf Totalpräparaten, noch auf Schnitten, diese Verbindung der Nebennieren mit den primären MALPIGHI'schen Körperchen, beziehentlich mit der Längskommissur des Keimdrüsennetzes nachweisen. Ob sie sich wirklich gänzlich gelöst hat, wage ich nicht mit Bestimmtheit zu entscheiden. Die Längskommissur und die Nebenniere liegen so dicht beieinander, und die Teile haben sich im allgemeinen so vergrößert, daß eine strangförmige Verbindung jetzt ungleich schwerer nachgewiesen werden kann, wenn man in Betracht zieht, daß sie sich nicht im Verhältnis zum Wachstum der verbundenen Teile mit vergrößert zu haben braucht. Auf Totalpräparaten kann ein negativer Befund vollends trügerisch sein, da im mikroskopischen Bilde gerade an dieser Stelle, der Wurzel des Mesorchiums oder Mesophorons, die innerhalb des Aufhängebandes klar übersehbaren Teile des Keimdrüsennetzes nur zu-



sammen mit darüber oder darunter lagernden Teilen zur Anschauung gebracht werden können.

Ich fasse meine Befunde dahin zusammen, daß in älteren Stadien ansehnlichere Verbindungen zwischen Keimdrüsennetz und Nebenniere, die physiologisch von Bedeutung sein könnten, nicht existieren; die Möglichkeit feiner strangförmiger Verbindungen aber zwischen Längskommissur und Nebenniere läßt sich bei der benachbarten Lage beider Teile nicht ganz ausschließen.

Wenden wir uns nun zur genaueren Betrachtung der Nebenniere, so war die innige Beziehung zur Wand der Vena cava schon hervorgehoben. Figur 53 a und b auf Tafel XIII zeigt die Anlagerung an die Venenwand im Totalpräparat, Figur 52 a und b auf Querschnitten. Die Beziehung zur Venenwand ist durchaus konstant und steht zweifellos mit der Funktion des Organs in Beziehung. Noch deutlicher geht dies aus seinem Lageverhältnis zu den abführenden Nierenvenen hervor. Durch die Lagerung der Nebennieren genau in der Verbindungsbrücke zwischen Vena cava und den Urnieren (Tafel XIII, Figur 52 a) muß das gesamte, aus den Urnieren abfließende Blut (Venae renales revehentes) entweder an den Nebennieren vorbei oder zwischen den Schläuchen der letzteren hindurch fließen. Gewöhnlich geschieht das letztere. Schnitte, wie sie in Figur 52 b dargestellt sind, veranschaulichen in sehr überzeugender Weise die Beziehungen der Nebennieren zur Abflußbahn des Nierenblutes. Vielleicht kann diese morphologische Thatsache einen Fingerzeig dafür liefern, in welcher Richtung physiologische Forschungen die immer noch ganz rätselhafte Funktion der Nebennieren zu suchen haben.

So deutlich im allgemeinen die Beziehungen der Nebennieren zu den Wandungen der Vena cava inf. und der Venae ren. revehent. sind, so sicher ist doch andererseits, daß niemals eine direkte Berührung zwischen den charakteristischen Gewebselementen der Nebennieren und dem Venenblut stattfindet.

Die Nebennierenschläuche finde ich stets allseitig von einer Bindegewebshülle umgeben. Dieselbe kann ziemlich derb sein (Figur 52 a, 54), ist aber auch zuweilen zu einer ganz zarten, einfachen Schicht verdünnt, besonders dort, wo die Nierenvenen zwischen den Schläuchen durchtreten. Bei der außerordentlich geringen Wanddicke jener Venen ist das Blut von den Nebennierenzellen nur durch eine minimale Gewebsschicht getrennt, aber doch immer vollkommen getrennt (Figur 52 b). An anderen Stellen ist die Kapsel der Schläuche viel dicker und führt Gefäße.

In das Innere der Schläuche habe ich niemals Gefäße eindringen sehen; sie werden ausschließlich von außen ernährt. Zuweilen findet man im Innern der Schläuche einen Hohlraum. Derselbe hat dann unregelmäßige Form, und die ihn begrenzenden Zellen zeigen keine regelmäßige Aufstellung zu einem umsäumenden Epithel. Meist findet man im Innern des Hohlraums in Zerfall begriffene Nebennierenzellen, und ist die ganze, übrigens nicht allzuhäufig auftretende Hohlbildung auf den Zerfall zentraler Zellen zurückzuführen. Von einem Ausführgang ist nie eine Spur zu entdecken.

Die Nebennierenzellen besitzen einen eiförmigen Kern und einen im Verhältnis zum Kerne großen, je nach Lage der Zellen anders geformten Protoplasmaleib. Das Protoplasma ist hell, sehr fein granuliert, tingiert sich fast gar nicht mit Karmin und Hämatoxylin. Die Zellwände treten scharf hervor.

Nervöser Teil der Nebenniere. Im Larvenstadium bemerkt man, daß den Nebennierenballen eigentümliche Zellen anliegen, die bei Objekten, welche mit Chromsäure konserviert worden sind, sich durch eine gelbbraune Färbung des Zellkörpers deutlich von den übrigen Gewebelementen abheben. Diese Zellen liegen der Peripherie der eigentlichen Nebennierenballen innig an, zuweilen vereinzelt oder in sehr kleinen Komplexen, zuweilen bilden sie förmliche Anhäufungen und drängen sich dann gern zwischen zwei Ballen eines Querschnitts (Tafel XIII, Figur 52 a). In ihrer Form sind diese Zellen nicht sehr wesentlich von denen des nicht nervösen Teils der Nebenniere unterschieden. Sie besitzen aber im Gegensatz zu letzteren ein auffallendes körniges Zellplasma (Tafel XIII, Figur 54) und unterscheiden sich von ihnen vor allem durch die deutliche Farbenreaktion auf Chromsäure.

Ganz ähnliche Zellen und Zellkomplexe sind von LEYDIG (22, 23), SEMPER (40) und vor allem von BALFOUR (3) bei Elasmobranchiern aufgefunden und als Teile des sympathischen Nervensystems erkannt worden. BALFOUR stellte fest, daß bei diesen Fischen dieser Teil der Nebenniere, den er *suprarenales Organ* nennt, der eigentlichen Nebenniere, dem *interrenalen Organ* noch nicht unmittelbar anliegt, sondern dorsal von demselben, scheinbar ohne jede Beziehung zu ihm gelagert ist. Das *suprarenale Organ* der Elasmobranchiern ist paarig und deutlich segmentiert. BALFOUR konnte nachweisen, daß das Organ sich von den Ganglien des Grenzstranges abspaltet, und machte es



sehr wahrscheinlich, daß die Zellen des suprarenalen Organs nichts anderes als eigentümlich umgewandelte Ganglienzellen des Sympathicus sind. Er wies darauf hin, daß wahrscheinlich aus dem interrenalen Organ der Selachier die Rindensubstanz, aus dem suprarenalen Organ die Marksubstanz der Nebenniere der Säuger hervorgehe. Dieser Auffassung schloß sich MITSUKURI (28) an, und BRAUN (9) fand in den Reptilien in dieser Beziehung sozusagen ein Übergangsglied zwischen Selachiern und Säugern, da bei ihnen das suprarenale Organ dem interrenalen zwar unmittelbar anliegt, aber von ihm noch nicht allseitig umschlossen wird. BRAUN's Angaben wurden neuerdings durch HOFFMANN (18) bestätigt. Ganz ähnlich wie bei Reptilien liegen, wie die eben mitgeteilten Beobachtungen bei Ichthyophis zeigen, die Verhältnisse bei Coecilien, und wie ich auf Grund eigener Beobachtungen hinzusetzen kann, auch bei den übrigen Amphibien. Auch dadurch schließen sich die Amphibien an die Reptilien an, daß der nervöse Teil der Nebenniere in älteren Stadien keine Spur von Segmentation mehr zeigt, natürlich aber seine paarige Anordnung ebenso wie das interrenale Organ, dem er anliegt, dauernd beibehält. Auch bei Selachiern bleibt das segmentierte Suprarenalorgan paarig; das interrenale Organ wird sekundär unpaar.

Bei Ichthyophis fand ich im nervösen Teil der Nebenniere niemals unveränderte sympathische Ganglienzellen; bei Fröschen dagegen habe ich ab und zu auch solche Zellen gefunden. Nervenfasern konnte ich mit Sicherheit nicht nachweisen, zweifle aber nicht, daß sie bei einer speziell hierauf gerichteten Untersuchung gefunden werden können.

Über die Entwicklung des sympathischen Teils der Nebenniere bei Ichthyophis kann ich keine Angaben machen, da die Untersuchung derselben bei der ungewöhnlich schwachen Ausbildung des Grenzstranges bei diesem Tiere eine äußerst schwierige ist. In dieser Beziehung würden die Anuren ungleich günstigere Objekte sein.

#### Keimdrüse. Geschlechtliche Differenzierung derselben.

Die Keimdrüse haben wir im vorigen Stadium in einem noch sehr einfachen Zustande verlassen, in dem sie sich als ein vorspringender Längswulst an der lateralen Seite der frei in die Leibeshöhle vorspringenden Keimfalte erhob. In der Kuppe letzterer Falte häufte sich Bindegewebe an, dessen Zellen sich später

mit Fett infiltrierte. So wird die Kuppe zum Fettkörper, der, wie Figur 29, Tafel VIII zeigt, zunächst ventral und medial von der Keimdrüse liegt, also genau dieselbe Lage hat, wie sie der Fettkörper der Urodelen dauernd besitzt. Auch bei *Ichthyophis* ändert sich das im Grunde nicht. Die Peritonealplatte zwischen Keimdrüse und Kuppe wächst aber hier sehr stark, so daß sie später die Keimdrüse überlagert, und ihr angeschwollenes Ende, der Fettkörper, dann lateral von der Keimdrüse zu liegen kommt (Figur 38, Tafel IX. Figur 42, Tafel X. Figur 44, Tafel XI).

Der Unterschied in der Lage der Fettkörper bei Coecilien und Urodelen, auf den SPENGLER (42, p. 5) zuerst aufmerksam gemacht hat, ist mithin kein prinzipieller. Es ist sicherlich nur ein Schreibfehler, wenn SPENGLER (l. c.) sagt, die Geschlechtsorgane säßen bei Coecilien an der ventralen Fläche der Aufhängebänder. Ursprünglich sitzen sie bei beiden Geschlechtern an der lateralen Fläche, die durch die gekennzeichneten Wachstumserscheinungen zur dorsalen wird. Diese Lagerung behalten sie dauernd bei weiblichen Tieren (Tafel IX, Figur 38.) Beim Männchen erfolgt auch in der ventralen (ursprünglich medialen) Fläche der Keimfalte eine Umwandlung des Epithels in Keimepithel. Dadurch erscheint dann sekundär der Hoden in den Verlauf des Aufhängebandes eingeschaltet, nicht wie das Ovarium ihm dorsal aufsitzend (Tafel XII, Figur 49).

Bei Urodelen wächst die Anheftungsplatte der Keimdrüse an die Keimfalte stärker; dadurch wird ihre laterale Lage zum Fettkörper noch deutlicher ausgeprägt. Bei Coecilien unterbleibt ein faltenförmiges Vorwachsen der Keimdrüse an der Seite der gesamten Keimfalte. Dafür erfolgt ein starkes Wachstum der Strecke zwischen Keimdrüse und Kuppe. Hierdurch wird die ursprünglich laterale Lage der Keimdrüse undeutlich gemacht (vgl. Figur 29, Tafel VIII und Figur 38, Tafel IX).

Bei den Anuren endlich ist das Verhältnis dahin abgeändert, daß die proximalen Abschnitte der Keimfalte nur noch Fettkörper, die distalen nur noch Keimdrüse produzieren.

Auch bei den Coecilien produziert die Keimfalte nicht in ihrer ganzen Länge sowohl Fettkörper als auch Keimdrüse, vielmehr wird hier an der Keimfalte zwar in der ganzen Länge Fettkörper, aber nur im proximalen Abschnitt auch Keimdrüse produziert. Dabei reicht die Produktion von Keimdrüse beim Weibchen tiefer nach unten als beim Männchen, bei welchem die distalen Abschnitte der indifferenten Keimdrüsenanlage sich nicht weiter entwickeln.



Teilt man die gesamte Urnierengegend der Länge nach in 6 gleiche Teile, so kommt Keimfalte und mit ihm Fettkörper in beiden Geschlechtern etwa im 3., 4. und 5. Sechstel zur Entfaltung, beim Männchen sogar häufig noch tiefer; eigentliche Keimdrüse aber beim Weibchen nur im 3. und 4., beim Männchen nur im 3. Sechstel.

Schon im vorigen Stadium haben wir erkannt, daß das, was wir als Keimdrüse bezeichnet haben, in gewissem Sinne eine zusammengesetzte Bildung ist. Wir können unterscheiden: 1. das an dieser Stelle gewucherte und eigentümlich veränderte Peritonealepithel: Keimepithel. 2. Die Verbindung dieser Epithelstrecke mit Nebenniere und primärem MALPIGHI'schen Körperchen der Urniere durch verbindende netzförmig anastomosierende Epithelstränge (Sexualstränge): Keimdrüsennetz. Letzteres sahen wir aus dem Kontakt b der segmentierten mit der unsegmentierten Leibeshöhle hervorgehen (Tafel IV; Tafel V, Figur 13, 14).

Über den Bau dieses Netzwerkes können wir uns erst in etwas älteren Stadien völlige Klarheit verschaffen, da wir dasselbe erst dann, wenn die Keimfalte eine gewisse Länge erreicht hat, auf Totalpräparaten untersuchen können. In jüngeren Stadien sind nur Schnittpräparate zur Untersuchung zu verwenden, und es ist ungemein schwierig, sich aus ihnen das Bild eines feinen Netzwerkes zu rekonstruieren. Doch zeigen auch sie, daß letzteres von Anfang an so gebaut ist wie in den leichter zu untersuchenden späteren Stadien.

Der Kontakt b entsprach ebenso wie der ursprünglich zugehörige Kontakt a genau dem Übergang von der segmentierten Leibeshöhle (Ursegment) in die unsegmentierte Leibeshöhle (Seitenplatten). Wir werden uns daher nicht zu wundern haben, wenn die aus ihm hervorgehenden Produkte in ihrem dorsalen Abschnitt segmentalen, in ihrem ventralen dagegen nicht segmentalen Charakter besitzen.

Wir unterscheiden in jenem Strangsystem drei verschiedene Arten von Strängen (Tafel VIII, Figur 29 und Tafel XIV, Figur 60 und 62).

1. Stränge, die vom primären MALPIGHI'schen Körperchen ausgehen und sich nach kurzem Verlauf nach zwei Richtungen gabeln. Diese Stränge, der am meisten dorsal gelegene Teil des Kontakts, haben durchaus segmentalen Charakter. Wir bezeichnen sie als Segmentalstränge.

2. Die eine Gabelung, die zur Nebenniere führt. Wir be-

zeichnen sie als Nebennierenstränge. Dieselben sind besonders deutlich in jüngeren Stadien nachweisbar. Ihre Anordnung scheint ebenfalls eine segmentale zu sein.

3. Stränge, die sich von den Segmentalsträngen ventralwärts abzweigen. Gleich an ihrer Abzweigung bilden sie ein Geflecht oder besser eine unregelmäßig strickleiterförmige Längsverbinding. Aus dieser verlaufen quere, häufig im Verlauf anastomosierende Verbindungen zur Keimdrüse. Dieses dritte Strangsystem, das System der Sexualstränge oder das Keimdrüsennetz im engeren Sinne, zeigt keine wahre Segmentierung. Zwar sind die queren Äste des Netzwerks in ziemlich regelmäßigen Abständen geordnet, aber die Abstände haben keine Beziehung zur Segmentierung des Körpers.

Die queren Aste, die von der Längskommissur in die Keimfalte verlaufen, begeben sich nicht in die Kuppe derselben, sondern biegen seitlich um und treten in die Keimdrüse bis unmittelbar unter das Keimepithel, ohne mit demselben zunächst direkte Verbindungen einzugehen (Tafel VIII, Figur 29). Unter dem Keimepithel angelangt, gehen sie schon im indifferenten Stadium untereinander eine Längsverbinding durch auf- und absteigende Äste ein. Aus dieser Längsverbinding wird der Längskanal der Keimdrüse, der Centrankanal des Hodens beim Männchen und der Ovarialkanal beim Weibchen.

Beim Übergange vom dritten in das vierte Stadium, das Larvenstadium, mit dem wir es jetzt zu thun haben, werden geschlechtliche Differenzen an den Keimdrüsen der verschiedenen Larven bemerkbar. Dieselben betreffen beide Konstituenten der Keimdrüse: das Keimepithel und das Keimdrüsennetz.

Das Keimepithel zeigt in beiden Fällen, mag nun die Drüse zur männlichen oder weiblichen werden, eine reichliche Vermehrung der Keimzellen durch eine eigentümliche Form der Zellteilung, die zur Bildung von Keimzellennestern (Ureiernestern) führt (Tafel IX, Figur 35, 36). Neben solchen Nestern sehen wir nun aber in der Keimdrüse, die zur weiblichen wird, noch eine andere Gruppierung von Zellkomplexen auftreten, die wir kurzweg als Follikelbildung bezeichnen wollen (Tafel IX, Figur 36). In der männlichen Drüse kommt es bloß zur Nest-, nie zur Follikelbildung.

Was hinwiederum das Netz der Sexualstränge anlangt, so ließen sich im indifferenten Stadium die Enden der Querkanäle in allen Drüsen bis unter das Keimepithel verfolgen (Tafel VIII,



Figur 29), wo sie, durch Längsausläufer verbunden, den Längskanal der Keimdrüse bilden.

In der männlichen Keimdrüse behalten die Enden diese Lage; sie gabeln sich unter dem Epithel meist dichotomisch und zwar so, daß der eine Ast nach oben, der andere nach unten umbiegt und nun längs des Keimepithels auf- oder absteigt (Tafel XI, Figur 45). Diese Längsausläufer der Sexualstränge und der durch sie gebildete Längskanal der Keimdrüse bleiben im männlichen Geschlecht dauernd im Zusammenhang mit den queren Ästen; dabei kann es vorkommen, daß einige Zweige der Querkänäle nicht mit dem Längskanal im Zusammenhang stehen, sondern blind endigen (Figur 45).

In der weiblichen Keimdrüse findet dagegen eine sekundäre Lösung der Querkänäle vom Längskanal der Keimdrüse statt. Wenn das Aufhängeband der Keimfalte stark wächst, und die Keimdrüse dadurch weit von der Wurzel desselben entfernt wird (Tafel IX, Figur 38), wachsen die Queräste des Keimdrüsennetzes nicht im gleichen Schritte mit, sondern lösen ihren Zusammenhang mit dem Längskanal der Keimdrüse, den auch sie ursprünglich besaßen, und liegen nun bei älteren Larven etwa in der Mitte des Weges zwischen Wurzel des Aufhängebandes und Längskanal der Keimdrüse (Tafel X, Figur 43). Hier sieht man sie unverzweigt blind endigen.

### H o d e n.

Der Bau des Hodens ist nach dem, was über die geschlechtliche Differenzierung gesagt worden ist, leicht zu verstehen.

Wir erinnern uns, daß es für die männliche Drüse charakteristisch ist, daß die queren Äste des Keimdrüsennetzes, da, wo sie mit dem Keimepithel in Berührung sind, sich dichotomisch in auf- und absteigende Äste teilen, die anastomosieren und einen unter dem Keimepithelstreifen verlaufenden Längsstreifen bilden. Nur wenige Äste des Netzes haben keinen Zusammenhang mit jenem Längsstreifen, sondern endigen blind (Tafel XI, Figur 45). Die Anlage der Keimdrüse sahen wir im indifferenten Stadium über das Niveau der gesamten Keimfalte als lateralen Wulst vorspringen (Tafel VIII, Figur 29).

Schlagen sich die Keimfalten bei weiterem Wachstum nach den Seiten hin um, so liegt der Wulst nun in der dorsalen, nicht mehr in der lateralen Fläche der Keimfalte. Das ist der dauernde Zustand beim Weibchen. Beim Männchen aber bleibt die Bildung des

Keimepithels nicht auf jene dorsale (ursprünglich laterale) Fläche der Peritonealplatte beschränkt, sondern erstreckt sich allmählich auch auf die ventrale Fläche. Wir nehmen dann statt eines dorsalen Wulstes eine nach vorn wie nach hinten vorspringende Verdickung des Peritonealepithels an dieser Stelle wahr (Tafel XII, Figur 48 a). Wir können dies auch so ausdrücken, daß das Keimepithel ursprünglich nur lateral (später dorsal) von dem darunter liegenden Längskanal des Keimdrüsennetzes gelegen ist, ihn aber später allseitig umwächst (Tafel XII, Figur 49 b), bei der Umwachsung nur die Stellen freilassend, wo Querkanäle in ihn eintreten. Somit wird der Längsstreifen oder Längskanal in das Centrum des Keimdrüsenwulstes aufgenommen, dem er ursprünglich nur medial (später ventral) anlagerte: er wird dadurch zum Centralkanal des Hodens (Tafel XI, Figur 44, 47, Tafel XII, Figur 48, 49 a, b).

Um jenen Längsstreifen, den späteren Centralkanal, der zunächst noch kein Lumen hat, war das Keimepithel in Wucherung begriffen, und zwar zunächst seiner ganzen Länge nach ohne Unterbrechung. Doch ist gleich von vornherein die Zellvermehrung nicht in allen Höhen eine gleichmäßige. Sie ist am schwächsten überall da, wo die Querkanäle in den Centralkanal eintreten, und am stärksten immer in der Mitte zwischen zweien solcher Eintrittsstellen. Hierdurch machen sich bald ziemlich regelmäßige, aber nicht segmentale An- und Anschwellungen des Keimdrüsenwulstes bemerklich (Tafel XI, Figur 44). Nicht nur das Keimepithel, sondern auch der Centralkanal ist an diesen An- und Anschwellungen beteiligt, da auch er sich inmitten der Anschwellungen ansehnlich verdickt (Tafel XI, Figur 46).

Bisher habe ich immer schlechthin von einer Wucherung des Keimepithels gesprochen. Die histologischen Vorgänge hierbei sind einfach, aber höchst charakteristisch. Die umgewandelten Epithelzellen, die wir schon im zweiten und dritten Entwicklungsstadium unseres Tieres kennen gelernt und als Urkeimzellen (Ureier) bezeichnet haben, beginnen sich nämlich in eigentümlicher Weise zu teilen, während sich gleichzeitig neue Peritonealzellen in Urkeimzellen umwandeln. Dabei rücken die Peritonealzellen bei dieser ihrer Umwandlung von der Oberfläche in eine tiefere Lage des Epithels herab (Tafel IX, Figur 33). Sie, sowie ihre Teilungsprodukte liegen direkt unter dem Peritonealepithel, das ihnen fortdauernd neue Zufuhr von Urkeimzellen nachsendet.

Das Charakteristische bei der Teilung der Urkeimzellen liegt in folgendem. Zunächst teilt sich der Kern einer Keimzelle mittelst



gewöhnlicher indirekter Kernteilung. Der Protoplasmaleib folgt nach. Jede Teilzelle scheidet darauf an ihrer Peripherie eine scharf kenntliche Membran ab. Die Membran der geteilten Mutterzelle hat sich aber bei diesen Vorgängen nicht gelöst oder mitgeteilt, vielmehr umgibt sie in scharfer Ausprägung nunmehr beide Teilstücke. Zwei vollkommen ausgebildete, mit Membranen versehene Teilzellen liegen in der Membran der Mutterzelle vereinigt (Tafel IX, Figur 36). Nun teilen sich die beiden Tochterzellen wieder zusammen zu 4, diese zu 8 Teilzellen. Bei diesen weiteren Teilungen erhalten sich die Membranen der Teilzellen 2., 3. u. s. w. Ordnung nicht, nur die Membran der Mutterzelle erster Ordnung bleibt erhalten (Tafel IX, Figur 35, 36). Das Endresultat ist ein Haufen von Zellen, deren jede der primären Urkeimzelle gleicht. Dieser Haufen wird von der Membran der Mutterzelle erster Ordnung umschlossen und zu einem Ganzen, einem Keimzellennest (Ureiernest, SEMPER) vereinigt. Untersuchen wir nun die Stellen näher, die sich als Verdickungen des Keimdrüsenwulstes bei der männlichen Larve bemerklich machen, so finden wir dort eine starke Anhäufung von Keimzellennestern. Dieselbe nimmt gegen die verdünnten Stellen des Wulstes allmählich ab (Tafel XI, Figur 47). Kleine Nester oder solitäre Urkeimzellen lagern aber in jüngeren Hoden dem Centralkanal auch an den verdünnten Stellen an (Figur 47). Sie kommen jedoch nicht zur weiteren Ausbildung und verschwinden endlich ganz.

Die Verdickungen, die in den Längsverlauf des ursprünglich kontinuierlichen Keimdrüsenwulstes eingeschaltet sind und die wir kurzweg als Hodenlappen bezeichnen wollen, waren hervorgebracht durch Bildungen zahlreicher Keimzellennester im Umkreis um den hier verdickten Centralkanal (Tafel XI, Figur 47). Dabei ordnen sich die Nester aber konzentrisch so um den Centralkanal herum, daß ein jedes ihn an einer Stelle berührt (Tafel XII, Figur 48, 49 b). Der Hoden erhält hierdurch auf dem Querschnitt zunächst kreisrunde Form; in späteren Stadien wird er mehr elliptisch, indem er sich gegen den Eintritt und Austritt der Peritonealplatte zu, in deren Verlauf er eingeschaltet ist, ein wenig streckt (Tafel XII, Figur 49 b, 50).

Sehr wichtig ist die Thatsache, daß jedes Keimzellennest dem verdickten Centralkanal oder einer Ausbuchtung desselben (Taf. XII, Figur 48, 49 b) an einer Stelle unmittelbar anliegt. Zunächst handelt es sich hier jedenfalls um bloße Berührung. Die Nester

sind anfangs allseitig geschlossen, und der Centralkanal ist in jungen Stadien ein solider Strang ohne Lumen.

Später aber ordnen sich an der Berührungsstelle sowohl die Zellen des Nestes als auch diejenigen des Centralkanals in der auf Figur 48, Tafel XII dargestellten Weise, wobei sich beiderseits die Berührungspunkte entgegenbuchten. Die Aufstellung der Zellen an der Berührungsstelle wird besonders auf günstig getroffenen Längsschnitten klar. Endlich kommt es zu einer vollständigen Verlötung der gegeneinander vorgebuchteten Berührungsstellen und einer kontinuierlichen Angliederung der Epithelien.

Bald erhält dann der Centralkanal ein Lumen, und dasselbe erstreckt sich allmählich in die Ausbuchtungen gegen die Nester bis zur Verlötungsstelle hinein und schreitet über dieselbe hinaus bis ins Innere des Keimzellennestes vor (Figur 48). Dann sitzt das jetzt hohl gewordene Epithelbläschen sozusagen als verdicktes Ende der stielförmigen Ausbuchtung des Centralkanals auf. Ich bezeichne diese zu Bläschen gewordenen Produkte der Keimzellennester mit SEMPER, der sehr übereinstimmende Vorgänge bei der Entwicklung des Selächierhodens beschrieben und abgebildet hat (40, p. 362 und Tafel XXI), als Hodenampullen. Das Epithel der Ampullen geht kontinuierlich in dasjenige der Ausbuchtung des Centralkanals über, kontinuierlich, was die Anordnung der Zellen im Epithelrohr anlangt. Die Form und Größe der Zellen aber bleibt dauernd verschieden und läßt meist ohne Schwierigkeit erkennen, ob die unmittelbar aneinanderstoßenden Zellen aus dem Keimzellennest oder von der Ausbuchtung des Centralkanals herkommen. In ersterem Falle sind sie groß, besitzen helle, fein granulirte Protoplasmaleiber und runde Kerne, die den Zellkörper nun zum kleinen Teil ausfüllen. Im zweiten Falle bleiben die Zellen viel kleiner und die eiförmigen Kerne nehmen den größten Teil der Zelle ein.

Im Innern noch nicht eröffneter Keimzellennester findet man gewöhnlich eine oder mehrere Zellen, die sich von den übrigen Zellen des Nestes in keiner Weise unterscheiden. Schreitet später die Lumenbildung vom Centralkanal in dessen Ausbuchtung und von da in die Nester oder Ampullen fort, so finden wir dort einen centralen Hohlraum, wo früher eine oder mehrere centrale Zellen lagen (Tafel XII, Figur 49). Es fragt sich, was aus letzterem geworden ist. Sie können peripher ausgewichen sein und nun mit den Wandbeleg des Bläschens bilden helfen, oder sie können auch zerfallen und resorbiert sein. Da ich nie im Zerfall begriffene



Zellen im Innern der Ampullen gefunden habe, möchte ich die erstere Alternative für die wahrscheinlichere halten. Das Endresultat ist jedenfalls die Bildung einer einschichtigen Epithelblase (Tafel XII, Figur 49).

Wie schon oben erwähnt, sind die Urkeimzellen gleich nach ihrer Herausbildung in die Tiefe des Keimepithels gerückt und sie sowohl wie ihre Produkte, Keimzellennester und später Ampullen, werden kontinuierlich vom Keimepithel überzogen. Dabei findet in letzterem fortgesetzt eine Umwandlung von gewöhnlichen Epithelzellen in Urkeimzellen, ein Nachschub derselben in die Tiefe statt (Tafel XII, Figur 48). Doch scheint die numerische Vermehrung der Ampullen ihre Grenze zu haben. Figur 49 b zeigt den Querschnitt eines Hodens im Larvenstadium, Figur 50 bei fünfmal schwächerer Vergrößerung im geschlechtsreifen Tier. Wie man sieht, hat die Volumszunahme des Hodens vielmehr in einer kolossalen Vergrößerung der Ampullen als in einer Vermehrung der Zahl derselben ihren Grund. Auf dem Querschnitt des jungen Hodens zählt man 11, auf dem des ausgebildeten 18 vollgetroffene oder angeschnittene Ampullen. Auch noch im ausgebildeten Hoden findet man in der Peripherie unter dem dann stark abgeplatteten Epithel in der bindegewebigen Albuginea Urkeimzellen und Keimzellennester. Wahrscheinlich sind sie bestimmt, zum Ersatz verbrauchter Ampullen zu dienen.

Schon früh erhält jede Ampulle eine Hülle, die zunächst im wesentlichen aus platten Bindegewebszellen besteht. Woher das äußerst spärlich zwischen den tieferen Schichten des Keimepithels auftretende Bindegewebe stammt, habe ich nicht ermittelt.

### Eierstock.

Als charakteristisch für den Eierstock bei seiner Differenzierung aus dem indifferenten Stadium der Keimdrüse ist zu betrachten: 1) das Aufgeben der Beziehungen des übrigen Keimdrüsennetzes zum Längskanal der Keimdrüse; 2) die Bildung von Eifollikeln.

Im indifferenten Stadium beiderlei Arten von Keimdrüsen, derjenigen sowohl die zu Hoden wie derer, die zu Eierstöcken werden, reicht das aus Kontakt b des zweiten Stadiums (Tafel IV, V, Figur 13, 14) entstandene Keimdrüsennetz vermittelt seiner Querkanäle und des von ihnen gebildeten Längsstranges (Längskanals der Keimdrüse) bis unmittelbar unter das Keimepithel (Tafel VIII, Figur 29).

Während im männlichen Geschlecht diese Anordnung dauernd erhalten bleibt, löst sich beim weiblichen Tiere der Längsstreif oder Längskanal von den Querkanälen ab. Er bleibt unter dem Keimepithel medial, später ventral von demselben liegen, während die Querkanäle bei dem nun folgenden starken Wachstum des Mesophorons nicht gleichen Schritt halten, so daß die Keimdrüse mit dem Längskanal mehr und mehr von ihren abgelösten Enden entfernt wird. So kommt es, daß schließlich in der Larve die Querkanäle etwa in der Mitte des Weges zwischen Wurzel des Mesophorons und der Keimdrüse blind und unverzweigt endigen. Diese Endigung kann ich überall als eine deutliche und scharf umschriebene wahrnehmen. Später bei noch stärkerem Wachstum des Mesophorons befindet sie sich relativ noch näher der Wurzel des letzteren. Das andere Ende der Querkanäle geht unverändert in die in der Wurzel des Aufhängebandes liegende Längskommissur über, die mit Nebenniere und primären MALPIGHI'schen Körperchen in Verbindung steht (Tafel X, Figur 42, 43).

Dagegen blieb der Längsstreif, später Längskanal der Keimdrüse nach Ablösung der Querkanäle unmittelbar unter dem Keimepithel liegen, das ihm zunächst lateral, später bei seitlichem Umklappen der Keimfalte dorsal anliegt (Tafel IX, Fig. 38 a und b).

Bis jetzt liegen demnach die Verhältnisse, abgesehen von der Ablösung der Querkanäle vom Längskanal ganz ähnlich beim Eierstock wie beim Hoden. Auch darin besteht Übereinstimmung, daß bei ersterem die Wucherung des Keimepithels im Längsverlauf ebenfalls nicht gleichmäßig erfolgt, sondern regelmäßige, aber nicht segmentale An- und Anschwellungen bildet, denen in gleicher Höhe erfolgende An- und Anschwellungen des Längskanals entsprechen (Tafel X, Figur 41). Doch kommt es hierdurch beim Eierstock nicht zur Lappenbildung wie beim Hoden, sondern die Ungleichheiten im Längsverlauf der Keimdrüse gleichen sich später aus, und das Ovarium bildet dann im Larvenstadium ein überall nahezu gleichdickes Längsband (Tafel X, Figur 42, 43).

Ein bemerkenswerter Unterschied zwischen Eierstock und Hoden macht sich darin bemerklich, daß bei letzterem das Keimepithel den Längskanal nicht sekundär allseitig umwächst, sondern dauernd seine dorsale (ursprünglich laterale) Lage zu ihm beibehält (Tafel IX, Figur 39).

Die Hauptdifferenz in der Entwicklung der weiblichen im Gegensatz zur männlichen Keimdrüse haben wir im Keimepithel zu suchen. Die Vermehrung desselben erfolgt anfangs in der



Keimdrüse beider Geschlechter durch Umwandlung von Peritonealzellen in Urkeimzellen, Einrücken der letzteren in eine tiefere Lage, so daß sie von gewöhnlichen Peritonealzellen überlagert werden, Teilung der Urkeimzellen zu Keimzellennestern (Tafel IX, Figur 36).

Dadurch, daß Urkeimzellen, Keimzellennester und mit ihnen auch gewöhnliche unveränderte Epithelzellen in die Tiefe gedrängt werden, wird das ursprünglich einschichtige Keimepithel natürlich zu einem mehrschichtigen. Doch dürfen wir es, streng genommen, in späteren Stadien nicht schlechthin als ein mehrschichtiges Epithel bezeichnen, da sich alsdann Bindegewebelemente hie und da zwischen die Urkeimzellen und Zellennester hineindrängen. Die Bindegewebszellen sind durch ihre geringere Größe von den Epithelzellen zu unterscheiden. Übrigens ist die Beteiligung des Bindegewebes im Keimwulst bei Ichthyophislarven eine ganz außerordentlich schwache. Lange Zeit hindurch besteht der Wulst ausschließlich aus Zellen, die sich in keiner erkennbaren Weise von den Zellen des Peritonealepithels und ihren Abkömmlingen unterscheiden.

Als Abkömmlinge des Peritoneal- beziehentlich Keimepithels wurden bisher die Urkeimzellen und ihre Teilungsprodukte, die Keimzellennester, genannt.

Nun ist, wie oben hervorgehoben, das Auftreten einer dritten Zellart für den Eierstock charakteristisch und unterscheidend, der Eizellen.

Diese Zellen gleichen nach Größe und Form der Kerne und Zellleiber und durch den Besitz einer leicht nachweisbaren Membran zunächst durchaus den Urkeimzellen. Sie sind aber von ihnen durch ein trüberes, mehr körniges Protoplasma und dadurch unterschieden, daß sie sich nicht teilen, sondern sich andauernd, sozusagen ins Ungemessene vergrößern. Diese Zellen trifft man immer von Zellen umlagert, die den gewöhnlichen, unveränderten Epithelzellen des Keimepithels gleichen, und diese Umlagerung ist, wie Totalpräparate und Schnitte älterer Eizellen zeigen, kein indifferentes Beieinanderliegen, sondern hat in innigen Beziehungen der umgebenden Zellen zur Eizelle ihren Grund, Beziehungen, die sich in der Bildung einer die Eizelle kontinuierlich umhüllenden Schicht, eines umhüllenden Epithels oder Follikelepithels ausdrücken.

Zunächst liegt der Gedanke sehr nahe, den Follikel einfach aus dem Keimzellennest derart abzuleiten, daß man die Eizelle als eine vergrößerte centrale Zelle desselben ansieht, die um-

hüllenden Epithelzellen als die klein gebliebenen, an die Peripherie gedrängten Schwesterzellen.

Gegen diese Auffassung aber sprechen verschiedene Umstände. Zunächst war es mir niemals möglich, einen Übergang zwischen beiden Bildungen zu finden, also etwa ein Keimzellennest mit deutlich vergrößerter Centralzelle. Das Keimzellennest ist charakterisiert durch die scharf ausgeprägte, strukturlose Membran, von der es umgeben wird; wie wir wissen, die Membran der Mutterzelle des Nestes. Finden wir nun Bildungen, die scheinbar ein Nest mit vergrößerter Centralzelle darstellen, so läßt die genauere Untersuchung doch immer die umhüllende Membran vermissen; wir haben dann stets nur eine größere Zelle vor uns, der sich kleinere angelagert haben. Die Bildung stellt aber keineswegs einen so geschlossenen Komplex dar, wie ein Keimzellennest.

Ganz im Gegenteil sehen wir sogar bei solchen jungen Follikeln das Follikelepithel stets an einer Stelle kontinuierlich in das Epithel der Nachbarschaft übergehen (Tafel IX, Figur 37, Tafel X, Figur 41). An dieser Stelle bildet das Follikelepithel eine deutliche Verdickung, so daß es durchaus den Anschein hat, als sei die Eizelle von hier aus überwuchert worden, eine Ansicht, die dadurch eine Stütze gewinnt, daß sich das Epithel gegen den entgegengesetzten Pol hin mehr und mehr verdünnt (Tafel X, Figur 41). Ich muß mich daher mit Entschiedenheit gegen die oft vertretene und auch von mir selbst lange Zeit hindurch für richtig gehaltene Auffassung aussprechen, daß der Follikel nebst seinem Inhalt durch direkte Umwandlung eines Keimzellennestes gebildet wird.

Die Eizelle gleicht nach Form des Zelleibes und Kerns durchaus einer vergrößerten Urkeimzelle oder einer Zelle des Keimzellennestes. Ausgezeichnet ist sie durch ihre bedeutendere Größe und ihr mehr trübes, körniges Protoplasma. Ob sie aus einer solitären Urkeimzelle resp. aus einer durch den Zerfall eines Nestes solitär gewordenen Nestzelle entstanden ist, oder aber dadurch, daß innerhalb eines Nestes alle Zellen in einer aufgingen, vermag ich an meinen Präparaten nicht mit absoluter Sicherheit zu entscheiden. Doch halte ich die letzterwähnte Möglichkeit für viel weniger wahrscheinlich als die erste, da ich zerfallende Zellen in den Ureiernestern niemals habe finden können. Dagegen habe ich Bilder gesehen, die man als Teilung eines großen Nestes in kleinere Komplexe und einzelne Zellen auffassen könnte. Wie dem auch sei: daran ist nicht zu zweifeln, daß die Eizelle aus Ur-



keimzellen oder Nestzellen, sei es durch bloße Vergrößerung solitärer Zellen, sei es auch durch Verschmelzung eines ganzen Zellkomplexes entsteht.

Auch das möchte ich mit Bestimmtheit behaupten, daß das Follikelepithel die Eizelle von einem Pole her sekundär überwuchert (Tafel X, Figur 41). Es fragt sich aber, woher stammt jene Zellwucherung?

Dass sie nicht vom Bindegewebe her stammt, geht daraus hervor, daß die Zellen in jeder Beziehung den indifferent gebliebenen, nicht in Keimzellen verwandelten Zellen des Peritonealepithels beziehentlich des Ovarialkanals entsprechen. Die spärlich im Keimwulst vorhandenen Bindegewebszellen sind erheblich kleiner als diese Zellen und zwar nach allen Richtungen hin kleiner, nicht etwa bloß mehr abgeflacht.

Auf Totalpräparaten hat es den Anschein, als ginge die Wucherung des Follikelepithels von der Wandung des Ovarialkanals aus (Tafel X, Figur 41). Auch Schnitte liefern zuweilen Bilder, die auf diese Entstehungsweise hinzudeuten scheinen (Tafel IX, Fig. 38 b). Es würde das in mancher Beziehung Analogien zum Hoden bieten, in welchem sich ja auch Wucherungen des Hodenkanals mit den Keimzellennestern in Verbindung setzen (vgl. Tafel XII, Figur 48 und Tafel X, Figur 41).

Ich kann aber nach meinen Präparaten nicht mit Sicherheit entscheiden, ob die Wucherung des Follikelepithels von der Wandung des Ovarialkanals oder von dem Epithel des Keimwulstes ausgeht, das so dicht an das des Ovarialkanals angrenzt, daß es zuweilen unmöglich ist, festzustellen, ob eine gewisse Zelle zum Keimepithel oder zum Ovarialkanal zu rechnen ist (Tafel IX, Fig. 38 a). Die Bilder sind nicht entfernt so deutlich wie beim Hoden (Tafel XII, Fig. 48, 49 b).

Übrigens ist im Grunde genommen die Differenz keine fundamentale, da das Epithel des Ovarialkanals doch nichts anderes ist, als frühzeitig nach innen gelangtes Peritonealepithel, und dauernd mit diesem selbst (Kontakt b, Tafel IV) im Zusammenhang bleibt.

Nichtsdestoweniger wäre es höchst interessant und wichtig, über alle speziellen Einzelheiten bei der Bildung der Eier und ihrer Follikelepithelien volle Klarheit zu schaffen, vollkommenere, als ich sie zu geben im Stande bin, oder sie bisher von irgend einem anderen Untersucher gegeben worden ist. Denn alle die Bedenken, die ich bei der Deutung meiner eigenen Befunde hervorgehoben habe, treffen genau ebenso die bisher veröffentlichten

Beschreibungen und Deutungen der Ei- und Follikelbildung der Wirbeltiere. Eine dahin zielende umfassendere Untersuchung, die vor allem von Anamniern auszugehen hätte, wo die Verhältnisse einfacher und klarer liegen als bei Amnioten, würden ebenso aussichtsvoll als verdienstlich sein. *Ichthyophis* würde vielleicht auch hierfür das allergünstigste Objekt darstellen.

Die weitere Entwicklung des Eierstocks ist recht einfach. In jedem Ovarium eilt je eine Längsreihe von Follikeln den übrigen im Wachstum weit voraus und macht nun als eine einfache Reihe von großen Eiern den voluminösesten Teil des Organs aus (Tafel X, Figur 42, 43), dem der übrige Rest der Keimdrüse scheinbar als unbedeutender Appendix anliegt (Tafel IX, Figur 40). Dieser Rest besteht aus großen Mengen von Keimzellen und spärlich eingestreuten kleinen Follikeln. Nur an wenigen Stellen findet man Keimzellennester, deren Zellkerne im Gegensatz zu den ruhenden Kernen der solitären Zellen Kernteilungsfiguren zeigen.

In den Eierstöcken älterer Larven hat der Ovarialkanal sich zu einem weiten, von abgeflachtem Epithel ausgekleideten Hohlraum ausgezogen (Tafel IX, Figur 38 a, b, 39, 40), der ohne Unterbrechung an der Keimdrüse ihrer ganzen Länge nach entlang zieht. In ihn buchten sich die reifenden Eier ein, so daß sie weit in sein Lumen hineinragen (Figur 39, 40). Die Gefäße, die sich von der Wurzel des Mesoophorons zum Fettkörper begeben, laufen auf der Ventralseite am Kanal vorüber, zwischen seiner ventralen Wand und dem dieses überziehenden Peritoneum durchtretend, nachdem sie vorher dorsalwärts Äste zum Eierstock entsandt haben.

#### MÜLLER'sche Gänge.

Der MÜLLER'sche Gang ist im Larvenstadium bei beiden Geschlechtern noch nahezu gleich entwickelt, etwas weniger voluminös beim Männchen als beim Weibchen. Nach und nach erhält er ein ziemlich weites Lumen. Doch ist er bis jetzt noch erheblich dünner als der Vornierengang, hinter welchem er liegt, durch ein schmales Aufhängeband an der Dorsalseite der Urniere befestigt (Tafel IX, Figur 39). Ungemein deutlich tritt jetzt in der Wandung ein Muskelbelag in Gestalt von Längszügen glatter Muskelzellen auf. Ringmuskeln dagegen vermag ich zu dieser Zeit nicht wahrzunehmen.

Das Epithel des Rohres besteht aus sehr dicht aneinandergedrängten Zellen. Der größte Teil der Zelle wird von den ovalen, mit den Polen gegen das Lumen gerichteten Kernen ein-



genommen. Einen Wimperbesatz der Zellen habe ich, ausgenommen am Ostium abdominale, zu keiner Zeit beobachten können.

**5. Stadium.** Stadium der Geschlechtsreife. Tiere leben unterirdisch im Boden. Kiemenöffnung geschlossen (SARASIN, Figur 1).

Die Verhältnisse des Urogenitalsystems in diesem Endstadium sind von SPENGLER (42) in mustergültiger Weise geschildert worden, so daß ich hier in allem auf seine Arbeit verweisen kann. Auf Beschreibung feinerer histologischer Details möchte ich mich ebensowenig einlassen wie er, da zu solchen Untersuchungen, wenn sie den modernen Anforderungen genügen sollen, ad hoc konserviertes Material gehört. Mir standen zwei Männchen und zwei Weibchen zur Verfügung, die nach Eröffnung der Leibeshöhle in toto konserviert waren.

Da ferner die Veränderungen der einzelnen Organe vom Ende des Larvenstadiums bis zur völligen Geschlechtsreife im wesentlichen nur in einem Größerwerden der schon fertig entwickelten Teile beruhen, kann ich mich ganz kurz fassen. Die Reifung der Geschlechtsprodukte, Spermatozoen und Eier ist ein Thema für sich, auf dessen Behandlung hier nicht näher eingegangen werden kann.

### Exkretionssystem.

Gewöhnlich kann man Rudimente der Vornieren bei ausgebildeten Tieren etwa in der auf Figur 4 c, Tafel II dargestellten Form finden. An den Urnieren macht sich ein starkes Dickenwachstum bemerklich, da jetzt erst dorsal von der ersten Reihe von Kanälchen, die aus primären und intersegmental eingeschobenen Kanälchen zusammengesetzt ist, neue Kanälchen entstehen. Wir können also für das Wachstum der Niere entsprechend den Hauptentwicklungsetappen des Urogenitalsystems folgende Phasen herausheben.

1. Embryonen mit Kiemenknötchen ohne Fiederchen. Primäre Urnierenkanälchen in streng segmentaler Anordnung angelegt.

2. Embryonen mit Kiemfiederchen. Zwischen die primären Kanälchen schiebt sich intersegmental eine zweite Generation, die selbständig in den Vornierengang mündet.

3. Larvenstadium. Zwischen die erste und zweite Generation schiebt sich eine dritte, vierte, in unteren Abschnitten

sogar fünfte. Wahrscheinlich haben alle diese Generationen eine selbständige Mündung in den Vornierengang.

4. Landlebendes Tier. Die bisherigen Urnierenkanälchen (erster, zweiter und der folgenden Ordnungen) liegen in einer Längsreihe. Nunmehr tritt dorsal von dieser Reihe eine neue Längsreihe auf, später hinter dieser noch neue Längsreihen. Es ist möglich, daß die Kanälchen dieser Reihen in gemeinsamen Endstücken mit den Kanälen der ventralen Reihe mündet, denn man bemerkt jetzt zuweilen Gabelungen der Kanäle, nahe der Einmündungsstelle in den Vornierengang. Ein vollkommener Einblick ließ sich aber in das Organ, das jetzt aus massenhaften, vielfach durcheinandergewirrtten Kanälen besteht, nicht mehr gewinnen.

Die Nebenniere ist im gleichen Verhältnis gewachsen wie die Niere und die Vena cava inferior. Im übrigen ist ihr Bau in keiner Weise gegen die im Larvenstadium geschilderten Verhältnisse geändert.

Die Geschlechtsorgane haben die uns schon in vorigen Stadien bekannt gewordene Lage. Die Eierstöcke reichen tiefer herab als der Hoden. Die Fettkörper reichen bei beiden Geschlechtern viel tiefer herab als die Keimdrüsen. Der vom Hodensekret durchflossene Abschnitt der Urniere bietet gegen die über und unter ihm liegenden Abschnitte keine Besonderheiten. Über die Lage der Teile vergleiche SPENGEL (42, Tafel I, Figur 1, 2).

Der Hoden zeigt den schon im vorigen Stadium ausgeprägten lappigen Bau jetzt noch viel deutlicher. Die Zahl der Ampullen in jedem Lappen hat sich gegen früher nicht sehr erheblich vermehrt (vgl. Tafel XII, Figur 49 b und 50). Dafür aber hat sich jede Ampulle kolossal vergrößert, indem sich ihre Zellen in Spermatocysten umgewandelt haben. Ob der gesamte Cysteninhalt mit seinen zweierlei Zellarten von Zellen des Keimzellennests her stammt oder nur die Ursamenzellen (Spermatogonien) vom Keimzellennest, die sogenannten Follikelzellen (Fuß- oder Stützzellen) von den Verbindungskanälen der Nester mit dem Centrankanal (Tafel XII, Figur 48, 49 b), müssen weitere Untersuchungen lehren.

In Figur 51, Tafel XII ist eine einzelne Hodenampulle mit Spermatocysten dargestellt worden. Wie man sieht, befinden sich die Elemente der verschiedenen Cysten in verschiedenen Entwicklungsstadien. Innerhalb jeder Cyste aber stehen die Elemente auf gleicher Stufe, wobei in jeder Cyste die bekannten zwei Zellarten: Ursamenzellen (Spermatogonien mit ihren Nachkommen) und zweitens die sogenannten Follikel-(Fuß- oder Stütz-)Zellen nachgewiesen



werden können. Die Bilder erinnern an diejenigen, die man auf Querschnitten von reifenden Salamanderhoden erblickt.

Die einzelnen Ampullen, die bei den Larven nur von einer dünnen, bindegewebigen Zellschicht umhüllt waren, haben jetzt eine faserige, immer noch relativ schwache Bindegewebshülle. Dagegen sind die Zwischenräume zwischen den kugligen Ampullen, da wo sich die Kugeln nicht berühren, durch stärkere Bindegewebsmassen ausgefüllt. Hier verlaufen auch die Gefäße des Hodens. Die Ampullen tangieren mit einem Punkte ihrer Kugelfläche die äußere Oberfläche des Hodens, die von einer einfachen Schicht abgeflachter Epithelzellen, dem Umwandlungsprodukt des ehemaligen Keimepithels überzogen wird. Diese Epithelschicht ruht auf einer dünnen, bindegewebigen Grundlage. Der Zwischenraum zwischen den Berührungspunkten je dreier Ampullen untereinander und ihrer Berührungspunkte mit der äußeren Begrenzungsschicht (Albuginea) des Hodens wird ebenfalls von faserigem Bindegewebe ausgefüllt (Tafel XII, Figur 50). In dieses finden sich neben zahlreichen Gefäßen auch Keimzellen und Keimzellennester eingestreut. Höchstwahrscheinlich geht von ihnen der Ersatz verbrauchter Ampullen aus.

Die Ampullen entleeren sich durch kurze, zuweilen untereinander verbundene Ausführgänge in den Centralkanal. Die fertig ausgebildeten Spermatozoen sind von SARASIN (35, p. 237) an frischem Material untersucht und (Tafel XXIV, Figur 123, 124) abgebildet worden. Der Eierstock macht außer dem Wachstum und der Reifung der Eier keine weiteren Veränderungen mehr durch. Das reife Ei ist von SARASIN (18, p. 8—11, Tafel I) abgebildet und beschrieben worden.

Über den Bau der MÜLLER'schen Gänge bei beiden Geschlechtern vergleiche man die ausführliche und genaue Beschreibung SPENGLER'S (42, p. 14—18). Außer den Ring- und Radiärmuskeln der Wandung, die SPENGLER erwähnt, existiert auch eine Längsmuskulatur. Übrigens tritt bei erwachsenen Tieren die gesamte Muskularis im Verhältnis zur Dicke der Mucosa gegen das Larvenstadium stark zurück.

## II. Vergleichender Teil.

Im beschreibenden Teil habe ich mich auf eine bloße Aufzählung der Organisationsverhältnisse des Urogenitalsystems von *Ichthyophis glutinosus* in den verschiedenen Entwicklungsstadien beschränkt.

Jedem, der diesen Teil gelesen hat, wird sich von selbst die Überzeugung aufgedrängt haben, daß die Entwicklung dieses Organsystems bei *Ichthyophis* in vielen Beziehungen bessere Einblicke in den ursprünglichen Bauplan, in das Baumaterial sowohl als in die Verhältnisse der Teile, gewährt als das, was die Entwicklung der übrigen bisher untersuchten Cranioten in dieser Hinsicht liefert.

Ich will nun den Versuch unternehmen, die Grundzüge des Baues der inneren Harn- und Geschlechtsorgane aus den Befunden bei *Ichthyophis* und aus der Vergleichung derselben mit den That- sachen, welche die Entwicklung und Anatomie dieser Teile bei den übrigen Cranioten uns an die Hand giebt, auseinanderzusetzen. Trotz mancher Lücken unserer Kenntnis ist ein Einblick in den Grundplan des Baues wohl möglich. Es wird sich zeigen, daß sich alle bisher sicher beobachteten That- sachen sehr gut vereinigen lassen, daß die Verhältnisse zwar im ausgebildeten Zustande recht kompliziert sind, das Wesen und die Entstehung der Komplikationen sich aber unschwer erkennen und in einfacher Weise auf minder komplizierte Verhältnisse zurückführen läßt. Am Schlusse wollen wir dann noch kurz das Urogenitalsystem der Cranioten mit dem von *Amphioxus* vergleichen und von da unsern Blick rückwärts auf die Wirbellosen richten.



## Der allgemeine Bauplan des Urogenitalsystems der Cranioten und seine Durchführung in den verschiedenen Klassen.

### 1. Vorniere und Urnieren.

#### Bau der Vorniere. Nebenniere.

Die Vorniere ist ein Organ, dessen Bau sich in seinen wesentlichen Teilen nur in gewissen, ziemlich frühen Entwicklungsstadien der Cranioten erkennen läßt. In ausgebildeten Zuständen ist es stets mehr oder weniger rück- oder besser umgebildet. Doch wird die Art dieser Umbildung meistens falsch beurteilt.

Von allen bisher daraufhin untersuchten Cranioten gewährt *Ichthyophis* den vollkommensten Einblick in den eigentlichen Bau der Vorniere. Bekanntlich ist es bisher noch nicht gelungen, die Entwicklung der Myxinoiden zu verfolgen, die im ausgebildeten Zustande ein überaus stattliches Rudiment der Vorniere besitzen. Wahrscheinlich werden sie in dieser Beziehung ebenso viel und vielleicht noch mehr erkennen lassen, als *Ichthyophis*.

Vorläufig erscheint es gerechtfertigt und geboten, von *Ichthyophis* auszugehen.

An der Vorniere von *Ichthyophis* können wir drei Bestandteile als wesentlich für die Zusammensetzung des Organs erkennen: 1. den Vornierengang, 2. die segmentalen Querkanäle, 3. den MALPIGHI'schen Körper der Vorniere <sup>1)</sup>.

Diese drei Bestandteile verhalten sich verschieden in den proximalen und distalen Abschnitten. Der Vornierengang reicht vom Anfang des Organs bis zu dessen Ende, also von der Herzgegend bis zur Kloake. Beinahe gleiche Ausdehnung hat der dritte Bestandteil, nämlich der MALPIGHI'sche Körper. Er reicht vom Anfang des Organs als eigentlicher MALPIGHI'scher Körper nur etwa 10—12 Segmente weit nach hinten. Dann setzt er sich aber kontinuierlich in ein Gebilde fort, das sich eben durch diesen kontinuierlichen Zusammenhang, ferner durch seine Beziehung zu rudimentären Querkanälen und Glomeruli in seinem Anfangsteil, endlich durch seine Entstehungsweise nur als ein bloßes Umbil-

1) Hier sei nochmals darauf aufmerksam gemacht, daß der Ausdruck „MALPIGHI'scher Körper“ durchweg in dem auf p. 107 gekennzeichneten Sinne gebracht wird.

dungsprodukt des MALPIGHI'schen Körpers deuten läßt. Es ist die Nebenniere (interrenales Organ).

Die Querkanäle endlich, die vom MALPIGHI'schen Körper zum Vornierengang führen, werden allein im proximalen Teile gefunden. Bei *Ichthyophis* beobachtete ich 12—13 in zunächst streng segmentaler Lagerung. Die unteren werden mehr und mehr rudimentär und erreichen häufig den Vornierengang nicht mehr (Tafel I, Figur 1—3).

Nun ist durch alle neueren Beobachtungen mit Sicherheit festgestellt, daß der Vornierengang am proximalen Ende der Vorniere durch eine Vereinigung der peripheren Enden der Querkanäle entsteht, sei es unter Mitbeteiligung des Ektoderms, sei es ohne dieselbe.

Dies gilt jedoch nur, wie *Ichthyophis* zeigt, für den proximalen Teil. Der einmal von einigen proximalen Kanälen gebildete Längskanal wächst selbständig für sich nach unten und tritt erst sekundär mit den distalen (jüngeren) Querkanälen der Vorniere in Verbindung. Dies zeigen die Befunde bei *Ichthyophis* (Tafel I, Figur 1) mit großer Deutlichkeit. Die Verbindung der distalen Querkanäle der Vorniere mit dem Vornierengange kann ganz unterbleiben und unterbleibt sogar fast immer an den letzten, stark rudimentären Querkanälen (Tafel I, Figur 3).

Aus der Ausdehnung des Vornierenganges und des MALPIGHI'schen Körpers der Vorniere beziehentlich dessen Fortsetzung durch den ganzen Rumpf des Tieres, aus dem ganz allmählichen Rudimentärwerden der Querkanäle gegen die distalen Abschnitte hin, endlich aus dem Umstand, daß da, wo die Querkanäle ganz aufhören, sie durch Bildungen vertreten werden, die genetisch aus Teilen von ihnen abzuleiten sind, läßt sich der berechtigte Schluß ziehen, daß sich ursprünglich die Vorniere in voller Ausbildung von der Herz- bis zur Kloakengegend erstreckt hat <sup>1)</sup>.

Dieser Satz folgt übrigens direkt aus der zuerst von RÜCKERT ausgesprochenen Auffassung, daß die Urnierenkanälchen wohl als eine zweite vervollkommnete Generation der Vornierenkanälchen aufzufassen seien (34, p. 273).

Diese von RÜCKERT mehr vermutungsweise geäußerte Ansicht habe ich in einer ausführlichen Mitteilung im Anatomischen An-

1) Hieraus ergibt sich, daß der Ausdruck „Kopfniere“ für Vorniere unzutreffend ist, und, da er irrige Vorstellungen erweckt, am besten gänzlich vermieden wird.



zeiger (39) schärfer zu begründen versucht. Ein Beweis für dieselbe ist, wie mir scheint, im beschreibenden Teil dieser Arbeit durch das genauere Studium des Übergangsgebietes von Vorniere und Urniere (p. 100, p. 109) im zweiten und dritten Stadium erbracht.

WIEDERSHEIM (50, p. 461) konnte bei Krokodilen und Schildkröten keine sichtbare Grenze des Überganges von Vorniere und Urniere finden. „Es war an keinem Präparate auszumachen, wo jene aufhört und diese anfängt.“

WIEDERSHEIM zieht übrigens aus seinen Befunden in der Beziehung ähnliche Folgerungen wie RÜCKERT und ich, als er zu dem Schluß gelangt: „Wahrscheinlich erstreckte sich der Glomus und mit ihm das ganze System der Vorniere bei den Ur-Reptilien einst durch das ganze Cölom hindurch“.

Es erübrigt noch, gleich hier auf den Bau des MALPIGHI-schen Körpers der Vorniere näher einzugehen.

In vollkommen ausgebildetem Zustande, wie wir ihn am vollendetsten bei nicht zu jungen Embryonen von *Ichthyophis* finden (Tafel I, Figur 3), stellt die Bildung einen weiten Sack dar, in den die segmentalen Querkanäle der Vorniere mittelst besonderer Trichteräste (Innentrichter) einmünden. Zwischen je zwei Trichtern haben ebenfalls segmentale Gefäßsprossen aus der Aorta sich in die dorsale Wand des Sackes eingestülpt, und treiben, indem sie ein arterielles Wandernetz (Glomerulus) bilden, jene Wand bis zur Berührung mit der ventralen Wand hin vor.

Auf diese Weise entsteht eine segmentale Kammerung des Organs, ohne daß sich jedoch die einzelnen Kammern voneinander lösen. Bis auf die mangelnde Lösung der Kammern besteht demnach eine völlige Gleichartigkeit des Baues für den MALPIGHI-schen Körper der Vorniere und die isolierten Körperchen der Urniere.

Nun ist es ungemein lehrreich, die Entstehung des MALPIGHI'schen Körpers der Vorniere zu verfolgen. Ursprünglich ist nämlich jener weite Sack, in den die Innentrichter münden und in den die Aortensprossen eingestülpt sind, nichts anderes als der innerste Winkel des Seitenplattencöloms und steht mit diesem in seiner ganzen Länge in offener Kommunikation.

Erst sekundär schnürt sich jener innerste Winkel der Leibeshöhle vom übrigen Cölom ab, indem das viscerele mit dem parietalen Peritoneum der Länge nach verlötet.

Diese Verlötung tritt in der ganzen Länge ein, unterbleibt aber jedesmal da, wo ein Trichter der Vornierenkanälchen in das

sich abschnürende Leibeshöhlendivertikel mündet. An diesen Stellen bleibt die Kommunikation bestehen, die Kommunikationsstelle selbst erhält Wimperung, und indem diese Stelle somit zu dem Trichter hinzugezogen wird, mündet das Vornierenkanälchen sowohl in die abgeschnürte als auch in die freie Leibeshöhle (Tafel V, Figur 17).

Später trennen sich die beiden ihrer Entstehung nach eng zusammengehörenden Trichtermündungen mehr und mehr von einander, und wir erhalten das auf Tafel III, Figur 7 dargestellte Verhalten, wo ein gemeinsamer Trichterkanal sich in zwei gesonderte Trichter spaltet: den Innentrichter, der in die abgeschnürte, den Außentrichter, der in die freie Leibeshöhle mündet.

Bei meinen jüngsten Exemplaren von *Ichthyophis* hatte die Abschnürung des Leibeshöhlendivertikels schon begonnen; in den proximalen Abschnitten aber kommunizieren noch beiderseits freie und abgeschnürte Leibeshöhlen durch weite Längsspalten (Tafel I, Figur 1). Später (Figur 2) werden auch diese bis auf die Öffnungen der Außentrichter verlötet.

Die Vorniere ist ein larvales Organ, das bei den meisten Wirbeltieren in keinem Entwicklungsstadium zur vollen Ausbildung gelangt. Die mangelnde Ausbildung betrifft in erster Linie die Querkanäle, die bis auf einen reduziert werden können, und deren Zahl selbst bei *Ichthyophis*, bei welchem bis zu 12—13 jederseits vorkommen, doch noch um ein Vielfaches davon reduziert ist, da zwingende Gründe dafür sprechen, solche Kanäle ursprünglich überall da anzunehmen, wo sich Nebenniere und Urniere findet.

Aber auch der MALPIGHI'sche Körper der Vorniere erlangt selten bei anderen Tieren eine so hohe Ausbildung, wie die soeben bei *Ichthyophis* dargestellte. Die Abschnürung des MALPIGHI'schen Körpers von der übrigen Leibeshöhle unterbleibt zuweilen ganz (Selachier, Amnioten) oder sie bleibt proximal (Krokodile, Schildkröten) oder distal (Urodelen, Anuren) unvollkommen. Eine unvollkommene Abschnürung zeigt nach GÖTTE (15, p. 56) auch der MALPIGHI'sche Körper der Petromyzonten. Eine vollkommene Abschnürung scheinen, ausgenommen *Ichthyophis*, nur die MALPIGHI'schen Körper der Ganoiden (FÜRBRINGER, 12, BALFOUR und PARKER, 6) und Teleostier (GÖTTE, 14, 15; ZIEGLER, 52) zu erfahren.

Sekundäre Abweichungen finden sich an den MALPIGHI'schen Körpern der meisten Vornieren, gleichviel ob sie sich vollkommen oder unvollkommen von der übrigen Leibeshöhle abschnüren, insofern als das normale Offenbleiben der Kommunikation zwischen



freier und abgeschnürter Leibeshöhle an der Einmündungsstelle der Vornierentrichter (Tafel V, Figur 17) unterbleibt. Wie wir sahen, führte dieses Offenbleiben zu einer Teilung der Trichtermündungen in Außen- und Innentrichter (Tafel III, Figur 7).

An den MALPIGHI'schen Körpern der meisten Wirbeltiervornieren unterbleibt die Ausbildung der Außentrichter, so bei Teleostiern, Urodelen <sup>1)</sup>, Anuren. Nach BALFOUR und PARKER (6) besitzt die Vorniere von *Lepidosteus* einen Innen- sowie auch einen Aussentrichter. WIEDERSHEIM (49, 50) hat an den proximal offenbleibenden MALPIGHI'schen der Krokodile und Schildkröten Bildungen beschrieben, die er als primäre und sekundäre Trichter bezeichnet.

Die „sekundären“ Trichter, die offenbar unseren Innentrichtern entsprechen, sieht er für später erworbene Bildungen an (50, p. 429). Beide Trichterarten zusammen scheinen sich bei Krokodilen nur in einem kleinen mittleren Abschnitt der Vorniere zu finden (50, p. 429). Ob sie dort bei jenen Reptilien aus einer Teilung desselben Querkanals der Vorniere hervorgehen, wird nicht angegeben; ich halte es für sehr wahrscheinlich.

Teilungen der Trichter fand ich ferner ab und zu bei *Petromyzonten*, wo freilich nur ein unvollkommener Abschluß des MALPIGHI'schen Körpers der Vorniere stattfindet. Ich verweise hier auf meine Mitteilung im Anatomischen Anzeiger, wo die Verhältnisse der Vorniere bei verschiedenen Vertebraten durch Abbildungen illustriert sind (39, Figur 1—4, Figur 7). Von einer Reproduktion dieser Bilder in vorliegender Arbeit habe ich Abstand genommen.

Bei *Ichthyophis* selbst beginnt, wie im beschreibenden Teil auseinandergesetzt, auch schon eine Rückbildung der einen oder der anderen Trichterart sich bemerklich zu machen. In den obersten Segmenten fehlen häufig die Innentrichter, in den untersten die Außentrichter. Die vollkommenste Ausbildung und prächtige Entfaltung beider Trichtermündungen pflegen die mittleren 6—8 Segmente der Vorniere zu besitzen (Tafel I).

Daß die Ausbildung beider Trichterarten als Mündung je eines Querkanals das ursprüngliche, der Mangel der Außentrichter (oder auch Innentrichter) eine sekundäre Rückbildung ist, kann

1) Ich habe übrigens zuweilen auch an der Vorniere von *Salamandra maculata* Außentrichter gefunden. Ein Exemplar von *Salamandra* besaß rechterseits drei statt zwei Innentrichter. Dieselbe Vermehrung der Zahl der Innentrichter beiderseits fand MOLLIER (29) bei einem Exemplar von *Triton alpestris*.

nach den Befunden bei *Ichthyophis* keinem Zweifel unterliegen. Wie wir später sehen werden, zeigen sich auch die Außentrichter der MALPIGHI'schen Körper der Urdiere bei vielen Wirbeltieren in ähnlicher Weise sekundär rückgebildet.

Zusammenfassend kann man für das Verhalten der Vorniere der Leibeshöhle gegenüber zwei Hauptstadien der Entwicklung konstatieren, die zweifelsohne auch zwei phylogenetisch aufeinander folgenden Zuständen entsprechen.

1. Die Querknäue der Vorniere münden direct durch einen Trichter in den innersten Winkel der unsegmentirten Leibeshöhle. Jeder Trichtermündung gegenüber hat sich ein Glomerulus aus der Aorta in die Leibeshöhle ausgestülpt und ragt frei in diese (Tafel XIV, Figur 55).

2. Jener innerste Winkel der Leibeshöhle, in den die Trichter der Vorniere münden, hat sich der Länge nach von der übrigen Leibeshöhle abgeschnürt. Das abgeschnürte Divertikel mitsamt seinen Glomeruli bezeichnen wir als MALPIGHI'schen Körper der Vorniere. Nur da, wo die Trichter einmünden, ist der Verschluss unterblieben, indem sich eine offene, wimpernde Kommunikation zwischen freier Leibeshöhle und Trichtermündung erhalten hat (Tafel XIV, Figur 56). Diese Kommunikation stellt sich in späteren Stadien als ein besonderer Trichter (Außentrichter) dar, der nicht mehr direct von der offenen in die abgeschnürte Leibeshöhle führt, sondern von der offenen Leibeshöhle in den Innentrichter (Tafel III, Figur 7).

Die Vorniere der verschiedenen Wirbeltiere finden wir in allen möglichen Stadien einer mangelnden Ausbildung (fehlender oder unvollkommener Abschluss des MALPIGHI'schen Körpers), oder der Rückbildung (Wegfall der Außentrichter).

Die vollkommenere oder unvollkommenere Ausbildung der Vorniere in den verschiedenen Wirbeltierklassen zeigt keine erkennbare Beziehung zu ihrer Stellung im System. Das Hauptmoment hierfür scheint in physiologischen Verhältnissen (raschere oder langsamere Entwicklung) zu suchen zu sein. Die vollkommenste, bisher beschriebene Vorniere besitzt *Ichthyophis glutinosus*.

Im allgemeinen wird dem MALPIGHI'schen Körper der Vorniere ein grosses zusammenhängendes Gefäßknäuel ein „Glomus“ und nicht eine segmentale Reihe getrennter Glomeruli zugeschrieben. Höchst wahrscheinlich handelt es sich hier in den meisten Fällen um eine Täuschung. *Ichthyophis* besitzt jedenfalls getrennte Glo-



meruli in durchaus deutlicher Ausprägung (Tafel I); es kommt aber auf eine glückliche Schnittrichtung an, um sie auf Längsschnitten zu erkennen. Auf Querschnitten ist ihre Trennung in älteren Stadien ungemein schwer wahrzunehmen, und wurde ich selbst anfangs irre geführt.

Getrennte Glomeruli der Vorniere sind ferner bei Vögeln (Huhn und Ente) von SEDGWICK (37, p. 372) beschrieben worden.

WIEDERSHEIM (50, p. 441) bestreitet bei Krokodilen und Schildkröten ausdrücklich die Existenz getrennter Glomeruli der Vorniere und betont die Einheitlichkeit des Gebildes mit grossem Nachdruck. Auch illustriert er seine Behauptung durch Flächenschnitte (Figur 17—19). Vielleicht befand sich das Gebilde, als er es untersuchte, schon in beginnender Rückbildung, und war der Einblick in seine wahre Natur dadurch erschwert, vielleicht war auch die gewählte Schnittrichtung keine günstige. Eine prinzipielle Differenz in dieser Beziehung zwischen jenen Reptilien einerseits, Cöcilien und Vögeln andererseits, scheint mir nicht sehr wahrscheinlich zu sein.

Durch das Einwachsen der getrennten, zunächst streng segmentalen Glomeruli erhält jenes an und für sich unsegmentirte Leibeshöhlendivertikel secundär eine segmentale Kammerung, die besonders gut bei *Ichthyophis* ausgeprägt ist, wo die dorsale Wand des Divertikels durch den einwachsenden Glomerulus gegen die ventrale Wand bis zur gegenseitigen Berührung nach vorn getrieben wird (Tafel I). Zu einem Zerfall in segmentale gänzlich getrennte Körperchen kommt es aber nicht, vielmehr bleibt die Einheitlichkeit der Bildung an der Vorniere dauernd erhalten.

Distalwärts und zwar von der Gegend an, wo die Querkanäle der Vorniere rudimentär werden, beginnt die Umbildung des MALPIGHI'schen Körpers in Nebenniere (interrenales Organ). Auch die Glomeruli werden rudimentär (Tafel I, Fig. 3) und verschwinden nach unten gänzlich. Erhalten bleibt nur die Fortsetzung des Leibeshöhlendivertikels (innerster Winkel des Coeloms rechts und links), dessen Blätter sich aber dicht aneinanderlegen und durch Epithelwucherung die Nebennierenballen erzeugen. Später, wenn sich die Kanäle der Vorniere auch in ihrem proximalen Abschnitt rückbilden, schreitet die Umbildung des MALPIGHI'schen Körpers der Vorniere auch dorthin fort. Die Glomeruli bilden sich zurück, das Lumen des Divertikels verschwindet, und die Epithelwandungen produzieren Nebennierenballen (Tafel VI, Figur 20).

Aus den Untersuchungen von JANOSIK (20) bei Säugetieren und besonders von WELDON (46) bei Selachiern und Reptilien scheint mir mit Sicherheit hervorzugehen, daß bei diesen Tieren das interrenale Organ sich ganz ebenso bildet, als bei Cöcilien. Beide Untersucher sahen die Abschnürung vom Peritonealepithel, und WELDON bemerkte auch den Zusammenhang mit den MALPIGHI'schen Körperchen der Urniere.

Ein klarer Einblick in die morphologische Bedeutung des Organs war aber bisher noch nicht gewonnen. MIHALKOVICS (27), der die Nebenniere ebenfalls direct vom Coelomepithel ableitet, betrachtet sie als einen abgetrennten Teil der geschlechtlich indifferenten, also auf einem niedrigen Stadium der Entwicklung stehenden Geschlechtsdrüse.

WELDON kommt in einem Teile seiner Deutungen der Wahrheit viel näher. Er bezeichnet die in eigentümlicher Weise sich rückbildende Vorniere der Myxinoiden als Nebenniere (45). Die Nebenniere der Gnathostomen faßt er dagegen als ein in analoger Weise entstandenes Rückbildungsprodukt eines Teils der Urniere auf (46). In diesem Punkte befindet er sich im Irrtum. Jedenfalls ist nicht zu verkennen, daß der von ihm eingeschlagene Weg der richtige war.

WELDON wurde durch die Beobachtung, daß die Nebennieren mit den Kapseln der MALPIGHI'schen Körperchen der Urniere in gewissen Entwicklungsstadien zusammenhängen, zu dem sehr naheliegenden, aber, wie wir gesehen haben, nicht zutreffenden Schluß geführt, die Nebenniere der höheren Wirbeltiere für einen in Rückbildung begriffenen Teil der Urniere zu halten. Jene Beobachtung selbst ist, wie ich oben gezeigt habe, richtig, ebenso wie diejenige, daß die Verbindung zwischen Kapsel und Nebenniere von derselben Stelle ausgeht, von welcher ein zweiter Strang von dem Körperchen zur Keimdrüse zieht. Die Bedeutung dieser beiden Verbindungen will ich im Abschnitt über die Urogenitalverbindung auseinandersetzen.

#### Bau der Urniere.

Dieselben drei Bestandteile wie an der Vorniere können wir auch an der Urniere unterscheiden: 1. den Ausführgang, 2. die segmentalen Querkanäle, 3. ein Äquivalent des MALPIGHI'schen Körpers, das sich hier als eine Reihe segmentaler, gänzlich von einander getrennter Körperchen darstellt. Alle drei Bestandteile zeigen mit den entsprechenden Bildungen der Vorniere so große



Übereinstimmungen, daß man, da die Vorniere im allgemeinen mehr in den proximalen, die Urnieren in den distalen Rumpfssegmenten zur Ausbildung gelangt, auf den Gedanken gekommen ist, die Urnieren einfach für die distale Fortsetzung der Vorniere zu halten. Diese Auffassung wird aber ohne weiteres durch die Thatsache widerlegt, daß zwei der Urnierenbestandteile zwar gleichgebaut aber keineswegs identisch mit den gleichen Bildungen der Vorniere sind.

Denn es kommen bei manchen Tieren (Ichthyophis) in denselben Segmenten zusammen Querkanäle und MALPIGHIsche Körper der Vorniere und der Urnieren vor (Tafel V, Figur 16, Tafel VI, Figur 22, Tafel VIII, Figur 27). Etwas Analoges hat RÜCKERT (34) bei Selachiern beobachtet. Dort entstehen nämlich in gewissen Segmenten, in denen sich in früheren Stadien Vornierenkanälchen angelegt, später aber wieder zurückgebildet hatten, nachträglich noch Urnierenkanälchen. Ist allerdings dieser Entwicklungsvorgang kein ebenso augenfälliger Beweis für die Nichtidentität der Vorniere und Urnieren, da durch ihn das Vorkommen besonderer Vor- und Urnierenbildungen in demselben Segment nicht in einem Bilde vor Augen geführt werden kann, wie bei Ichthyophis, so kommt die Sache doch im Grunde auf dasselbe hinaus.

Identisch ist für beide Bildungen nur der Ausführgang. Die Entwicklungsgeschichte lehrt, daß die Vorniere die ältere, früher auftretende Bildung, die Urnieren die jüngere später entstehende auch in jenen Segmenten ist, wo beide gemeinsam auftreten. Ferner steht fest, daß wenigstens der proximale Teil des Ausführganges unter direkter Beteiligung der peripheren Enden der Vornierenkanälchen entsteht, während er allerdings distalwärts selbständig fortwächst und den in gleicher Höhe liegenden Querkanälchen der Vorniere im Wachstum vorseilt. Es kann mithin keinem Zweifel unterliegen, daß der Ausführgang in erster Linie der Vorniere zuzurechnen ist. Die Beziehung der Urnieren zu ihm ist, wie deren ganzes Auftreten, ein sekundäres. Wir bezeichnen also den Gang in seiner ganzen Länge als Vornierengang, gleichviel ob nur Vornierenkanälchen, oder Vor- und Urnierenkanälchen zusammen, oder endlich distalwärts, wo die Vornierenkanälchen mehr und mehr verschwinden, nur Urnierenkanälchen in ihn einmünden.

Die Querkanäle der Urnieren unterscheiden sich in keinem wesentlichen Punkte von denen der Vorniere. Daß sie entwicke-

lungsgeschichtlich erst sekundär den Ausführungsgang erreichen, haben sie mit den mehr distalwärts gelegenen Vornierenkanälchen gemeinsam.

In ausgeprägt segmentaler Anordnung, in völliger Übereinstimmung mit den Körpersegmenten treten die Urnierenkanälchen auf bei Cyclostomen, Selachiern, Ganoiden, Teleostiern und Coecilien. Dagegen zeigen die Urnierenanlagen der Urodelen, Anuren und Amnioten schon in sehr frühen Stadien eine dysmetamere Anordnung.

Diese Dysmetamerie ist meiner Ansicht nach als eine sekundäre aufzufassen. Bei *Ichthyophis* können wir sie sozusagen in statu nascendi beobachten, denn dort findet allerdings die erste Anlage der Urnierenkanälchen in strenger Konkordanz mit den Ursegmenten und zwar so statt, daß jedesmal ein Teil eines Ursegments (Nephrotom) zur Anlage des primären Urnierenkanälchens wird. Schon ausserordentlich früh schieben sich zwischen jene primären, streng segmentalen Kanalanlagen neue ein, die durch eine Art Knospung aus den primären entstehen.

Wir haben dann schon in relativ sehr frühen Stadien (Taf. I, Fig. 3) in jedem Segment nicht mehr ein, sondern zwei hintereinanderliegende Urnierenkanälchen. Bald schieben sich noch weitere Generationen ein, so daß wir dann in jedem Segment vier, fünf und mehr in einer Reihe hintereinander liegende Urnierenkanälchen finden. Erst später treten dorsal von der ersten Reihe neue Generationen auf.

Nun ist dies Verhalten bei den übrigen Amphibien (Urodelen und Anuren) und bei den Amnioten in der Weise abgeändert, daß bei ihnen die sekundäre Einschiebung der zweiten, dritten etc. Generation ontogenetisch relativ früher eintritt, als bei den Coecilien. Aus den Untersuchungen von SEDGWICK bei Vögeln (38) und HOFFMANN bei Reptilien (18) geht hervor, daß auch bei diesen Amnioten die allererste Anlage der Urnierenkanälchen eine metamere ist.

Wie ich glaube, ist man daher nicht berechtigt, die ganze ventrale Längsreihe der dysmetameren Urnieren als „primäre“ Urnierenkanälchen zu bezeichnen. Der Umstand, daß die MALPIGHI'schen Körperchen sämtlicher dieser Kanälchen bei den Urodelen mit dem Hodennetz zusammenhängen, nicht wie bei den Coecilien nur je eines in jedem Segment, nämlich das primäre, ist nicht so befremdlich, wenn man bedenkt, daß ja die sekundär eingeschalteten Kanälchen auch bei *Ichthyophis* direkt aus den



primären hervorgehen. Wir können daher wohl annehmen, daß bei der Reduktion, die der vom Keimdrüsensekret durchflossene Teil der Urniere bei den höheren Vertebraten erfuhr, innerhalb jedes Segments der „Geschlechtsniere“ auch die Tochtergenerationen eine Funktion mitübernehmen mußten, die ursprünglich auf die Muttergeneration, die primären Urnierenkanälchen, beschränkt war. Eine noch weitergehende Beteiligung der jüngeren Generationen der Urnierenkanälchen und MALPIGHI'schen Körperchen bei der Ausleitung des Spermas finden wir bei Ganoiden (SEMON<sup>1)</sup>). Bei den Anuren erfolgt, wie bei den Coecilien, der Abfluß des Keimdrüsensekrets allein durch die primären Urnierenkanälchen.

Bietet mithin die Vergleichung der Querkanäle der Urniere mit denen der Vorniere in keiner Weise eine Schwierigkeit, so dürfte vielleicht auf den ersten Blick der MALPIGHI'sche Körper der Vorniere als eine Bildung erscheinen, die sich kaum mit den ähnlich genannten Körperchen der Urniere vergleichen ließe.

Man hat sich gewöhnt, das MALPIGHI'sche Körperchen der Urniere als eine blasenartig aufgetriebene Kanalstrecke eines Urnierenkanälchens aufzufassen, in die ein Gefäßknäuel angestülpt ist. Dabei dachte man sich das Kanälchen entweder mit einem Trichter in die Leibeshöhle mündend (Selachier, Amphibien) oder blind geschlossen (übrige Cranioten).

Wäre diese Auffassung des MALPIGHI'schen Körperchens richtig, wäre mit einem Wort wirklich das Gefäßknäuel in die Wandung des Kanälchens eingestülpt, so würde ein Vergleich mit dem MALPIGHI'schen Körper der Vorniere unmöglich sein, da dieses ganz unverkennbar ein Leibeshöhlendivertikel ist, das sich dem Kanälchen durch Vermittlung von dessen Trichter erst sekundär angegliedert hat.

An dieser Auffassung des MALPIGHI'schen Körpers der Vorniere ist nicht zu rütteln. Es bleibt also nur die Alternative, daß entweder die landläufige Auffassung vom MALPIGHI'schen Körperchen der Urniere falsch, oder diese Bildung mit dem gleichbenannten Körper der Vorniere nicht zu vergleichen sei.

GÖTTE (14, p. 824) und FÜRBRINGER (12, p. 48, 59, 87) haben zuerst die abgeschnürte Leibeshöhle nebst ihrem, wie man damals annahm, einheitlichen Glomerulus oder Glomus mit einem primitiven MALPIGHI'schen Körperchen verglichen und den Leibeshöhlen-sack als primitiven Harnsack, primitive BOWMAN'sche Kapsel be-

1) R. SEMON, Notizen über den Zusammenhang der Harn- und Geschlechtsorgane bei den Ganoiden. Morphologisches Jahrbuch 1891.

zeichnet. Da damals nur Vornieren bekannt waren, die bloß Innentrichter aber keine Außentrichter besitzen, so war es nicht möglich, den Vergleich dieser Bildungen mit einem vollausgebildeten MALPIGHI'schen Körperchen der Urniere, das bekanntlich durch einen freien Trichter mit der Leibeshöhle kommuniziert, durchzuführen. Daß solche vollausgebildeten MALPIGHI'schen Körperchen der Urniere bei allen Cranioten den Ausgangspunkt gebildet haben, lehrt die Ontogenie, besonders augenfällig bei Ganoiden, wo ein deutlicher offener Trichter sich anfangs anlegt, sich aber sekundär rückbildet.

Ziehen wir nun aber die Vorniere von Ichthyophis zum Vergleich herbei, so ist jede Schwierigkeit beseitigt.

Bis in die feineren Details entspricht der MALPIGHI'sche Körper der Ichthyophisvorniere den vollausgebildeten Urnierenkörperchen der Selachier und Amphibien. Es genügt eigentlich schon auf Tafel I, Figur 3, auf Tafel III, Figur 7 und 8 c hinzuweisen, um das zu beweisen. Die Übereinstimmung erstreckt sich auf alle Bestandteile der Körper in annähernd gleicher Weise. Sehr in die Augen springend ist auch die Ähnlichkeit in der Verbindung von Außen- und Innentrichter zum Trichterkanal (Figur 7 und 8 c, Tafel III).

Auch besitzen beide Bildungen einen deutlich ausgeprägten segmentalen Bau. In dieser Beziehung aber herrscht doch zwischen beiden ein Unterschied, der einzige einigermaßen wesentliche; denn während die Körperchen der Urniere eine Reihe völlig getrennter, segmentaler Bläschen darstellen, ist die Einheitlichkeit der Bildung an der Vorniere noch erhalten. Segmental ist auch am MALPIGHI'schen Körper der Vorniere die Einmündung der Innentrichter geordnet, segmental sind die Einstülpungen der Glomeruli in die dorsale Wand des Leibeshöhlelsackes, ja dieser Sack kann dadurch, daß die Glomeruluseinstülpung die dorsale Wand von Strecke zu Strecke bis gegen die ventrale vortreibt, eine Art von segmentaler Kammerung erhalten (Ichthyophis). Aber selbst dann bleibt der Sack, der als Divertikel der unsegmentierten Leibeshöhle erst sekundär zu einer Teilnahme an der Segmentation gezwungen wird, immer noch eine einheitliche Bildung.

Der Schritt von jener segmentalen Kammerung bis zu gänzlichem Zerfall in getrennte segmentale Teilstücke ist indessen nur ein kleiner, und der ganze Unterschied zwischen MALPIGHI'schem Körper der Vorniere und den isolierten Körperchen der Urniere ohne prinzipielle Bedeutung (Tafel XIV, Figur 61).

Die Vergleichbarkeit der beiderlei Bildungen ist demnach unbe-



dingt zu bejahen, zumal sich auch die etwas verschiedenartige Entstehung, wie unten gezeigt werden soll, leicht die eine aus der anderen ableiten läßt.

Wir sind genötigt, das MALPIGHI'sche Körperchen der Urniere nicht mehr, wie bisher geschehen ist, als eine blasenartig aufgetriebene Kanalstrecke des Urnierenkanälchens aufzufassen, in die ein Glomerulus eingestülpt ist, sondern als ein abgeschnürtes Leibeshöhlendivertikel, in welches ein Urnientrichter (Innentrichter) einmündet, und in das ein Gefäßknäuel hineinragt.

#### Lageverhältnisse der Vorniere und Urniere.

In den vorigen Abschnitten wurden die einzelnen Bestandteile der Vorniere und Urniere einer Betrachtung unterzogen und dargethan, daß der Vornierengang ein beiden Bildungen gemeinsamer Bestandteil, Querkanäle und MALPIGHI'sche Körper dagegen nicht identische, aber sehr wohl vergleichbare und voneinander ableitbare Teile seien.

Um jedoch die Art dieser Ableitbarkeit zu verstehen, ist es notwendig, die gegenseitigen Lagebeziehungen dieser Teile schärfer zu präzisieren.

Gehen wir die Wirbeltierreihe durch und vergleichen die Lage der Vorniere und Urniere zu einander, so ist der erste Eindruck, den wir bei oberflächlicherer Betrachtung erhalten, der, daß die Vorniere proximalwärts von der Urniere liegt; häufig liegt zwischen beiden Bildungen eine Region, die gar keine Exkretionskanälchen enthält. Eine solche Trennung ist aber keineswegs die Regel. Bei Selachiern, Coecilien, Reptilien kommen, wie schon oben erwähnt wurde, in denselben Segmenten zusammen Querkanäle der Vorniere und der Urniere vor. Bei Reptilien soll in den Stadien, die WIEDERSHEIM (50) untersucht hat, eine scharfe Grenzbestimmung zwischen Vorniere und Urniere unmöglich sein. (Vgl. auch Verhandl. d. X. Internat. Med. Kongr. Berlin, Abt. I, Anatomie, p. 136).

Bei *Ichthyophis* dagegen gelingt es überall in den Segmenten, die gleichzeitig Vorniere und Urniere enthalten, beide Bildungen auf das schärfste voneinander zu unterscheiden (vgl. Tafel I, II, IV bis VIII).

Was die Lageverhältnisse in solchen Segmenten anlangt, so

liegt die Urniere ursprünglich immer dorsal von der Vorniere (Tafel II, Figur 4, Tafel V, Figur 16, Tafel VI, Figur 22). Die dorsale Lage wird sekundär häufig zu einer mehr lateralen (Tafel VIII, Figur 27).

Nach unten zu wird die Vorniere mehr und mehr umgebildet, die Querkanäle verschwinden, der MALPIGHI'sche Körper wandelt sich in Nebenniere um. Letzteres Umbildungsprodukt der Vorniere bewahrt dauernd dieselben Lagebeziehungen zur Urniere, die der normal ausgebildete MALPIGHI'sche Körper der Vorniere besessen hat; es liegt ausgesprochen ventral und durch sekundäre Lageverschiebung medial von der Urniere.

Ehe wir aus den gegenseitigen Lagebeziehungen von Vorniere und Urniere weitere Schlüsse auf das genetische Verhältnis ziehen, in dem beide Organe zu einander stehen, wollen wir noch kurz die Ontogenie beider Bildungen ins Auge fassen.

#### Entwicklung der Vorniere und der Urniere aus den Ursegmenten.

Alle neueren Untersuchungen weisen darauf hin, daß der Vornierengang durch Verwachsung der peripheren (von der Leibeshöhle entfernten) Enden der Vornierenkanäle entsteht.

Es scheinen sich nur die am meisten proximalwärts gelegenen Vornierenkanälchen hierbei zu beteiligen; der einmal gebildete Längskanal wächst dann selbständig nach unten weiter und die mehr distal gelegenen Vornierenkanälchen treten erst sekundär mit ihm in Verbindung. Dasselbe gilt für sämtliche, noch später entstehende Urnierenkanälchen. Die Beteiligung des Ektoderms bei der Bildung des Vornierenganges interessiert uns in diesem Augenblicke, wo es uns hauptsächlich auf das gegenseitige Verhältnis von Vorniere und Urniere ankommt, nicht.

Die Querkanälchen der Vorniere wie der Urniere entstehen aus Teilen der Ursegmente, und zwar aus den ventralen Teilen derselben. Ich halte es für zweckmäßig, den ganzen ventralen Somitenabschnitt, sowohl soweit er Vorniere, als auch soweit er Urniere hervorbringt, nach RÜCKERT als Nephrotom zu bezeichnen und diese, wie wir sehen werden, eng zusammenhängenden Teile nicht, wie VAN WIJHE es thut, zu trennen und mit besonderen Namen (Mesomer, Hypomer) zu belegen.

Wir können also sagen: An jedem Ursegment lassen sich zwei Hauptteile unterscheiden, die sich später ganz voneinander trennen; das dorsale Myotom und das ventrale Nephrotom. Aus



der medialen Wand des Ursegments endlich geht durch Wucherung das Sklerotom hervor.

Aus dem ventralen Abschnitt des Nephrotoms bildet sich das Vornierenkanälchen; aus dem dorsalen das Urnierenkanälchen. Dabei scheint es mir von keiner Bedeutung zu sein, daß sich ontogenetisch die Sache so darstellt, als bilde sich das Vornierenkanälchen aus einer „Ausstülpung“ des Nephrotoms, das Urnierenkanälchen aber direkt aus der Nephrotomhöhle. Die Hauptsache ist und bleibt, dass sich beide Bildungen aus unmittelbar hintereinander liegenden Abschnitten der ventralen Somitenhöhle bilden. Jene sogenannte Ausstülpung ist meiner Ansicht nach bloß als eine frühzeitige Aufblähung und Abgliederung des Teils des Nephrotoms, das sich zur Vornierenanlage umbildet, aufzufassen. Auch ist zu berücksichtigen, daß jene Ausstülpung wenigstens in den proximalen Abschnitten an der Bildung des Vornierenganges mitbeteiligt ist.

Wir dürfen nicht vergessen, daß die Vornierenbildung zeitlich immer der Urnierenbildung bedeutend voranschreitet. Stets bilden sich die Vornierenanlagen, bevor sich die Ursegmente von den Seitenplatten abgeschnürt haben; aus dem segmentalen Zusammenhange beider Bildungen wird der Peritonealtrichter der Vorniere.

Die primären Urnierenkanälchen werden als solche erst nach den Vornierenkanälchen kenntlich. Sie entsprechen einer zweiten Folge von Abgliederungen und zwar sind es jetzt unmittelbar dahinter gelegene, mehr dorsale Teilstücke, die sich vom Ursegment als ganzem ablösen. Was vom Somiten noch weiter dorsalwärts übrig bleibt, bezeichnen wir als Myotom; dieses verliert später sein Lumen. Nun ist die Abgliederung der zweiten Folge von Teilstücken, der primären Urnierenkanälchen, zeitlich in den verschiedenen Tiergruppen insofern verschieden, als sie bei manchen (Elasmobranchier) erfolgt, noch ehe das Ursegment sich von den Seitenplatten abgeschnürt hat. Bei anderen (Coecilien, Reptilien, Vögel) erfolgt sie dagegen erst nach jener Abschnürung (vgl. Tafel IV). Wo sie vorher erfolgt, wie bei den Haifischen, da ist denn auch der Urnientrichter nichts anderes als die an einer Stelle stehen gebliebene Kommunikation zwischen Ursegmenthöhle und Seitenplattencölom. Doch kommt es auch bei Selachiern vor, daß beide Hohlräume nicht miteinander kommunizieren, sondern sich nur die beiden Epithellamellen des Ursegments kontinuierlich in die Seitenplatten fortsetzen (ZIEGLER 54, p. 383). Bei Coecilien findet scheinbar zunächst eine vollkommene Ab-

schnürung der Ursegmente von den Seitenplatten statt. Wie ich aber (p. 9) gezeigt habe, erhält sich auch bei ihnen segmental ein dauernder Kontakt, und ein Teil dieses Kontakts (Kontakt  $\beta$ ) wird zum Peritonealtrichter. Wahrscheinlich war an jener Kontaktstelle die Kommunikation nie ganz aufgegeben, sondern nur außerordentlich verengert.

Auf Tafel XIV habe ich nach den Befunden bei Ichthyophis und anderen Amphibien eine schematische Darstellung der Nierenentstehung aus den Ursegmenten gegeben, in der Absicht, die sehr instruktiven Schemata VAN WIJHE'S (51, Tafel XXXII) zur Darstellung der gegenseitigen Beziehungen von Vorniere und Urnieren zu einander, der Entstehung der MALPIGHI'schen Körper, die Lagebeziehungen der Geschlechtsorgane zu letzteren etc. zu erweitern.

Figur 55 stellt einen Schnitt durch ein Körpersegment dar, in welchem nur Vorniere zur Entwicklung kommt. Figur 56 zeigt dasselbe Segment auf einem älteren Stadium, auf welchem sich dem Vornierenkanälchen ein Divertikel der unsegmentierten Leibeshöhle als MALPIGHI'scher Körper angegliedert hat. Dieses Divertikel kommuniziert aber dauernd durch den Außentrichter mit der offenen Leibeshöhle.

Figur 57 stellt einen Schnitt durch ein tiefer gelegenes Segment dar, in welchem sich aus dem dorsal gelegenen Nephrotomabschnitt ein zweites Kanälchen, das Urnierenkanälchen entwickelt hat. Wir haben also in diesem Segment 2 hintereinander gelegene, aus dem Nephrotom durch successive Abspaltung hervorgegangene Kanäle: das Vornierenkanälchen und das Urnierenkanälchen; beide münden mit ihren peripheren Enden in den Vornierengang ein, beide mit ihrem entgegengesetzten Ende in die unsegmentierte Leibeshöhle und zwar in ein Divertikel derselben. Dieses Divertikel hat sich, entsprechend der Einmündung der beiden Kanälchen, in zwei hintereinander gelegene Abschnitte geteilt.

Figur 58 zeigt die Abschnürung des Divertikels von der übrigen unsegmentierten Leibeshöhle, die überall in der ganzen Länge mit Ausnahme je einer in jedem Segment offenbleibenden Stelle erfolgt. Jene offenbleibende Stelle stellt die Anlage des Außentrichters dar (vgl. auch Tafel V, Figur 17).

Auch das Leibeshöhlendivertikel hatte sich der Länge nach geteilt (Figur 57). Wenn nun seine Einschnürung von der übrigen Leibeshöhle erfolgt, erhalten sich nicht nur an dem ventralen, sondern auch an dem dorsalen Teilstück segmentale Kommuni-



kationen mit der übrigen Leibeshöhle. Die Peritonealkommunikationen des ventralen und des zugehörigen dorsalen Teilstücks des MALPIGHI'schen Körpers können nicht nebeneinander, sondern müssen hintereinander liegen, eine Notwendigkeit, die man sich durch Betrachtung von Figur 58 leicht klar machen kann. Beide Kommunikationen sind ohne Zweifel ebenso aus der Teilung einer ursprünglichen einfachen Kommunikation entstanden, wie die zugehörigen Divertikel und die in dieselben mündenden Querkanäle.

Sekundär werden später die dorsalen Leibeshöhrendivertikel nebst ihren Leibeshöhlenkommunikationen (Außenrichtern) gegen die ventralen nach außen verschoben (Tafel VIII, Fig. 27), und werden letztere in den unteren Abschnitten, wo ihre Querkanäle mehr und mehr rudimentär werden, und die Umbildung in Nebenniere erfolgt, völlig zwischen die ursprünglich dahinter gelegenen Teile eingeklemt (Tafel II, Figur 4).

Bemerkenswert ist noch, daß die ventralen Divertikel durch segmental einwachsende Glomeruli zwar segmental gekammert werden, aber doch ihre Einheitlichkeit behalten, die dorsalen Divertikel aber in eine Reihe isolierter segmentaler Teilstücke zerfallen. Dieselben kommunizieren noch, wie die Existenz der Nebennierenstränge beweist, von Segment zu Segment mit dem ungeteilten ventralen Divertikel (Tafel XIV, Figur 61 c).

Die vorstehende Darstellung und die auf Tafel XIV vorgeführten Schemata sind nichts als eine Zusammenfassung der That-sachen, die bei der Entwicklung der Vorniere, Urnieren und Nebennieren der Cranioten ermittelt worden sind. Nur ein Punkt bedarf noch näherer Erläuterung.

Während es unzweifelhaft feststeht, daß der MALPIGHI'sche Körper der Vorniere aus der unsegmentierten Leibeshöhle hervorgeht und sich auch ontogenetisch genau entsprechend der obenstehenden Darstellung bildet, könnte es den Anschein haben, daß das, was wir als dorsal abgegliederte Teile dieses Körpers aufgefaßt haben, die segmentalen MALPIGHI'schen Körperchen der Urnieren, nicht auf demselben Wege, sondern als Teile der Nephrotome also der Ursegmente entstehen.

In der That entstehen sie in der Uebergangszone der segmentierten in die unsegmentierte Leibeshöhle (vgl. Tafel IV, Tafel V, Figur 13, 14). Wenn man ihnen ontogenetisch ihre eigentlich nachträgliche Segmentation nicht mehr ansehen kann, so bietet doch ihre Ontogenie durchaus keinen Widerspruch gegen

eine Auffassung ihres Wesens, die durch vergleichende Erwägungen, ihre Übereinstimmung mit dem MALPIGHI'schen Körper der Vorniere, ihre Lagebeziehung und ihre Verbindung mit demselben sichergestellt ist.

Zusammenfassend können wir sagen: der Bau der Vorniere und Urnieren im ganzen und den einzelnen Teilen, die Lagebeziehungen beider zu einander, die Art ihrer Entstehung aus den Ursegmenten und die zeitliche Aufeinanderfolge dieser Entstehung liefern einen geschlossenen Beweis für die Richtigkeit der RÜCKERT'schen Auffassung der Urnierenkanälchen „als einer zweiten vervollkommeneten Generation der Vornierenkanälchen, welche in dem ausführenden Teil der ersten Generation einen fertigen Exkretionskanal vorfinden.“

Diese zweite Generation entsteht dorsal von der ersten, ganz ähnlich, wie sich später auch von den Urnierenkanälchen neue dorsale Generationen abspalten. Jene neue Generation entwickelt sich vornehmlich von den distalen Teilen der Vorniere aus, ganz ähnlich wie auch später an der Urnieren selbst wieder die distalen Abschnitte vor den proximalen durch stärkeres Wachstum, besonders durch stärkeres Dickenwachstum ausgezeichnet sind.

Im Bereich des Auftretens der zweiten Generation (Urnieren) also distal, werden die Querkanäle der ersten Generation allmählich rudimentär und der MALPIGHI'sche Körper bildet sich in Nebenurniere um. Wahrscheinlich ist es diese Umbildung und der Funktionswechsel des MALPIGHI'schen Körpers der Vorniere, der den Anstoß giebt zur Rückbildung und zum gänzlichen Verschwinden der Querkanälchen der Vorniere im unteren Abschnitte des Rumpfes.

## 2. Verhältnis des Exkretions- zum Genitalsystem.

Im männlichen Urogenitalsystem werden die ursprünglichen Verhältnisse reiner und unveränderter bewahrt als im weiblichen. Wir haben daher von ersterem auszugehen. Aus der Entwicklung des männlichen Urogenitalsystems bei Elasmobranchiern und Amphibien, vor allem bei Ichthyophis, können wir, wie ich glaube, einen Einblick in das Wesen und die Grundverhältnisse der Urogenitalverbindung erhalten. Ist solch ein Einblick gewonnen, so



ist das Verständnis der bei den verschiedenen Wirbeltierklassen eingetretenen Veränderungen nicht schwierig.

### Wesen und Grundplan der Urogenitalverbindung.

Das Wesen der Urogenitalverbindung bei den Cranioten läßt sich nach den vorangeschickten Ausführungen über Bau und Entwicklung des Exkretionssystems ungemein einfach dahin definieren, daß die Keimdrüse (zunächst sei bloß die männliche damit gemeint) ihr Sekret in jenen Cölomabschnitt ergießt, der zum MALPIGHI'schen Körper wird.

Die Stammesgeschichte der Urogenitalverbindung ist deshalb identisch mit der Stammesgeschichte des MALPIGHI'schen Körpers.

Solange nur Vornierenkanälchen und ein ungeteilter MALPIGHI'scher Körper existierten, floß das Keimdrüsensekret durch die Vorniere. Als später die Kanälchen sich in Vornieren- und Urnierenkanälchen teilten und sich auch der MALPIGHI'sche Körper in einen ventralen und dorsalen Abschnitt spaltete, wobei der ventrale Abschnitt sein Lumen einbüßte und zur Nebenniere wurde, floß das Keimdrüsensekret nunmehr nur noch durch die dorsalen Spaltprodukte des Divertikels, die MALPIGHI'schen Körperchen der Urnieren.

Diese einfache Auffassung ergibt sich unmittelbar aus den Vorstellungen, die wir uns vom Verhältnis der Vorniere zur Urnieren gebildet haben. Sie hat aber auch den großen Vorzug, den anscheinend so komplizierten Bau der Urogenitalverbindung in seiner Entstehung und in seiner fertigen Ausbildung ungezwungen zu erklären.

Wir sahen, daß im ausgebildeten Zustande die Keimdrüse durch ein unsegmentiertes Netzwerk mit einem an der Basis des Mesorchiums liegenden, längsverlaufenden Hohlraum (Längskommissur) in Verbindung steht, der seinerseits durch die Nebennierenstränge mit der Nebenniere, das bedeutet mit dem MALPIGHI'schen Körper der Vorniere zusammenhängt. Jene Längskommissur, die also zunächst eine Verbindung der Nebenniere mit dem Keimdrüsennetz vermittelt, steht ihrerseits durch die Segmentalstränge mit den MALPIGHI'schen Körperchen in Verbindung.

Das gesamte Keimdrüsennetz, Längskanal der Keimdrüse, Querkänäle, Längskommissur an der Keimfaltenbasis und Nebennierenstränge miteinbegriffen, stellt nichts weiter dar als die ursprüngliche Verbindung der Keimdrüse mit dem Leibeshöhlendivertikel, das zum MALPIGHI'schen Körper der Vorniere oder zur Nebenniere geworden

ist. Ja wir können sogar in gewissem Sinne jene Verbindung als einen Teil des MALPIGHI'schen Körpers auffassen. Wie der Körper selbst ist die Verbindung unsegmentiert; nur in den Nebennierensträngen macht sich eine segmentale Anordnung bemerklich, wie ja auch der Körper selbst durch die segmentalen Glomeruli eine Art von segmentaler Kammerung erhalten hatte. Streng segmental ist die Verbindung des Ganzen mit den streng segmental geordneten MALPIGHI'schen Körpern der Urniere; wir bezeichnen daher jene Verbindung als Segmentalstränge.

Durch die Ontogenie wird diese Auffassung durchaus bestätigt. Wie Tafel IV und Tafel V, Figur 13, 14 zeigen, sind Keimdrüsennetz (Sexualstränge), Nebenniere mit Nebennierenstränge nichts anderes als ein abgeschnürtes, retroperitoneal zu liegen gekommenes Cölomdivertikel, das durch die Segmentalstränge und die MALPIGHI'schen Körperchen der Urniere mit den Ursegmenten zusammenhängt und das sich an die unsegmentierte Leibeshöhle gerade an der Stelle anlegt, wo das Epithel derselben sich in Keimepithel umwandelt (Tafel V, Figur 13, 14).

Lateral von dieser Berührungsstelle hat sich aus der ursprünglichen einfachen Kommunikation der unsegmentierten und segmentierten Leibeshöhle der Kontakt a, das ist die Anlage des Peritonealtrichters der MALPIGHI'schen Körperchen, abgespalten.

Auf Tafel XIV, Figur 59 und 60 habe ich Entstehung und Bau der Urogenitalverbindung auf zwei schematischen Querschnitten auf Figur 62 in einem Längsschema dargestellt.

Nach RÜCKERT (34) soll in sehr frühen Entwicklungsstadien bei Selachiern die Keimdrüsenanlage zum größten Teil noch in den Bereich der Ursegmente fallen. Dies Verhältnis, das eine Reminiscenz an Zustände darstellen mag, in welchen noch die Segmentation der Leibeshöhle weiter ventralwärts hinabreichte, ursprünglich sogar das gesamte Cölom betraf, verschwindet ontogenetisch bald wieder. Zur Zeit, wo sich der MALPIGHI'sche Körper der Vorniere und das Keimdrüsennetz bilden, erstreckt sich die Segmentation nicht so tief ventralwärts hinab, und diese Teile ebenso wie das Keimepithel gehören dann durchaus der unsegmentierten Leibeshöhle an. Im Grenzgebiet zwischen segmentierter und unsegmentierter Leibeshöhle liegen die MALPIGHI'schen Körperchen der Urniere mit ihren Segmentalsträngen.

Dieser ontogenetische Befund entspricht auch dem phylogenetischen Entwicklungsgange. Mit einem Worte: die Abschnürung des Cölomdivertikels, das wir als MAL-



PIGNI'schen Körper der Vorniere bezeichnen, und in das die Keimdrüse ihr Sekret ergießt, hat sich stammesgeschichtlich erst zu einer Zeit vollzogen, als die Segmentation der Leibeshöhle sich nicht mehr bis in die Keimdrüsengegend erstreckte.

Die Keimfalte von *Ichthyophis*, dessen Niere vom Herzen bis zur Kloake, also fast durch den ganzen Rumpf hindurch reicht, hat nicht ganz so weite Ausdehnung wie das Exkretionsorgan. Doch begleitet sie dasselbe in seinen zwei unteren Dritteln beinahe bis zu seinem distalen Ende.

Freilich produziert jene Keimfalte nicht mehr in ihrer ganzen Länge Keimepithel, sondern die Bildung des letzteren ist auf die oberen  $\frac{5}{6}$  beim Weibchen, auf die obere Hälfte beim Männchen beschränkt; die unteren Teile produzieren nur noch Fettkörper. Doch hört die Bildung des Keimepithels nach unten zu ganz allmählich auf, und ist nicht zu bezweifeln, daß ursprünglich auch die untersten Teile der Keimfalte Keimepithel erzeugt haben.

Die hierdurch schon bei *Ichthyophis* hervortretende Tendenz einer Reduktion der Keimdrüse in den unteren Abschnitten finden wir bei Selachiern, Urodelen und Anuren, Amnioten noch viel schärfer ausgeprägt. Hierauf werde ich im folgenden Abschnitt eingehen.

Meiner Ansicht nach haben wir aber auch bei *Ichthyophis* noch nicht etwa den ursprünglichsten Zustand vor uns, sondern anfangs erstreckte sich die Keimfalte nebst dem Keimepithel nach oben wie nach unten, soweit die Nierenbildung reichte, also durch die ganze Leibeshöhle hindurch. Wie wir sahen, stehen die Nierenkanälchen mit der Keimdrüse in einem kontinuierlichen Zusammenhang; man kann sie im Grunde ebensowohl als segmentale Ausführgänge der Keimdrüse als für Exkretionskanäle ansehen. Es ist sogar sehr möglich, daß ihre exkretorische Funktion erst eine sekundär hinzutretende ist. Wie dem auch sei; ein inniger morphologischer und physiologischer Zusammenhang der Exkretionskanälchen mit der Keimdrüse ist ersichtlich, und daß derselbe von Anfang an bestanden hat, geht aus der Entwicklung dieser Teile hervor.

Der Mangel einer Keimfalte im vordersten Rumpfteil bei *Ichthyophis* ist deshalb ganz ebenso auf eine sekundäre Rückbildung jener Falte in diesem Abschnitte zurückzuführen, wie das Verschwinden der Keimfalte, beziehentlich Keimdrüse in der hin-

tersten Rumpfgegend bei der Reihe: Coecilien, Urodelen, Anuren und ganz ebenso bei den Amnioten.

Als ursprünglichen Zustand des Urogenitalsystems der Cranioten haben wir demnach einen solchen anzusehen, in welchem Vorniere, wie Keimfalte sich durch den ganzen Rumpf hindurch erstreckte. Die Vornierenkanälchen mündeten in die unsegmentierte Leibeshöhle und nahmen die Keimprodukte, die von einer eigentümlich umgewandelten Epithelleiste derselben gebildet wurden, auf.

Als zweite Etappe können wir die Längsabschnürung des Leibeshöhlendivertikels bezeichnen, in welchen die Keimprodukte entleert werden und die Vornientrichter (Innentrichter) einmünden. Diese Abschnürung führt zur Bildung des MALPIGHI'schen Körpers der Vorniere. Demselben liegt das Keimepithel zunächst direkt an; wenn er mehr retroperitoneale Lage erhält, wird aus der Anlagerung eine Verbindung durch unregelmäßige, netzförmig anastomosierende Stränge (Keimdrüsennetz).

Die dritte Etappe endlich ist dadurch charakterisiert, daß sich von den Vornierenkanälchen eine zweite dorsale Generation abspaltet: die Urnierenkanälchen. Ebenso spaltet sich der MALPIGHI'sche Körper der Vorniere in einen ventralen und dorsalen Abschnitt. In den ersteren münden die Vornierenkanälchen, in den letzteren die Urnierenkanälchen ein. Beide Abschnitte kommunizieren zunächst noch miteinander und dienen gemeinschaftlich der Ausleitung des Keimdrüsensekrets. Indem sich aber an das Auftreten der dorsalen Generation von Exkretionskanälen bald eine fortschreitende Rückbildung der ventralen und eine Umbildung des MALPIGHI'schen Körpers der letzteren in Nebenniere anschließt, kann das Keimdrüsensekret nur noch durch die dorsalen, unverändert gebliebenen MALPIGHI'schen Körperchen, die der Urniere, abfließen. Dieselben zeichnen sich von dem ehemaligen MALPIGHI'schen Körper der Vorniere nur durch die schärfer durchgeführte Segmentation, den Zerfall in segmentale Teilstücke aus. Das Exkretionsorgan aller lebenden Cranioten erreicht in seinem ausgebildeten Zustand die dritte Etappe.

Die eben skizzierte phylogenetische Entwicklung vollzieht sich dergestalt, daß die distalen Abschnitte des Systems stärker abgeändert werden als die proximalen. So unterbleibt bei Ichthyophis in Stadien, in welchen Vorniere und Urniere zugleich eine vollkommene Ausbildung ihrer typischen Bestandteile zeigen (Tafel II, Figur 4), in den am meisten proximal gelegenen Teilen



die Abspaltung der Urnierenkanälchen von den Vornierenkanälchen, und wir finden dort nur die letzteren.

In dem an diesen unmittelbar anschließenden Abschnitt finden wir ausgebildete Vorniere mit ausgebildeter Urniere zusammen. Weiter nach abwärts endlich erfolgt dann die Rückbildung der Vorniere und die Umwandlung ihres MALPIGH'schen Körpers in Nebenniere. Dieser Abschnitt repräsentiert also die letzte Etappe (vergl. Längsschema Figur 61, Tafel XIV).

Das Verhalten der Keimdrüse in den verschiedenen phylogenetischen Zuständen läßt sich nicht so leicht demonstrieren, da in den am meisten proximal gelegenen Teilen, wo sich nur Vorniere oder Urniere zusammen mit unveränderter Vorniere findet, die Keimdrüse sekundär rückgebildet ist und überhaupt nicht mehr angelegt wird.

Sekundäre Abänderungen der ursprünglichen Urogenitalverbindung in den verschiedenen Klassen der Cranioten.

#### a) Urogenitalsystem beim Männchen.

Die männlichen Urogenitalsysteme sämtlicher Cranioten erreichen die dritte Etappe der im vorigen Abschnitt geschilderten Entwicklungsreihe. Dabei wird aber von keinem lebenden Vertreter dieser Ordnung das Prototyp in völlig unveränderter Form beibehalten. Bei einigen treten nur verhältnismäßig geringfügige Abänderungen auf. In erster Linie wären hier die Coecilien, in zweiter die Selachier, Ganoiden und Urodelen zu nennen. Bedeutendere Abänderungen zeigen die Anuren einerseits, die Amnioten andererseits, doch ist es leicht, den abwechselnden Bau bei ihnen aus Veränderungen abzuleiten, die sich schon bei den niederen Formen in weniger hervortretender Weise bemerkbar machen.

Die größten Veränderungen des ursprünglichen Zustandes zeigen die Cyclostomen und die Teleostier. Wir lassen sie zunächst bei unserer Betrachtung aus dem Spiele und besprechen sie am Schluß gesondert für sich.

Als Ausgangspunkt der Betrachtung muß ein Urogenitalsystem angenommen werden, in welchem sich Nierensystem und Keimdrüse durch die ganze Länge der Leibeshöhle hindurch erstrecken. Beide Bildungen stehen durch ein Netzwerk von Kanälen, das Keimdrüsennetz, in der auf Figur 62, Tafel XIV geschilderten Weise miteinander in Verbindung.

Von diesem Grundtypus weicht *Ichthyophis* nur insofern ab, als sein Exkretionssystem proximalwärts eine geringe Reduktion erfahren hat; seine Keimfalte dagegen ist proximalwärts bedeutend, distalwärts wenig reduziert worden und produziert in ihren distalen Abschnitten keine Keimprodukte mehr.

Schon bei anderen Coecilien (*Coecilia lumbricoides*, SPENGLER, 42, p. 9) zeigt sich eine weitere Rückbildung des proximalen Teils der Niere; dort reicht die Niere im ausgebildeten Zustand nur noch bis zum Hinterende der Leber.

Dieselbe Reduktion des proximalen Nierenabschnitts bemerken wir in bald mehr, bald weniger ausgesprochener Weise bei allen übrigen Cranioten. Dabei kann der vorderste Nierenabschnitt ganz zum Verschwinden kommen (Selachier, Urodelen, Amnioten) oder auch in Lymphgewebe umgewandelt werden (Ganoiden, Teleostier).

Die bei *Ichthyophis* angedeutete Reduktion der Keimfalte nach vorn und nach hinten ist bei den übrigen Cranioten meist noch stärker ausgeprägt. Nur die Ganoiden zeigen eine geringere Reduktion in dieser Beziehung als die Coecilien, da ihre Keimdrüse sehr weit nach vorn und nach hinten reicht. Die männlichen Urogenitalorgane der Ganoiden, über die die Angaben der Autoren sehr widerspruchsvoll und wenig erschöpfend sind (vergl. JUNGENSEN, 21, p. 185), entfernen sich überhaupt in der Hauptsache nicht weit vom Grundtypus, wie ich in einer demnächst erscheinenden Arbeit nachweisen werde<sup>1)</sup>. Erwähnt sei gleich hier, daß sie in anderen Beziehungen bedeutendere Abweichungen vom ursprünglichen Zustande der Urogenitalverbindung zeigen als die Coecilien. Selachier und Urodelen sind dadurch ausgezeichnet, daß die Keimdrüse nach vorn sich ebenso weit erstreckt wie die Niere; im ganzen hinteren Rumpfabschnitt kommt bei ihnen überhaupt keine Keimfalte, also nicht einmal Fettkörper zur Entwicklung.

Auch bei *Ichthyophis* hatte sich der hinterste Keimdrüsenabschnitt rückgebildet und die MALPIGHI'schen Körperchen und Querkanäle dieses Endabschnittes der Niere werden nicht mehr vom Hodensekret durchflossen. Doch zeigte dieser Nierenteil kaum irgend welche höhere Ausbildung als der vor ihm liegende, der mit der Keimdrüse in Verbindung steht. Bei Selachiern und

1) R. SEMON, Notizen über den Zusammenhang der Harn- und Geschlechtsorgane bei den Ganoiden. Morphologisches Jahrbuch 1891.



Urodelen dagegen macht sich ein deutlicher Unterschied in der Ausbildung des vorderen Urnierenbezirks, der „Geschlechtsniere“, gegen den hinteren, die „Beckennierniere“, bemerklich. Im wesentlichen ist dieser Unterschied quantitativer Natur und dokumentiert sich in einer starken Volumszunahme der „Beckennierniere“. Doch kommen noch Besonderheiten anderer Art hinzu, die eine fortschreitende Ausbildung der „Beckennierniere“ andeuten, vor allem die Ausbildung von Anastomosen der Querkänälehen dieses Nierenteils, die in dem untersten Abschnitt des Vornierenganges zu münden pflegen und den Weg anzeigen, wie sich in diesem untersten Teil der Niere ein besonderer Ausführgang herauszubilden beginnt.

Für diesen Punkt verweise ich auf die vortrefflichen Ausführungen von BALFOUR (3, Bd. XII, p. 177 oder 4, p. 626). Es hat nicht die geringste Schwierigkeit, sich die Entstehung des vom Vornierengange getrennten Ureters bei Amnioten durch einen analogen Prozeß vorzustellen. Bei Amnioten treten nur einige Veränderungen hinzu, die zwar sehr in die Augen fallen, aber keineswegs fundamentale sind. Dieselben gipfeln in einer Trennung des vorderen vom hinteren Nierenabschnitt, der „Geschlechtsniere“ von der „Beckennierniere“. Erstere wird dann häufig als Urniere, Mesonephros, letztere als bleibende Niere, Metanephros, bezeichnet. Diese Ausdrücke sind nicht besonders glückliche, vor allem erscheint es ungerechtfertigt, die Geschlechtsniere als „Urniere“ schlechtweg zu bezeichnen.

Ich gebrauche den Ausdruck Vorniere in dem Sinne, daß ich mir durch die Silbe „Vor“ eine phylogenetische, nicht eine räumliche Beziehung ausgedrückt denke. Vorniere soll also nicht heißen „Vorderniere“, denn wir sahen, daß die Vorniere ebenso weit nach hinten reicht als die Urniere.

Ich kann deshalb auch nicht die Ausdrücke Meso- und Metanephros im räumlichen Sinne brauchen, wenn der Ausdruck „Pro-nephros“ keine räumliche Beziehung ausdrücken soll.

Ich unterscheide daher nur eine Vorniere als phylogenetisch ältestes System gegenüber dem jüngeren System der Urniere. Auf letzterem macht sich schon früh ein Unterschied des vorderen Teils, der die Beziehungen mit der Keimdrüse aufrecht erhält, und eines hinteren Teiles, bei dem das nicht der Fall ist, bemerklich. Wir können den ersteren als „Geschlechtsniere“, den anderen (nicht ganz korrekterweise) als Beckennierniere bezeichnen. In der Beckennierniere kommt es schon bei Selachiern durch Anastomosen

der Querkanäle zur Bildung eines vom Vornierengange mehr oder weniger selbständigen Ausführanges.

Bei Amnioten tritt die Trennung der Geschlechtsniere von der Beckennierniere noch schärfer hervor.

Letztere besitzt einen gesonderten Ausführang, den Ureter, der in das distale Ende des Vornierenganges einmündet. Die Geschlechtsniere hat sich gänzlich von der Beckennierniere losgelöst und macht im Anschluß an Lageveränderungen der Keimdrüse bedeutende Dislokationen durch. In ihrem inneren Bau zeigt sie sowie das Keimdrüsennetz mannigfache sekundäre Veränderungen und Vereinfachungen, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann, die sich aber größtenteils als solche direkt aus der Ontogenese erkennen lassen. So verliert die Geschlechtsniere bei Amnioten endlich ganz ihre exkretorische Funktion und sinkt zum bloßen Ausführapparat der männlichen Keimstoffe, zum Nebenhoden (Nebeneierstock) herab. Das Keimdrüsennetz im Hoden der Amnioten ist weniger übersichtlich geordnet und besonders von den Elementen des Keimepithels weit schwieriger zu unterscheiden, als im Hoden der Selachier und Amphibien. Für die Zurückführung des Baues des Amniotenhodens auf die klareren Organisationsverhältnisse der letzterwähnten Tiere bedarf es noch erneuter entwickelungsgeschichtlicher und histologischer Untersuchungen bei Amnioten. Daß eine solche Zurückführung möglich ist, unterliegt keinem Zweifel.

Dem untersten Teil der Urniere (Beckennierniere, Metanephros) fällt bei Amnioten allein die Funktion der Harnausscheidung zu. Ihre Entwicklung ist hier noch nicht hinreichend festgestellt. Sicher scheint zu sein, daß der Ureter als eine Ausstülpung des Vornierenganges entsteht, und die Querkanälchen in ihn sekundär durchbrechen, wie sie es in der Geschlechtsniere gegenüber dem Vornierengang thun.

Die Kanälchen sollen aus einem eigentümlichen Blastem, dem Nierenblastem entstehen, das wohl weiter nichts ist, als die Summe der schon vorhandenen, aber noch schwer voneinander abzugrenzenden Kanälchen. BRAUN (8) leitet bei Reptilien, die zur Entscheidung dieser Frage wohl von allen Amnioten zuerst zu berücksichtigen sind, die Kanälchen von unregelmäßigen Sprossen des Peritoneal-epithels, WIEDERSHEIM von Sprossen der Geschlechtsniere ab. Die meiste Wahrscheinlichkeit hat die allerdings nur mit Zurückhaltung geäußerte Angabe HOFFMANN's, daß die Kanäle auch in jenem Abschnitt aus den Ursegmenten stammen. Eine erneute Untersuchung wird hierüber Klarheit schaffen.



Auf etwas andere Weise als bei den Amnioten wird bei den Amphibien die Arbeitsteilung der Doppelfunktion der Niere als Harn ausscheidendes und Sperma ausführendes Organ vollzogen. Auch bei ihnen läßt sich an der Urniere ein vorderer Abschnitt als Geschlechtsniere von einem hinteren, der Beckenniernere, unterscheiden. An der letzteren kommt es aber nicht zur Bildung eines besonderen Ausführungsganges, von dem wir Andeutungen schon bei Selachiern fanden. So besorgt bei den Amphibien der Vornierengang die Ausleitung sowohl des Harns als auch der männlichen Geschlechtsprodukte, und es findet keine topographische Verschiebung der beiden Nierenabschnitte gegeneinander statt.

Durch *Bufo* knüpfen die Anuren insofern direkter an die Coecilien als es die Urodelen thun, als auch bei der Kröte in der Geschlechtsniere nur die wirklich primären Urnierenkanälchen mit der Keimdrüse in Verbindung stehen. Bei Urodelen dagegen ist die ganze erste ventrale Längsreihe in der Geschlechtsniere an der Samenleitung beteiligt, das heißt sowohl die primären Urnierenkanälchen als auch die intersegmental eingeschobenen 2., 3. u. s. w. Ordnung.

Bei den Urodelen und bei *Bufo* führen diese Kanälchen noch MALPIGHI'sche Körperchen; bei *Rana* haben sich die Glomeruli der letzteren an den primären Urnierenkanälchen, die das Sperma ausleiten, ebenso zurückgebildet, wie sie es in der Geschlechtsniere (Nebenhoden) der Amnioten thun. Dabei bleiben aber bei sämtlichen Anuren die Nierenkanälchen 2., 3. u. s. w. Ordnung als Exkretionskanälchen erhalten. Bei *Bombinator* sind es nur noch die obersten der primären Urnierenkanälchen, die nach Rückbildung ihrer MALPIGHI'schen Körperchen zur Ableitung des Samens dienen. Weitere Fortschritte macht die Reduktion bei *Alytes* und sie erreicht ihren Gipfel bei *Discoglossus*, wo nur noch das erste der primären Urnierenkanälchen als ein weiter Kanal das Sperma in den Vornierengang leitet (vgl. SPENGLER, 42, p. 102).

Bei den bisher behandelten Formen sind verschiedene Wege eingeschlagen und verschieden weit zurückgelegt, um die ursprünglich von allen Teilen der Vorniere beziehentlich der primären Urniere gemeinsam ausgeübte Funktion der Exkretion und der Samenleitung unter die verschiedenen Abschnitte des Exkretionssystems zu teilen. Zu einer gänzlichen Lösung der Verbindung zwischen männlicher Keimdrüse und Exkretionssystem kam es aber nicht.

In zwei Wirbeltierklassen finden wir nun jene Lösung vollzogen. Bei den Teleostiern und bei den Cyclostomen.

Kein Mensch wird zweifeln, daß bei den Teleostiern die Keimdrüse ganz ebenso mit der Niere zusammengehangen hat, wie es bei Selachiern und Ganoiden noch jetzt der Fall ist, und daß die Trennung beider Organsysteme durch eine sekundäre Lösung zu erklären ist. Die systematische Stellung der Teleostier macht diese Auffassung zu einer selbstverständlichen.

Bei den Cyclostomen aber als den niedersten Cranioten könnte die Frage schon eher aufgeworfen werden, ob nicht bei ihnen die Trennung der beiden Organe einem getrennten Urzustand entspräche. Es müßte sich dann die Verbindung zwischen Keimdrüse und Niere bei dem Cranioten erst zu einer Zeit ausgebildet haben, als sich schon die Cyclostomen von den übrigen Cranioten abgezweigt hatten. Das aber ist ganz unmöglich. Wie wir oben gesehen haben, hat sicherlich die Urogenitalverbindung schon zu einer Zeit bestanden, in welcher die Vorniere das einzige Exkretionsorgan war. Sie muß sogar schon zu einer Zeit bestanden haben, in welcher die Vorniere noch keinen, von der Leibeshöhle abgeschnürten MALPIGHI'schen Körper besaß, und gerade durch die Abschnürung jenes Körpers ist das Hodennetz mit allen seinen Eigentümlichkeiten entstanden.

Das Exkretionsorgan der Cyclostomen befindet sich nun (trotz scheinbarer Einfachheit bei den Myxinoiden, auf die ich im folgenden Abschnitt zurückkomme) auf einer ungleich höheren Entwicklungsstufe, als diejenige gewesen sein kann, die wir als den Ausgangspunkt der Urogenitalverbindung der Cranioten betrachten könnten, wenn wir überhaupt annehmen wollen, daß eine sekundäre Vereinigung jemals stattgefunden hat. Denn viel natürlicher und auch den ontogenetischen Befunden entsprechender ist es, die Urogenitalverbindung als etwas von Anfang an Zusammengehöriges zu betrachten. Die Vornierenkanälchen waren zunächst wahrscheinlich nur die segmentalen Ausführgänge der segmentalen Keimdrüsen und wurden allmählich auch zu exkretorischen Zwecken verwendet. Aber selbst wenn man nicht soweit gehen will, ist es doch ausgeschlossen, daß eine Verbindung zwischen der Keimdrüse und dem Exkretionssystem nach vollendeter Abschnürung des MALPIGHI'schen Körpers, nach Entstehung der Urnieren und Rückbildung der Vornieren stattgefunden hat. Und auf diesem Entwicklungszustand steht das Exkretionssystem der Cyclostomen; auch sind alle seine Teile so typisch ausgebildet



und sind so übereinstimmend mit denen der anderen Cranioten gebaut, daß diese Übereinstimmung sich allein durch die Annahme erklären läßt, diese Entwicklungsstufe des Exkretionssystems sei schon erreicht gewesen, ehe sich die Cyclostomen von den übrigen Cranioten abgetrennt haben.

Bei den Cyclostomen sowohl wie bei den Teleostiern ist demnach der mangelnde Zusammenhang zwischen Niere und männlicher Keimdrüse auf eine sekundäre Lösung zurückzuführen. Natürlich ist diese Lösung in beiden Gruppen unabhängig und in ganz verschiedener Weise erfolgt.

Den Bau des Teleostierhodens kann man auf zwei verschiedene Weisen auffassen. Entweder man denkt sich das Keimdrüsennetz völlig rückgebildet, nur die Keimdrüse als Keimwulst übrig geblieben und durch Spaltbildung in letzterem einen neuen Ausführgang entstanden. Diese Auffassung ist wohl die allgemein angenommene. Sie läßt aber die Entstehung und morphologische Bedeutung der Genitalöffnungen der Teleostier gänzlich unerklärt. Ich sehe eine Möglichkeit, den Bau des Teleostierhodens zu erklären. Man denke sich bei Teleostiern das Keimdrüsennetz als rückgebildet, nehme aber an, daß der Längskanal des Hodens (Centralkanal bei *Ichthyophis*, Tafel XI, XII) persistiert. Er verbindet sich durch kurze Ausstülpungen mit den Hodenampullen in ähnlicher Weise wie der Kanal des Selachier- und Coecilienhodens mit den entsprechend gebauten Ampullen jener Formen. Distalwärts hat sich eine Verbindung des Kanals mit dem untersten unpaaren Abschnitt des Vornierenganges erhalten.

Welche von beiden Anschauungen richtig ist, diejenige, die den längsverlaufenden Ausführgang des Teleostierhodens, der übrigens zuweilen auch zentrale Lage erhält, für eine durch Spaltung im Stroma der Keimfalte auftretende Neubildung ansieht (JUNGERSEN, 21, p. 179) oder die zweite, auf die ich aufmerksam gemacht habe, die ihn mit dem Längskanal des Selachier- und Coecilienhodens vergleicht, kann nur durch neue entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen entschieden werden. Die Darstellung, die JUNGERSEN (21, p. 129, 179) von der Entwicklung giebt, würde eher für die erstgenannte Anschauung sprechen, doch ist zu berücksichtigen, daß das späte Sichtbarwerden des Längskanals noch nicht mit Sicherheit beweist, daß diese Bildung auch wirklich erst zu dieser Zeit entstanden sei. Es ist sehr wohl möglich, daß der Kanal als solider Strang vorgebildet ist, und solche Stränge sind auf Schnitten meist sehr schwer wahrnehmbar. Ich glaube,

es verlohnt sich daher immer noch der Mühe, bei weiteren Untersuchungen über Urogenitalentwicklung der Teleostier diesen Punkt im Auge zu behalten.

Bei den Cyclostomen hat die männliche Keimdrüse ebenfalls ihren Zusammenhang mit der Niere verloren, aber bei dieser Klasse ist sicher nicht nur das übrige Keimdrüsennetz, sondern auch der Längskanal des Hodens rückgebildet worden. Der Hoden besitzt keinen Ausführgang mehr; durch Berstung der Hodenampullen gelangen die Spermatozoen in die Bauchhöhle. Nebenbei sei erwähnt, daß die Myxinoïden durch einen interessanten protandrischen Hermaphroditismus ausgezeichnet sind (11, 31).

#### b) Urogenitalsystem beim Weibchen.

Bedeutender als beim männlichen Geschlecht der meisten Cranioten sind die Veränderungen, die ganz allgemein das Urogenitalsystem beim weiblichen Tiere durchzumachen hat.

Daß es sich um sekundäre Veränderungen handelt, geht unmittelbar aus der Entwicklungsgeschichte hervor: das Keimdrüsennetz legt sich beim Weibchen an wie beim Männchen; es dient aber niemals zur Ausführung der weiblichen Keimstoffe, sondern wird in allen Klassen mehr oder weniger rückgebildet.

Das Auftreten des Keimdrüsennetzes beim Weibchen kann man in zwei Weisen deuten. Entweder man nimmt an, daß in den Stammformen der Cranioten die weiblichen Keimstoffe in ganz derselben Weise wie die männlichen in den MALPIGHI'schen Körper entleert und durch Vornieren-, später durch Urnierenkanälchen in den Vornierengang abgeleitet worden sind.

Oder man nimmt an, daß von vorn herein ein prinzipieller Unterschied in der Herausleitung der männlichen und weiblichen Keimstoffe bestanden hat. Dann läßt sich das Keimdrüsennetz beim Weibchen entweder durch die Annahme eines Hermaphroditismus der Stammeltern der Cranioten oder aber als ein männlicher Sexualcharakter erklären, der sekundär vom männlichen Geschlecht auf das weibliche übertragen worden ist, wie z. B. umgekehrt bei Säugetieren die Milchdrüsen vom weiblichen Geschlecht auf das männliche.

Ich möchte dafür halten, daß ursprünglich die weiblichen Keimstoffe ganz wie die männlichen in das Leibeshöhlendivertikel entleert wurden, in das sich die Vornientrichter öffnen. Die Vornierenkanäle dienten wahrscheinlich anfangs ganz ebenso als Ausführgänge der weiblichen als der männlichen Keimstoffe. Erst



sekundär, wahrscheinlich verursacht durch das Größerwerden der Eier, ging die Funktion der Ausleitung der Eier auf ein besonderes Vornierenkanälchen über, das sich ganz dieser Funktion hingibt und die Eier direkt in den Vornierengang, eventuell in ein Spaltprodukt desselben, den MÜLLER'schen Gang, leitet.

Diese Auffassung des MÜLLER'schen Ganges und seines Ostium abdominale wird im allgemeinen durch die bisher bekannt gewordenen entwicklungsgeschichtlichen und vergleichend anatomischen Thatsachen gestützt. Bei den Ganoiden dient der Vornierengang noch gleichzeitig als Eileiter. Bei Elasmobranchiern (BALFOUR, 3, SEMPER, 40) und vielen Amphibien (Triton und Anuren; cf. HOFFMANN, 17) spaltet sich der MÜLLER'sche Gang direkt vom Vornierengang ab oder geht als zunächst solider Strang aus einem Teil seiner Wandung hervor (Salamandra; cf. FÜRBRINGER, 12). Bei Coecilien und Amnioten geht der MÜLLER'sche Gang aus einer Peritonealwucherung hervor, ohne jede Anlehnung an den Vornierengang. Dies Verhalten ist natürlich als ein caenogenetisches aufzufassen, der einzige Punkt in der Entwicklung des Urogenitalsystems, in dem sich Ichthyophis mehr abgeändert zeigt als Selachier und Urodelen, aber bemerkenswert dadurch, daß in diesem Punkte eine Gemeinsamkeit mit Reptilien und den Amnioten überhaupt besteht. Für Selachier wird die Bildung des Ostium abdominale aus einem (RÜCKERT, 34, p. 238, 271) oder aus mehreren verschmolzenen (VAN WIJHE, 51, p. 477, 503) Vornierentrichtern angegeben.

Für Ichthyophis, das eine außerordentlich entwickelte Vorniere noch zu einer Zeit besitzt, zu welcher sich der MÜLLER'sche Gang zu entwickeln beginnt (Tafel IX, Figur 32 a—c), kann ich irgend einen Zusammenhang des Ostium abdominale mit irgend einem Teile der Vorniere mit Bestimmtheit in Abrede stellen. Doch ist zu bedenken, daß, wenn bei Ichthyophis der MÜLLER'sche Gang selbst sich in caenogenetischer Weise ohne Beziehung zum Vornierengang entwickelt, diese Caenogenese auch auf die Entwicklung des Ostium abdominale einen Einfluß ausgeübt haben muß.

Für Anuren macht HOFFMANN (17, p. 595) Angaben über die Entstehung des Ostium abdominale, aus denen hervorzugehen scheint, daß gewisse Beziehungen zur Vorniere existieren. Dieselben sind aber, wenn die Beschreibung in allen Punkten das richtige trifft, sehr verschleiert und verwischt.

Es ist mit einem Worte beim heutigen Stande unserer Kenntnisse nicht möglich, genauer anzugeben, wie sich das Ostium ab-

dominale aus einem Teile der Vorniere entwickelt hat. Die Selachier sind zur Entscheidung dieser Frage die denkbar ungünstigsten Objekte, weil bei ihnen die Vorniere auf einem ganz unfertigen Entwicklungszustand stehen bleibt, viel unfertiger, als der gewesen sein muß, in welchem sich die neue Art der Ausleitung der weiblichen Keimstoffe entwickelt hat. Schon mehr geeignet würden die Urodelen und Anuren sein; aber bei ihnen liegen die Dinge auch wieder insofern ungünstig, als an ihrer Vorniere die Außentrichter verloren gegangen sind, und die Bildung des Ostium abdominale möglicherweise gerade an diese angeknüpft hat.

Ich glaube jedoch, daß eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung der Ganoiden viel Aussicht hat in diese Frage Klarheit zu bringen, und halte es für angebracht, mich aller Vermutungen über die Einzelheiten des phylogenetischen Vorgangs zu enthalten, bis die Entwicklung des Ostium abdominale bei Ganoiden klar gestellt worden ist.

Einen gleichen Standpunkt nehme ich der Frage gegenüber ein, ob und inwieweit die sogenannten „Peritonealkanäle“ der Salmoniden und die „Ovidukte“ der übrigen Teleostier den MÜLLER'schen Gängen der übrigen Gnathostomen homolog sind. HUXLEY (19) hat auseinandergesetzt, daß die Peritonealkanäle der Salmoniden (*Osmerus*) sich mit den kurzen Tuben von *Polypterus* und *Amia* vergleichen lassen, und JUNGENSEN (21, p. 191) betont, daß man dann gezwungen ist, „diese Homologie für die Ovidukte aller übrigen Knochenfische gelten zu lassen; denn nach dem früher Dargestellten unterliegt es keinem Zweifel, daß die Ovidukte derselben denen von *Osmerus* völlig homolog sind.“

Daß die Ovidukte der Teleostier sich nicht durch Abspaltung aus dem Vornierengang entwickeln, sondern als selbständige Peritonealbildungen auftreten, ist kein beweisender Einwurf gegen die Homologie, da wir eine ähnliche Caenogenese auch bei Entwicklung der Coecilien- und Amniontuben wahrnehmen, die zweifelsohne denen der Selachier, Urodelen und Anuren homolog sind.

WEBER (43, p. 393) erhebt eine Reihe von Bedenken gegen die Homologisierung der Ovidukte respektive Peritonealkanäle der Teleostier mit den MÜLLER'schen Gängen der übrigen Cranioten. Er erklärt sie für Bildungen *sui generis*. Ich finde jedoch, daß seine Einwürfe sich viel mehr gegen einige Argumente HUXLEY's richten, als sie die Homologie überhaupt unwahrscheinlich machen. Mag immerhin bei den Teleostiern der Zustand der ursprüngliche



sein, in welchem der Ovidukt die unmittelbare Fortsetzung des geschlossenen Ovariums bildet. Dann wären die Verhältnisse bei Salmoniden sekundär veränderte und die Übereinstimmung derselben mit *Polypterus* und *Amia* nur zufällige Ähnlichkeiten. Nichtsdestoweniger könnten auch dann die Ovidukte (und die durch Abänderung derselben entstandenen Peritonealkanäle) der Teleostier den MÜLLER'schen Gängen der übrigen Vertebraten homolog sein. Dann würde eben *Lepidosteus* in dieser Beziehung das Bindeglied zwischen Ganoiden und Teleostiern vorstellen, bei welchem doch sicherlich der in kontinuierlichem Zusammenhange mit dem Ovarium stehende Ovidukt nicht als eine Bildung *sui generis*, sondern als eine in Anknüpfung an die Verhältnisse der übrigen Ganoiden aufgetretene Weiterbildung aufzufassen ist.

Es erscheint mir aber am besten, die eingehendere Diskussion dieser Frage zu vertagen, bis wir näher über die Entstehung des trichterförmigen Ostium abdominale bei *Accipenser*, *Polypterus* und *Amia*, und vor allem, bis wir genauer, als es durch die BALFOUR-PARKER'sche Untersuchung (6) geschehen ist, über die Entwicklung des teleostierähnlichen Ovidukts von *Lepidosteus* unterrichtet sind.

Die Pori abdominales der Gnathostomen haben nichts mit der Ausleitung der Geschlechtsprodukte zu thun. Durch die schönen Untersuchungen WEBER's (43) ist das festgestellt, nachdem schon HUXLEY (19) und GEGENBAUR (13) darauf aufmerksam gemacht hatten, daß man unter der Bezeichnung „Pori abdominales“ verschiedene, gar nicht zusammengehörige Bildungen zusammenfasse. WEBER zeigte, daß der „Porus abdominalis“ der weiblichen Lachse in Wirklichkeit ein *Porus genitalis* sei, die Mündung der sich als „Peritonealkanäle“ darstellenden Ovidukte, und als solcher den Pori genitales der übrigen Teleostier homolog. Daneben wies WEBER bei männlichen und weiblichen Salmoniden echte paarige Pori abdominales nach. Nicht selten sind dieselben rudimentär oder fehlen ganz. Auch den sogenannten *Porus abdominalis* der weiblichen Muraenoiden hält WEBER mit Recht für einen *Porus genitalis*. Bei diesen Fischen ist dann der ganze übrige Eileiter rückgebildet worden. Pori abdominales neben diesem *Porus genitalis* kommen bei ihnen nicht vor. Physiologisch haben die Pori abdominales vielleicht, wie ich vermutungsweise äußern möchte, die Aufgabe, die Flüssigkeit der Leibeshöhle mit dem umgebenden Wasser in Kommunikation zu setzen (ähnlich wie die *Tuba Eustachii* eine Kommunikation der

Luft der Paukenhöhle mit der umgebenden Luft vermittelt). Für Geschöpfe, die bei jedem Auf- und Absteigen im Wasser unter stark wechselnde Druckverhältnisse gelangen, kann eine derartige Einrichtung von großem Nutzen sein <sup>1)</sup>).

Große Schwierigkeiten bietet die morphologische Beurteilung des sogenannten Porus abdominalis der Cyclostomen dar. Wir werden zunächst geneigt sein, diese Öffnung für einen Porus genitalis ähnlich dem der weiblichen Salmoniden und Muraenoiden zu erklären. Aber der Porus dient bei Cyclostomen auch zur Ausleitung der männlichen Geschlechtsprodukte, die wie die weiblichen in die Leibeshöhle zu fallen und ohne Hilfe eines Ausführungsganges nach außen befördert zu werden scheinen. Wir müßten dann annehmen, daß hier das Endstück des abdominalwärts offenen Ovidukts (ein solches ist ja auch der Porus genitalis der weiblichen Salmoniden und Muraenoiden) die Ausleitung des Spermas übernommen hat. Soviel ist sicher, daß die Cyclostomen auch in bezug auf die Ableitung der Keimstoffe in beiden Geschlechtern keineswegs ursprüngliche, sondern im höchsten Grade abgeänderte Zustände aufweisen. Nicht die Verbindung der Geschlechtsorgane mit dem Exkretionssystem, sondern der bei Cyclostomen am schärfsten ausgesprochene Mangel einer solchen Verbindung ist eine sekundäre Erscheinung.

Die morphologische Bedeutung der echten Abdominalporen ist noch völlig dunkel. Es ist nicht undenkbar, daß sie aus ein Paar Nephrotomen hervorgehen, die sich statt in den Vornierengang direkt nach außen öffnen (BALFOUR, 2, 4, BRIDGE, 10); jedoch müßte das erst entwicklungsgeschichtlich bewiesen werden, was bei Zurückgehen auf sehr frühe Entwicklungsstadien sicher möglich sein wird, falls diese Anschauung das richtige trifft.

Der sogenannte „Porus abdominalis vom Amphioxus ist die distale Öffnung des Peribranchialraums und ist selbstverständlich mit den gleichbenannten Öffnungen der Cranioten, die eine Kommunikation des Cöloms nach außen vermitteln, in keiner Weise zu vergleichen.

---

1) Aufserordentlich groß sind nach WEBER die Pori abdominales von Argentina, einem echten Tiefseefische, der stets infolge verminderten Wasserdruckes tot an die Oberfläche kommt.



### 3. Sekundäre Veränderungen am Exkretionssystem und der Nebenniere.

Gewisse Veränderungen am Exkretionssystem haben wir schon im vorigen Abschnitt berücksichtigt, so diejenigen, die sich auf die Beschränkung seiner räumlichen Ausdehnung, auf Ausbildung eines neuen Ausführganges an der Beckenniere (Selachier, Ureter der Amnioten), endlich auf die Umwandlung der Geschlechtsniere in den bei Amnioten nicht mehr als Exkretionsorgan fungierenden Nebenhoden beziehen. Auf einige anderweitige Veränderungen soll hier noch kurz eingegangen werden.

Eine sehr wichtige Veränderung, die wir überaus häufig in den verschiedenen Gruppen beobachten können, ist der Mangel der Außentrichter an den MALPIGHI'schen Körpern der Vorniere und Urniere.

Wir sahen, daß ursprünglich die Querkanälchen der Niere (zunächst der Vorniere) in die Leibeshöhle mündeten, daß sich aber allmählich der Leibeshöhle, zu dem sie in Beziehung traten, und der durch Aortenäste besonders reich vaskularisiert wurde, von der übrigen Leibeshöhle abschnürte, zum MALPIGHI'schen Körper der Vorniere wurde. Von letzterem spalteten sich später noch die in segmentale Teilstücke zerfallenen MALPIGHI'schen Körperchen der Urniere ab. Die Abschnürung beider Art MALPIGHI'scher Körper von der Leibeshöhle war aber keine ganz vollständige. In jedem Segment erhielten sich Kommunikationen zwischen der Leibeshöhle und der Stelle des MALPIGHI'schen Körpers, an welcher in ihn das Nierenkanälchen einmündet. Wir bezeichnen jene Kommunikation als Außentrichter und können sagen, daß Vornieren- und Urnierenkanälchen in jedem Segment durch die Innentrichter mit der abgeschnürten Leibeshöhle (MALPIGHI'scher Körper), durch die Außentrichter mit der freien Leibeshöhle kommunizieren.

Diese morphologischen Entwicklungsvorgänge sind der Ausdruck einer physiologischen Differenzierung, einer Arbeitsteilung, die die Funktion der Leibeshöhle als Organ der Wasserausscheidung betrifft.

Wie experimentell festgestellt worden ist, besteht die hauptsächlichste, vielleicht die alleinige Funktion der MALPIGHI'schen Körperchen im Gegensatz zu den Harnkanälchen in der Ausscheidung des Wassers, einschließlich der gelösten anorganischen Salze.

Die Ausscheidung der übrigen Harnbestandteile wird durch die Harnkanälchen besorgt. Nun haben wir gesehen, daß ursprünglich die Harnkanälchen frei in die Leibeshöhle münden, daß sich aber allmählich der den Mündungen benachbarte, reich vaskularisierte Leibeshöhlenabschnitt von der übrigen Leibeshöhle sondert, abschnürt, segmental gliedert, zu MALPIGHI'schen Körperchen wird. Wir können somit sagen, daß das überschüssige Wasser des Körpers in niederen Zuständen aus dem Blut in die Leibeshöhle transsudiert und von dort durch die daselbst mündenden Harnkanälchen nach außen befördert wurde. Allmählich fiel die Funktion der Wasserausscheidung mehr und mehr einem besonderen Leibeshöhlenabschnitt zu, der sich allmählich zum MALPIGHI'schen Körper der Vorniere, im Laufe der Weiterentwicklung des Wirbeltierstammes zu den segmental abgeschnürten MALPIGHI'schen Körperchen der Urnieren umbildete. Doch war die übrige Leibeshöhle zunächst von der Teilnahme an der anfangs auch ihr zufallenden Funktion noch nicht völlig ausgeschlossen, wie die offenen Peritonealtrichter der Coecilien- und Reptilien-Vornieren, der Selachier- und Amphibien-Urnieren beweisen.

Allmählich wird die Wasserausscheidung mehr und mehr das Monopol der MALPIGHI'schen Körper, und die übrige Leibeshöhle wird von dieser Funktion ganz ausgeschlossen. Dies dokumentiert sich dadurch, daß sich sekundär die Außentrichter rückbilden, beziehentlich gar nicht mehr angelegt werden. Die Außentrichter vermessen wir an den Vornieren der Teleostier, Urodelen und Anuren, an den Urnieren der Cyclostomen, Ganoiden, Teleostier und Amnioten. Daß der Verlust derselben eine sekundäre Erscheinung ist, wird am schlagendsten durch Accipenser bewiesen, an dessen Urnieren zunächst ontogenetisch ein deutlicher Außentrichter für jedes MALPIGHI'sche Körperchen angelegt, nachträglich aber rückgebildet wird (FÜRBRINGER, 12, p. 59).

Es ist klar, daß der eben geschilderte Vorgang, der gänzliche Ausschluß der offenen Leibeshöhle von der Funktion der Wasserausscheidung infolge der Rückbildung der Außentrichter sich verschiedene Male unabhängig von den Urnieren verschiedener Wirbeltierklassen entwickelt hat, denn wir können unmöglich die Cyclostomen, Ganoiden und Teleostier, Amnioten genetisch miteinander verknüpfen und ihre Organisationsverhältnisse mit Überspringen der Selachier und Amphibien direkt aufeinander beziehen.

Hier möchte ich nochmals darauf aufmerksam machen, daß



auch inbetreff der Außentrichter die Urniere der Cyclostomen abgeänderte, nicht primitive Zustände erkennen läßt. Durch den sehr übersichtlichen Bau der Urniere der Myxinoiden ist man bisher häufig verführt worden, in diesem Organ das Prototyp einer Craniotenniere zu erblicken. In Wahrheit ist an der Urniere von Myxine nur eins primitiv: die streng segmentale Anordnung der Urnierenkanälchen und ihrer MALPIGHI'schen Körperchen. Dagegen ist der Verlust der Außentrichter der Urniere und die gänzliche Rückbildung der Beziehung zwischen Exkretions- und Genitalsystem auf sekundäre Veränderungen zurückzuführen, die das Urogenitalsystem der Cyclostomen als ein wenig primitives, hochgradig abgeändertes erscheinen lassen.

An den Verlust der Außentrichter knüpft sich noch eine weitere Veränderung der Strukturverhältnisse der Nieren, deren physiologische Ursache ebenfalls, wie ich glaube, nachweisbar ist: es ist der Verlust der Wimperung.

An den Urnieren sämtlicher Vertebraten, welche keine Außentrichter besitzen, ist im ausgebildeten Zustande die Wimperung verloren gegangen. Selbst der Innentrichter wimpert nicht mehr und ist aus diesem Grunde als Trichter nicht mehr kenntlich und als solcher auch bisher nicht erkannt worden. Die Bewegung der Flüssigkeit innerhalb des Systems erfolgt nur noch mittelst des Sekretionsdrucks. Solange das System nicht geschlossen ist, sondern frei mit der Leibeshöhle kommuniziert, deren Inhalt sehr wechselnden Druckverhältnissen unterworfen ist (Druck von außen, Kontraktion und Erschlaffung der Rumpfmuskulatur), muß die Richtung des Flüssigkeitsstroms durch die Wimperung reguliert werden, die ein Rückströmen der Flüssigkeit in die Leibeshöhle zu verhindern hat. Sobald das System gegen die Leibeshöhle hin geschlossen ist, kann der Sekretionsdruck nur noch in einer Richtung, nämlich gegen den weiten, nach außen geöffneten Vornierengang hin wirken, die Wimperung wird überflüssig und wird beseitigt.

An den Innentrichtern mancher Vornieren erhält sich häufig die Wimperung, auch wenn die Außentrichter in Wegfall gekommen sind. Wir müssen aber bedenken, daß wir jene Vornieren stets nur im Embryonalleben untersuchen können, auch die Druckverhältnisse im einheitlichen MALPIGHI'schen Körper der Vorniere andere sind, als in den in kleine Teilstücke zerfallenen MALPIGHI'schen Körperchen der Urniere.

Sekundäre Veränderungen treten endlich noch an der Neben-

niere (interrenales Organ) auf. Eine Nebenniere ist bisher nur nachgewiesen bei Selachiern, Amphibien und Amnioten. Bei Cyclostomen, Ganoiden und Teleostiern wird sich, wie kaum zu bezweifeln ist, durch eine hierauf gerichtete Untersuchung ein Äquivalent der Nebenniere auffinden lassen, möglicherweise in einer durch Umwandlung in Lymphgewebe hervorgerufenen Modifikation. Hier kann allein eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung Klarheit schaffen. VAN WIJHE (21, p. 500) macht darauf aufmerksam, daß der von WENCKEBACH (47) und ZIEGLER (53) bei Teleostiern unter der Aorta beschriebene Strang nach Lage und Entstehung unserm Organ sehr ähnlich sei.

Bemerkenswert sind die Beziehungen, die die Nebenniere zu einem Organ gewinnt, das aus dem Sympathicus hervorgeht: dem suprarenalen Organ. Bei Selachiern (LEYDIG, 22, 23, SEMPER, 40, BALFOUR, 3, 5) wird das suprarenale Organ durch eine paarige Reihe segmentaler Körperchen gebildet, die längs der Wirbelsäule den Aortenästen anliegen. Sie hängen mit den sympathischen Ganglien zusammen, und BALFOUR (3) hat den entwicklungsgeschichtlichen Nachweis geführt, daß sie aus ihnen hervorgehen. Jedes Körperchen besteht aus echten sympathischen Ganglienzellen und aus bedeutend kleineren, unregelmässig cylindrischen oder auch polygonalen Zellformen, die wahrscheinlich als Abkömmlinge der Ganglienzellen anzusehen sind.

Beziehungen dieser Suprarenalkörper zu der bei Selachiern bald zu einem unpaaren Strange verschmelzenden Nebenniere sind bei dieser Tiergruppe noch nicht nachgewiesen worden. Dagegen treten bei Amphibien (siehe oben p. 130) und bei Amnioten (BRAUN, 19, HOFFMANN, 18, MITSUKURI, 28), die Suprarenalkörper mit den Nebennieren in Beziehung, indem sie sich denselben an- oder auch einlagern. Besonders die Säugetiere sind dadurch ausgezeichnet, daß bei ihnen die Suprarenalkörper vom interrenalen Organ (unserer Nebenniere) ganz umschlossen werden.

Die meisten Autoren sind der Ansicht, daß die Rindenschicht des komplexen Organs, das wir bei Säugern, als „Nebenniere“ bezeichnen, vom interrenalen Organ, die Marksicht vom suprarenalen Organ (Sympathicus) gebildet wird. Indessen ist es noch fraglich, ob die gesamte Marksicht vom Sympathicus stammt.

Bei Säugern ist die Nebenniere nebst ihrer aus dem Sympathicus stammenden Beimengung zu einem Paar einheitlicher Körper zusammengeballt, die den Nieren anliegen. Es finden sich



außerdem „accessorische oder versprengte Nebennieren“ in der Nähe des Ovariums und Epoophorons der Venenstämme, (MARCHAND, 24, CHIARI, Zeitschrift für Heilkunde, Bd. V, p. 444), in der Nähe der Epididymis (ROTH), im Plexus pampiniformis (WEILER, Diss. Kiel, 1885), im ganzen Verlaufe der Vena spermatica, im Verlaufe der Vena suprarenalis. Beim Kaninchen ist die rechte Nebenniere untrennbar mit der Vena cava verwachsen und durchsetzt oft die Wand derselben (STILLING). In allen diesen Fällen bestehen die accessorischen Nebennieren ausschließlich aus Rinde, bloß dann, wenn sich die Versprengung in unmittelbarer Nähe der Hauptmasse der Nebenniere findet, ist auch Marksubstanz beigemischt. Sehr bemerkenswert ist es, daß sich auch bei den Säugetieren, wie gerade aus der Lage jener Versprengungen deutlich wird, die innigen Beziehungen zum Venensystem erhalten haben, die uns bei Anamniern (vergl. p. 129, Fig. 52 b) und Reptilien entgegentraten.

#### 4. Beziehungen des Exkretions- zum Venensystem.

Mit der Ausbildung und Weiterdifferenzierung des Exkretionsystems der Cranioten gehen Veränderungen im Venensystem des Wirbeltierkörpers Hand in Hand, auf die ich hier kurz hinweisen möchte. Aus den Untersuchungen von BALFOUR (3) und P. MAYER (25) über die Gefäßentwicklung der Elasmobranchier und aus den vergleichenden Untersuchungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amphibien und Fische von HOCHSTETTER (16) geht hervor, daß ursprünglich der Hauptvenenstamm des Rumpfes bei Cranioten eine zunächst paarige Vena subintestinalis ist, die ventral vom Darm verlaufend und im Hinterende des Körpers als Vena caudalis beginnend das Blut des hinteren Körperabschnittes dem Herzen zuführt.

Die Vorniere bezieht ihr arterielles Blut nach RÜCKERT (34, p. 239) zunächst aus Darmgefäßen der Aorta (PAUL MAYER'S „Quergefäße“, die Aorta und Vena subintestinalis verbinden). In gleichem Schritt mit der Weiterentwicklung der Vorniere sehen wir nun in ihrem Bereich Venenplexus entstehen, die von Venen des Körperstammes gespeist werden, die Vornierenkanälchen und den Vornierengang umspülen und selbständig ins Herz oder in die Vena subclavia einmünden.

Überall da, wo die Vorniere gut ausgebildet ist, gelangt ein solcher Venenplexus, kein einheitlicher Venenstamm zur Ausbildung.

Die Ausbildung eines einheitlichen, zunächst natürlich paarigen Längsstammes scheint durchaus an die höhere Entfaltung des Exkretionssystems, nämlich an das Auftreten der zweiten Generation von Exkretionskanälen (Urnieren) und die Umbildung der Vorniere zur Nebenniere geknüpft zu sein. Der Venenplexus des rudimentär werdenden Vornierengebiets liefert die paarigen Längsstämme der *Venae cardinales posteriores*, während sich im Urnierengebiet die Venenplexus erhalten und segmental in die neu gebildeten Längsstämme einmünden (*Venae renales reventes*). Als zuführende Venen dienen nach wie vor Stammvenen, denen sich die *Venae caudalis* zugesellt, die sich vom Gebiet der Subintestinalvene losgelöst hat.

Es ist sehr interessant, daß bei *Ichthyophis* dieser Prozeß direkt zu verfolgen ist, da dort im Gebiet der wohl ausgebildeten Vorniere, die zunächst in einen Venenplexus eingebettet liegt (Tafel II, Figur 4), mit der Umbildung des MALPIGHISCHEN Körpers der Vorniere zur Nebenniere noch nachträglich ein medial gelegener Längsstamm gebildet wird (Tafel II, Figur 5).

Auch die merkwürdige Entstehungsart des Cardinalvenensystems bei Fischen und Amphibien (HOCHSTETTER, 16) läßt sich von diesem Standpunkt aus leicht verstehen.

Die innigen Beziehungen der umgebildeten Vorniere (Nebenniere) zu den venösen Längsstämmen (*Venae cardinales post.*) bei Fischen, Urnierenteil der *Vena cava inf.* bei Amphibien erhalten sich dauernd.

Die beiden paarigen Längsstämme beginnen schon bei manchen Fischen (Selachier) häufig in ihrem proximalen Abschnitt zu verschmelzen. Stets ist diese Verschmelzung bei Amphibien und Amnioten durchgeführt.

Die Verbindung des unpaaren Längsstammes der Kardinalvenen mit der zur Lebervene gewordenen Subintestinalvene führt zur Hohlvenenbildung. Bei Rochen (HOCHSTETTER, 16, p. 167) ist dieselbe angedeutet, bei Amphibien durchgeführt. Ein Übergangsglied bilden die Coecilien, bei denen sich zwar schon eine sehr bedeutende Kommunikation der unpaaren Cardinalvene (Urnierenteil der Hohlvene) mit der Lebervene ausgebildet hat, das ursprüngliche Verhältnis aber insofern persistiert, als nicht das gesamte Nierenblut durch diese neuentwickelte Kommunikation abfließt, sondern die ursprüngliche Fortsetzung des Längsstammes



der Cardinalvenen (RATHKE's vordere Nierenvene) sich darüber hinaus nach vorn fortsetzt, um rechterseits mit der Vena jugularis dextra und der hinteren Hohlvene zusammen zu münden.

Bei den übrigen Amphibien verschwindet mit dem vordersten Urnierenabschnitt auch jene vordere Nierenvene und das gesamte venöse Nierenblut vereinigt sich mit dem Darm- und Lebervenenblut im gemeinsamen Stamme der Vena cava inferior.

### Vergleichung des Urogenitalsystems der Cranioten mit demjenigen der Acranier und der Wirbellosen.

Das Urogenitalsystem aller Cranioten ließ sich auf folgenden sehr einfachen Grundtypus zurückführen. Eine Reihe metamer geordneter Kanälchen führt von der Leibeshöhle in einen retroperitoneal gelegenen Längskanal (Vornierengang), der zusammen mit dem der anderen Seite am Analpol ausmündet. Gegenüber von den peritonealen Mündungen der segmental angeordneten Kanälchen kommen die Geschlechtsorgane zur Entwicklung, in ihrer allerersten Anlage segmental, das heißt an der Grenze zwischen segmentierter und unsegmentierter Leibeshöhle. Später verwischt sich die segmentale Anordnung der Geschlechtsorgane vollständig.

Die Geschlechtsprodukte werden von den metameren Vornierenkanälchen in den Längskanal (Vornierengang) befördert, wenigstens beim männlichen Geschlecht. Beim weiblichen Geschlecht wird dies Verhältnis sekundär geändert und die Geschlechtsprodukte gelangen wahrscheinlich durch Vermittelung eines besonderen Vornierenkanälchens in den Vornierengang oder in ein Spaltprodukt desselben, den MÜLLER'schen Gang.

Vornierengang, Vornierenkanälchen und Geschlechtsorgane haben sich ursprünglich durch die ganze Leibeshöhle hindurch erstreckt. Bei den Cranioten reicht die Leibeshöhle proximalwärts nur bis an die Kiemenregion heran. Das Urogenitalsystem der Cranioten dehnt sich also vom Ende der Kiemenregion bis zum Analpol hin aus. Ebenso wenig wie die Leibeshöhle im ausgebildeten Zustande reicht es aber bei Cranioten jemals in die Kiemenregion hinein.

Es fragt sich nun, ob ein nach gleichem Plane gebautes Urogenitalsystem bei niederen Formen, vor allem bei solchen gefunden wird, die wir genetisch mit den Cranioten in Beziehung setzen können.

Natürlich kommen hier in erster Linie die Acranier in Be-

tracht, die in den weitaus meisten Zügen ihres Baues und ihrer Entwicklung eine ursprüngliche, nicht durch Rückbildungen hervorgerufene Einfachheit erkennen lassen, während allerdings ein unvollkommener Bau oder Mangel gewisser Organe (vor allem der höheren Sinnesorgane) offenbar durch Rückbildung bei dem einzigen lebenden Vertreter dieser Wirbeltierklasse entstanden ist.

Das Exkretionssystem des Amphioxus war lange Zeit hindurch unbekannt, obgleich man stets mit Eifer nach ihm gesucht hat. Erst im vorigen Jahre (1890) wurde es unabhängig von zwei Forschern aufgefunden; von BOVERI (17) und von WEISS (44).

Beide Untersucher fanden segmentale Röhren, die vom Peribranchialraum zur Leibeshöhle verlaufen. Die Mündungen in den Peribranchialsaum liegen neben den sekundären Kiemenstäbchen; die primären Stäbchen werden übersprungen. WEISS blieb darüber in Zweifel, ob sich die Kanäle in das Cölom öffnen; BOVERI giebt mit Bestimmtheit an, daß jedes Kanälchen mit mehreren Öffnungen in die Leibeshöhle einmündet. Auch teilt BOVERI mit, daß die Kanäle vom kubischen Flimmerepithel ausgekleidet sind.

Die beschriebenen Organe stehen nach BOVERI in einer sehr auffallenden Beziehung zum Blutgefäßsystem. „Die Kiemengefäße, welche als einfache, ziemlich enge Röhren durch die Kiemenstäbchen zur Aorta verlaufen, schwellen genau in jenem Bereich, wo sie an der medialen Seite der Segmentalröhren vorbeiziehen, nicht nur sehr beträchtlich an, sondern erhöhen den Blutreichtum dieser Stellen noch durch die Bildung von Anastomosen.“

„Die Segmentalröhren erstrecken sich über den ganzen Kiemendarm vom vordersten bis zum hintersten Ende, aber nicht darüber hinaus.“

WEISS sowohl wie BOVERI halten diese Kanälchen für Homologa der Vornierenkanälchen der Cranioten. Während sie aber WEISS für „very typical segmental organs devoid of any connecting duct“<sup>1)</sup> erklärt, erblickt BOVERI im Peribranchialraum diesen verbindenden Längskanal, ein inkompletes Homologon des paarigen Vornierenganges der Cranioten.

Nehmen wir mit BOVERI an, daß der unpaare Peribranchialraum des Amphioxus den paarigen Vornierengängen der Cranioten allgemein homolog, das heißt aus einer Bildung hervorgegangen ist, aus der sich bei dem Craniotenzweige die Vornieren-

1) Im Original nicht gesperrt gedruckt.



gänge entwickelt haben, so würde *Amphioxus* in der That im großen und ganzen ein Exkretionssystem besitzen, wie wir es als den Urtypus des Urogenitalsystems der Cranioten aus deren vergleichender Anatomie und Entwicklung heraus ganz ohne Rücksicht auf die Verknüpfung mit niederen Zuständen ermittelt und aufgestellt haben (p. 170).

Einige nicht unwesentliche Abweichungen von jenem Grundtypus zeigt *Amphioxus*; auch in jenen Abweichungen sind wie überall bei diesem Geschöpf sehr primitive mit sekundär stark abgeänderten Charakteren vermischt. Sie betreffen im wesentlichen die Ausdehnung des Exkretions- und Genitalsystems und ihr gegenseitiges Verhältnis zu einander.

Bei Cranioten fanden wir das Urogenitalsystem ebenso wie die unsegmentierte Leibeshöhle auf die hinter den Kiemen gelegene Region beschränkt. Bei *Amphioxus* erstreckte sich Leibeshöhle, Harn- und Geschlechtsorgane nach vorn durch die ganze Kiemenregion hindurch. In dieser Eigentümlichkeit von *Amphioxus* sehe ich einen sehr primitiven Charakter. Die Entwicklungsgeschichte der Cranioten zeigt mit größter Deutlichkeit, daß auch bei ihnen das Coelom ursprünglich ebensoweit nach vorn gereicht hat, als bei *Amphioxus*. Die Abwesenheit der Leibeshöhle und mit ihr der Harn- und Geschlechtsorgane bei Cranioten im Kiemenbereich ist auf eine sekundäre Rückbildung zurückzuführen.

Eine bedeutsame Eigenart, die ich für eine durchaus sekundäre Erscheinung halte, zeigt seinerseits *Amphioxus* darin, daß seine Geschlechtsprodukte nicht durch die Vornierenkanälchen in den Längskanal (Peribranchialraum) entleert werden, sondern daß sie durch periodisches Bersten der trennenden Wandung (die aus den aneinandergelegten Epithelien des Cöloms und des Peribranchialraums besteht) in den Peribranchialraum gelangen.

Diese Art der Entleerung der Geschlechtsprodukte bei *Amphioxus* ist sicherlich nicht die ursprüngliche. Auch bei den Acraniern dienten meiner Ansicht nach ursprünglich die Vornierenkanälchen dieser Funktion. Veränderungen, die das gleiche Ziel anstreben, d. h. das Exkretionssystem von der Funktion der Ausleitung der Geschlechtsstoffe entlasten, sahen wir in mannigfacher Weise auch bei den Cranioten sich anbahnen. Emanzipieren sich doch bei allen Cranioten die weiblichen und in verschiedenen Gruppen auch die männlichen Geschlechtsorgane (Cyclostomen, Teleostier) mehr oder weniger vom Exkretionssystem, so daß ein nur sehr modifizierter oder gar kein Durchtritt der Keimstoffe durch die

Exkretionskanäle mehr erfolgt, und für die Entleerung der ersteren neue Wege gewählt werden.

BOVERI hat in der vorläufigen Mitteilung, in der er seine Entdeckungen und die darin geknüpften Folgerungen kurz auseinandersetzt, die Ansicht ausgesprochen, daß der bei *Amphioxus* periodische segmentale Durchbruch der Genitaldivertikel in den Längskanal bei den Cranioten zu einer dauernden direkten Verbindung würde, und daß sich aus gewissen Abschnitten der Genitaldivertikel und aus den neu entstandenen Verbindungskanälen zwischen ihnen und dem Längskanal die Urnierenkanälchen der Cranioten entwickelten.

In diesem einen Punkte kann ich mich mit den sonst so vortrefflichen Darlegungen BOVERI's nicht einverstanden erklären, Ich halte diese Auffassung der Urnierenkanälchen für widerlegt durch den im vergleichenden Teil der vorliegenden Arbeit versuchten und, wie ich hoffe, geführten Nachweis: daß die Urnierenkanälchen nichts als die zweite Generation von Exkretionskanälchen sind; daß sie aus Vornierenkanälchen durch Abspaltung hervorgegangen sind, wie ihre MALPIGHI'schen Körper durch Abspaltung aus dem MALPIGHI'schen Körper der Vorniere; daß endlich die Geschlechtsprodukte zunächst durch die Vorniere, erst nach deren Umbildung zur Nebenniere durch die zweite Generation, also die Urnieren entleert wurden und daß nur durch diesen Entwicklungsgang der Zusammenhang zwischen Keimdrüsennetz, Nebenniere und MALPIGHI'schen Körperchen der Urnieren erklärt wird.

Für weitere sekundäre Abänderungen bei *Amphioxus* halte ich die geringe Ausdehnung des unpaaren Längskanals (sogenannten Peribranchialraums) und mit ihm der unsegmentierten Leibeshöhle und der Geschlechtsorgane nach hinten und besonders die noch weitergehende räumliche Einschränkung der Exkretionskanälchen auf den vorderen Körperabschnitt, so daß sie über die Kiemengegend hinaus nicht weiter nach hinten reichen.

Die Berechtigung, die Vornierengänge mit Teilen des Peribranchialraums zu vergleichen, will ich hier nicht erörtern. BOVERI hat in Aussicht gestellt, daß er diesen seinen Gedanken ausführlich begründen werde, und ich für meinen Teil zweifle nicht, daß ihm der Beweis gelingen wird. <sup>1)</sup>

---

1) Ich gehe deshalb auch nicht auf die Fragen ein, die sich an die Erscheinung knüpfen, daß sich bei der Bildung der Vornierengänge das Ektoderm mitzubeteiligen scheint.



Wenn es demnach glücken sollte, den Grundtypus des Urogenitalsystems der Cranioten in teilweise primitiverer Form (Außen-  
dehnung nach vorn über die ganze Kiemenregion), teilweise sekundär  
abgeändert (Ableitung der Geschlechtsprodukte ohne Vermittlung  
der Exkretionskanälchen), bei *Amphioxus* wiederzufinden, so  
würden wir genötigt sein, auch für das Urogenitalsystem  
der Vertebraten die Anknüpfung an niedere Formen durch *Am-  
phioxus* als vermittelndes Bindeglied zu suchen.

Je genaueren Einblick wir in die Organisation und Ent-  
wicklung der Cranioten einerseits, des *Amphioxus* andererseits  
erlangt haben, um so klarer hat sich die Auffassung bestätigt, daß  
*Amphioxus* ein Ueberbleibsel der Stammgruppe der Cranioten ist,  
allerdings ein in vielen Beziehungen einseitig entwickeltes, ja  
rückgebildetes.

Ich glaube, es wäre heutzutage noch viel weniger schwierig,  
das nachzuweisen als früher, wenn man jedes einzelne Organ-  
system nach Entwicklung und Bau bei Acraniern und Cranioten  
durchvergleicht. Durch die Entdeckung von *BOVERI* und *WEISS*  
ist es möglich geworden, diesen Nachweis auch für das Exkretions-  
system zu führen, das bis dahin die größten Schwierigkeiten bot.

Gleichzeitig werden wir wahrscheinlich demnächst durch  
*BOVERI* die fremdartigste Bildung des *Amphioxus*, den Peribran-  
chialraum seiner Eigenart entkleidet sehen und werden in ihm  
eine auch bei den Cranioten vorhandene, aber anders weiter ent-  
wickelte Bildung zu erblicken haben.

Diejenigen, welche geneigt sind, die Vertebraten von Anneliden  
abzuleiten, haben demnach heutzutage keineswegs mehr das Recht,  
den für diese Ableitung höchst unbequemen *Amphioxus* einfach  
aus dem Wege zu räumen, indem sie entweder seine Wirbeltier-  
natur ganz in Abrede stellen oder ihn lediglich für einen dege-  
nerierten Fisch erklären. Wenn überhaupt mit Vertebraten, sind die  
Anneliden in erster Linie mit *Amphioxus* zu verknüpfen, und es  
ist zunächst dieser Forderung Genüge zu thun, che von einer  
Annelidenabstammung der Vertebraten gesprochen werden darf.

Wenn man allein das Urogenitalsystem der Anneliden und  
und ihre Leibeshöhle mit den entsprechenden Bildungen der Acra-  
nier vergleichen würde, könnte man bei der großen Ähnlichkeit  
dieser Bildungen leicht dahin gelangen, die sonstigen Hindernisse,  
die sich der Verknüpfung beider Typen entgegenstellen, zu unter-  
schätzen. Zieht man aber sämtliche Organsysteme in Betracht,  
so kann nach meiner Ueberzeugung das Resultat nur das sein,

daß der Acraniertypus unmöglich von Formen mit einigermaßen ausgeprägtem Annelidencharakter abgeleitet werden kann. Das bedarf keiner weiteren Ausführung und wird wohl auch von denen zugestanden werden, die geneigt sind, die Chordaten mit Beiseiteschiebung des Amphioxus von Anneliden abzuleiten.

Im Bau der Leibeshöhle und der Harn- und Geschlechtsorgane zeigen Chordaten und Anneliden eine ziemlich weit gehende Übereinstimmung. Handelt es sich hier um eine bloße Konvergenzerscheinung? Diese Frage ist kaum zu beantworten, ehe sich nicht über die Bedeutung des Cöloms die Ansichten mehr geklärt haben. Der von HATSCHKE geäußerte Gedanke, „die sekundäre Leibeshöhle verhalte sich wie die Höhle der Geschlechtsdrüsen der niederen Formen,“ wurde neuerdings von E. MEYER (26) wieder aufgenommen und besonders für Anneliden weiter ausgeführt. Auch für Wirbeltiere hat die Annahme viel verlockendes, die Cölomsäcke für Keimschläuche zu halten, die sich segmental gliedern und zu Ursegmenten werden. Letztere entleeren ihr Sekret durch segmentale Öffnungen, die Vornierenkanälchen, nach außen, das heißt in den Peribranchialraum des Amphioxus, den sekundär nach innen gelangten Vornierengang der Cranioten.

Die Wandung der in Ursegmente zerfallenen Keimschläuche liefert nun nicht allein Keimepithel, sondern auch Muskeln, Bindegewebe etc. Die ventralen Abschnitte der Ursegmenthöhle verschmelzen durch Schwund der trennenden Wände zu einem einheitlichen Hohlraum, dem Seitenplattencölom, das bei Amphioxus seine Segmentation in der Ontogenie erst nachträglich verliert, bei den Cranioten gleich unsegmentiert angelegt wird. Die segmentalen Ausführgänge der segmentalen Genitalfollikel oder Ursegmente übernehmen neben ihrer ursprünglichen auch noch exkretorische Funktion, sie werden zu Vornierenkanälchen. Dieselben haben wohl keinerlei Beziehung zu den primordialen, unsegmentierten Exkretionsorganen, die nichts mit der Keimdrüse zu thun haben und durch die Ausbildung des neuen Exkretionssystems zum Schwinden gebracht werden.

Auf die Frage, ob die Vorfahren der Chordaten Hermaphroditen gewesen sind, läßt sich schwer eine bestimmte Antwort geben. Im Bau der Keimdrüsen und ihrer Ausführgänge liegt nichts, was dafür sprechen würde, diese Frage im bejahenden Sinne zu beantworten. Lange Zeit war ich geneigt, das Vorkommen eines rudimentären Keimdrüsennetzes bei den Weibchen der Cranioten für eine am besten durch Hermaphroditismus zu erklärende



Erscheinung zu halten. Ich glaube aber, daß sich dieses Vorkommen viel wahrscheinlicher dadurch erklären läßt, daß ursprünglich die weiblichen Geschlechtsprodukte in ganz derselben Weise entleert wurden, als die männlichen. Das Vorhandensein der MÜLLER'schen Gänge beim Männchen ist wohl ebenso als ein Sexualcharakter anzusehen, der sich von dem einen Geschlecht auf das andere übertragen hat, wie das Vorkommen von Brustwarzen bei männlichen Säugetieren.

Echter Hermaphroditismus scheint gelegentlich in allen Wirbeltierklassen als Abnormität vorkommen zu können. Als normale Erscheinung findet er sich bei Myxinoiden (protandrischer Hermaphroditismus), manchen Fischen (Serranus, Chrysophrys) und in gewissem Sinne, wie es scheint, bei Kröten und Fröschen.

Durch derartige Vorkommnisse wird meines Erachtens nicht etwa bewiesen, daß die spezielleren Stammformen der Chordaten Hermaphroditen gewesen sind, sondern es dokumentiert sich dadurch nur die Thatsache, daß die Keimdrüse aller Metazoen in ihrer ersten Anlage hermaphroditisch ist, und in allen Metazoenstämmen (nicht nur bei den Wirbeltieren) gelegentlich, sei es normal bei gewissen Arten und Gattungen, sei es als Abnormität bei Individuen eigentlich gonochoristischer Arten, in den ursprünglichen Zustand zurückschlagen kann.

## Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Abbildungen beziehen sich auf *Ichthyophis glutinosus*.

### Tafel I.

Rekonstruktionen der Vorniere und des Anfangs der Urnieren in 3 aufeinanderfolgenden Stadien. In den Längenverhältnissen nicht schematisch, dagegen durch Ausbreiten der Teile in eine Ebene und durch Zeichnung der Kanäle als Linien schematisiert.

Figur 1. Jüngstes Stadium (Embryo mit Kiemenknötchen ohne Fiederchen). Rekonstruktion aus 180 Schnitten einer Serie.

Figur 2. Etwas älteres Stadium. Rekonstruktion aus 150 Schnitten.

Figur 3. Vorniere und Anfang der Urnieren eines Embryos mit Kiemenfiederchen.

### Tafel II.

Figur 4 a—c. <sup>Vorderende</sup> Ansichten von Totalpräparaten der Vorniere und des Anfangs der Urnieren bei 50-facher Vergrößerung. Die abgeschnürte Leibeshöhle in den MALPIGHI'schen Körpern der Vorniere und Urnieren ist mit gelber Farbe, die Nebenniere mit brauner Farbe bezeichnet.

Figur 4 a. Vorderende des Exkretionssystems eines Embryos mit Kiemenfiederchen.

Figur 4 b. Vorderende des Exkretionssystems einer ganz jungen Larve.

Figur 4 c. Vorderende des Exkretionssystems einer Larve im Übergang zum ausgebildeten Tier.

### Tafel III.

Figur 5. Körperliche Rekonstruktion eines Vornierenkanälchens mit Außen- und Innentrichter. Embryo mit Kiemenknötchen. Rekonstruktion aus 15 Schnitten.

Figur 6 a—d. Körperliche Rekonstruktion eines Urnierenkanälchens aus 20 Längsschnitten und Darstellung derselben in 4 längsgeführten Dickschnitten. Wenn man den Ziffern 1—22 folgt, so durchläuft man die Windungen des Urnierenkanälchens. Embryo mit Kiemenfiederchen.

Figur 7. Querschnitt durch den MALPIGHI'schen Körper der Vorniere im ersten Drittel der letzteren. Um sowohl Aussen- wie Innentrichter auf einem Schnitt darzustellen, sind drei aufeinanderfolgende Schnitte übereinander gezeichnet worden. Vergr. 145.

Fig. 8 a—c. Querschnitte durch drei aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien der MALPIGHI'schen Körperchen der Urnieren. In Figur 8 b sind die Trichter nicht mitgetroffen. Vergr. 145.



## Tafel IV und V.

Querschnitte durch verschiedene Rumpfsegmente eines Embryos im Kiemenknötenstadium. Sämtliche Schnitte sind so gelegt, daß sie die Mitte der Ursegmente treffen. Die Schnitte steigen vom hinteren Ende des Embryos zum vorderen an, so daß sie nacheinander immer ältere Entwicklungsstadien der Ursegmente und Nephrotome zur Darstellung bringen. Vergr. 145.

Figur 9. Ursegmenthöhle noch ungeteilt. Als Kontaktstelle ist die Stelle bezeichnet, an der sich die unsegmentierte Leibeshöhle der Seitenplatten von der Leibeshöhle des Ursegments abgeschnürt hat. Die Epithelien beider Cölomteile bleiben hier in dauerndem Kontakt.

Figur 10 und 11. Teilung der Ursegmenthöhle durch eine Scheidewand.

Figur 12. Abschnürung des Nephrotoms vom Myotom und Sklerotom vollendet. Die Kontaktstelle ist durch zwischengelegtes Bindegewebe in zwei gesonderte Berührungspunkte, den Kontakt a und b, zerfallen.

Figur 13 und 14. Aus den beiden Kontakten sind Epithelstränge geworden, da das Nephrotom dorsalwärts vom Peritoneum abgerückt ist. Kontakt a stellt die strangförmige Anlage des Außentrichters des Urnierenkanälchens, Kontakt b den Segmentalstrang dar, der sich in Sexual- und Nebennierenstrang teilt. Der letztere zieht zur Nebenniere, die sich von der Umschlagsstelle des Peritoneums (Figur 9—12) abgelöst hat und retroperitoneale Lage erhalten hat. Der Sexualstrang zieht zum Peritoneum, in welchem an dieser Stelle gewisse Zellen sich als Urkeimzellen bemerklich machen.

Figur 15. Querschnitt durch das zweitoberste Urnierensegment.

Figur 16. Querschnitt durch das oberste Urnierensegment. Urniere als dorsaler Teil der Vorniere kenntlich, die hier als solche im Gegensatz zu Figur 15, wo sie noch als Nebenniere bezeichnet wurde, deutlich hervortritt.

Figur 17 und 18. Das nächsthöhere Segment, das nur noch Vorniere, keine Urniere mehr enthält. Außen- und Innentrichter der Vorniere.

## Tafel VI, VII, VIII.

Schnitte durch Vor- und Urniere von Embryonen im Kiemenfiederchenstadium.

Tafel VI und VII. Querschnitte (ausgenommen den Längsschnitt Figur 20), absteigend vom unteren Teil der Vorniere durch das Gebiet, das zusammen Vorniere und Urniere enthält, bis dahin, wo nur noch Urnierenkanälchen existieren, der MALPIGHI'sche Körper der Vorniere aber in Nebenniere umgewandelt ist. Vergr. 130.

Tafel VI, Fig. 19 a und b. Querschnitt durch Vorniere im unteren Drittel. Dadurch, daß die oberen Glomeruli schief absteigend nach vorn über die unteren herübergezogen werden, sieht man auf den Querschnitten des unteren Teils der Vorniere innerhalb des MALPIGHI'schen Körpers zwei hintereinander gelegene Glomeruli (vergl. den Längsschnitt durch den MALPIGHI'schen Körper Figur 20). Figur 19 a Aussen-trichter, Figur 19 b Innentrichter sichtbar.

Figur 20. Längsschnitt durch den unteren Abschnitt des MALPIGHI'schen Körpers der Vorniere und seine Fortsetzung in Nebenniere. Der MALPIGHI'sche Körper beginnt eben sich rückzubilden, beziehentlich sich in Nebenniere umzuwandeln.

Figur 21. Querschnitt durch Vorniere. Doppelte Innentrichter. (Vergl. den Text p. 106.)

Fig. 22. Auftreten eines MALPIGHI'schen Körperchens der Urniere dorsal hinter den Kanälchen und dem MALPIGHI'schen Körper der Vorniere.

Tafel VII, Fig. 23, 24, 25. Weitere Rückbildung der Vorniere. Übergang ihres MALPIGHI'schen Körpers in Nebenniere (vergl. Figur 20, Tafel VI).

Figur 26. Vorniere bis auf den in Nebenniere umgewandelten MALPIGHI'schen Körper völlig rückgebildet.

#### Tafel VIII.

Figur 27. Querschnitt durch den Rumpfteil, der nebeneinander Vorniere und Urniere enthält, bei einem anderen Embryo. MALPIGHI'sches Körperchen der Urniere hier mehr lateral von dem der Vorniere, als bei dem Embryo Figur 22.

Figur 28. Querschnitt durch Urniere mit ihren typischen Bestandteilen in der vorderen Rumpfggend, wo keine Keimfalte zur Entwicklung kommt.

Figur 29. Querschnitt durch Urniere in der Mitte des Rumpfes. Keimfalte. Links in der Figur geht ein Segmentalstrang vom MALPIGHI'schen Körperchen aus und teilt sich in Nebennieren und Sexualstrang.

Figur 30. Querschnitt, der das Auswachsen der knospenartigen Anlage des Urnierenkanälchens zweiter Ordnung aus dem MALPIGHI'schen Körperchen erster Ordnung zeigt. Man sieht, wie der Knospe eine Ausstülpung des Vornierenganges entgegenwächst.

Figur 31. Längsschnitt, der die Entstehung des Urnierenkanälchens II. Ordnung zeigt.

### Tafel IX und X. Indifferente Anlage der Keimdrüse. Weibliche Geschlechtsorgane.

#### Tafel IX.

Figur 32 a b c. Erste Anlage des MÜLLER'schen Ganges und zwar seines proximalen Teils, der zuerst entsteht. Reicht proximalwärts über die Vorniere hinaus, wie die rechte Seite von Fig. 32a zeigt. Embryo mit Kiemenfiederchen. Vergr. 145. Figur 32 b zeigt den Tubenwulst der linken Seite 6 Schnitte über Figur 32a oben, wo sich das vom Ostium abdominale her im Tubenwulst allmählich nach abwärts entwickelnde Lumen zeigt.

Figur 32 c. 4 Schnitte über 32 b. Ostium abdominale.

Figur 33. Querschnitt durch indifferente Anlage der Keimdrüse. MÜLLER'scher Gang noch ohne Lumen. Embryo mit Kiemenfiederchen. Vergr. 145.

Fig. 34. Querschnitt durch MÜLLER'schen Gang in der Rumpfmittle einer sehr jungen weiblichen Larve. Vergr. 145.



Figur 35. Oberflächenansicht des geschlechtlich noch indifferenten Keimepithels einer ganz jungen Larve. Urkeimzellen und Keimzellennester. Vergr. 240.

Fig. 36. Urkeimzellen und Keimzellennester aus dem Ovarium einer Larve im Längsschnitt. Vergr. 240.

Figur 37. Längsschnitt durch jungen Eifollikel, ebendaher. Vergrößerung 240.

Figur 38 a. Querschnitt durch ganz junges Ovarium. Vergr. 240.

Fig. 38 b. Querschnitt durch etwas älteres Ovarium. Vergr. 240.

Figur 39. Querschnitt durch das gesamte Urogenitalsystem einer älteren Larve. Vergr. 16.

Figur 40. Querschnitt allein durch ein Ovarium einer älteren Larve. Vergr. 85.

#### Tafel X.

Totalansichten der weiblichen Keimfalte.

Figur 41. Oberflächenansicht des Keimepithels einer ganz jungen weiblichen Larve. Vergr. 240.

Figur 42. Oberflächenansicht des gesamten Urogenitalsystems einer älteren weiblichen Larve. Vergr. 10.

Figur 43. Keimdrüsennetz einer weiblichen Larve in Oberflächenansicht. Vergr. 23.

#### Tafel XI und XII. Männliche Geschlechtsorgane.

##### Tafel XI.

Totalansichten der männlichen Geschlechtsorgane.

Figur 44. Oberflächenansicht des gesamten Urogenitalsystems einer männlichen Larve. Vergr. 10.

Figur 45. Oberflächenansicht des Keimdrüsennetzes einer männlichen Larve. Vergr. 50.

Figur 46. Oberflächenansicht des Centralkanals und des darüber liegenden Keimepithels bei einer jungen männlichen Larve. Vergr. 240.

Figur 47. Oberflächenansicht eines Hodenlappens einer älteren Larve. Vergr. 85.

##### Tafel XII.

Figur 48. Längsschnitt durch Hodenlappen einer Larve. Vergrößerung 240.

Figur 49 a. Querschnitt durch das gesamte Urogenitalsystem einer männlichen Larve. Vergr. 16.

Figur 49 b. Querschnitt durch Hodenlappen derselben Larve. Vergr. 240.

Figur 50. Querschnitt durch Hodenlappen eines ausgewachsenen Tieres. Vergr. 47.

Figur 51. Eine einzelne Ampulle dieses Hodens stärker vergrößert. Spermatogenese. Vergr. 115.

#### Tafel XIII. Nebenniere.

Figur 52 a. Querschnitt durch beide Nebennieren eines jungen Tieres. Topographie der Nebenniere in ihrer Lage zur Vena cava inferior und der Urniere. Nervöse Elemente der Nebenniere. Vergr. 50.

Figur 52 b. Querschnitt durch Nebenniere eines älteren Tieres. Nierenvenen drängen sich auf ihrem Verlauf von der Urniere zur Vena cava inferior zwischen den Epithelballen der Nebenniere durch und umspülen sie. Vergr. 50.

Figur 53 a. Oberflächenansicht der Nebennieren, die der Wandung der Vena cava inf. in unregelmäßiger Weise angelagert sind. Vergr. 50.

Figur 53 b. Oberflächenansicht eines Nebennierenballens bei stärkerer Vergrößerung (145).

Figur 54. Querschnitt durch einen Nebennierenballen bei stärkerer Vergrößerung (245). Nervöse Elemente der eigentlichen Nebenniere angelagert.

#### Tafel XIV.

Schematische Darstellung der Entwicklung des Urogenitalsystems bei Cranioten, dargestellt nach den Befunden bei Ichthyophis. Für die erste Entstehung der Vorniere sind die MOLLIER'schen Befunde bei Urodelen benutzt. Vgl. auch VAN WIJHE 51, Tafel XXXII. Die Myotome sind überall mit gelber die Nephrotome mit grüner, das Seitenplattencoelom mit blauer Farbe bezeichnet. Keimdrüse violett, Aorta und Glomeruli rot.

Figur 55, 56. Schematische Querschnitte durch eine Gegend, in der sich nur Vorniere entwickelt. Figur 55 jüngeres Stadium, Figur 56 älteres Stadium, in dem der MALPIGHI'sche Körper sich vom übrigen Coelom abgeschnürt hat.

Figur 57, 58. Querschnitte tiefer unten durch eine Gegend, in welcher sich sowohl Vorniere als auch Urniere entwickeln. Figur 57 MALPIGHI'sche Körper noch nicht abgeschnürt, Urnierenanlage noch nicht in den Vornierengang durchgebrochen.

Figur 58 sind beide Vorgänge erfolgt.

Figur 59, 60. Querschnitte noch tiefer distalwärts durch eine Gegend, in welcher die Vorniere nur noch durch den Vornierengang und den zur Nebenniere umgewandelten MALPIGHI'schen Körper repräsentiert wird. Beide Figuren entsprechen älteren Stadien wie die vorhergehenden. In Figur 59 besteht noch ein unmittelbarer Kontakt zwischen MALPIGHI'schem Körperchen der Urniere, Nebenniere und Keimepithel. In Figur 60 sind Nebenniere und MALPIGHI'sches Körperchen der Urniere retroperitoneal nach hinten gerückt. Von der Keimdrüse führen die Sexualstränge, von der Nebenniere die Nebennierenstränge zu einem gemeinschaftlichen Stamme (Segmentalstrang), der dem MALPIGHI'schen Körperchen der Urniere aufsitzt.

Figur 61. Schematischer Längsschnitt.

61 a (entspricht Querschnitt 56) Vorniere allein.

61 b (mehr distalwärts, entspricht Querschnitt 58) Vorniere und Urniere zusammen.

61 c (noch mehr distalwärts, entspricht Querschnitt 60) Nebenniere und Urniere.

Figur 62. Schematische Darstellung der Beziehungen des Keimdrüsennetzes zur Nebenniere und zum MALPIGHI'schen Körperchen der Urniere (vgl. d. Querschnitt Figur 60).



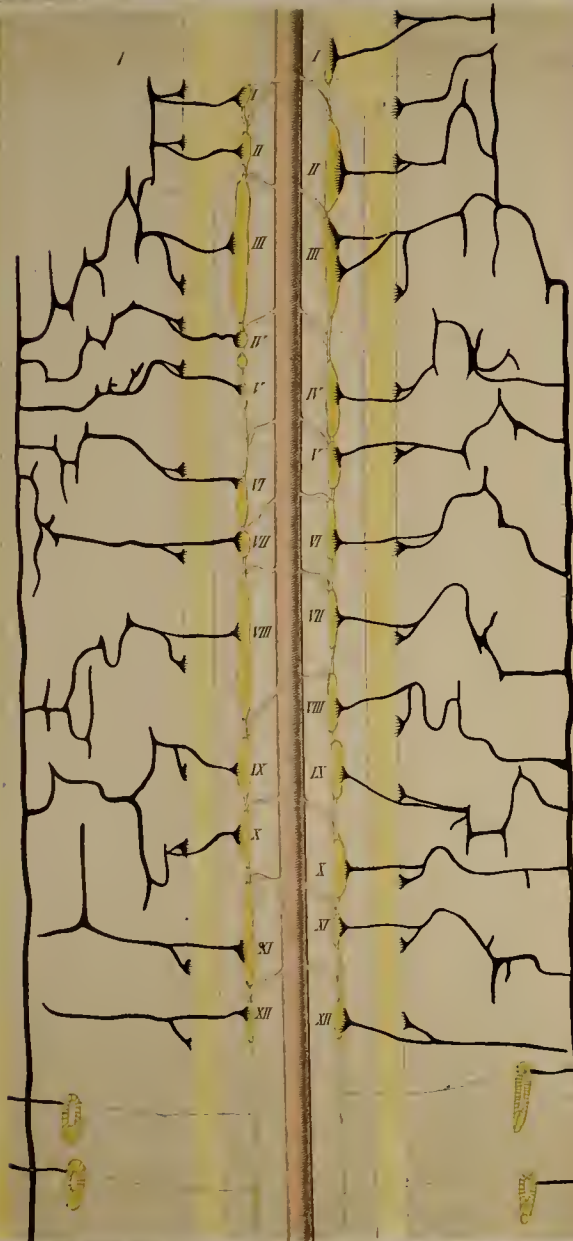
### Literaturverzeichnis.

- 1) F. M. BALFOUR, A preliminary account of the development of the Elasmobranch fishes. Quarterly Journal of microscop. science. 1874.
- 2) — On the origin and history of the genital organs of Vertebrates. Journal of Anatomy and Physiologie. Bd. 10, 1875.
- 3) — The development of the Elasmobranch fishes. Ibidem Bd. 11, 1876, Bd. 12, 1877.
- 4) — Handbuch der vergl. Embryologie. Uebersetzt von B. VETTER. Jena 1880.
- 5) — Über die Entwicklung und die Morphologie der Suprarenalkörper. Biol. Centralblatt 1881.
- 6) F. M. BALFOUR und W. N. PARKER, On the structure and development of Lepidosteus. Phil. Transact. R. S. 1882 (Mem. Ed. Vol. I, p. 738).
- 7) BOVERI, Über die Niere des Amphioxus. Münchener medicin. Wochenschrift 1890, No. 26.
- 8) M. BRAUN, Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien, Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut zu Würzburg. Bd. IV, 1877.
- 9) — Bau und Entwicklung der Nebennieren bei Reptilien. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut in Würzburg. Bd. V, 1882.
- 10) BRIDGE, Pori abdominales of Vertebrata. Journal of Anat. and Physiol. Bd. XIV.
- 11) J. T. CUNNINGHAM, On the Structure and Development of the Reproductive Elements in Myxine glutinosa L. Quarterly Journal of Microscop. Science. Vol. XXVII, 1887.
- 12) M. FÜRBRINGER, Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Exkretionsorgane der Vertebraten. Morphol. Jahrbuch, Bd. 4, 1878.
- 13) C. GEGENBAUR, Bemerkungen über die Pori abdominales. Morph. Jahrbuch, Bd. X, 1885.
- 14) A. GÖTTE, Entwicklungsgeschichte der Unke. 1875.
- 15) — —, Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Tiere. 5. Heft. Entwicklung des Flußneunauges (Petromyzon fluviatilis). Erster Teil. Hamburg und Leipzig 1890.
- 16) F. HOCHSTETTER, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amphibien und Fische. Morphologisches Jahrbuch, Bd. XIII, 1888.

- 17) C. K. HOFFMANN, Die Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. 44, 1886, p. 570.
- 18) — —, Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Reptilien. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, 1889.
- 19) TH. HUXLEY, On the oviduct of Osmerus; with remarks on the relation of the Teleostean with the Ganoid fishes. Proceed. Zool. Soc. Lond., 1883, p. 132.
- 20) JANOSIK, Bemerkung über die Entwicklung der Nebenniere. Archiv f. mikroskop. Anatomie, Bd. 22, 1883.
- 21) HEKTOR F. E. JUNGERSEN, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Geschlechtsorgane bei den Knochenfischen. Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut in Würzburg.
- 22) LEYDIG, Rochen und Haie. 1851.
- 23) —, Anatom.-histolog. Untersuch. über Fische und Reptilien. Berlin 1853.
- 24) MARCHAND, Über accessorische Nebennieren im Ligamentum latum. Archiv f. pathol. Anat., Bd. 92 Berlin 1883.
- 25) P. MAYER, Über die Entwicklung des Herzens und der großen Gefäßstämme bei Selachiern. Mitteil. aus d. zool. Station zu Neapel, Bd. VII, 1887.
- 26) E. MEYER, Die Abstammung der Anneliden. Der Ursprung der Metamerie und die Bedeutung des Mesoderms. Biol. Centralblatt, Bd. X, 1890.
- 27) G. V. MIHALKOVICS, Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Internationale Monatsschrift für Anatomie und Histologie, Bd. II, 1885.
- 28) MITSUKURI, On the development of the suprarenal Bodies in Mammalia. Quarterly Journal of Microscop. Science, Vol. 22.
- 29) S. MOLLIER, Über die Entstehung des Vornierensystems bei Amphibien. Archiv für Anatomie und Physiologie, Anatomische Abteilung, 1890, 3 und 4. Heft.
- 30) W. MÜLLER, Über das Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyclostomen. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. IX, 1875.
- 31) F. NANSEN, Protandric Hermaphrodite (*Myxine glutinosa* L.) amongst the Vertebrata. Bergens Museum Aarsberetning, T. 1, 2.
- 32) RABL, Über die Bildung des Mesoderms. Anat. Anzeiger, Bd. 3, 1888, p. 654.
- 33) H. RATHKE, Bemerkungen über mehrere Körperteile der *Coeecilia annulata*. Archiv für Anat. u. Physiol. von J. Müller, 1852, S. 334.
- 34) JOHANNES RÜCKERT, Über die Entstehung der Exkretionsorgane bei Selachiern. Archiv für Anatomie und Physiologie, Anatomische Abteilung, 1888.
- 35) P. und FB. SARASIN, Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon in den Jahren 1884—86. II. Band. Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der ceylonischen Blindwühle *Ichthyophis glutinosus*. Wiesbaden 1887, 1888.
- 36) ADAM SEDGWICK, Development of the Kidney in its relation with



- the Wolffian body in chick. Quarterly Journal of Microscop. Science, Bd. 20, 1880, p. 146.
- 37) — —, On the development of the structure known as the „Glomerulus of the head-kidney“ in the chick. Quarterly Journal, Bd. XX, 1880.
- 38) — —, On the early development of the anterior part of the Wolffian duct and body in the chick, together with some remarks on the excretory system of the vertebrata. Ibidem Bd. 21, 1881, p. 432.
- 39) R. SEMON, Über die morphologische Bedeutung der Urniere in ihrem Verhältnis zur Vorniere und Nebenniere und über ihre Verbindung mit dem Genitalsystem. Anatomischer Anzeiger, Bd. V, 1890, p. 455.
- 40) C. SEMPER, Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für die übrigen Wirbeltiere. Arbeiten aus d. zool.-zoot. Institut in Würzburg, Bd. 2, 1875.
- 41) J. W. SPENGLER, Die Segmentalorgane der Amphibien. Verhandl. der physik.-med. Gesellsch. zu Würzburg, Bd. 10, 1874.
- 42) — —, Das Urogenitalsystem der Amphibien. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut zu Würzburg, Bd. 3, 1876—77.
- 43) MAX WEBER, Die Abdominalporen der Salmoniden nebst Bemerkungen über die Geschlechtsorgane der Fische. Morph. Jahrbuch, Bd. 12, 1886.
- 44) F. E. WEISS, Excretory Tubules in Amphioxus lanceolatus. Quarterly Journal of Microscop. Science, Vol. XXXI, 1890.
- 45) W. F. R. WELDON, On the head Kidney of Bdellostoma. Quarterly Journal of Microscop. Science, Vol. XXIV, 1884.
- 46) — —, On the suprarenal bodies of Vertebrata. Ibidem Vol. XXV, 1885.
- 47) WENCKEBACH, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische. Archiv f. mikroskop. Anat., 1886.
- 48) R. WIEDERSHEIM, Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.
- 49) — —, Über die Entwicklung des Urogenitalapparates bei Krokodilen und Schildkröten. Anat. Anzeiger, Bd. V, 1890.
- 50) — —, Über die Entwicklung des Urogenitalapparates bei Krokodilen und Schildkröten. Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. 36, 1890.
- 51) J. W. VAN WIJHE, Über die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Exkretionssystems bei Selachiern. Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. 33.
- 52) H. E. ZIEGLER, Die embryonale Entwicklung von Salmo salar. Dissertation. Freiburg 1882.
- 53) — —, Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischen. Archiv für mikrosk. Anat. 1887.
- 54) — —, Der Ursprung der mesenchymatischen Gewebe bei den Selachiern. Archiv f. mikroskop. Anat., Bd. XXXII.



Später verschwindender Übergang d' abgeschnürten in d' freie Leibeshöhle

Abgeschnürte Leibeshöhle

Vornierenkanälchen

Siein Aussentrichter

Siein Innentrichter

Vornierenengang

Freie Leibeshöhle, medial gelegener Abschnitt

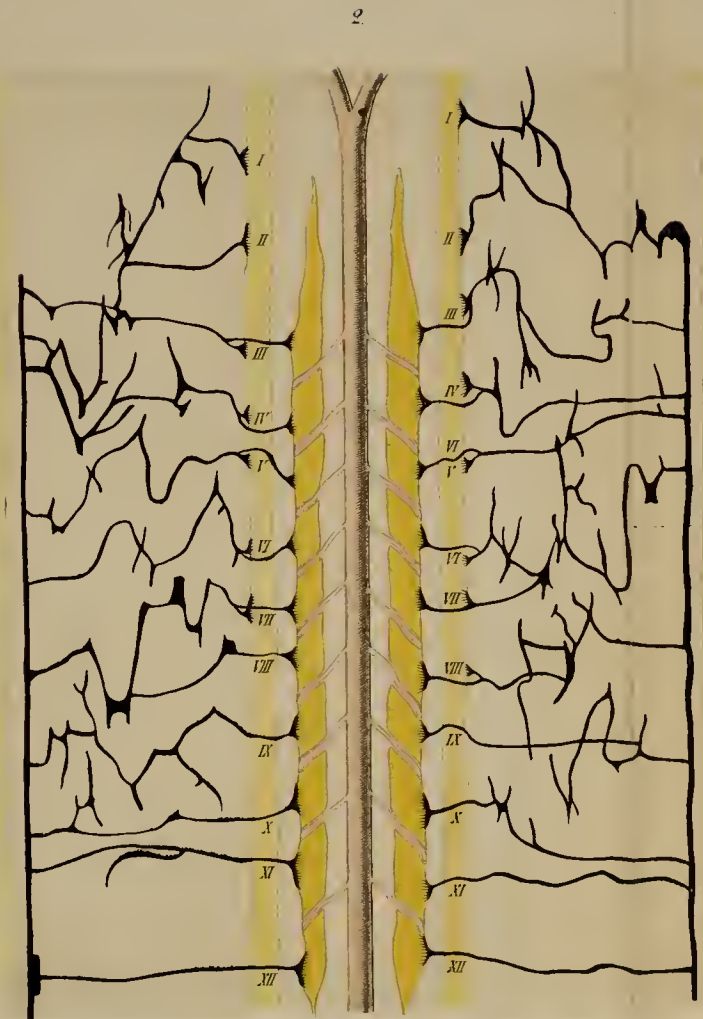
Freie Leibeshöhle, lateral gelegener Abschnitt

Nebennierenstrang d' Urmierenkanälchens  
Sich noch geschlossener Aussentrichter

Anlage des Urmierenkanälchens

Nebenniere

Aorta



10

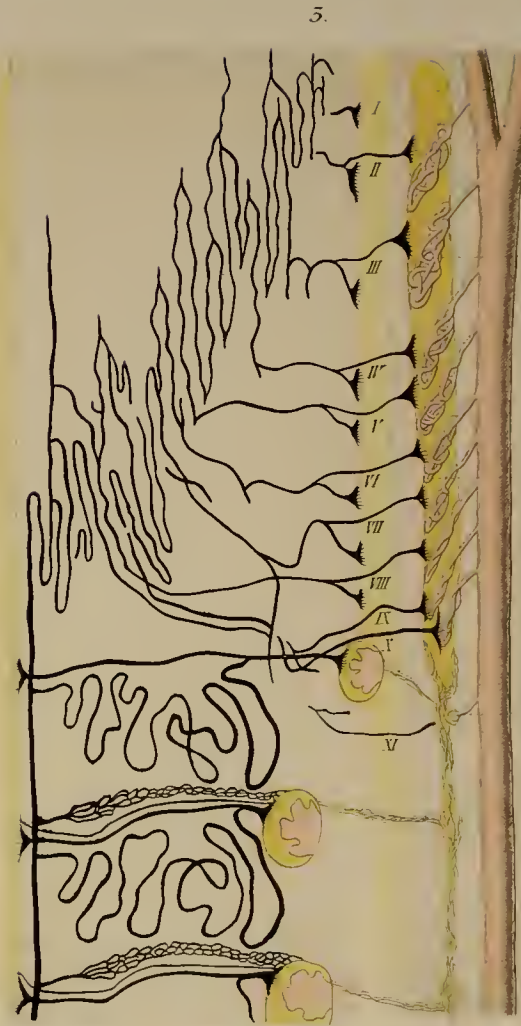
Aussentrichter

Vornierenkanälchen

Vornierenengang

Urmierenkanälchen II Ordnung

Aussentrichter d' Urmiere



5.

Abgeschnürte Leibeshöhle  
Aussentrichter d' Urmiere  
Innentrichter

Glomeruli d' Urmiere

Aorta

Freie Leibeshöhle medial vor d' Niere gelegener Abschnitt

Übergang in Nebenniere  
Rudimentärer Glomerulus  
Rudimentärer Trichter } Neben-  
niere

Segmentale Anschwellung d' Nebenniere

Nebennierenstrang

Freie Leibeshöhle medial vor d' Niere gelegener Abschnitt

Glomerulus  
Sich noch strangförmiger Trichter }  
Innentrichter } Abgeschnürte Leibeshöhle  
d' Urmiere











5

Öa

Vornierenangang

Malp Körper  
der Niere  
Malp Körperchen



Vermaunung  
Innentrichter  
Aussentrichter

Öb

Vornierenangang

Junge Kanalanlage  
(2 Ordnung)

Trichter



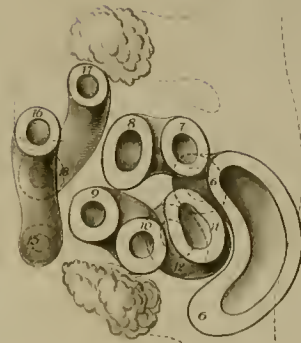
Junge Kanalanlage  
(2 Ordnung)

Aorta

Öc

Vornierenangang

Öc



Öd

Vornierenangang



7

8a

Trichterkanal

Aussentrichter

Innentrichter

Glomerulus

vicerules parietales  
Blut d. Kapsel

Trichterkanal  
Innentrichter  
Aussentrichter  
Glomerulus

Vornierenangang

8b



8c

Trichterkanal

Innentrichter

Aussentrichter

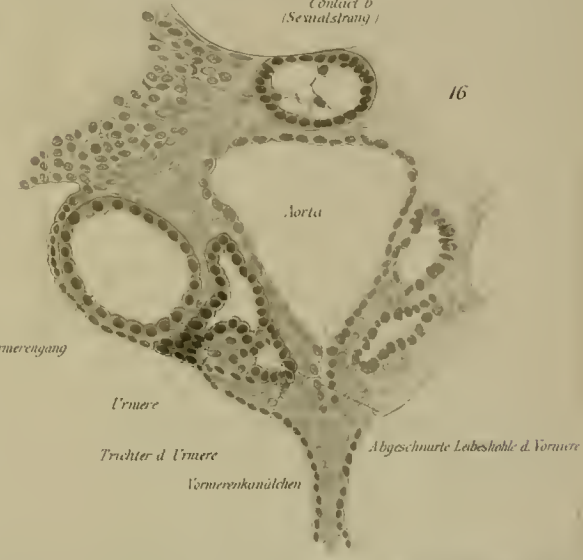
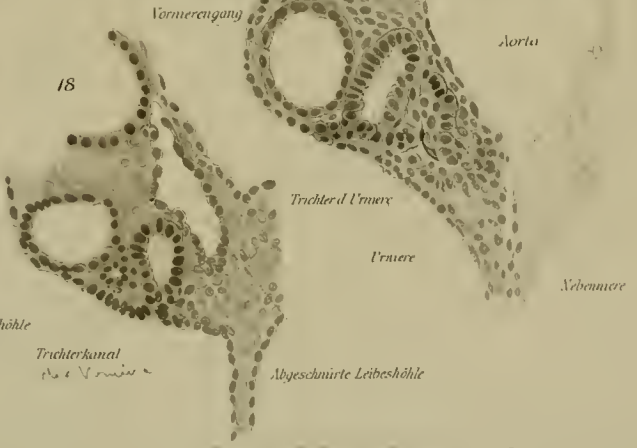
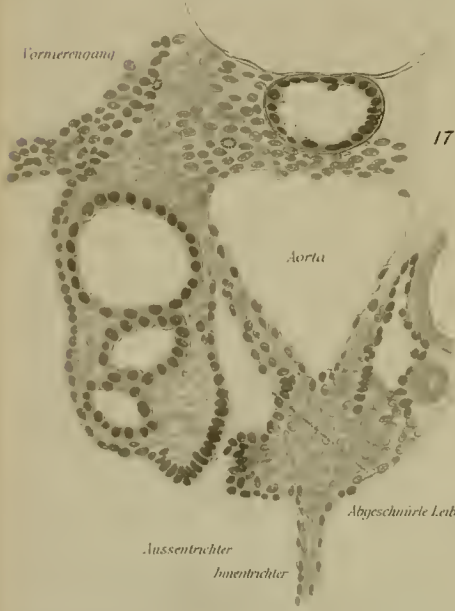
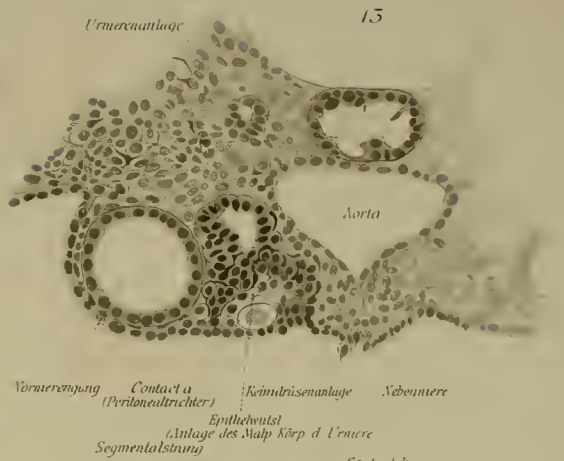
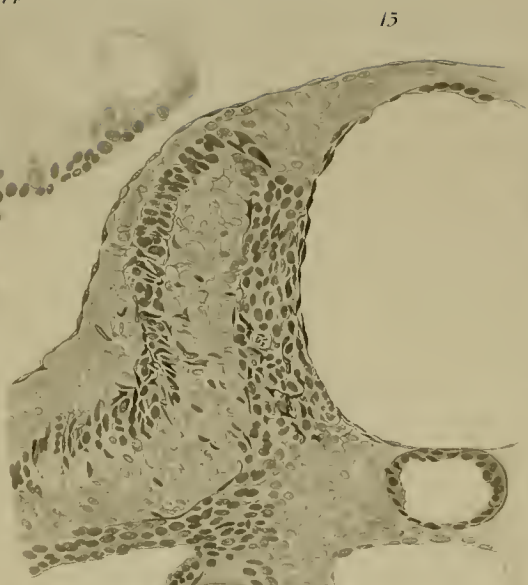
















Müller'scher Gang

19a



Müller'scher Gang

19b



Äußerer Glomerulus

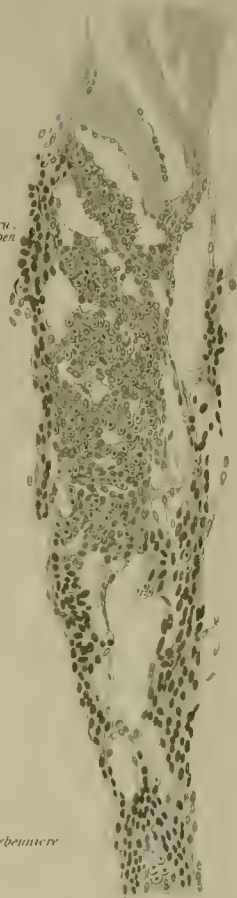
Nächst oberer Glomerulus über ihm geschoben

Abgeschwungene Leibeshöhle der Vorniere

Nebenniere

20

Überspannendes Glomerul der Vorniere



21



22



Müller'scher Gang

Vornierengang

Urnieren

Malp Körper d Vorniere

Nebenniere

Vorniere

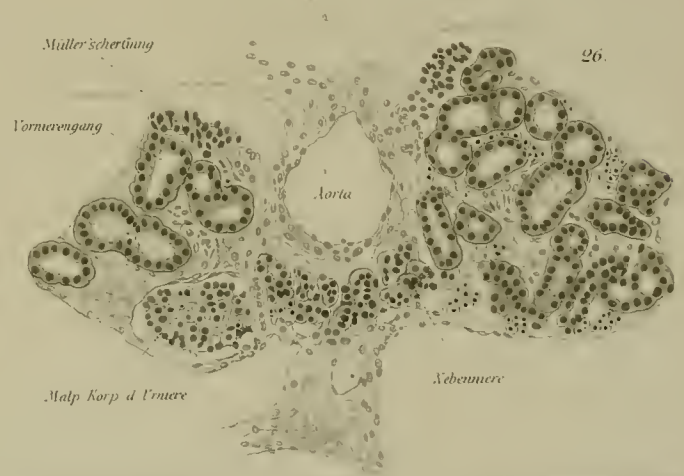
Malp Körper d Vorniere

Nebenniere

Nebenniere

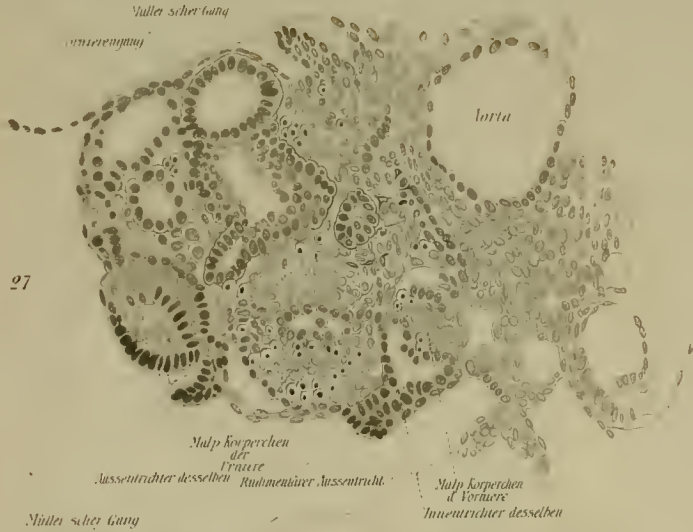










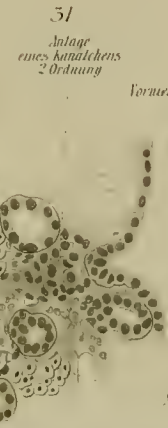


27

28



29



31



30











