Zur Phylogenese des Nierenorganes (Holonephros) der Knochenfische.

Von

B. Haller,

a. o. Professor der Zoologie in Heidelberg.

Hierzu Tafel XXVIII—XXXIII und 8 Figuren im Text.

Emery war bekanntlich der erste, der, nachdem er bei dem geschlechtsreifen Fierasfer die Niere aus drei Abschnitten, einem kopfwärtigen, rückenwärtigen und hinteren bestehend erkannte und in dem kopfwärtigen Abschnitt das große Malpighische Nierenkörperchen mit seinem geschlängelten Nierengang feststellte, den er später auch bei jungen Tieren von Aetherina und Mugil und Zoarcesembryonen sah, und welcher kopfwärtige Abschnitt den Namen Vorniere führt, den Satz aussprach, daß diese Vorniere „bei erwachsenen Teleostiern fortbestehen kann und in vielen Fällen wirklich fortbesteht" (4). Seither ist die Knochenfischniere auf ihre Ontogenese bei verschiedenen Formen verfolgt, die Vorniere oder Kopfniere in der durch Emery erkannten Gestalt gesehen, doch jedesmal, zuerst durch Balfour (1, p. 16), betont worden, daß die Vorniere sich beim entwickelten Tiere stets rückbildet und sich bloß als „pseudolymphoides Organ" erhält. Parker (16) behauptete dann, daß das Vornierenrudiment durch den Mesonephros oder die Urniere, indem sich dieser den Vornierenplatz aneigne, verdrängt würde.

Seither ist Emerys Behauptung zu ihrem guten Rechte gelangt, da Guitel (9) den Nachweis dafür erbrachte, daß die Vorniere als großes Malpighisches Körperchen und aufgewundener Nierengang, welch letzterer sich in den des übrigen Nierenteiles kontinuierlich fortsetzt, bei den Gobiesociden sich zeitlebens forterhält.

Ist somit diesbezüglich ein Fortschritt erzielt worden, da nun das Fortbestehen der „Vorniere" für manche Formen, den Fieras-

feriden, Zoarces und Gobiesociden, also bei Vertretern verschiedener Abteilungen, festgestellt ist, indessen sie sich bei vielen anderen, unter anderen bei den Salmoniden, rückbildet, so ist bezüglich des Verhaltens des übrigen Nierenorganes des geschlechtsreifen Tieres seit Hyrtl fast nichts geschehen. Dieser unterschied in seiner auf eine große Zahl von Formen ausgedehnten Arbeit (11) an der Knochenfischniere drei Abschnitte: die Kopf-, Bauch- und Kaudalniere. Die zweite hat verschiedene Ausdehnung der Länge nach. Es bilden die drei Abschnitte entweder ein zusammenhängendes Ganzes, oder sind verschiedentlich voneinander getrennt. Vielfach fehlt die Kaudalniere. Die Kopfniere kann auch fehlen, so bei sämtlichen Lophobranchiern, dann bei Muraena, dem Mastacombalus und Centronotus, indessen sie bei den Sklerodermi, Gymnodonten und Pterois die Gesamtniere vertreten soll.

Um aber die Frage beantworten zu können, welche Umstände das Erhaltenbleiben der sogenannten Vorniere bei den Knochenfischen erforderten und welche wieder ihre Rückbildung bedingten, dazu bedarf es in erster Linie der Feststellung der Verhältnisse des gesamten Nierenapparates bei verschiedenen Formen in genauer Weise.

Dabei ist die Berücksichtigung der Ontogenese von Bedeutung, wie denn auch der Vergleich der ontogenetischen Zustände mit den der nächsten Verwandten, nämlich der Ganoiden. Hierfür bietet die vorhandene Literatur reichlichen Stoff.

Was zuvörderst die ontogenetischen Zustände bei den Ganoiden betrifft, so sind auch bezüglich der Nierenentfaltung die direkten Anschlüsse an die Selachier selbst bei den Knorpelganoiden nicht mehr erhalten, wie denn dies die ganze Organisation dieser erfordert, um so mehr sind ihre diesbezüglichen Verhältnisse geeignet, Licht auf den Werdegang der Teleostierniere zu werfen.

Aus den klaren Beschreibungen Jüngersens (12) wissen wir, daß die „Vor- oder Kopfniere“ von Acipenser aus dem vorderen Ende des sich am After öffnenden jederseitigen Nierenganges und aus einem großen Glomus besteht. Das vordere Ende des Nierenganges beschreibt in den 5—6 ersten postpericardialen Körpersegmenten Windungen, biegt dann am vordersten Ende dieses Raumes um und endet mit einem gleichfalls gewundenen absteigenden Schenkel. Dieser „mediale Schenkel ist nun jederseits mit 6 flimmernden Peritonealtrichtern ausgestattet, von denen 5 in offene Verbindung mit einer Art mächtig entwickelter Bowmanscher Kapsel treten, die sich unter der Aorta zwischen den beider-

seitigen Vornieren entlang zieht, während das vorderste Paar von Trichtern vor der Kapsel in die offene Bauchhöhle mündet". In die große Kapsel ist der große Glomus eingestülpt und dadurch, daß der Kapselraum durch Querwände in ebenso viele Kammern abgeteilt ist wieviele Trichter sich vorfinden, erweist sich dieses ganze große Nierenkörperchen als aus ebensovielen, also fünf Einzelnierenkörperchen gebildet. Die Aufwindung des Nierenganges an der „Vorniere" erweist sich dabei als etwas Sekundäres, da in früheren ontogenetischen Stadien das Rohr auch hier nach Salenskys (20) Befunde gerade war.

Schon vorgeschrittener sind die Verhältnisse der „Vorniere" bei Amia nach Jüngersen (13), da bei dieser der große Glomus sich in eine nicht mehr durch Scheidewände abgeteilte und somit einheitliche Kapsel öffnet, die nun den Namen Vornierenkammer führt. Der Einheitlichkeit dieses, aus mehreren Teilen entstandenen abgeschnürten Cölomraumes entspricht auch die Einzahl des Innentrichters, indessen ein Außentrichter, von dem Quergang dieses sich abzweigend, in den großen Cölomraum mündet.

Führt nun dieser Zustand von Amia zu den Teleostiern hinüber, so schließt er an Acipenser nicht an, zwischen beiden vermittelt vielmehr Lepidosteus. Nach Beard (2) gehen von dem Vornierenwulst die vorderen Abschnitte vor der Entfaltung der „Vorniere" schon zugrunde, doch mag so etwas in geringerem Grade schon bei Acipenser erreicht worden sein, da nach Felix (6, p. 140) die Vorniere im Maximalfalle auch bei Lepidosteus aus 5 Segmenten besteht. Es sind dann ebenso viele Vornierenkammern vorhanden, wobei aber schon die zwei oder drei hintersten miteinander verschmelzen. Da nun gleich wie bei Acipenser der in den großen Cölomraum einmündende Trichter auch bei Lepidosteus von dem Querkanälchen des ersten inneren Trichters abgeht, so ist wohl die Annahme gestattet, daß es die hinteren 4—5 äußeren und inneren Trichter sind bei Amia, welche sich rückbilden. Nach Angabe aller Autoren rückbildet sich die „Vorniere" bei den erwachsenen bez. geschlechtsreifen Ganoiden.

Was nun den auf die „Vorniere" folgenden, als „Urniere" bezeichneten Abschnitt des Nierenorganes betrifft, so tritt dieser bei Acipenser nach Jüngersen schon am 6. Tage auf und erstreckt sich dann auf das 3.—4. Segment hinter der „Vorniere", indessen bei Amia diese Segmente bis zum 16. davon freibleiben und nur dieses und das nächstfolgende Segment Querkanälchen aufweisen.

Bei dem Stör finden sich dann nach Jüngersen in einem gewissen Stadium des jungen Tieres mit Ausnahme der bezeichneten Segmente, in allen anderen Segmenten streng segmental angeordnete, den Myocommata entsprechende Harnkanälchen vor. „Nach hinten zu werden diese Urnierenkanälchen immer weniger und weniger entwickelt und gehen allmählich in einfache Anlagen über, bis auch diese in der Region hinter den Bauchflossen verschwinden, so daß durch die letzten Segmente nur der bloße Nierengang existiert.“ Die vordersten Harnkanälchen besitzen alle je ein Malpighisches Körperchen, jedoch noch keinen freien Trichter in das Cölom. Dagegen haben die nachfolgenden gleichfalls mit Nierenkörperchen versehenen geschlängelten Harnkanälchen schon die Peritonealtrichteranlage vom Malpighischen Körperchen aus, die bei den weiter hinten gelegenen noch weniger entfaltet ist, wie denn überhaupt die hintersten Harnkanälchen weniger entfaltet sind. Später, am 9. Tage, tritt die cölomale Kommunikation überall auf. Solche finden sich auch bei Amia nach diesem Autor, doch gibt es dann ein Stadium, in welchem ziemlich regelmäßig „größere und mehr entwickelte Urnierenkanälchen mit kleineren und weniger entwickelten abwechseln“, und zwar meistens so, „daß ein kleineres der einen Seite einem größeren der anderen gegenüber liegt“. Gleiches findet sich nach Balfour (15) und Parker (16) auch bei Lepidosteus. Zu dieser Zeit besteht noch die „Vorniere“. Jetzt besteht jedes aufgewundene Harnkanälchen aus einem aufsteigenden Schenkel, an dessen Ende das Malpighische Körperchen und der Peritonealtrichter sich befinden, und einem absteigenden, in den Nierengang mündenden Schenkel, wobei das die beiden Schenkel verbindende Stück Schlängelungen aufweist. Des weiteren wachsen diese Urnierenkanälchen stark in die Länge, wodurch ein förmlicher Knäuel entsteht und die segmentweise Anordnung einer einheitlichen Drüsenmasse weicht, wobei sämtliche Außentrichter sich rückbilden. Nur nebenbei möchte ich bemerken, daß bezüglich der Entfaltung des Nierenorganes nach Lebedinsky (15) auch der Crossopterygier Calamoichthys ähnliche Zustände aufzuweisen scheint.

Wenden wir uns von diesem kurzen historischen Ueberblick an die Zustände der Knochenfische, so sind bezüglich der Ontogenese in erster Reihe Felix' (5, 6) Befunde zu berücksichtigen. Es entsteht das große Malpighische Körperchen der „Vorniere“ aus 5 segmentalen Anlagen, welche zur „primären Vornierenfalte“ sich zuvor vereinigt haben und es besteht dann die funktionierende

Embryonalniere gute Zeit hindurch aus dem großen MALPIGHIschen Körperchen und dem Nierengange. Es zeigt sich somit, wie ich bemerken möchte, an der „Vorniere“ eine im Verhältnis zu den Ganoiden cänogenetische Entfaltung, wobei aber der in das Cölom mündende Außentrichter nicht einmal zur Anlage gelangt. Auch ist das Kopfende des Nierenganges noch nicht geschlängelt. Die Fünfwärtigkeit der einheitlichen „Vornierenkammer“ ist nur noch daran zu erkennen, daß der große aber einheitliche Glomus durch 4 Aortenzweige versehen wird, die sich erst später zu einem Gefäßast vereinigen. Während der Weiterentwickelung an der „Vorniere“ bildet wie bei den Ganoiden das vordere Ende des Nierenganges einen auf- und einen absteigenden Schenkel, wobei sich dann beide in viele Schlingen legen. Umgeben wird die ganze „Vorniere“ von einem „pseudolymphaoiden“ Gewebe, das FELIX von einer Wucherung der Wände des Venenplexus herleitet. Das Ganze wird dann von einer dünnen Kapsel umgeben. Vom 185. bis 192. Tage nach der Befruchtung, nachdem die bleibende Niere in völlige Funktion getreten, beginnt die „Vorniere“ sich zurückzubilden, die als Embryonalniere allein mit dem Nierengange bestanden hatte.

Die Entfaltung der bleibenden Nieren, die der Harnkanälchen, von denen schon M. FÜRBRINGER (8) die anfangs metamere, später aber dysmetamer werdende Anlage beobachtet hatte, beginnt am 70. Tage der Ontogenese und ist am 150. beendet. Die Harnkanälchen werden in drei einander zeitlich folgenden Etappen angelegt und sind danach Harnkanälchen 1., 2. und 3. Ordnung. Die Harnkanälchen 1. Ordnung entstehen als solide kleine Zellhaufen von unbestimmter Herkunft, wobei eine Apposition bei ihrem Wachstum von der Umgegend her ausgeschlossen ist. Sie treten später mit dem Nierengang in Verbindung und erhalten dann ihre Lichtung. Die primären Harnkanälchen entfalten sich nie im vorderen Drittel des Nierenganges, sie treten zuerst im mittleren Drittel desselben auf und greift dann ihre Entwickelung kaudalwärts auf das ganze hintere Drittel über. Eine segmentale Anordnung dieser Harnkanälchen findet sich zwar im mittleren Drittel, nicht aber weiter kaudalwärts.

Die Harnkanälchen 2. Ordnung treten im „kranialen Abschnitt“ des Nierenganges etwa am 150. Tage erst auf und zwar zwischen den Kanälchen 1. Ordnung in ganz gleicher Weise wie diese. Während aber die letzteren nur an der dorsalen Seite des Nierenganges entstehen, können erstere rings um den Gang liegen

und somit auch ventralwärts. Es besetzen die Kanälchen 2. Ordnung eine größere Strecke am Nierengange, da sie kranialwärts endlich bis fast an die Vorniere reichen.

Die Harnkanälchen 3. Ordnung treten erst auf, nachdem „im vorderen Abschnitt Kanälchen 1. und 2. Ordnung vollständig ausgebildet sind. Sie unterscheiden sich dann von den beiden letzten außer der Zeit ihres Auftretens noch dadurch, daß sie nicht nur an der Peripherie des Nierenganges, „sondern auch an der Peripherie der Kanälchen 1. und 2. Ordnung entstehen können". Keines der 3 Kanälchen ist von einem der beiden anderen ableitbar, doch münden die Kanälchen 3. Ordnung außer in den Nierengang auch in Kanälchen 1. und 2. Ordnung. „Jedes Kanälchen 3. Ordnung erhält einen Glomerulus."

In der bleibenden Niere verschlingen sich alle diese Kanälchen zu einer massigen Drüse miteinander, wodurch auch die Grenze der beiderseitigen Nierenhälften unkenntlich wird, dort verläuft nur die „Stammvene". Das „pseudolymphoide Gewebe", bestehend aus „Rundzellenmassen", füllt mit dem Venenplexus die Zwischenräume aus. Die bleibende Niere verlängert sich postanal zur Kaudalniere, welche durch einen rechtsseitigen „Urnierenureter" mit der übrigen Niere bez. dem Nierengange in Verbindung sich erhält. Dieser „Urnierenureter" entsteht auf die Weise, daß der Nierengang einen kaudalwärtigen Blindsack aus sich ausstülpt, der mit seinem Kanälchen der Kaudalniere anschmilzt.

So die funktionierende Niere, die aber auch funktionslose Bestandteile enthält. Diese treten noch vor den Harnkanälchen 1. Ordnung auf und sind „in der Mitte des Verlaufes des primären Harnleiters (so nennt Felix den Nierengang) solide Verdickungen seiner Wand", streng segmental und dorsal angeordnet. Diese Anlagen schnüren sich später vom Nierengang ab und liegen dann dorsal von diesem. Es liegen diese Kanälchen immer lateral, die Harnkanälchen medial.

Da diese fraglichen „Kanälchenanlagen" nach dem Embryonalleben noch an Masse zunehmen und sogar miteinander vielfach verschmelzen und so Pakete bilden, ist ihre rudimentäre Bedeutung klar und Felix ist neuerdings darum geneigt, mit Schwaen und Brachet in ihnen ähnliche Gebilde zu sehen, wie es die Suprarenalkörper der Selachier sind.

Es rückbildet sich zum Schlusse die „Vorniere" bei dem wachsenden Tier, ohne aber dabei zu verstreichen.

A. Die Zustände bei Salmo.

Nach diesem Ueberblick über das momentane Wissen von der Teleostierniere möchte ich zur Mitteilung meiner eigenen Beobachtungen übergehen, doch glaube ich zuvor bezüglich der Auffassung des Nierenganges mit Felix mich auseinandersetzen zu sollen.

Dieser Gang, der zuerst die sogenannte Vorniere oder, wie ich von nun an sie nennen möchte, den ersten Nierenabschnitt mit der renalen Mündung verbindet, nennt Felix den primären Harnleiter. Die Bezeichnungen Vornierengang und Urnierengang will Felix nicht verwenden und wohl mit Recht, denn dieser Gang der Knochenfische ist ja beides. Darum gebraucht er die Bezeichnung primärer Urnierengang im Gegensatz zum Ureter der Amnioten. Die Bezeichnung rührt von Semper (25) her, doch hat dieser unter dieser Bezeichnung, die er ja mit Bezug auf die Selachier zuerst gebraucht, wohl etwas anderes verstanden. Ich will hier die Geschichte der Nieren-Geschlechtsgänge der Selachier ins Gedächtnis wachrufen. Jener Gang (s. C. Rabls [18] Taf. XVIII), in welchen in einem gewissen Stadium der Nierenentfaltung die segmentalen Querkanälchen münden und welcher Gang kopfwärts im sogenannten Vornierennephrostom endigt, analwärts aber getrennt von dem der anderen Seite sich nach außen öffnet, führt den Namen primärer Harnleiter. Allein wie verhält sich dieser Harnleiter zu jenem der Teleostier? Von diesem primären Harnleiter spaltet sich bei den Selachiern ein lateraler Gang ab, der mit dem Vornierennephrostom, der späteren Tube, zeitlebens in Verbindung bleibt und zum Ovidukt wird. Es ist dies der Müllersche Gang. Nach diesem Vorgang bleibt somit ein Harnleiter zurück, der nicht mehr der primäre ist und außerdem beim männlichen Tiere auch als Samengang dient. An diesem, als sekundärer Urnierengang bezeichnetem Rohr (die sog. Vorniere ist ja nun verschwunden) gelangt dann bei höheren Formen der Prozeß zu weiterem Fortgang, indem der Samengang sich von ihm trennt. Da ich auf diese Frage speziell bei den Teleostiern zum Schlusse noch zu sprechen komme, möchte ich hier nur kurz erwähnen, daß wir allen Grund zu der Annahme haben, daß der Müllersche Gang und der Samengang bei den Teleostiern sich vom primären Urnierengang abgetrennt haben und zwar schon bei ihren Vorgängern. Hat doch schon Semon (22) für Acipenser und Lepidosteus den Nachweis erbracht, daß Hoden und Niere den Zusammenhang zeigen und hat dann später Jüngersen (14) für Amia nachgewiesen, daß

hier ein weiterer Schritt bezüglich der Emanzipierung des Hodens von der Niere erfolgte, indem das Hodennetz die Niere nicht mehr durchsetzt und das extratestikuläre Hodennetz nicht mehr mit dem Nierengang in Verbindung bleibt. Einen weiteren Schritt zeigt dann der Crossopterygier Polypterus, bei dem das extratestikuläre Hodennetz nicht mehr mit dem Nierengang, sondern bloß mit dessen Endstück noch zusammenhängt, welcher Zustand, wie Jüngersen darauf hinweist, „im großen und ganzen mit dem bei Teleostiern vollkommen übereinstimmt". Trotz unserer mangelhaften diesbezüglichen Kenntnisse bei den Teleostiern steht heute der Annahme durchaus nichts im Wege — ein rudimentäres Mesorchium wird ja in vorliegender Arbeit für Tinca festgestellt — daß die beiden Geschlechtsgänge sich vom primären Harnleiter abgetrennt haben und daß der Teleostierharnleiter etwas Sekundäres ist. Es ist ein sekundärer Harnleiter oder Nierengang, doch freilich nicht im Sinne der Selachier. Am besten würde der Name tertiärer Harnleiter passen, aber auf keinen Fall kann die Bezeichnung primär dem Namen vorgesetzt werden. Im obigen Sinne nenne ich ihn den sekundären Harnleiter oder der Kürze wegen allein Harnleiter.

Meine Untersuchungen, die ich bezüglich von Salmo als eine Ergänzung der Felixschen Arbeit betrachten möchte, erstrecken sich nicht auf Serien von Embryonen, sondern beginnen mit einem Embryo, bei dem die sogenannte Vorniere völlig ausgebildet und am Nierengang die Weiterentfaltung eingesetzt hat. Letzterer ist bereits in der sogenannten Vorniere aufgerollt.

An einem sagittalen Längsschnitte durch einen Embryo von 6 mm Länge, welcher das große Nierenkörperchen etwas lateralwärts traf (Textfig. 1 *NK*) und somit auch die rechte Kardinalvene (*vc.d*), aber nicht den Nierengang seiner Länge nach, sondern bloß das Zwischenstück zwischen dessen auf- und absteigendem Schenkel (*sug*), erkennt man kaudalwärts vom großen Nierenkörperchen 3 andere, viel kleinere Nierenkörperchen (*r.nk*, *r.nk'*, *r.nk''*), die sich angelegt und bis zu einem gewissen Grade entfaltet haben, nun aber sich rückzubilden beginnen.

Querschnitte zeigen noch ihren Zusammenhang mit dem Nierengang (Fig. 22 *sug*, *sug'*, *sug''*). Die Stelle, welche mit dem Nierengang zusammenhängt, ist stark eingeschnürt und ein Lumen findet sich nur noch im Malpighischen Körperchen vor. Sie bestehen aus dicht aneinander liegenden Zellen mit stark durch

Alaunkarmin gefärbten Zellkernen. Sie hängen an den Windungen des Nierenganges. Auf dem Längsschnitt (Textfig. 1) erkennt man deutlich zwischen dem 1. und 2. Querkanälchen eine Querverbindung; der 3. Querkanal ist länger, gewunden und zeigt

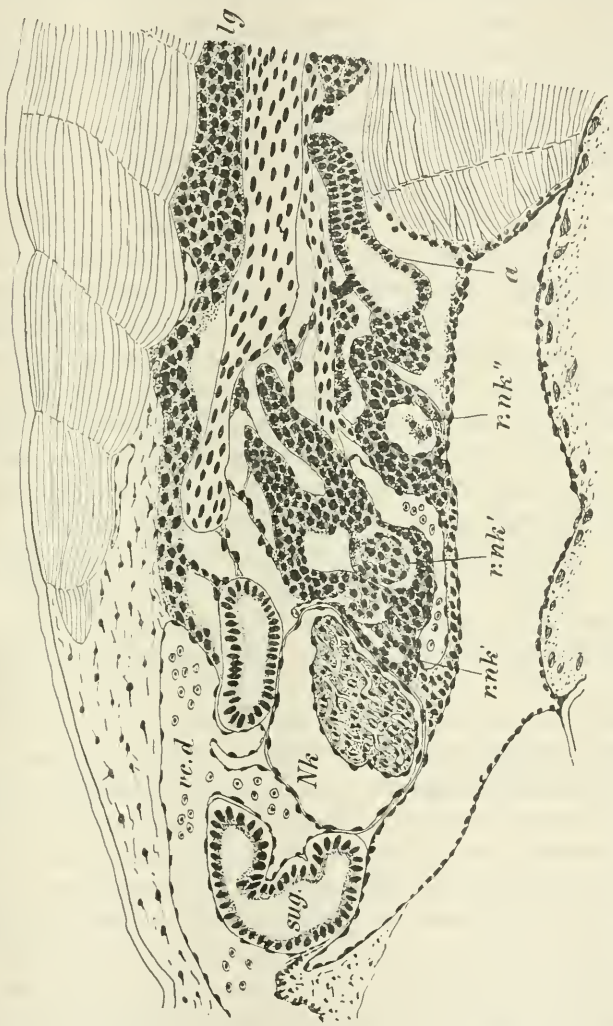


Fig. 1. Salmo irideus. Alter Embryo. Sagittaler Längsschnitt durch den ersten Nierenabschnitt, 3 hintereinander gelegene rudimentäre Segmentalorgane (*r.nk—r.nk''*) zeigend.

noch an einer Stelle eine Lichtung (*a*), doch wie die Schnittserie belehrt, sonst nirgends. Es hängt dieser Querkanal schon an der Stelle mit dem Nierengange zusammen, wo dieser bereits gestreckt ist und somit im Bereiche des 5.—6. Myomers, wobei das Nierenkörperchen im Bereiche des 4. Myomers liegt.

Es haben diese 3 Paar Nierenkörperchen nicht immer, nicht bei jedem Embryo gleichen Alters dieselbe hintereinander gelegene Stellung in der gleichen Sagittalebene, sondern wie es der Querschnitt zeigt (Fig. 22), können sie auch weiter lateralwärts liegen (*r.nk''*) und ihr Zusammenhang mit dem Nierengang kann dorsal oder ventral an diesem sein. Auch kann, was diesen Zusammenhang der beiden ersten Kanälchen betrifft, derselbe in gleicher Querebene oder weiter hinten sein. Eben darum läßt es sich schwer sagen, welchem Muskelsegment sie angehören und ist die Annahme wohl berechtigt, daß sie sich zur Zeit in sekundär vorgeschobener Lage befnden.

Auf demselben Schnitte (Textfig. 1 *lg*) war dorsalwärts ein Strang von ganz gleichem Gewebe wie jetzt die in der Rückbildung begriffenen Harnkanälchen. Auf dem Querschnitte eines nur wenig älteren Embryos (Fig. 22) war dieser Strang in gleicher Lage nicht da, indessen waren jederseits ein median gelegener Strang oberhalb des großen Nierenkörperchens vorhanden, von ganz demselben Gewebe. Aber auch sonst fanden sich ähnliche inselförmige Zellgruppen gleicher Art vor, die auch nur auf degenerierte Teile der Querkanälchen sich beziehen konnten, denn daß diese sich später zum „pseudolymphoiden" Gewebe umwandelnden Zellstränge sich von den jetzt schon gut entfalteten Teilen des intrarenalen Venennetzes abgespalten hätten, wie dies Felix beobachtet haben will, habe ich nie gesehen. Es finden sich außerdem Bindegewebsnetze in der Kopfniere vor und das Ganze wird jetzt schon durch die von Felix richtig beobachtete Nierenkapselhülle umgeben. Diese besteht aus einer dünnen Membran einer einschichtig platten Zelllage. Ueberall beginnen aber jetzt schon jene Zellstränge an ihrer Peripherie lockerer zu werden, so, daß stellenweise wenigstens kleinere Zellgruppen sich abspalten.

Ich habe nach Quer- sowie horizontalen Längsschnitten die Form der Kopfniere zusammengestellt und auf Fig. 1 gezeichnet. In der Kopfniere (*I*) ist alles, was nicht funktionierend ist, grau, das Funktionierende gelb eingetragen. In der Mitte berühren sich bekanntlich die beiderseitigen großen Nierenkörperchen (*NK*), dann geht von jedem dieser der mediane Schenkel des Nierenganges ab, der dann, zwei Schlingen beschreibend, mit der dritten in den absteigenden Schenkel des Nierenganges übergeht. Dieser beschreibt jetzt noch keine weiteren Schlingen, höchstens Biegungen, zieht medianwärts und verläßt dann die Kopfniere, um in der bekannten Weise nach kaudalwärts zu ziehen. Lateralwärts von diesem Teil des Nieren-

ganges in der Kopfniere habe ich die rudimentären Querkanälchen mit ihren Nierenkörperchen eingezeichnet, und zwar ohne Zusammenhang mit dem Nierengang, welcher sich bei nur etwas jüngeren Embryonen noch erhält. Ich habe jederseits 4 solche Querkanälchen eingetragen, und zwar hinten die 3 beschriebenen, weiter vorn noch je ein anderes. Dieses habe ich nur an einem meiner 4 Querschnittserien als solches erkennen können, sonst lag an seiner Stelle nur ein Zellhaufen von „pseudolymphoidem" Gewebe. Dies war um so überraschender, als ich dieses rudimentär gewordene Nierenkörperchen in einem Falle bei einem schon ausgeschlüpften, dottersacklosen Fischchen erkennen konnte (Fig. 30 *or.nk*). Es scheinen also bezüglich dieses ersten rudimentären Nierenkörperchens variante Zustände in der Zeit zu bestehen, was wohl aus dem Verhalten rudimentärer Organe seine Erklärung finden dürfte.

Somit hat die ganze Kopfniere eine etwa hammerförmige Gestalt, wobei ihr hinterer Abschnitt, allmählich sich verschmälernd, an dem gerade gewordenen Nierengange sich verliert. Medianwärts im breiten Abschnitte (Fig. 1) liegt, etwa im hinteren Teil der kopfwärtigen Hälfte, das große Nierenkörperchen, und dann folgen lateralwärts die Windungen des Nierenganges, die jedoch nicht ganz bis zur lateralen Peripherie reichen (Fig. 22). Zwischen ihnen knäueln sich die 4 rudimentären Querkanäle und liegen ihre gleichen Nierenkörperchen. Alles andere wird eingenommen durch das Venennetz und abgeschnürten Zellenkomplexen von „pseudolymphoiden" Strängen.

Wie meine Vorgänger, so habe auch ich nie auch nur eine Andeutung von Anlagen äußerer, in das Cölom mündender Trichter gesehen, weder an den kleinen Nierenkörperchen noch an dem großen Nierenkörperchen. Es zieht die Cölomwand kontinuierlich an der ventralen Seite der Kopfniere hinweg bis zum medianen Mesenterium (Fig. 22); über ihr liegt die Nierenkapselwand, dann folgt die Venenwand oder rudimentäre Nierenteile.

Im Stadium wie das besprochene, sind bereits Querkanälchen, wie wir gleich sehen werden, entlang des Nierenganges angelegt, ja sogar die Nierenkörperchen sind in der Bildung begriffen, doch ist bis auf ein Paar die Bildung noch nicht abgeschlossen. Dieses Paar von fertigen Querkanälen und Nierenkörperchen wurde bisher auffallenderweise übersehen, was um so überraschender ist, als diese Nierenkörperchen an Größe alle späteren übertreffen, mit Ausnahme der beiden großen in der Kopfniere.

Sie liegen zwischen dem 12. und 13. postpericardialen Myomer. Auf einem horizontalen Längsschnitte habe ich sie abgebildet (Textfig. 2). Man sieht hier, daß das linksseitige Nierenkörperchen (*nk*) dem 12. postpericardialen Muskelsegment (*s.12*) entspricht, indessen das rechtsseitige (*nk'*) weiter nach hinten verschoben ist und zwischen diesem Myomer und dem 13. (*s.13*) gelegen ist. Auch erhält das rechtsseitige Körperchen seinen Venenast aus einem weiter hinten gelegenen Teil der betreffenden Vene, als das linksseitige. Die Mündung des Querkanälchens in den Nierengang, schon Windungen zeigend, befindet sich auf der rechten

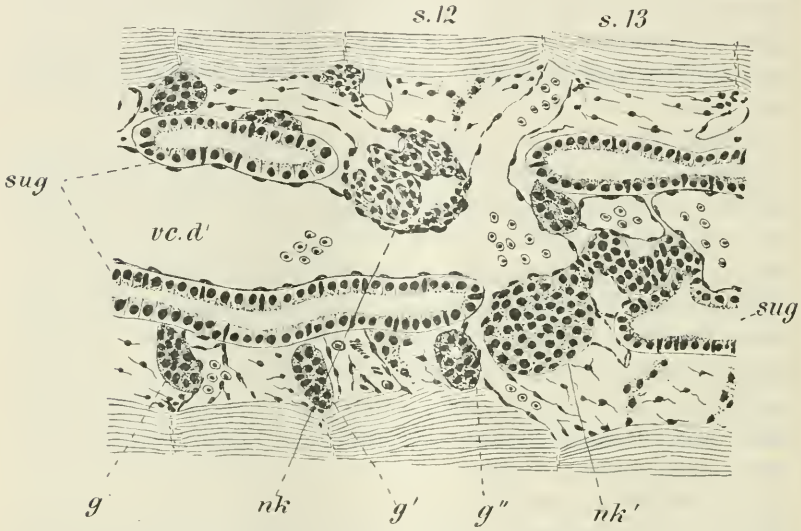


Fig. 2. Salmo irideus, alter Embryo. Stück eines horizontalen Längsschnittes durch das vordere Ende des dritten Nierenabschnittes, das hier sich findende große Nierenkörperchenpaar (*nk, nk'*) zeigend.

Seite gleichfalls weiter hinten, im 13. Myomer; die des linksseitigen befindet sich, wie die Schnittserie zeigt, zwischen dem 12. und 13. Myomer. Es hat somit hier eine einseitige Verschiebung stattgefunden, ob nach vorn oder hinten, muß ich unbeantwortet lassen. Vielleicht gehören aber beide Querkanälchen dem 13. Segment an, wenigstens nach den Mündungsverhältnissen.

Es sind die Nierenkörperchen fast völlig fertig und die Kanälchen hohl (rechts ist das Kanälchen durch den Schnitt bloß hoch dorsalwärts getroffen). Eine Anlage eines Außentrichters ist nicht vorhanden.

Fassen wir nun zusammen, was über die embryonale Niere hier und überhaupt bisher ermittelt ward, so ergibt sich folgendes: Es besteht die jetzt funktionierende Niere erstens aus der sog. Kopf- oder Vorniere, die ich von nun an den ersten Nierenabschnitt (Fig. 1 *I*) nenne, und aus dem geraden Teil des Nierenganges. Dieser wird wieder dadurch, daß an ihm in der Höhe des 12. und 13. Myomers sich ein fertiges größeres Nierenkörperchen mit schon sich etwas schlängelndem Querkanälchen entfaltet hat, in zwei Abschnitte geteilt. Den kopfwärtigen Abschnitt nenne ich den zweiten (*II*), den kaudalen den dritten (*III*) Nierenabschnitt. Es liegt der erste Nierenabschnitt (Fig. 29) im 8.—10. oder im 1.—3. postpericardialen Myomerenbezirk, das große Nierenkörperchen liegt in den beiden letzten dieser 3 Segmente [1]), ebenso wie bei eben ausgeschlüpften Tierchen, von welchen der Längsschnitt auf Fig. 29 herrührt.

Jetzt schon und noch mehr in den folgenden Stadien entfalten sich die Querkanälchen sowohl in dem zweiten, also in dem vom 5.—12. postcardialen Myomer gelegenen Nierenabschnitt, als auch in dem dritten Abschnitt in raschem Lauf. Sie sind dabei segmental oder besser intermyosegmental angeordnet, ähnlich den Muskelästen der Vena cardinalis dextra (Fig. 25).

Ein Querschnitt durch den zweiten Nierenabschnitt (Fig. 23), und zwar durch dessen hinterstem Teil, zeigt ein Querkanälchen (*nk*), das durch eine dünne, kompakte Brücke medialwärts mit dem rechten Nierengang (*sug*) zusammenhängt; es zieht dorsalwärts, und indem es medianst die sagittale Mittelebene überschreitet, stößt es dorsalst fast an die Aorta (*ao*). Anfangs ist dies Kanälchen solid und sehr kurz, verbreitet sich aber plötzlich und weist hier eine Höhlung auf, in der lose Zellen stark in der Wucherung begriffen sind. Hier legt sich mit diesem verdickten Ende die Kapsel des Malpighischen Körperchens an, ohne daß sie sich weiter entfalten würde. Auf diesem Stadium beharren die Querkanälchen einige Zeit, bis sie sich dann rückzubilden beginnen. Es sind diese Kanälchen somit median gelegene.

Außer dem Nierengang und dieser Querkanälchenanlage finden sich um die Niere herum nur noch die größeren Venenstämme und ein lockeres Bindegewebe, ist aber nichts von „pseudolymphoidem“ Gewebe vorhanden.

---

1) Felix gibt für den 37.—44. Tag das 3.—5. (welches?) Segment an.

In dem dritten Abschnitt der Niere sind die Anlagen der Querkanälchen gleichfalls intermyosegmental angeordnet (Fig. 25 und Textfig. 2), doch in ungleicher Entfaltung, indem zwischen schon in der Entwickelung weit vorgeschrittenen (*nk*) noch weniger entfaltete (*k*, *g*) lagern, doch alle intermyomer. Diese Kanälchen der beiden Seiten legen sich in jedem Segment fest aneinander (Fig. 24, 25), soweit sie eben in der Entwickelung genügend weit vorgeschritten sind, und weisen dann auch ein bereits etwas gewundenes Kanälchen auf, das jedoch zurzeit noch keine Höhlung besitzt. Eine solche zeigt sich aber an seinem oberen verbreiterten Ende, das gleich wie an dem zweiten Nierenabschnitt, jederseits fest an die Aorta sich anlegt (Fig. 25 *nk*, *nk'*). Es ist dies die Anlage des Malpighischen Körperchens.

Die untere Wand der flachen Schale, welche Form diese Anlage hat, ist noch dickwandig; die obere Wand hellzelliger und einschichtig, legt sich der unteren fest an. In die Schale stülpt sich ein Gefäßsack ein, der mit je einem Aste der Aorta (*ao*) und mit einem Venenaste (Fig. 24 links, eigentlich rechts) zusammenhängt. Die soliden Kanälchenanlagen hängen alle mit dem Nierengang zusammen und machen zumeist eine Biegung von unten nach innen und dann nach oben (Fig. 24 rechts).

Auf dem abgebildeten Schnitte war der Zusammenhang mit dem linken Nierengang (*sug*) nicht klar, das Kanälchen schmiegte sich vielmehr fest an den Nierengang, doch wiesen zwei vorhergehende Schnitte das richtige Verhalten deutlich auf. Man sah da (Fig. 26 *D*) das untere Ende der Querkanälchenanlage etwas lateral mit dem Nierengang verschmolzen und oberhalb dieser Stelle auch in demselben eine kleine Höhlung. Ueberall konnte ich mich von diesem Zusammenhange vergewissern.

Es sind somit auch die beschriebenen, in der Entwickelung viel weiter vorgeschrittenen Kanälchenanlagen des dritten Nierenabschnittes gleich denen des zweiten Abschnittes dorsal gelegene Mediankanälchen. Außer diesen Kanälchenanlagen sind im dritten Nierenabschnitt auch noch andere jetzt vorhanden. Während die beiden beschriebenen mediodorsalen Kanälchenanlagen alle dorsal von der rechten Kardinalvene gelegen sind, sind die zu beschreibenden Anlagen im dritten Abschnitte zwar gleichfalls mediane, doch ventrale. Soviel ich erkennen konnte, sind diese Anlagen auch segmental. Jedesmal mit dem Nierengange verschmolzen, ziehen sie, zwischen Venenwand und der dorsalen Cölomwand gelegen (Fig. 24 *lg*), medianwärts bis

zur sagittalen Medianebene der Niere. Sie sind durchaus kompakt auch an der Stelle ihres Zusammenhanges mit dem Nierengang (Fig. 26 *D.lg*) und lassen keine Zellgrenzen erkennen, sondern sie machen jetzt schon den Eindruck der Rückbildung. Sie gelangen, wie wir noch später sehen werden, nie zur Entfaltung, sondern zerfallen in „pseudolymphoides" Gewebe. Ein solches Gewebe ist sonst in der Nierenanlage jetzt noch nirgends vorhanden, sondern ein lockeres Bindegewebe umgibt allseitig die Niere (Fig. 23, 24), soweit nicht die weiten Venen es verdrängen. Auch eine Nierenkapsel, die sich doch am ersten Nierenabschnitt schon gebildet hat, ist noch nicht vorhanden [1]).

Hier möchte ich gleich auf einen Punkt zu sprechen kommen, der vielleicht noch zu manchem Widerspruch Anlaß geben wird. Bekanntlich haben bisher, soviel mir bekannt, mit nur wenig Ausnahmen alle Autoren die Entstehung der Querkanälchen nicht aus den Wänden der Nierengänge, sondern aus einem Blastem unbestimmter Herkunft behauptet, und zwar nicht nur bei den Teleostiern, sondern auch bei den Ganoiden. Sie sollen sich dann nachträglich mit dem Nierengange vereinigen. Mir ist ein solches Blastem unbekannt, oder es handelt sich um angehendes „pseudolymphoides" Gewebe sich rückbildender Teile.

Ich habe drei verschiedene Stadien abgebildet aus dem dritten Abschnitt der Niere, Querschnitte durch den Nierengang von alten Embryonen. Ich sehe vielfach an der dorsalen oder ventralen Seite des Nierenganges, dessen Wand sonst einschichtig ist, eine beginnende Zellwucherung (Fig. 26 A). Es gibt da Teilungsfiguren mancher Kerne und dann übereinander gelegen Zellkerne, die in dieser Lage wie Tochterkerne aussehen. Dann gibt es Stadien, in denen diese Wucherung ein Vorwölben an der Kanalwand verursacht (B), und endlich wird diese Vorwölbung zu einem fingerförmigen Fortsatz (C). Es sind diese Bilder so deutlich, daß ich weiter nichts hinzufügen möchte. An den Stellen, wo die Querkanälchen mit dem Nierenkanal verbunden sind, sieht man Aehnliches, nämlich sich teilende Zellkerne, doch könnte man dies auch

---

1) In dem Bindegewebe lateralwärts von der Niere sieht man fast auf jedem Schnitte jene schon vielfach auch von Felix gesehenen großen Zellen (Fig. 24 *p*), die öfter bis in die Skelettanlage (Fig. 22 *p*) verfolgbar sind, und einmal konnte beinahe ihre Einwanderung in die Genitalfalte (Fig. 24 *gf*) festgestellt werden. Sie scheinen vom Ektoderm aus denselben Weg zu wandern, den wohl auch einstens die Skeletoblasten wanderten!

anders deuten. Durchschnittene Querkanälchen, die zwar von dem Nierengang getrennt sind, sieht man häufig, und warum sollte dann dieses Stadium (D) nicht eben ein Anwachsen vom Nierengange aus bedeuten? Man könnte aber manche Figuren Felix', so Fig. 19 und 20, dann manches in Fig. 22, 24 und 28 (5) und die Fig. 137 (6) auch als Auswachsen oder Sprossen vom Nierengange aus auffassen. Uebrigens gibt ja Felix für die sogenannten „fraglichen Kanälchen" das Entstehen von der Wand des Nierenganges an. Daß aber auch manchmal auf Querschnitten Bilder sich zeigen, die aussehen, wie wenn die junge Anlage dem Nierengange sich bloß angelagert hätte, ohne mit ihm verwachsen zu sein, und wie dies Felix (5, Fig. 21 und 29) auch richtig zeichnet, dies gebe ich gern zu, allein hier müssen die angrenzenden Schnitte sehr genau mitbetrachtet werden, wenigstens habe ich dann immer den Zusammenhang gefunden.

Jenes Stadium, in dem in der Nierenanlage viel, mehr oder weniger netzförmig angeordnetes, „pseudolymphoides" Gewebe sich findet und aus welchen „Gitterstäben" Felix das Entstehen von Kanälchen erster Ordnung ableitet und dies seine Figg. 22 (5) und 140 (6) wiedergeben, bezieht sich bereits auf die Zeit „unmittelbar vor dem Ausschlüpfen". Früher besteht gleiches Gewebe in so reicher Fülle nicht (s. meine Figg. 22—25). Es ist somit jene Genese nur scheinbar, demgegenüber meine Fig. 26 schwerwiegender sein dürfte. Auf die Anordnung der Zellkerne in der Anlage möchte ich aber nicht jenes Gewicht legen, wie Felix, denn diese ist eine oft sehr variable, und man findet auch bei schon weit fortgeschrittenen Anlagen in der Nähe des Nierenganges jene reihenförmige Anordnung (Fig. 24 *v*), auf die Felix so hohes Gewicht legt.

Ich für meinen Teil kann nach dem Mitgeteilten nur daran festhalten, daß sämtliche Querkanälchen des gesamten Nierenorganes bei der Forelle aus Knospen der Nierengangwand angelegt werden.

Meine nun folgende Beschreibung bezieht sich auf junge Forellen, die kurz zuvor den Dottersack verbraucht und die bleibende Knochenfischform angenommen haben. Im allgemeinen handelt es sich hier um Tierchen von 2,2—2,8 cm Länge. Ich habe dann gleich wie bei dem alten Embryo, nach Quer- und Horizontallängsschnittserien, aber auch nach in Glyzerin aufgehellten Total-

präparaten den Holonephros in seinem derzeitigen Zustande zusammengestellt (Fig. 2). So wie früher, ist der nicht aktive Teil der Niere grau, der funktionierende Teil gelb gehalten. Vergleichen wir nun dieses Nierenorgan mit jenem der Embryonalniere (Fig. 1), so ergibt sich folgendes. Der erste Nierenabschnitt (*I*) hat an Umfang auch verhältnismäßig zugenommen, wobei der vordere breite Querteil in einen größeren hinteren Längsteil sich kontinuierlich fortsetzt. Während dann im Querteil die auch schon früher bestandenen Schlingen des Nierenganges liegen, hat sich dieser auch im hinteren Teil in zahlreiche, nun aber der Quere nach gestellte Schlingen gelegt. Die beiden Seitenteile des ersten Nierenabschnittes liegen medianwärts fest aneinander, und erst mit Beginn des zweiten Nierenabschnittes gehen die beiden Schenkel auseinander (*II*), wodurch die Grenze bezeichnet wird. Es hat somit der hintere lange Teil des ersten Nierenabschnittes auch an verhältnismäßiger Größe zugenommen, und indem dann der quere Teil, wie zuvor bei der embryonalen Niere, sowie der ganze erste Abschnitt, der in den 3 ersten postpericardialen Myomeren gelegen ist, erstreckt sich der hintere lange Teil des ersten Nierenabschnittes bei dem jungen Fischchen vom 3. bis zum 7. postpericardialen Segment. Von hier aus beginnt der zweite Nierenabschnitt. Aeußerlich ist er gekennzeichnet dadurch, daß die beiden seitlichen Nierenteile, die schmal und niedrig sind, weit auseinanderliegen (*II*), kaudalwärts aber sich aneinander schmiegend, einen etwa rhombenförmigen Raum zwischen sich fassend. Es erstreckt sich nun der zweite Nierenabschnitt auf 5 Segmente, vom 7. bis zum 13. Myomer. Mit der Aneinanderfügung der beiderseitigen Nierenteile beginnt zwar der dritte Abschnitt noch nicht, aber sofort darauf. Der dritte Abschnitt (*III*) ist mächtig, überall hoch, und die beiden Seitenteile liegen fest aneinander. Allmählich wird dieser Abschnitt bis zum 18. Myomer breiter, dann aber bis zu seinem Ende schmäler. Bis zum 25. Myomer sind die beiden seitlichen Nierenteile durch die seichte ventrale Längsrinne voneinander abgegrenzt, wobei sie aber ganz fest aneinander liegen; von dort an sind sie bis zum hinteren Ende völlig einheitlich. Das Ende der Niere liegt hinter der Mündung der Nierengänge und dem After, wodurch der von Felix als Kaudalniere bezeichnete Abschnitt zustande kommt.

Bevor nun auf die inneren Zustände der Niere des jungen Tierchens eingegangen werden sollte, möge zuvor das Venensystem, das bisher nicht ausführlicher behandelt ward, erörtert

werden. Es liegen die beiden Kardinalvenen in schönem Bogen auf der ventralen Seite des Nierenorganes hinter der Pericardhöhle. Die rechtsseitige (Fig. 3 *vc.d*) ist ungemein viel weiter als die linksseitige (*vc.s*). Im quergestellten vorderen Teil des ersten Nierenabschnittes liegen sie (Fig. 30 *vcd.vc.s*) lateralwärts, indessen im zweiten Nierenabschnitte die rechte Kardinalvene (Fig. 31 *vc.d*) fast die ganze rechte Niere ventralwärts verdeckt, nur einen schwachen Saum davon einwärts und auswärts frei lassend. Es gibt die rechte Kardinalvene im hintersten Teil des ersten Nierenabschnittes entweder 2—3 schmälere oder einen breiten Querast nach der anderen Nierenhälfte (Fig. 3) ab, und genauestens an dieser Stelle nimmt sie die Vena coeliaca (*v. cö*) auf. Dann gibt es weiter keine Queräste mehr bis in den zweiten Nierenabschnitt, wo dann der ganze von den beiden Nieren frei gelassene Mittelraum von Querästen der rechten Kardinalvene überspannt wird. Die Zahl ist verschieden bei den einzelnen Individuen und dürfte zwischen 3—5 sich ändern. Beständig ist aber, daß diese Quergefäße je weiter schwanzwärts um so weiter an Querumfang zunehmen. Gerade an der Stelle, wo der zweite Nierenabschnitt in den dritten übergeht, befindet sich dann ein breiter Querast, während darauf dann schwanzwärts immer dichter aneinander gelegene Queräste folgen, bis die rechte Kardinalvene ganz medianwärts rückt und von nun an zwischen den beiden Nieren ihre Lage hat. So zieht sie bis etwas hinter die Stelle, wo die beiden Nierenhälften einheitlich werden, biegt dann, wie wir es von Felix schon wissen, die Niere durchsetzend, dorsalwärts, und dann unter der Aorta gelegen (Fig. 37, 38 *vc.d*), verläuft sie dorsal von dem Nierenende in den Schwanz.

Die linke, viel schwächere Kardinalvene (Fig. 3 *vc.s*) behält eine gleiche oberflächliche Lage bis zum Beginn des dritten Nierenabschnittes, wird dann hier von Nierengewebe umwachsen, und indem sie noch zuletzt eine Verbindung mit der linken Vena azygos eingeht, hört sie an der Stelle, wo die rechte Kardinalvene die mediane Lage einnimmt, auf.

Die beiden Kardinalvenen stehen in keiner direkten Verbindung mit Malpighischen Körperchen, sondern sammeln (?) das Blut nur von dem Kanalsystem der Niere. Das Blut aus den Malpighischen Körperchen gelangt durch besondere Aestchen in andere Venen, nur die Muskeläste der dorsalen Rumpfmuskulatur ergießen sich, wie schon bekannt, segmental angeordnet in die Kardinalvenen (s. Textfig. 2 und Fig. 23, 24, 25).

Jene Venen, welche die Aeste aus allen MALPIGHIschen Körperchen aufnehmen, sind ein gleich weites Gefäßpaar, also eins auf jeder Seite (Fig. 3 *vz.d*; *vz.s*), von denen jedes lateralwärts von der Aorta und dem sympathischen Grenzstrang, aber beiden fest angelagert (Fig. 31—38 *vz, vz'*) aus dem Schwanze kommend, entlang der ganzen Wirbelsäule verläuft. Sie nehmen (Fig. 32, 38) Muskelvenen auf, aber auch Eingeweideäste (*vi*). Sowohl dies letztere Verhalten, als auch ihre topographische Lage erlaubt ihre Gleichstellung mit den sog. Lebervenen der Selachier, und wohl auch mit den Venae azygos der Amphibien und Reptilien. Welche Umformungen im Laufe der Phylogenese sich an ihnen einstellten, ist leicht erkenntlich, jedenfalls erklärt ihre innige Beziehung zu den Cardinales manches, so ihren kaudalen Schwund bei den Quadrupeden, doch soll hier dies nicht weiter erörtert werden. Gerechtfertigt ist die Bezeichnung Venae azygos für sie aber auch bei den Knochenfischen.

Während die Venae azygos überall, also auch von den großen Nierenkörperchen die Venenäste aufnehmen, steht die linksseitige mit dem interrenalen Venennetz der linken Niere in vielfacher Verbindung, wodurch auch eine innige Beziehung zu den beiden Cardinales hergestellt ist, und diese Beziehung der linken Vena azygos zum ganzen linken Nierenorgan erklärt die große Verminderung der linken Kardinalvene.

Gleich nach ihrem Aufstieg an die Seite der Körperaorta nimmt jede Vena azygos den Ast aus dem gleichseitigen großen Nierenkörperchen des ersten Nierenabschnittes auf (Fig. 29 *vz*), und dann in einem fort solche aus den einzelnen anderen Nierenkörperchen (Fig. 37—38). Da in einem gewissen Stadium der postembryonalen Niere die MALPIGHIschen Körperchen segmental lagern, sind die Venenäste auch so gestellt. Diese segmentweise Anordnung verwischt sich mit jener der Körperchen bei dem geschlechtsreifen Tiere, indem dann auch jeder Ast aus einer größeren Zahl von Nierenkörperchen Nebenäste sammelt.

Das Verhalten der linken Vena azygos zu den Kardinalvenen habe ich auf Fig. 3, selbstverständlich nur schematisch eintragen können, besonders da hier begreiflicherweise zahlreiche Varianten bestehen, und da außerdem bei Vollendung des renalen Venennetzes oben ein weitmaschiges Gefäßgeflecht in den Nieren besteht, wäre doch eine andere Wiedergabe ganz mißlich. Immerhin glaube ich, daß bei dem jungen Tiere die bildlich dargestellten Verhältnisse

der Wahrheit nahe kommen. Zuerst bestehen mit Sicherheit direkte Verbindungen zwischen Vena azygos (Fig. 32 *vz'*) und linker Kardinalvene (*vc.s*), dann zwischen ersterer und der rechten Kardinalvene (*v*). Im ersten Nierenabschnitt sind diese im kopfwärtigen Teil besonders mächtig, von da an erscheinen sie mehr als Querverbindungen; zu Beginn des dritten Nierenabschnittes vereinigen sich hinten öfter die beiden Venen, die linke Azygos und die gleichseitige Kardinalvene, wodurch letztere hier fehlt, doch kann sie sich noch eine Strecke erhalten.

Nun möge wieder auf die Bauverhältnisse des Nierenorganes eingegangen werden. Die beiden großen Nierenkörperchen liegen wie ehedem fest aneinander (Fig. 30 und Fig. 2 *NK*), und nur an ihrem hinteren Abschnitte trennt sie an einer Stelle die Arteria coeliaca (*a.cö*); nachdem diese unten angelangt und zuvor jederseits den Ast in den Glomus abgegeben hat, wendet sie sich, in der Nierenkapsel gelegen, nach rechts und gelangt erst an der rechten Kardinalvene (*vc.d*) an den Darm. Die inneren Flimmertrichter der großen Nierenkörperchen (*it*) münden am kaudalen Ende in denselben, gleich darauf in den Nierengang übergehend. An diesem haben sich die Verhältnisse insofern geändert, als der absteigende Schenkel sehr kurz ist, der Gang dann kopfwärts und darauf analwärts eine Schlinge bildet und mit einer dritten vorderen Schlinge in den absteigenden Schenkel (*s*) übergeht. Dieser ist bemerkenswert durch seine Weite. Er biegt dann am Ende des vorderen quergestellten Teiles des ersten Nierenabschnittes nach medianwärts, wo dann der Nierengang wieder enger wird, eine Anzahl, oft auf beiden Seiten ungleiche Schlingen beschreibt und in dieser Weise den hinteren Teil des ersten Nierenabschnittes durchsetzt. Selbst zu Beginn des zweiten Nierenabschnittes finden sich noch geringe Schlängelungen am Gang, dann aber verläuft er ziemlich gerade im dritten Nierenabschnitt, auch hier eine lateralwärtige Lage einnehmend. Hinten vereinigen sich die beiden Nierengänge in einen unpaaren Längenabschnitt, der später sich zu der Harnblase erweitert. Gleich neben der Mündung der beiden Nierengänge gelangt von hinten je ein kurzer Nierengang (*sg*) aus dem unpaaren Schwanzteil der Niere in die Blase. Von diesem Gange gibt Felix an, daß er sich nur einseitig und zwar rechts fände, allein ich halte einen solchen Fall für abnorm, wenigstens fand ich die Gänge immer paarig.

Wie der Querschnitt durch den quergestellten kopfwärtigen Teil des ersten Abschnittes zeigt (Fig. 30), hat sich das Innere

des Nierenorganes hier im Verhältnis zu früher (s. Fig. 22) sehr verändert. Sowohl das große MALPIGHIsche Körperchen, als auch die Windungen des Nierenganges sind eingehüllt in ein reiches „pseudolymphoides“ Gewebe, das sich in Stränge formt, welche untereinander durch andere Querstränge zu einem netzförmigen Balkenwerk verbunden werden. Zwischen diesen Strängen liegt ein sehr reiches weitkalibriges Venennetz und die Windungen des Nierenganges. Nur selten lassen sich noch Höhlungen in diesem Strangsystem erkennen, und an zwei Stellen liegen Bildungen, welche die Form sich rückbildender MALPIGHIscher Körperchen verraten. So findet sich jederseits eines oberhalb des großen Körperchens (*or.nk*) und je eines lateralwärts vom Nierengang (*ur.nk*). Das erste Rudiment bezieht sich auf das erste Paar der angelegten, doch nie zur Funktion gelangenden MALPIGHIschen Nierenkörperchenpaare, das letztere ist wohl eines der weit nach lateralwärts verschobenen hinteren gleichen Körperchen der larvalen Niere. Von den anderen zwei Paaren ist aber keine Spur mehr zu finden, sie sind völlig in das Strangsystem aufgegangen. Bei nur wenigen Tierchen, die jetzt noch die aktiven Nierenteile des ersten Abschnittes wahren, sind die beiden rudimentären Körperchen in das Strangsystem völlig aufgegangen.

Der so gebaute, von der bereits früher vorhanden gewesenen Kapsel umhüllte erste Nierenabschnitt reicht dorsalst bis zur Aorta, unter welcher und zwischen der Niere, lateralwärts begrenzt durch den jederseitigen sympathischen Nervenstrang (*sg*), ein durch das Aneinanderlagern der beiderseitigen Nierenhälften abgegrenzter Cölomraum sich befindet. Dieser erhält sich in dieser Weise überall, wo die beiderseitigen Nierenhälften aneinander lagern (Fig. 31, 34, 35, 36), und wird nur im hintersten Abschnitt der Niere durch die rechte Kardinalvene verdrängt, die (Fig. 37, 38 *vc.d*) hier seinen Platz einnimmt.

Ein Querschnitt durch den zweiten Nierenabschnitt, gerade an seinem Beginne, wo die beiden Nierenhälften noch aneinander stoßen (Fig. 31), zeigt jederseits den Querschnitt des Nierenganges (*sug*, *sug'*). Auf der rechten Seite wegen der Mächtigkeit der Kardinalvene (*vc.d*) nach der rechten Seite hin verschoben, liegt er auf der linken Seite median von der schwachen Vene (*vc.s*). An den rechten Gang heften sich noch durch eine solide Brücke kurze Querkanälchen in lateralster Lage (*r'*), die, obgleich manche von ihnen noch ein Lumen besitzen, nicht mehr die regelrechte Anordnung ihrer Zellen zeigen, sondern diese haben schon

die „pseudolymphoide“ Anordnung begonnen; andere, die ihre Lichtung schon eingebüßt haben, stellen bloß einen mit dem Nierengange noch zusammenhängenden Zellenstrang dar. Sie sind segmental angeordnet, manche länger, andere kürzer, doch alle ohne Anlage eines Malpighischen Körperchens. Diese lateralen Querkanälchen-Rudimente finden sich in gleicher Weise auch auf der rechtsseitigen Hälfte der Niere und erstrecken sich die ersten 2 Paare auch noch auf den ersten Nierenabschnitt. Auf der Abbildung der Gesamtfigur sind diese eingetragen (Fig. 2 *r'*).

Bei dem Embryo, von dem ich diese Zustände beschrieb, sind diese lateralen Querkanälchen noch nicht aufgetreten, sie haben somit einen späteren Ursprung als die dort schon gut entfalteten medianen Querkanälchen. Bezüglich dieser herrscht zwischen den beiden Nierenhälften insofern ein Unterschied, als auf der rechten sie bis auf die zwei ersten, die noch im ersten Nierenabschnitt liegen (Fig. 2 *r'*), alle in das „pseudolymphoide“ Gewebe völlig aufgegangen sind. Diese bilden dann eine einheitliche Schicht an der medianen Kante sowie an der dorsalen Seite der rechten Kardinalvene. Dagegen sind diese Kanälchen auf der linken Seite wenigstens so weit erhalten, daß ihre Form noch einigermaßen feststellbar ist (Fig. 31 *r''*). Sie sind gleichfalls segmental angeordnet, wie ihre erste Anlage war, ohne von der Anlage des Malpighischen Körperchens noch etwas zu zeigen, diese ist vielmehr in „pseudolymphoides“ Gewebe zerfallen, das zwischen den medianen Querkanälchen-Rudimenten gelegen ist.

Es ist somit der zweite Abschnitt der Niere mit Ausnahme des Nierenganges bei der Forelle nie aktiv gewesen, obgleich die Querkanälchen sich noch anlegen.

Der dritte Nierenabschnitt hat sich mächtig entfaltet und ist tätig. In dieser Zeit läßt sich die segmentale Anordnung der Querkanälchen erkennen, dieser Zustand dauert aber nicht mehr lange. Wie ich dies auf die Figur der gesamten Niere eingetragen habe (Fig. 2 *III*), liegen jetzt die Malpighischen Körperchen zum größten Teil lateralwärts, freilich nicht so schematisch, wie die Abbildung dies zeigt, da viele zwar lateralwärts vom Nierengange, andere aber über demselben und wieder andere innen von ihm liegen können (Fig. 34—38).

Trotz alledem ist die segmentale Anordnung der Körperchen noch nicht gestört, wie dies die Abbildung eines Horizontalschnittes vom Nierenende zeigt (Fig. 33), wo die einzelnen

Körperchen (nk^1—nk^4) den Muskelsegmenten (35 *s*—38 *s*) entsprechen.

Außer diesen jetzt lateralen Nierenkörperchen, die ich auch als primäre bezeichnen möchte, da sie der ersten Anlage entsprechen, finden sich noch sekundäre, aber einstweilen bloß im vierten Fünftel des dritten Abschnittes. Sie liegen medianst in einer Reihe vor der Harnblase (Fig. 2).

Was nun die Einmündung der Harnkanälchen in den Nierengang betrifft, so konnte ich mich davon überzeugen, daß dies stets dorsalwärts erfolgt (Fig. 34, 38 *sug'*) ohne Rücksicht auf die Lage der Malpighischen Körperchen, und selbst in dem Falle, daß die Mündung lateralwärts gelegen ist (Fig. 36 *sug'*), biegt das Querkanälchen bald darauf dorsalwärts, woraus wohl auf die ursprünglich dorsale Mündung zu schließen ist, die durch andere topographische Verschiebungen, im abgebildeten Falle wohl durch die sekundäre Lage des anliegenden Malpighischen Körperchens, bedingt wird. Immer zieht dann das beginnende Querkanälchen dorsalwärts, in den meisten Fällen in lateralster Lage, öfter aber auch, wie in einem der abgebildeten Fälle, in etwas mehr mediane Lage verdrängt.

Da man zu dieser Zeit die Harnkanälchen eine größere Länge besitzen, legen sie sich in zahlreiche Schlingen, und da nicht nur von vorhergehenden, beziehendlich darauffolgende Querkanälchen die Segmentalgrenzen überschritten werden, sondern im hinteren Drittel des dritten Nierenabschnittes selbst die sagittale Medianebene zwischen den beiderseitigen Nierenhälften (Fig. 33), so entsteht eine Verdichtung von Schlingenbildungen, wodurch es jetzt schon schwer hält, den Verlauf der einzelnen Querkanälchen mit der wünschenswerten Klarheit festzustellen. Isolierungen, noch dazu bei den kleinen Tierchen, sind unmöglich. Immerhin habe ich versucht, nach Querschnittserien den Verlauf der Harnkanälchen festzustellen, und da ich in mehr als 50 Fällen — dabei kommen dickere Querschnittserien der Erkenntnis sehr zugute — fast immer dasselbe Ergebnis erzielte, so wage ich die Rekonstruktion vorzulegen.

Auf Fig. 34 wurde rechts der Verlauf eines so rekonstruierten Querkanälchens wiedergegeben, wobei die linke Seite von einer der vier Querschnitte den Grad der Zuverlässigkeit der Rekonstruktion beurteilen läßt. Es rührt diese Stelle aus der vorderen Hälfte des vierten Nierenabschnittes her. Hier (Fig. 34, 35, 36) greifen die Querkanälchen der einen Seitenhälfte medianst nicht

auf die der anderen Seite über, und stets liegt dabei das aktive Nierengewebe nur dorsal von der rechten Kardinalvene (*vc.d*). Es zieht hier das in den Nierengang mündende Ende des Harnkanälchens (Fig. 34 rechts) dorsalwärts, beschreibt nach unten biegend eine Schlinge und gelangt dann ventralst, um dort in einen aufwärts und nach medianst ziehenden Schenkel (*s'*) überzugehen. Dieser Schenkel ist bezeichnend für die beiden ersten Drittel des dritten Nierenabschnittes und wird bei jedem der Harnkanälchen ziemlich genau eingehalten. Ich bezeichne darum die Schlinge, die dieser aufsteigende Schenkel nach seiner Umbiegung an der Sagittalebene beschreibt, als Medianschlinge. Der absteigende Schenkel der Schlinge beschreibt alsbald eine weitere Schlinge, worauf eine zweite und dritte Schlinge folgen. Diese Stelle aber ist an den einzelnen Harnkanälchen die veränderlichste. Bisher war das Harnkanälchen, wenn auch nicht überall gleich weit — ich glaube, hierin besteht weitgehende Veränderlichkeit — so doch von ganz gleichem Bau. Alle Windungen hatten den gleichen Bau wie der Nierengang (Fig. 27 *sug*) und bestanden aus hochkubischen (*g*) oder niedrigzylindrischen, hellen bezeichnenden Nierenzellen mit hellem Protoplasma, mit Stiftchensaum und großem hellen Kern. Vor dem Uebergang in das Malpighischen Körperchen verengt sich das Harnkanälchen, und dann mehrere, oft viele Schlingen bildend (Fig. 34 *Ig*), geht es in den noch nicht mit Wimperbesatz versehenen, beim geschlechtsreifen Tiere aber einen solchen besitzendenden, inneren Trichter über. Die Wände dieses engeren Kanalabschnittes wie auch des Trichters unterscheiden sich deutlich von jenem des Harnkanälchens, indem sie aus sich stark färbenden, schmäleren und vielleicht auch etwas niedrigeren Epithelien bestehen, die durch ihre langen chromatinreichen, den größten Teil des Zellkörpers einnehmenden Zellkerne auffallen (Fig. 27 *I g*). Dadurch sind die Windungen dieses Kanalabschnittes auf den Querschnitten sofort deutlich zu erkennen. Ich habe sie auf den Abbildungen der Querschnitte mit dicken Strichen schraffiert.

Es besteht dieser Bau des Endstückes vom Harnkanälchen nur so lange, bis die aktive Niere sich völlig entfaltet hat, beim geschlechtsreifen Tiere wird es anders. Da ich nun an diesen Endstück vielfach beim jungen Tierchen kurze Knospen (Fig. 28 *sk*), fast immer hart am Malpighischen Körperchen, oder auch schon etwas längere sekundäre Kanälchen gefunden habe, so verlege ich nicht nur das Wachstum des Harnkanälchens,

sondern auch die Bildung der sekundären Kanälchen oder der Astkanäle auf diesen Abschnitt des primären Harnkanälchens[1]).

Die Lage dieses Endabschnittes richtet sich nach der des Malpighischen Körperchens; liegt dies lateral (Fig. 34 *nk*), so liegt der Knäuel (*Ig*) auch so; liegt ersteres medial oder dorsal vom Nierengang, so liegt der Knäuel entweder dorsomedial (Fig. 35 *Ig*) oder dorsoventral (Fig. 36 *Ig*), doch wie aus Längsschnitten ersichtlich ist, kann das Malpighische Körperchen von ihm auch vielfach umgeben werden (Fig. 33 mit schwarz).

Noch einmal erwähnen möchte ich hier die Gefäßversorgung der Malpighischen Körperchen. Sie läßt sich auf Querschnitten öfter bis zum Abgang der Gefäßäste vom Hauptgefäß beobachten, und ich habe dies so, wie ich es sah, eingetragen (Fig. 34—38 rot und blau). Stets laufen die beiden Gefäßäste fest nebeneinander gelegen senkrecht zum Malpighischen Körperchen von der Aorta bezw. der gleichseitigen Vena azygos.

Vergeblich habe ich bei dem beschriebenen jungen Fischchen nach dem embryonalen (dort großen) Malpighischen Körperchen, zwischen dem zweiten und dritten Abschnitt gefahndet, auch ein Rudiment an gleicher Stelle war nicht zu finden, und es bleibt somit für dasselbe nur die Annahme übrig, daß es, im Wachstum einhaltend, sich in die Reihe der später entstandenen eingestellt hat.

Was die medianen Malpighischen Körperchen am unpaaren Abschnitt von der Harnblase betrifft, so konnte ich in einem Falle feststellen, daß der Gang vom primären Harnkanälchen weit oben abging und daß somit diese Körperchen durch Sprossung aus dem primären Harnkanälchen in der oben angegebenen Weise entstunden. Der Gang im beobachteten Falle war eben noch lang genug, um bis zur Mitte zu reichen.

Das unpaare kaudale Ende der Niere, von der Mündung der kopfwärtigen Nierengänge gerechnet, umfaßt 4 Paar Harnkanälchen mit ebensoviel lateral gelegenen Malpighischen Körperchen (Fig. 33); mediane solcher fehlen hier. Das letzte im 38. Muskelsegmentpaare gelegene Nierensegment ist rudimentär, und obgleich ein schon etwas geschrumpftes Körperchen (*nk''*) ihm noch zukommt, besteht es nur aus „pseudolymphoidem“ Gewebe.

---

1) Die Bezeichnung primär und sekundär wäre hier dann in anderem Sinne gebraucht als bei Felix.

Bezüglich eines Punktes unterscheidet sich der hinterste Nierenabschnitt vom vorhergehenden, und zwar bezüglich der Windungen der Harnkanälchen. Das in den Nierengang mündende aufsteigende Ende des Harnkanälchens biegt entweder ohne Schlingenbildung in den aufsteigenden Schenkel der Medianschlinge über (Fig. 38 *s'*), wenn die Medianschlinge eine dorsal horizontale Lage einnimmt, oder es biegt nach lateralem Verlaufe nach ventralwärts (Textfig. 10 *s'*), und liegt dann die Schlinge nach beschriebener Biegung in ventral horizontaler Lage (*s''*). Jedesmal aber greift die Medianschlinge auf die anderseitige Nierenhälfte über und biegt erst dort um (Fig. 38). Vielfach liegen dann die beiderseitigen Schlingen eines Segmentpaares übereinander (Fig. 37 *s'*, *s''*). Aber auch die anderen Schlingen, mit Ausnahme jener des engen Endstückes am Malpighischen Körper, können dies tun.

Außer dem aktiven Nierengewebe, dem Venennetz (blau) und einigem Bindegewebe mit Lymphspalten werden die anderen Zwischenräume des dritten Nierenabschnittes von reichlichem „pseudolymphoidem" Gewebe ausgefüllt. Dieses ist entweder ein durchaus gleichmäßig verteiltes im hinteren Drittel (auf den Figg. 36—38 fein punktiert), oder es zeigen sich an einzelnen Stellen in ihm noch Rudimente von Malpighischen Körperchenanlagen und Kanälchen. Dann wird das ganze Nierenorgan also erster, zweiter und dritter Abschnitt durch eine einheitliche, aus einer platten Zellenlage bestehende, dünne Hülle, die Nierenkapsel, umhüllt. Jene Rudimente sind von zweierlei Art, entweder ventrale Stränge, die quer gelegen (Fig. 34, 35 *r*) sind und stellenweise sogar Lichtungen noch aufweisen, oder Verdichtungen an den ventralen Kanten des Nierenorganes (*rnk*, *rnk'*); letztere sind wohl Rudimente angelegter Malpighischer Körperchen. Oft senden erstere Strangfortsätze nach oben, die sich allmählich im „pseudolymphoiden" Gewebe verlieren, aber auch sonst erscheinen diese Rudimente jenem Gewebe völlig gleich, nur etwas besser umgrenzt. Zweifellos handelt es sich in diesen Gebilden um jene ventralen, weiter oben beschriebenen Anlagen, die schon bei älteren Embryonen zu degenerieren begannen.

Fassen wir nun das zusammen, was hier über das Nierenorgan des jungen Teleostiers zu dem bereits Bekannten ermittelt wurde, so ergibt sich folgendes. Der erste Abschnitt des Nierenorganes hat an Mächtigkeit auch verhältnismäßig zugenommen, wobei dies nicht nur durch eine Zunahme von Windungen an dem Nierengang erreicht ward, sondern dieser vorderste Nieren-

abschnitt sich nun auch auf mehr Segmente als ehedem erstreckt. Dabei sind nicht nur jene 4 Paar Kanälchenanlagen samt den Anlagen der MALPIGHIschen Körperchen, die schon als solche bei der Embryonalniere vorhanden waren, zugunsten des „pseudolymphoiden" Gewebes, das eine mächtige Ausdehnung erreicht hat, verbraucht worden, sondern es zeigen sich auch zwei weitere Paare von segmentalen Kanälchenanlagen, mediane und laterale, die jedoch, ohne es zur Körperchenbildung gebracht zu haben, der Degeneration schon anheimgefallen sind. Diese Querkanälchenpaare in gleicher Anordnung und Rückbildungsstadium zeigen sich auch im zweiten Nierenabschnitt, so daß eine Funktion dieses bei Salmo nie stattgefunden haben kann. Demgegenüber ist das ganze vordere Ende des Nierenganges sowie das große Nierenkörperchen noch in unveränderter Tätigkeit. Der dritte Nierenabschnitt hat sich mächtig entfaltet, ohne noch den segmentalen Bau eingebüßt zu haben. Es besitzt laterale Kanälchen samt den MALPIGHIschen, segmental angeordneten Körperchen, aber zum Teil auch solche, die sekundär aus diesen durch Knospung entstanden sind. Erstere sind die Abkömmlinge der dorsal angelegten, den lateralen Kanälchen der vorhergehenden Abschnitte gleichen Anlagen, indessen die medianen Querkanälchen auch in dem dritten Nierenabschnitt zugunsten des segmentalen „pseudolymphoiden" Gewebes sich rückgebildet haben.

Damit ist das höchste Stadium der larvalen Teleostierniere erreicht, und von nun an beginnt mit der mächtigen Entfaltung des dritten Nierenabschnittes, die vollständige Rückbildung der beiden ersten Abschnitte. Ersteres bedingt das letztere, und damit wird bald die bleibende Teleostierniere erreicht.

Mit der Einschnürung der Arterien des großen MALPIGHIschen Körperchens wird, wie FELIX sagt, der Rückbildungsprozeß des ersten Nierenabschnittes eingeleitet. Ich kenne nur das Ergebnis bei geschlechtsreifen Tieren. Bei diesen ist das ganze große MALPIGHIsche Körperchen mit Einbüßung seiner Form in das „pseudolymphoide" Gewebe völlig aufgegangen, mit ihm auch die noch vorhanden gewesenen jederseits 2 Paar Querkanälchen und

ebenso alle jene im zweiten Abschnitt. Am längsten erhält sich jedenfalls der Nierengang bis zum zweiten Abschnitt, denn er ist auch jetzt als heller solider Strang in dem stark mit Alaunkarmin sich färbenden, ganz dichten „pseudolymphoiden“ Gewebe eingebettet zu sehen. Wie das noch für andere Teleostier beschrieben werden soll, besteht er aus fest aneinander liegenden hellen Zellen, und um den Strang herum ist die zellöse frühere Tunica propria noch gut erhalten. Bei manchen Tieren kann man den Gang lateral von den Kardinalvenen an Glyzerinpräparaten noch durchschimmern sehen an dem zweiten Nierenabschnitt (Fig. 5).

Bei dem geschlechtsreifen Tier sowohl bei Salmo irideus als auch bei S. fario besteht der erste, nun völlig rudimentäre Nierenabschnitt (*I*), zwar noch verhältnismäßig verkleinert, aber immer noch aus den ansehnlichen Querstücken, welche ganz fest aneinander lagern und wie miteinander verschmolzen erscheinen. Diese werden ventralst von den beiden Kardinalven (*vc.d*; *vc.s*) durchbohrt, die dann am gleichfalls völlig rudimentären zweiten Abschnitt (*II*) ventralst wieder zum Vorschein kommen. Von diesem Abschnitt wurde offenbar wieder ein Teil in den ersten Nierenabschnitt aufgenommen, wenigstens berühren sich die inneren Ränder der beiderseitigen Hälften gleich von Anfang an nicht, sondern beide liegen weit auseinander.

Die rechte Kardinalvene ist auch jetzt viel mächtiger als die linke, die Querverbindungen, ventral oberflächlich gelegen, gehen direkt in die Aeste der anderen Kardinalvene über. Dann gelangt die rechte Kardinalvene im dritten, dem aktiven Nierenabschnitt (*III*) wie vorher median zwischen die beiden Nierenhälften zu liegen. Die eben beschriebenen Verhältnisse sind nicht bei allen Individuen so, obgleich dies zumeist zutrifft. Bei einer großen Bachforelle[1]) war, bei gleichbleibenden Verhältnissen des queren Teiles am ersten Abschnitte (Fig. 4), der zweite Abschnitt länger (*II*), und waren die inneren Ränder der beiderseitigen Hälften fast bis zur Berührung einander genähert; auch waren sie länger als sonst. Auf der linken Seite war das Ende der Kardinalvene im Nierengewebe versunken, und die Queräste reichten noch bis in den dritten Nierenabschnitt hinein.

Der dritte Nierenabschnitt (Fig. 5 *III*) war zwar verhältnis-

---

1) Ob diese wegen der Größe auch älter als die kleineren war, vermag ich nicht anzugeben, da bekanntlich das Wachstum der Forelle sehr ungleich ist.

mäßig schmäler als beim jungen Tierchen (Fig. 2), doch ungemein viel länger und höher. Hyrtls (11, Taf. IX, Fig. 2) bekannte, vielfach wiedergegebene Abbildung der Niere der Bachforelle vergegenwärtigt die Verhältnisse nicht richtig, da die Breite überall übertrieben ist; auch sind einige andere äußere Verhältnisse nicht zutreffend.

Es zeigt der ganze dritte Abschnitt des Nierenorganes, der einzige nun aktive Teil, ventralwärts entlang bis etwa zum dritten Drittel eine Aushöhlung, ganz entsprechend der Form der Schwimmblase, die in diese Mulde hineinpaßt und sie veranlaßt hat. Die links teilweise von Nierengewebe verdeckte, sonst aber ventralst freigelassene rechte Kardinalvene versenkt sich vor dem Ende jener Mulde schon in das Nierengewebe. Sie durchzieht es und gelangt dann dorsal von der Niere zu liegen. Mit diesem Durchbruch des Blutgefäßes ist dann auch genau jene Stelle bezeichnet, von der an bei der Niere des jungen, larvalen Tieres das unpaare hinterste Ende des dritten Nierenabschnittes begann. Vergleichend mit diesen Zuständen (Fig. 2, 3) die völlig entwickelten (Fig. 5), erkennen wir denn auch, daß dieser hinterste Nierenabschnitt sich besonders stark der Länge nach entfaltet hat.

Die beiden Nierengänge sind jederseits so in das Nierengewebe gehüllt, daß sie äußerlich nur stellenweise (*sug*) zu sehen sind und erst ganz kurz vor ihrer Mündung in die erweiterte Harnblase wiedererscheinen. An dieser Stelle ist das unpaare hintere Nierenende in zwei Zapfen ausgezogen, und fehlt dann der kaudalste Abschnitt scheinbar. Tatsächlich aber liegt er als kurzer, ganz rudimentärer Fortsatz über der Harnblase. Bei verschiedenen Individuen ist dieses rudimentäre, einem Interrenalkörper der Selachier gleichzustellende Endstück verschieden groß, und ich weiß nicht anzugeben, ob etwa noch etwas mehr in dies Rudiment aufgegangen ist, als bei dem jungen Tierchen.

In dem dritten, nur allein aktiven Teil der meisten Teleostiernieren hat eine ungemeine Wucherung von aktivem Nierengewebe stattgefunden, was ich in dem Satze zusammenfassen will: die begonnene Sprossung an den Querkanälchen hat sich in der Weise gesteigert, daß aus jedem Querkanälchen ein Sammelgang mit zahlreichen sekundären Kanälchen wurde, von denen jedes mit einem Malpighischen Körperchen endet.

Dies kann für alle von mir untersuchten Knochenfische gemeinsam erörtert werden. An einem Querschnitt durch die aktive

Niere von Gasterosteus (Textfig. 3) und einem isolierten Läppchen von Gobio (Textfig. 4) wollen wir diese Verhältnisse erläutern. Bei allen Formen der untersuchten Knochenfische entfaltet sich die aktive Niere oder der dritte Abschnitt der Höhe nach, und obgleich nun mit dieser Entfaltung die Vermehrung der Malpighischen Körperchen gleichen Schritt hält und damit wieder die Verästelung des Harnkanälchens verbunden ist, was dann besonders bei

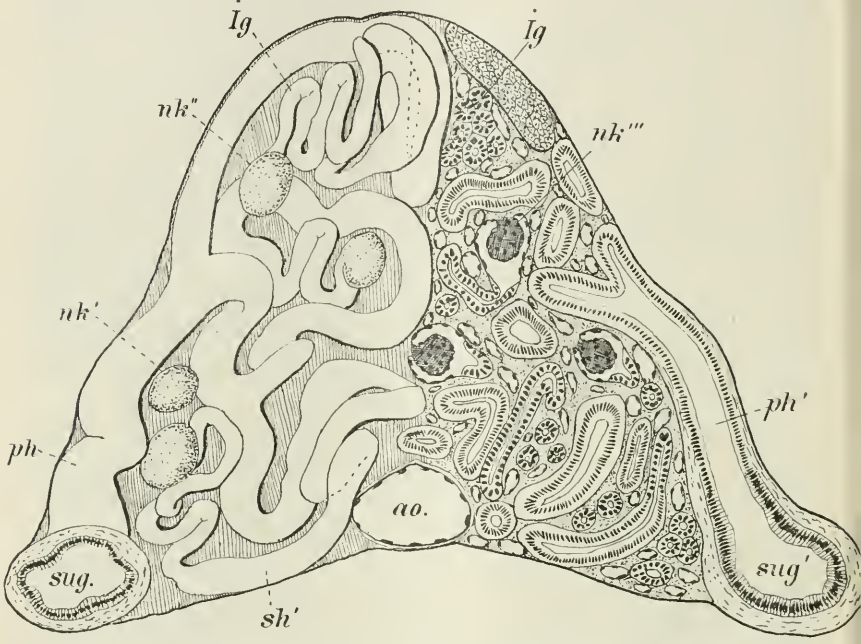


Fig. 3. Gasterosteus pungitus. Querschnitt durch den dritten Nierenabschnitt. Links ein Sammelgang mit den Sekundärgängen. Nach mehreren aufeinander folgenden Querschnitten kombiniert.

den Cyprinoiden zu einer riesigen Verdichtung des Nierengewebes führt, so läßt sich, eben mit dieser Ausnahme, bei den anderen, so bei Salmo, Esox, Lucioperca und selbst bei Gasterosteus die ursprüngliche segmentale Anlage auf Schnitten annähernd feststellen. Dies beruht auf dem einheitlichen Erhaltensein des Mündungsendes des primären Harnkanälchens, welches nun als Sammelrohr für andere aus dem primären Harnkanälchen abgezweigte sekundäre Harnkanälchen, die im Malpighischen Körperchen endigen, dient. Als sekundäre Harnkanälchen können wir aber nur die beiden ersten Gabeläste bezeichnen, und es ist nur ein vorübergehendes Jugendstadium, wenn diese jedes für sich mit einem Malpighi-

schen Körperchen enden. Später teilen sich auch diese beiden sekundären Kanälchen, und es entstehen tertiäre und durch deren Gabelung quartäre Kanälchen. Bis hierher kommt es bei den angeführten Formen; viel weiter bei den Cyprinoiden führt diese Teilung, doch wie weit, vermag ich nicht anzugeben. Es würde dann ein Primärkanälchen wie ein dichotomisch verzweigter Baum zu denken sein, dessen Endästen je eine runde Beere aufsitzt. Bei den geringen Raumverhältnissen verwickeln sich aber, wie selbstverständlich, aufeinander folgende Abschnitte bis zur vollen Unkenntlichkeit.

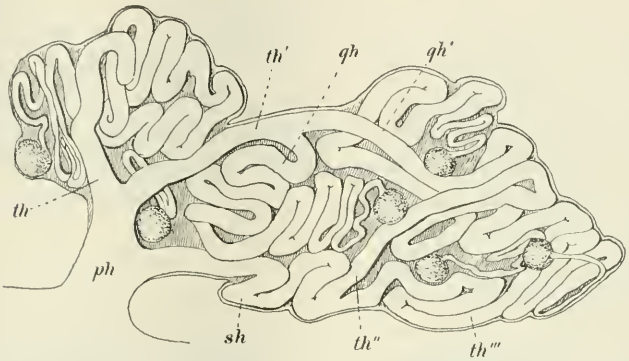


Fig. 4. Gobio fluviatilis. Ein Nierenläppchen des breitesten Nierenabschnittes. (Nach einem Glyzerinpräparat.)

Ein Querschnitt durch die aktive Niere von Gasterosteus (Textfig. 3) zeigt ventrolateral jederzeit den Nierengang (*sug*), in den je ein primäres laterodorsal nach oben ziehendes Kanälchen oder das Sammelrohr mündet (*ph'*). Auf der rechten Seite wurde nach mehreren Querschnitten (sechs), von denen links einer abgebildet ist, rekonstruiert. Es gabelt sich danach das Sammelrohr etwa in der Mitte der Nierenhöhe in die sekundären Aeste, wobei vom ventralen festgestellt werden konnte, daß es wieder in zwei Nebenäste (*st*) sich teilte, die beide mit je einem Nierenkörperchen (*nk*) endigten, wobei zuvor der Kanal sich zum Endgang (*Ig*) verengte. Von dem oberen sekundären Kanälchen konnte das nicht ermittelt werden, wie denn auch die Zugehörigkeit eines Malpighischen Körperchens (*nk'*) ungewiß blieb. So viel konnte aber ermittelt werden, daß die Gabelung der sekundären Harnkanälchen, wenn bei Gasterosteus auch nicht ausgeschlossen, doch nicht die allgemeine Regel ist. Allerdings läßt sich da nur im allgemeinen etwas feststellen, im speziellen aber nichts Bestimmtes

ermitteln. Nur bei Gobio fluviatilis bietet sich hier eine gute Gelegenheit an den lockeren Einzellappen des vorkaudalen Nierenabschnittes (s. Fig. 13). Ich habe dann solche Lappen abgetrennt und gefärbt oder ungefärbt in Glyzerin aufgehellt.

Nach so einem Präparat ist die Abbildung auf Textfig. 4 entworfen. Es besaß das ganze Läppchen, soviel ich mit Sicherheit erkennen konnte, 6 Malpighische Körperchen, wobei der Lappen in ein kopfwärtiges und ein größeres kaudalwärtiges Nebenläppchen zerfiel. Zwei der Malpighischen Körperchen gehörten ersterem, 4 letzterem an. Das primäre Harnkanälchen, der Sammelgang (*ph*) war nur sehr kurz und gabelte sich sofort in zwei sekundäre Kanälchen, von denen das obere bald darauf in zwei tertiäre Kanälchen (*th*, *th'*) sich spaltete. Das vordere dieser bildete mit seinen reichlichen Windungen das vordere Läppchen, doch konnte ich nicht feststellen, ob es sich in quartäre Kanälchen gabelte, denn die Zugehörigkeit eines Malpighischen Körperchens zwischen den beiden sekundären Kanälchen konnte ich nicht ermitteln. Das andere tertiäre Kanälchen (*th'*) gelangte in das hintere Nebenläppchen und spaltete sich dort in zwei Quartärkanälchen (*qh*, *qh'*) die, wie immer zum Schlusse in ein feines Kanalendstück auslaufend, je mit einem Malpighischen Körperchen endigten. Das zweite Sekundärkanälchen (*sh*) spaltete sich im hinteren Nebenläppchen in zwei Tertiärkanälchen (*th''*, *th'''*).

Bezüglich der histologischen Verhältnisse habe ich nur wenig mitzuteilen, da ich ausführlicher und mit verschiedenen Tinktionsverfahren mich darauf nicht eingelassen habe, was doch dazu erforderlich ist.

Was zunächst den Nierengang betrifft, so habe ich mitzuteilen, daß derselbe bei jungen Tieren nur eine dünne einschichtige Tunica aufweist, wie ich dies von der Forelle (Fig. 27 *sug*) und von jungen Schleien her weiß, und daß dann die dünne, aus Plattenzellen gebildete Umhüllung erst bei älteren Tieren mehrschichtig wird (Textfig. 5 A), bei der Forelle aber stets dünn bleibt. Anders bei Gasterosteus, den Cyprinoiden u. a., wo er sich zu einer dicken Kreislage entfaltet (Textfig. 3, 5 B). Auch bezüglich der epithelialen Bekleidung herrschen Verschiedenheiten. Bei der jungen Forelle war, wie wir schon gesehen haben, die Auskleidung des Nierenganges ein hochkubisches bis niedrigzylindrisches, charakteristisches Nierenepithel mit Stäbchenbesatz (Fig. 27), das als solches sich auch in dem Harnkanälchen vorfand. Andere Zellen habe ich nicht beobachtet. Bei dem er-

wachsenen Tiere ändert sich dies insofern, als im Nierengang das Epithel hochzylindrisch wird (Textfig. 5 A) und man zwischen diesen charakteristischen Nierenzellen mit Stäbchenbesatz auch andere Epithelien eingestreut vorfindet, die schmäler sind, einen etwas stärker tingierten Zellleib besitzen, dem der Stäbchenbesatz immer abgeht. Was diese Zellen (*z*) den anderen Epithelien gegenüber aber sehr hervorhebt, ist ihr langer, zusammengedrückter,

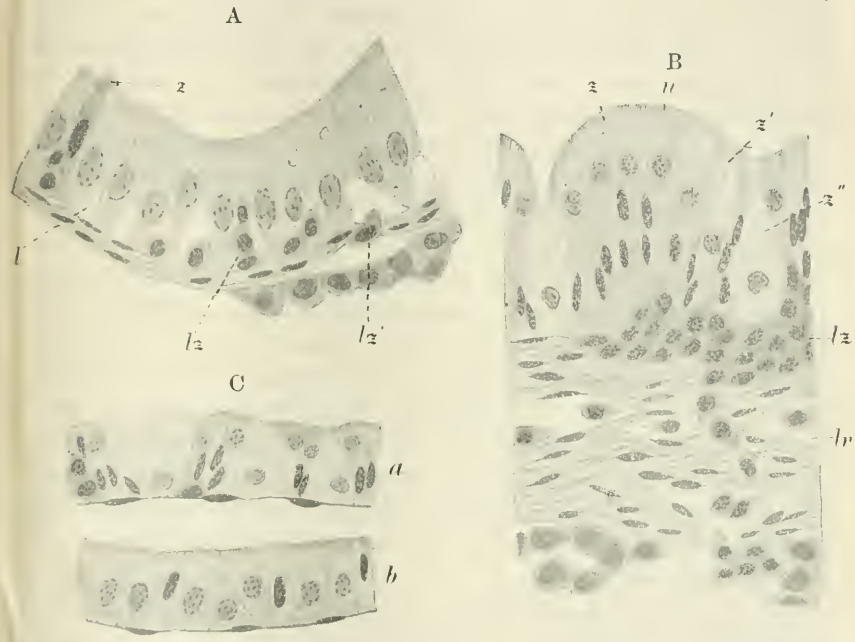


Fig. 5. Schnitte. bei starker Vergrößerung gezeichnet, A durch den Nierengang einer erwachsenen Salmo fario, B dasselbe von Leuciscus erythrophthalmus und C solche vom letzteren Tiere, a vom Sammelgang, b von einem sekundären Harnkanälchen. *z* verbrauchte Zelle; *n* aktive Nierenzelle; *z'*, *z''* helle Zellen; *l* Lymphraum im Epithel; *lz* solcher in der Faserlage; *lz* Lymphzellen.

stark chromophiler Zellkern. Oefter habe ich gesehen, daß solche Zellen über die innere Oberfläche der Epithellage hervorragen, und nach alledem erblicke ich in diesen Zellen bloß verbrauchte, abzustoßende Elemente des gewöhnlichen Nierenepithels.

Anders verhält es sich bei den Cyprinoiden u. a. Dadurch, daß im Nierengang zwischen breiteren Streifen hochzylindrischen Epithels schmälere, niedrigere Streifen sich einschieben, entsteht eine gestreifte Oberfläche, gewissermaßen eine Flächenvergrößerung (Textfig. 5 B). Die Hauptmasse der hochzylindrischen Epithellage

besteht aus typischen Nierenzellen (*n*) mit Stäbchensaum, zwischen denen jene Zellen einlagern (*z*), die wir bei der Forelle als verbrauchte ansahen. Außer diesen finden sich noch große helle und breite Epithelien (*z''*), die sich öfter oben flaschenhalsförmig verengen und sowohl dadurch als auch durch ihren hellen Zellleib, sowie den basalständigen, mehr oder weniger mit geschrumpften Zellkern an Einzeldrüsenzellen des Integumentes erinnern. Sie liegen öfter in den Rinnen, aber auch sonst findet man sie. Ob sie freilich Zellen eigener Art sind, wage ich nicht zu behaupten, da es auch Zellen gibt (*z'*), die allem Anschein nach Nierenzellen der allgemeinen Art sind, doch in ihrer oberen Hälfte ähnlich umgewandelt erscheinen wie diese hellen Zellen. Vielleicht handelt es sich um einen Ablebungsprozeß der gewöhnlichen Nierenzelle (*n*), die durch jene halbveränderten Zellen (*z'*) hinüberführen zu den hellen (*z''*), die dann ihrerseits wieder zusammenschrumpfen zu den abzustoßenden (*z*). Ich habe diese großen hellen Zellen, nun der niedrigen Form der Zellen im Epithel angepaßt, auch in den Sekundärkanälchen gefunden, auf die die dicke Kreisfaserschicht des Nierenganges nicht übergreift (C, *a*), wie denn hier sich auch die abzustoßenden Elemente vorfinden, allein jene Uebergangszellen vermisse ich hier oder habe sie möglicherweise übersehen. Weniger dies, als der Umstand macht mich in obiger Annahme unsicher, daß die tertiären und quartären Kanälchen (b) zwar die überlebten Zellen besitzen, die hellen aber nicht.

Nie finden sich Faltungen oder etwa Ausbuchtungen an dem Nierengange der von mir untersuchten Teleostier, wie diese Guitel an dem Nierengange der Gobioesociden nachgewiesen hat.

Zum Schlusse möchte ich noch bemerken, daß allem Anschein nach der dünne, an das Malpighische Körperchen anstoßende Endgang, wenn auch nicht das embryonale stark chromophile Epithel der Jugendformen, doch ein anderes Epithel als die übrigen Gänge besitzen dürfte. Aeußerlich freilich ist dies nicht leicht zu unterscheiden, sondern erst auf die chemische Reaktion mit anderen Tinktionsmitteln als das von mir verwendete Alaunkarmin.

Bei Salmo, aber auch sonst, erkennt man am basalen Ende der Epithelien des Nierenganges, daß die Zellenränder nicht immer aneinander stoßen, sondern daß zwischen ihnen Lücken übrig bleiben (Textfig. 5 A *l*). Es sind diese Lücken entweder leer, oder es finden sich in ihnen Lymphzellen (*lz*), die die Lücke oft ganz

ausfüllen. Ob diese Lymphräume beständige Bildungen sind oder jedesmal durch die einwandernden Zellen gebildet werden, weiß ich nicht — manche sind, wie gesagt, auch leer — bestimmt sah ich jedoch Verbindungen zwischen ihnen und Lymphräumen durch die dünne Randschicht hindurch, und dann fanden sich in jenen Oeffnungen Lymphzellen (*lz'*). Bei anderen Teleostiern mit dickerer Kreisschichte um den Nierengang herum (B) fanden sich größere und kleinere Lymphräume auch in der Kreischichte (*lr*), und diese standen wieder in Verbindung mit Lymphräumen in der Niere. In manchen Fällen sind dann die subepithelialen Lymphräume vollständig vollgepfropft mit Lymphzellen (*lz*), deren jedesmal angebahnter Weg durch andere kenntlich gemacht ist.

Es spricht dies sehr für die lebhafte Tätigkeit des Nierenganges.

B. Aeußere Nierenverhältnisse anderer Knochenfische.

Eine zweite Nierenform, die bei dem geschlechtsreifen Tiere an jene von Salmo erinnert, findet sich bei Esox lucius. Der erste Nierenabschnitt (Fig. 6 *I*), von etwas abgerundeter, dreieckiger Form, doch hierin veränderlich bei den einzelnen Tieren, ist ungemein viel kleiner als bei Salmo, zeigt aber am inneren Rande der Form nach das große Malpighische Körperchen. Die beiden ersten Abschnitte, wie die ganze vordere Nierenhälfte liegen weit auseinander, zwischen sich die Wirbelsäule und Aorta fassend. Hyrtls Angabe, daß sie untereinander verwachsen wären, ist somit unrichtig. Gefäße besitzt das völlig rudimentäre große Nierenkörperchen keine mehr. Es liegt der erste Nierenabschnitt, nach hinten durch eine Querrinne abgegrenzt, fest dem folgenden Nierenabschnitt an und ist mit ihm eng verwachsen (Fig. 39). Er wird durch die betreffende Kardinalvene durchsetzt, und diese gelangt dann ventralwärts an den inneren Rand des darauf folgenden Nierenabschnittes. Die rechte Kardinalvene ist mächtiger als die linke; irgendwelche Querverbindungen bestehen zwischen den beiden nirgends entlang dem zweiten Nierenabschnitt (Fig. 6 *II*), und es gelangt dann in medianer, äußerlich nicht mehr sichtbarer Lage die rechte Kardinalvene auf den dritten Nierenabschnitt (*III*), gleich wie bei Salmo. Der zweite Nierenabschnitt ist schmal, rechts anfangs breiter als der linksseitige, beim Uebergang in den dritten Abschnitt aber schmäler als dieser, doch

ziemlich einheitlich. Die linksseitige Hälfte ist lobulös. Es ist der zweite Nierenabschnitt auffallend lang und macht beinahe die Hälfte des ganzen Nierenorganes aus; wenig kürzer erscheint er indessen bei manchen Tieren.

Sowohl der erste, als auch der zweite Nierenabschnitt sind bei dem geschlechtsreifen Tiere völlig rudimentär (Fig. 39). Sie bestehen aus dicht beisammen gelagerten „pseudolymphoiden" Zellen, mit Venenästen von der Kardinalvene und links von der betreffenden V. azygos aus. In diesem Gewebe finden sich keine Andeutungen von früheren Querkanälchen, doch sind die Zellen, freilich in sehr dicht beisammenliegenden, strangförmigen Gruppen geordnet wie überall. In diesem durchaus dichten Gewebe, das sich sehr stark färbt, fallen Inseln solider heller Zellgruppen auf. Es sind dies die Ueberreste des Nierenganges (*sug*), denn das Rudiment des großen Malpighischen Körperchens besteht aus „pseudolymphoidem" Gewebe. Das Rudiment des Nierenganges, ein zusammenhängender, sich windender Zellstrang, besteht, wie gesagt, aus hellen, fest zusammenliegenden, gut begrenzten Zellen mit chromophilem Kern. Um den Zellstrang erhält sich noch die zellöse Propria. Wie bei Salmo stößt auch hier der rudimentäre vordere Teil des Nierenganges fest an den hinteren funktionierenden an der Grenze des zweiten und dritten Abschnittes und scheint mit ihm sogar noch verwachsen.

Der dritte funktionierende Nierenabschnitt (*III*) ist nicht breit, doch hoch, und die beiden Hälften liegen ganz fest aneinander, ohne daß die Längsfurche verwischt wäre. Im üppigen Nierengewebe tief eingebettet, verlaufen nicht nur die Nierengänge, sondern auch die rechte Kardinalvene. Erst am hinteren Ende der sich bis zum Schlusse paarig verhaltenden Nieren kommen die Nierengänge zum Vorschein, um in eine mit Coecum versehene Harnblase zu münden. Die sogenannte Kaudalniere, jetzt bloß noch Postrenalkörper, ist völlig abgeschnürt von dem hinteren Nierenende.

In dem rudimentären ersten und zweiten Nierenabschnitt findet sich ein schwarzes Pigment in ziemlich gleich weit voneinander entlegenen, ganz runden Haufen (Fig. 39). Rudimentären Malpighischen Körperchen werden sie doch wohl nicht entsprechen.

Zu den gleichen Teleostiernieren, die ich die opisthotypen nenne, gehört auch die Niere von Lucioperca sandra. Diese Niere

ist durch Hyrtl auch beschrieben worden. Er zeichnet den zweiten Abschnitt, den er vom dritten nicht unterscheidet, mit diesem gleich breit. Auch die Form des ersten Abschnittes gelangt unrichtig zur Darstellung und Beschreibung. In mancher Beziehung gleicht dieses Nierenorgan mehr jenem von Salmo, in anderen Punkten aber dem von Esox. Der riesige erste Abschnitt (Fig. 15 *I*) erinnert an ersteren, die Entfernung beider voneinander an den Zander. Es besitzt der erste Abschnitt ähnlich wie bei Salmo einen Querlappen, der aber viel breiter ist als dort. Das Rudiment des ganzen Malpighischen Körperchens ist deutlich, und die jederseitige gleich mächtige Kardinalvene[1]) wird von dem dorsalen und ventralen Lappenrand eingehüllt, die medialwärts miteinander nicht verwachsen. In dieser Lage zieht von oben dann die auf beiden Seiten gleich starke Kardinalvene nach hinten, um dann, an der medianen Seite des zweiten Nierenabschnittes (*II*) entlang ziehend, den dritten Nierenabschnitt (*III*) zu erreichen und in gleicher Lage an diesem noch eine Strecke weiterzuziehen, dabei sich dann in dessen Gewebe versenkend.

Der zweite, kontinuierlich mit dem ersten Nierenabschnitt zusammenhängende Nierenabschnitt ist schwach entfaltet; er ist insofern segmental gegliedert, als er intercostal kräftiger ist, und zwar sowohl lateral- als auch medialwärts. In dieser Weise setzt er sich in den einheitlichen dritten (*III*) Abschnitt fort. Der Nierengang an der lateralen Seite ist zwar sichtbar, doch rudimentär und ohne Lichtung. Gerade verlaufend, ist er noch mit seinem unteren, ventral frei zu Tage tretenden aktiven Abschnitt mit dem des dritten Nierenabschnitts verwachsen. Erster und zweiter Nierenabschnitt sind durchaus rudimentär und ersterer, obgleich groß und formvoll, durchaus „pseudolymphoid“, wie bei Esox.

Der dritte, aktive Nierenabschnitt ist bis zur Mündung der ventral freiliegenden Nierengänge in die Harnblase, durch die

1) Nach einer Beobachtung E. H. Zieglers (28) ist die Kaudalvene bis zur Eingeweidearterie (Arteria coeliaca) embryonal bei Knochenfischen einheitlich — Ziegler nennt diese unpaare Vene: Stammvene — und teilt sich erst hier in die beiden Kardinalvenen. Immerhin kann dies nicht als primärer Zustand betrachtet werden, da diese „Stammvene“ nach demselben Autor bei den Teleostiern aus zwei lateralen Anlagen durch mediane Verschmelzung entsteht. Somit müssen wir auch bei den erwachsenen Formen die gleich starken Kardinalvenen als primäre Einrichtung betrachten, was ja mit den primären Selachierzuständen sich auch besser verträgt.

mediane Furche in die beiderseitigen Hälften abgeteilt, aber von da an einheitlich, wie bei Salmo, und reicht bis hinter die äußere Ausmündung. Allein dieser ganze unpaare Abschnitt ist aktiv mit den hinteren Nierengängen und erst hinter diesen liegt ein kleines, abgeschnürtes Postrenalkörperchen.

Die Niere eines anderen Percoiden, nämlich von Perca selbst, wurde von Hyrtl richtig beschrieben. Danach sind die Kopfteile der Niere sehr stark und dick und medianwärts miteinander verwachsen. Dagegen sind „die Bauchteile schmal und dünn, laufen durch die ganze Länge der Bauchhöhle, bleiben bis auf ihr hinterstes Ende getrennt, verwachsen erst am vorletzten Bauchwirbel, teilen sich dann neuerdings in zwei sehr schmale, $^1/_2$ Zoll lange Streifen, welche seitwärts vom ersten Analflossenträger herablaufen und unmittelbar über dem Halse der Blase ineinander übergehen“.

Nach meinen Untersuchungen an Perca fluviatilis ist der erste Abschnitt gleich wie bei Lucioperca sehr mächtig, doch liegt der Unterschied in dem von Hyrtl angegebenen Verhalten, nämlich in dem medialwärtigen Verwachsensein der beiden (Fig. 7 *I*). Das auf diese Weise einheitliche Gebilde hat eine H-förmige Form (Fig. 19) mit einer medianen unpaaren Verbindung, einem Vorder- (*h*) und einem Hinterhorn (*h'*). Das Vorderhorn rückt weit nach vorn und stülpt vor sich die Pericardwand in das Pericard (*pc*) vor. Auf diese Weise wird die Pericardhöhle vermindert, und die beiden Vorderhörner fassen das Herz zwischen sich, indessen der Ductus Cuvieri über die unpaare Querverbindung zu liegen kommt. Die Hinterhörner dagegen ragen lateral in die Bauchhöhle vor, zwischen sich das vordere Ende der Schwimmblase fassend. Die großen Malpighischen Körperchen scheinen von der hinteren konkaven Wand der unpaaren Querverbindung (Fig. 7) durch. Diese geht jederseits in je einen schmalen Abschnitt des übrigen Nierenorganes über. Dieser Abschnitt, der zweite (*II*), ist aber unendlich viel kürzer als der des Zanders. Die darauf folgende Niere ist der dritte Abschnitt (*III*). Er ist schmal und in intercostale seitliche Fortsätze ausgezogen, wodurch sein äußerer Rand wie ausgezackt erscheint. In dieser Weise ziehen die beiden Nieren nach hinten jederseits entlang an der Wirbelsäule, ohne sich zu berühren.

Erst kaudalwärts am Beginn des hinteren Längsdrittels des Gesamtnierenorganes rücken die beiden Nieren aneinander, hier aber noch ein Stück getrennt durch die hier median gelegene

rechte Kardinalvene. Dieses Nierenstück engt sich dann allmählich etwas ein, die seitlichen Auszackungen verstreichen, und mit dem Nachdorsalrücken der rechten Kardinalvene verwachsen die beiden Nieren, wobei das unpaare Stück sich wieder allmählich etwas erweitert. An seinem vor der Harnblase sich findenden Ende läuft dieses unpaare Stück durch eine mediane Furche, geteilt in zwei abgerundete Enden aus, aus denen je der jederseitige, bisher überall im Nierengewebe begraben gewesene Nierengang zum Vorschein kommt, um dann gleich darauf in den Blasenhals zu münden. Allein auch der von Hyrtl beschriebene Fall kann bestehen und wird durch das Verhalten der rechten Kardinalvene bestimmt. Diese bleibt bis kurz vor dem hinteren Nierenende ventralwärts und biegt erst dort dorsal. Hierdurch bleiben die beiden Nieren bis zu ihrem Ende getrennt voneinander. Hinter jedem hinteren Nierenende liegt je ein Postrenalkörperchen.

Vergleichen wir das Nierenorgan von Perca mit dem ihres Verwandten, der Lucioperca, so ergibt sich, daß aus dem opisthotypen Nierenorgan letzterer bei Perca ein holotypes Organ geworden ist, wobei der zweite Abschnitt an Länge einbüßen mußte.

Auch bezüglich der Kardinalvenen ergeben sich Unterschiede, denn bei Perca ist die rechte Vene (Fig. 7) ungemein mächtiger als die linke. Mit dem Aufhören der linken am Ende des ersten Drittels der Nierenanlage übernimmt dann die rechte Kardinalvene auch die linke Niere, ohne zuvor eine mediane Lage zu beziehen, bloß Quergefäße sind hier vorhanden. Erst weiter hinten gelangt dann diese Vene medianwärts.

Obgleich opisthotyp, ist die Niere von Gasterosteus doch ganz eigenartig entfaltet, ist jedoch nicht so wie jene der Percoiden, wie Hyrtl dies angibt. Der erste Abschnitt (Fig. 14 *I*), völlig rudimentär, „pseudolymphoid“ und selbst ohne Andeutung eines Rudimentes vom großen Malpighischen Körperchen, geht ganz kontinuierlich, ohne auch die geringste Abgrenzung in den aktiven (*III*) Nierenabschnitt über. Dies ist um so auffallender, als das vordere, blind in der Längsmitte des ersten Abschnittes endigende Nierengang seine Höhlung bewahrt und in dieser Weise in den übrigen Nierengangteil übergeht. Beide Kardinalvenen verlaufen von Anfang an völlig oberflächlich, wobei die linke mächtiger als die rechte ist. Genauestens an der Grenze zwischen dem rudimentären und dem aktivem Nierenabschnitt befindet sich bei den meisten Tieren eine Querverbindung zwischen den beiden Venen,

dann aber noch ein bis zwei bis zu der Stelle in der aktiven Niere, wo dann die beiden Venen zu einer von nun an einheitlichen Medianvene sich vereinigen, die in dieser Weise bis etwas vor das kaudale Nierenende verläuft und dort, die nun einheitliche Niere durchsetzend, eine dorsale Lage über der Niere einnimmt. Nach dem Verhalten der beiden Gefäße zueinander, und dem Erhaltensein der linken Vene bis zu einer Stelle in der aktiven Niere, sowie nach deren äußerem Verhalten nehme ich an, daß der zweite, bei den bisher besprochenen Formen immer rudimentäre Nierenabschnitt (*II*), bei Gasterosteus wieder aktiv wurde. Es ist dieser aktive Abschnitt noch schmal, und die aktive Niere beginnt sich erst nach der Vereinigung der beiden Kardinalvenen allmählich zu verbreitern.

Dies geht dann so weiter etwa bis zum dritten Drittel des Nierenorganes, von wo aus dieses dann an Breite ganz allmählich wieder abnimmt, um zum Schlusse ganz schmal zu werden. Es endigt die hier einheitliche Niere noch vor der Einmündung der Nierengänge in die Harnblase.

Der Nierengang verläuft vom Beginn der aktiven Niere an stets ganz lateral vom seitlichen Nierenrande, um zum Schlusse sich von ihr ganz abzuheben. Bis zu dieser Stelle ist der Nierengang anscheinend sehr weit, doch rührt das zum Teil von der dichten Kreisfaserschicht her (Textfig. 3 *sug*). Von da an wird der Gang bis zu seiner Mündung in die Harnblase enger.

Hier hat sich somit kaudal die Niere stark verkürzt, ohne dafür im abgeschnürten Postrenalkörper eine Abrechnung zu leisten.

Ueber die Gadidenniere berichtet Hyrtl, daß sie bei Gadus barbatus ein dickes Kopfende, aber bloß einen schmächtigen Bauchteil, der nur einen dünnen Streifen darstellt, besäße. Letztere der beiden Seiten verwachsen dann bei Gadus minutus zu einem hinteren breiteren und nach hinten zugespitzten Endstück. So soll es sich auch bei den anderen Arten und ebenso bei Motella verhalten. Aehnlich verhalten sich ferner die Nieren bei Raniceps, Lepidolampus und Lota nach Hyrtl, doch befindet sich hier die Hauptmasse der Niere im hinteren Körperabschnitt, und verwachsen die beiden Nieren hier sogar zu einem unpaaren Stück. Bei Lota erstrecken sich von hier aus „zwei schmale Streifen Nierenparenchyms von ihm längs der Wirbelsäule bis zur Basis cranii“. Ein ganz anderes Verhalten soll indessen sich bei Merluccius eingestelllt haben, denn bei ihm sind die Nieren „auffallend kurz und erstrecken sich nur bis zum 6. Wirbel“. Hyrtl meint den

vorderen Wirbel. Die Schwimmblase soll es sein, welche eine Ausdehnung nach hinten verhindert habe.

Ich habe die Niere bei zwei Gadiden untersucht, bei Gadus aeglefinus und Lota vulgaris. Das primärere Verhalten findet sich bei Lota. Der erste völlig rudimentäre Abschnitt weist auf den beiden Seiten eine große Ungleichheit auf, denn während er rechts (Fig. 17 *I*) mächtig ist und von dem 1. postpericardialen Muskelsegment sich bis zum 7. erstreckt, erhält sich links nur noch ein schmaler, langer Ueberrest entlang dem 4.—6. Muskelsegmente (*I'*). Es ist dies der hintere schmale Fortsatz des ersten Nierenabschnittes rechterseits, worauf hier dann nach vorn hin ein breites Stück (*I*) folgt, das sogar einen dünnen Fortsatz entlang der hinteren Pericardwand auf die andere Seite entsendet. Gleich hinter diesem Fortsatz erhält sich der Form nach das große Malpighische Körperchen. Das vordere dicke Ende des ersten Nierenabschnittes erstreckt sich auf die 3 ersten postpericardialen Muskelsegmente. Der dünne hintere Fortsatz weist aber zweifellos darauf hin, daß sich hier ähnlich wie bei Lepadogaster Gouanii nach Guitel, eine lange absteigende Schlinge am Nierengange des ersten Abschnittes befand, dessen Rudiment sich erhielt. Bei dem geschlechtsreifen Tiere hat sich der erste Nierenabschnitt von der übrigen Niere völlig abgeschnürt. Letztere verhält sich genau so, wie Hyrtl es angibt. Der zweite Abschnitt (*II*), völlig rudimentär, schmal und intercostal verdickt, erstreckt sich vom 2. postcardialen Segment bis zum 12. oder 13. Die Fortsetzung der Niere von hier an ist der Form nach zwar gleich dem rudimentären Abschnitt, doch wird sie von nun an allmählich breiter und höher, da sie eben aktiv ist, bis zum unpaaren hintersten Nierenabschnitt, der etwa mit dem 17. Segment beginnt. Der Uebergang ist ein durchaus allmählicher. Der unpaare Abschnitt wird immer massiger, biegt dann von ventral- nach dorsalwärts und vorn um, verschmälert sich dann rasch und läuft in die beiden Nierengänge, die bisher verdeckt waren, aus. Diese sind ganz kurz und münden in eine ansehnliche Harnblase (*hb*).

Die dorsale Vorwärtsbiegung des Nierenendes erklärt sich selbstverständlich durch die Vorwärtsverschiebung des Afters bei den Gadiden, und hat somit der hinterster Nierenabschnitt mit der sog. Kaudalniere nichts zu tun. In der Lotaniere handelt es sich somit um eine opisthotype, wobei, gern gebe ich Hyrtl recht, infolge der langen einheitlichen Luftblase, nicht nur der ursprüng-

lich zweite Nierenabschnitt, sondern auch noch ein gutes vorderes Stück des dritten Abschnittes rudimentär wurde.

Eigenartig verhält sich das Venensystem bei Lota. Die auffallend weite rechte Kardinalvene (*vc.d*) zieht in völlig lateroventraler Lage vom Nierentreifen bis nach hinten, liegt dann an der Umbiegungsstelle des hinteren Nierenabschnittes eine kurze Strecke diesem an, durchbohrt ihn und gelangt dann wie immer dorsalwärts. Nur hier an besagter Stelle tritt er mit der Niere in Beziehung, sonst ist er von der gesamten Niere getrennt und gibt keine Aeste in dieselbe. Seine Aufgabe übernahm die rechte Vena azygos (*vz.d*). Auch die Körperaorta liegt hier entlang der vorderen Körperhälfte asymmetrisch, nicht auf den Wirbelkörpern, sondern rechtslateral von der Wirbelsäule; so zieht sie bis zur Körperlängsmitte, biegt dann nach links und verläuft nun in der ursprünglichen Lage medianst entlang der Wirbelsäule. Zu Beginn liegt die Vena azygos dextra lateral von der Aorta, zwischen ihr und der Kardinalvene, und erst nachdem erstere in die symmetrische Lage geraten, liegt die rechte Vena azygos median vom Nierenstreifen der Wirbelsäule seitwärts an. Diese Lage hält die linke Vena azygos von Anfang an inne. An der Stelle, an der die beiderseitigen Nieren miteinander verwachsen, vereinigen sich auch die beiden Azygos miteinander, und das unpaare Gefäß liegt dann medianwärts der Niere unten an, versenkt sich aber bald darauf in das Nierengewebe.

Von der rechten Kardinalvene zweigt ein Ast rechterseits ab (*v*), versorgt den ersten Nierenabschnitt und teilt sich dann in zwei Muskeläste. Links findet sich in sehr stark reduzierter Form diese Vene gleichfalls, und da dort eine Kardinalvene fehlt, so ist sie das letzte Ueberbleibsel einer solchen.

Die Niere von Gadus aeglefinus ist holotyp geworden. Die beiderseitigen ersten Abschnitte (Fig. 16 *I*) sind plattgedrückt von den beiden ihnen ventralwärts fest anliegenden Hoden bei dem Männchen, etwas erhabener bei dem Weibchen, haben eine längsovale Form und liegen ihrer ganzen medianen Seite entlang fest aneinander. Von einem großen Malpighischen Körper ist an diesen großen Rudimenten nichts zu sehen, nur vorn befindet sich an jedem ein längerer fingerförmiger Fortsatz. Der ganze vordere Abschnitt, wie denn auch die aktive Niere besitzt eine sehr derbe, von elastischen Fasern durchwobene silberglänzende Kapsel, welche zwischen den beiden aktiven Nieren sich zu einem langen ventralen Bande (*s*) verdickt. Dieses sehnig scheinende Gebilde geht

nach ventral auf die beiden fest aneinander liegenden Hoden medianwärts über, sich mit der äußeren Hodenhülle unter der tiefschwarzen Peritonealdecke verwebend. Am hintersten Abschnitt zwischen den beiden aktiven Nieren fehlt diese Bildung, wodurch diese hier noch einheitlicher erscheinen. Denn die ganze aktive umfangreiche Niere (gelb) erscheint einheitlich, platt und reicht fest bis an die beiden ersten Nierenabschnitte. Somit ist an ihr ein zweiter Abschnitt nicht zu erkennen.

Auf beiden Seiten sind an der aktiven Niere intercostal breite fingerförmige Fortsätze vorhanden, die ziemlich fest aneinander liegen. Sie nehmen am hinteren Abschnitt allmählich an Mächtigkeit ab und sind die letzteren dann ganz unansehnlich. Das hintere Ende biegt nicht um wie bei Lota, was eben durch die Holotypie erklärbar ist. Nicht aus dem hintersten Nierenende gehen die stets im Nierengewebe verborgenen Nierengänge ab, sondern etwas weiter vorne (*sug*), so daß man nach diesem Verhalten von einer Kaudalniere wohl reden könnte. Auch scheint äußerlich nur ein einziger Gang vorhanden zu sein, der zumeist rechterseits die Niere verläßt, allein Schnitte ergaben, daß die beiden Gänge nur fest aneinander lagern, allerdings von einer einheitlichen Hülle umgeben. Es biegt dann dieser Strang dorsalwärts nach vorne, um die mit der ventralen Wand mit der Bauchdecke verwachsene Harnblase (*hb*) zu erreichen. Die beiden Kardinalvenen sind weit und gleich mächtig, völlig vom Nierengewebe verdeckt.

„Die anomalste Form der Harnwerkzeuge", sagt Hyrtl, „findet sich bei den Siluroiden. Sie bilden die einzige Familie, bei welcher die Hauptmasse der Niere teils unter, teils hinter der Schwimmblase liegt. Die Nieren zerfallen in einen Kopf- und Bauchteil. Der Kopfteil beider Nieren bildet zwei dicke konkav-konvexe Scheiben, welche das vordere abgerundete Ende der Schwimmblase decken, und sich in der Mittellinie des ersten Wirbels miteinander durch eine bald breitere, bald schmälere zellige Commissur vereinigen. Durch diese Commissur tritt die Arteria coeliaca hindurch." Der Bauchteil der Niere hängt mit dem Kopfteil nicht zusammen und beginnt als schmaler Streifen weiter hinten. Während dann die linke Niere etwas stärker wird, ist die rechte wieder unterbrochen. Beide vereinigen sich in einem unpaaren hinteren Abschnitt. Holotyp könnte die Niere nach Hyrtls Beschreibung bei Gymnotus sein. Diese Form zähle ich zu den Siluroiden, wie denn schon G. Fritsch (2b) die große

Verschiedenheit des ganzen Gehirns, insbesondere aber des Kleinhirns von dem der Aale betonte, wobei letzterer in der Knochenfischabteilung einzig mit dem der Siluroiden gleichgestaltet ist. Dazu kommt noch das Schädelskelett.

Ich untersuchte von Siluroiden den Zwergwels Amiurus nebulosus und da sich bei ihm bezüglich des Nierenorgans die größte Uebereinstimmung mit dem von Silurus durch Hyrtls festgestellten Zustände ergab, unterließ ich den hier so schwer zu erhaltenden Silurus zu untersuchen.

Es besteht das Nierenorgan bei Amiurus aus zwei voneinander völlig getrennten unpaar gewordenen Abschnitten, dem ersten (Fig. 20 *I*) rudimentären und dem hinteren aktiven, dritten (*III*) Abschnitt. Ersterer liegt entlang der ganzen hinteren Pericardwand mit seiner vorderen konvexen Seite jener fest an, und seine hintere konkave Seite paßte sich dem vorderen Schwimmblasenende an. Diese letztere griff somit hier schon formend ein, wie denn Hyrtl schon richtig erkannte, daß die sonderbaren Nierenverhältnisse der Welse durch die kurze und breite Form der Schwimmblase verursacht wurden.

Der hintere aktive Abschnitt der Niere (*III*) liegt im hintersten Abschnitte der Leibeshöhle und hat entsprechend diesem eine konische, sich nach hinten verjüngende Form Eine mächtige Nierenmasse ist er vorne, entsprechend dem runden Ende der Schwimmblase, der sie hier fest anlagert, konkav. Diese aktive Niere steht bei Amiurus mit dem ersten Nierenabschnitte in gar keinem Zusammenhang, denn entlang der ganzen großen Leibeshöhlenstrecke zwischen ihnen fehlt jedes Rudiment einer Niere. Nichts hängt der breiten rechten (*vc.d*) oder ungemein schmalen linken (*vc.s*) Vena cardinalis von „pseudolymphoidem" Gewebe an. Diesbezüglich hat somit Amiurus nebulosus sekundärere Zustände erreicht als sein europäischer Vetter, bei dem ja nach Hyrtl rechts noch der Rest der Niere zwischen erstem und zweitem Abschnitt voll erhalten ist, wenngleich links schon unterbrochen sein soll.

Auch die Venenverhältnisse sind beim Wels ganz eigenartig. Es ist die rechte Kardinalvene sehr mächtig (*vc.d*), die linke (*vc.s*) sehr gering, doch bis zum dritten Nierenabschnitt erhalten, in den sie sich verzweigt. Auch die linke sehr dünne Vena azygos, die fest entlang der Wirbelsäule nach unten zieht, verhält sich so. Demgegenüber fehlt die rechte Vena azygos oder ist vielmehr in der Vena cardinalis dextra durch Verschmelzensein mitenthalten.

Während diese dann einen Ast an die Vorderseite des dritten Nierenabschnittes abgibt, versenkt sie sich in das Nierengewebe. Nun zieht sie aber nicht dorsal weiter in den Schwanz, sondern es treten ventralwärts als ihre Aeste zwei Venen aus der Niere, die sich nach Aufnahme der sich aus zwei Aesten vereinigten Geschlechtsdrüsenvene zu einer einheitlichen Kaudalvene (*vc*) vereinigen. Diese zieht dann, nachdem sie zwischen den ganz kurzen, in eine sehr kleine Harnblase mündenden Nierengängen durchgegangen, dorsalwärts. Entfaltet hat sich aber die Siluroidenniere aus der opisthotypen Niere durch vollständige Rückbildung des zweiten und eines großen Teiles des dritten Abschnittes, indessen der hintere Abschnitt dieses, der sich so oft unpaar zeigt, in seiner mächtigen Entfaltung die Kompensation liefert.

Holotyp scheint die Niere der Anguilluliden zu sein, nach Hyrtl bei Muraena und Ammodytes.

Ich habe Anguilla vulgaris untersucht. Es zieht da ein ganz geringes Rudiment (Fig. 21) ohne jede Verdickung, links zusammenhängend, rechts zumeist unterbrochen von vorne nach hinten. Dieses Rudiment des ersten Abschnittes zeigt somit vorne keine Verdickung, und das Meiste von ihm ist völlig verschwunden. Sein hinteres Ende liegt fest der aktiven Niere an. Auf der rechtsseitigen Hälfte ist der obliterierte Nierengang noch zu erkennen, ohne jedoch Windungen zu zeigen, da er ganz gerade ist. So setzt er sich auch rechts kontinuierlich in den aktiven Teil des Nierenganges fort.

Die aktive Niere ist ihrer ganzen Länge nach bis zum einheitlichen hinteren Ende schmal und verdickt intercostal. Der Nierengang ist völlig von Nierengewebe verdeckt. Die beiderseitigen schmalen Abschnitte der aktiven Niere berühren sich nirgends, zwischen ihnen liegt die Wirbelsäule und darüber die Aorta. Erst am kaudalsten Abschnitte berühren sich die beiden Nieren genauestens dort, wo die rechte Kardinalvene dorsalwärts biegt. Hier verwachsen sie zu einem einheitlichen dicken, vor allem hohen Abschnitte, aus welchem bald die bisher unsichtbar gewesenen Nierengänge an die Harnblase herantreten. Damit hört aber die Niere noch nicht auf, sondern setzt sich, ohne an Dicke einzubüßen, noch ein Stück hinter dem After in die Schwanzleibeshöhle fort.

Eigenartig sind die Venenverhältnisse. Obgleich die linke Kardinalvene vorhanden ist, ist sie doch sehr gering und hört etwa mit Beginn der aktiven Niere auf. Bis in diese Querebene verläuft

die mächtige rechte Kardinalvene (*vc.d*) einheitlich, gibt hier aber dann einen Ast ab, der in gleicher Lage wie auf der rechten Seite, medianwärts von der linken Niere, gelegen nach schwanzwärts zieht. Erst mit der Verschmelzung der beiden Nieren kaudal vereinigt sich der Venenast wieder mit dem Hauptstamm der rechten Kardinalvene. Während ihres Verlaufes bestehen viele Querverbindungen zwischen den beiden Gefäßen. Es hat somit bei Anguilla die rechte Kardinalvene sehr frühzeitig die Beherrschung der linken Vene übernommen, wodurch die linke Kardinalvene sehr zurücktritt, wie das ja in den meisten Fällen bei Knochenfischen zu beobachten ist.

Die aktive Niere der Cyprinoiden ist eigene Wege gewandert, woran bis zu einem gewissen Grade die geteilte Schwimmblase schuld ist. Die ursprünglichsten diesbezüglichen Verhältnisse unter den von mir untersuchten Formen weist Cyprinus auratus auf. Bei ihm ist der erste Nierenabschnitt groß wie etwa bei dem Zander, doch von etwas anderer Form. Er ist (Fig. 8 *I*) mehr der Länge nach entfaltet, doch immerhin mit einem Querstück, an dessen medianem Rande das Rudiment des großen Malpighischen Körperchens deutlich vorspringt. Trotz seiner Größe ist der Abschnitt völlig rudimentär und besteht aus „pseudolymphoidem“ Gewebe, Venenästen und dem Rudiment des Nierenganges. An seiner ventralen Fläche zieht die Kardinalvene, rechts unvergleichlich mächtiger als links, entlang dem ganzen zweiten Abschnitte (*II*) nach hinten zum dritten Abschnitt.

Auch der zweite Abschnitt ist völlig rudimentär, doch in einer etwas anderen Weise, als bei den bisherigen Formen. Er besteht nämlich nur aus intercostalen Querrudimenten, die miteinander gar nicht zusammenhängen. Die Rudimente, rechts 4, links 3, liegen an der lateralen und medianen Seite der Kardinalvenen (Fig. 40 *r'*), ohne sie dorsal oder ventral zu bedecken. In ihnen finden sich Venenäste, und Lichtungen ohne weiteren Zusammenhang bestehen, obgleich nicht einmal ein Rest vom Nierengange mehr erhalten ist, weshalb diese „pseudolymphoiden“ Knoten untereinander auch nicht zusammenhängen.

Der dritte Nierenabschnitt (Fig. 8 *III*) gliedert sich in einen vorderen oder kopfwärtigen (α) und einen hinteren oder kaudalen (β) Teil. Der vordere Teil ist mächtig entfaltet, während der hintere auf einem niedrigen Entfaltungsgrad stehen geblieben ist, denn von einer Reduktion ist keine Rede. Der vordere Abschnitt ist

breit und kurz; nach hinten beiderseits gleich lang, erstreckt sich die linksseitige Hälfte um ein Muskelsegment weiter nach vorne als die rechtsseitige. Die beiderseitigen Teile gehen vorne sowohl wie nach hinten auseinander, doch hängen sie in ihrer Längsmitte durch ein Querstück miteinander zusammen. Dieses wallartige Querstück, oder, wie ich es nennen möchte, die Nierenbrücke (*b*), ist oben breit und erhebt sich dann nach ventralwärts, zwischen den beiden Schwimmblasen-Abschnitten gelegen, spangenartig. Auch die seitlichen Teile zeigen ventral den Eindruck der Schwimmblase, der sie ja ganz fest aufliegen. Sowohl der kopf- als auch der schwanzwärtige Rand der Brücke geht in schönem Bogen auf die inneren Ränder des äußeren Nierenrandes über, wodurch sowohl vorne als hinten die genaue Anpassung an die beiden Schwimmblasenabschnitte sich erkennen läßt. Dann wird fast plötzlich nach hinten der vordere Teil des dritten Nierenabschnittes schmal, und indem er schon nach innen bog, geht er in den hinteren Teil über. Wie zwei Schenkel nähern sich dann die beiderseitigen hinteren Teile und legen sich ihrer ganzen Länge nach bis zur Harnblase aneinander. An der hinteren inneren Seite, gerade an der Stelle, an welcher auch die beiden Venenschenkel wieder an die ventrale Nierenoberfläche treten, gelangen die Nierengänge aus dem Nierengewebe wieder zum Vorschein. Letztere liegen dann den beiden Venenschenkeln nach auswärts fest an und ziehen in dieser Lage bis zu jener Stelle, an der die beiderseitigen Nierenhälften sich aneinander legen. Hier verlassen sie die Vene und verlaufen an der lateralen Seite der Niere bis zur Harnblase.

Die beiden erwähnten Venenschenkel entsprechen nicht etwa den beiden Kardinalvenen, denn die linke schwache Kardinalvene hört schon zu Beginn des dritten Nierenabschnittes auf; sie sind vielmehr Gabeläste der rechten Kardinalvene, die sich unter der Brücke, tief versenkt in das Nierengewebe, gabelt. Immerhin steht der linke Ast mit der linken Kardinalvene in Zusammenhang. Die beiden Gabeläste gelangen dann mit der Annäherung der beiden hinteren Teile des dritten Nierenabschnittes nahe aneinander. Sie bilden zu Beginn drei bis fünf Querverbindungen untereinander und vereinigen sich endlich zu einer einzigen, median zwischen beiden Nierenorganen gelegenen Vene.

Aus diesen Zuständen des Goldkarpfens entfalteten sich die weitergehenden und somit jüngeren Zustände bei Cyprinus vulgaris, und die jungen kleinen Tiere dieses Karpfens zeigen auch mehr Anschlüsse an den Goldkarpfen als große Tiere. Beim

geschlechtsreifen Cyprius vulgaris ist der erste Nierenabschnitt (Fig. 9 *I*) im Verhältnis zu den Teilen des zweiten Abschnittes (*II*) nicht groß, indessen die Einzelteile des zweiten Nierenabschnittes verhältnismäßig größer sind, als jene des Cyprinus auratus. Sie liegen ebenfalls intercostal, doch ist auch bei ihnen kein allmählicher Zusammenhang gewahrt, vielmehr beschränkt sich dieser nur auf einzelne Stellen. Erster und zweiter Nierenabschnitt sind vollständig rudimentär, und es fehlt auch hier das Rudiment eines Nierenganges.

Um so mächtiger erscheint der dritte und aktive Abschnitt (*III*). Es hat sich hier der vordere Teil dieses Abschnittes ungleich mächtiger entfaltet, und es zeigt sich an ihm jetzt das Bestreben, die ganze kopfwärtige Rumpfhälfte, die ehedem der erste und zweite Nierenabschnitt innehatten, einzunehmen. Es besteht der mächtige vordere Teil des dritten Abschnittes aus je einem kräftigen Lappen an gleicher Stelle wie zuvor beim Goldkarpfen, doch sind diese Lappen (*a*) jetzt so mächtig, daß sie die beiden aneinanderstoßenden Enden der Schwimmblase nach ventralwärts zu umgreifen, ohne sich dabei vollständig aneinander zu schließen. Auch die Brücke (*b*) ist entsprechend kräftiger geworden. Bezüglich des oben angedeuteten Prozesses sind die beiden vorderen Lappen des dritten Abschnittes von Bedeutung. Diese senden zwar kleinere Lappen auch medianwärts in intercostaler Lage in die zwei Segmente vor der Nierenbrücke, ihr Hauptteil, links auch hier (l') mächtiger als rechts (l), erstreckt sich aber weiter nach kopfwärts. Der linke Lappen reicht bis in den dritten postpericardialen Zwischenrippenraum hinein, der rechte erreicht nur den vierten. An ihrer ventralen Fläche zeigen diese Lappen den silberglänzenden Nierengang (*g*), bis zu ihren vorderen Enden, fortwährend Aeste abgebend und sich damit verästelnd. Es ist dieser Gang aber nicht der Hauptgang selbst, sondern bloß ein sich mächtig entfaltender Sammelgang, denn der Hauptgang teilt sich über der Nierenbrücke in zwei mächtige Aeste, von denen der anderere dem seitlichen mächtigen Lappen (*a*) und der Brücke (*b*) angehört. Der größere Lappen ist schwanzwärts dem hinteren Teile des dritten Nierenabschnittes gegenüber scharf abgesetzt und nur medianwärts mit ihm zusammenhängend. Gleich wie bei dem Goldkarpfen hat der hintere Teil im Wachstum eingehalten, ist infolgedessen schmal, und die beiderseitigen Teile legen sich bis zu ihrem Ende an der Harnblase fest aneinander.

Die rechte Kardinalvene ist auch hier unendlich mächtiger als die linke, die sich im vorderen linken Lappen des dritten Abschnittes schon verzweigt (*l'*). Die rechte Kardinalvene gibt bald nachdem sie den vorderen Lappen (*l*) erreicht hat, einen Ast ab, der sich aber nach unten und links wendet und, die linke Niere vor der Nierenbrücke erreichend, sich dort in zwei Aeste gabelt. Beide diese versenken sich in die linke Niere, während jedoch der vordere sich nach dem vorderen Lappen (*l'*) wendet, zieht der andere im hinteren Lappen nach hinten und geht dann hinter der Nierenbrücke eine Verbindung mit der inzwischen über der Brücke zum Vorschein gekommenen rechten Kardinalvene ein. Das so einheitlich gewordene Gefäß zieht median zwischen den beiden hinteren fest beisammenliegenden Nierenteilen nach kaudalwärts. Somit ist das Venenverhalten auch hier so wie bei C. auratus, mit dem Unterschiede, daß der Venenast der rechten Kardinalvene für die linke Niere schon außerhalb der Niere abgeht.

Es hat sich also bei der Gattung Cyprinus ein Prozeß eingestellt, der infolge der Pflanzennahrung — denn bei allen ausgesprochenen Raubfischen ist die aktive Niere geringer — geforderten größeren Nierenleistung eingeleitet wurde. Eine Wiederherstellung rückgebildeter Teile, des zweiten Nierenabschnittes, wie bei Gasterosteus, war dabei infolge der großen Rückbildung — wobei das betreffende Nierengangstück schon verschwand, indessen bei Gasterosteus sich noch erhielt — nicht mehr möglich, und die aktive Niere mußte das Geforderte liefern. Während der hintere Teil des dritten Abschnittes vielleicht infolge größeren Druckes von dem hinteren Teil der Schwimmblase dies nicht vermochte, erfolgte dies an jenem Orte zuerst, wo der größte freie Raum dafür geboten ward. Dies ist die Stelle, wo die zwei Enden der Schwimmblasenabschnitte sich treffen, und wo zwischen ihnen und an den Seiten Raum genug übrig bleibt für die folgerichtige Entfaltung der hinteren Lappen und der sie verbindenden Nierenbrücke. Dieses Stadium wurde erreicht durch Cyprinus auratus und weitergeführt durch C. vulgaris, indem bei ihm die vorderen Nierenlappen kopfwärts wachsend, auch die Rudimente des zweiten Abschnittes, wenigstens die hintersten, zu verdrängen beginnen und ihren Platz zu erwerben bestrebt sind.

Ein viel weiter vorgeschrittener diesbezüglicher Schritt zeigt sich dann bei Tinca.

Was vor allem den ersten Nierenabschnitt betrifft, so kenne ich diesen von kleinen, 3 dm langen Tieren her und von einer Zeit also, in der bereits der ganze Abschnitt rudimentär ist, doch zu dieser Zeit noch die ursprüngliche, an die der Forelle erinnernde Form bewahrt (Textfig. 6), wie dies Hyrtl auch richtig angibt. Auch die zwar rudimentären, doch der Form nach gut erhaltenen, großen Malpighischen Körperchen sind ventralwärts deutlich zu sehen (*NR*); sie sind langgestielt und liegen außerhalb des Nierenabschnittes. Dieser besteht aus je einem Querstück, wobei die beiderseitigen sich nicht nur berühren, sondern zu dieser Zeit sogar miteinander verwachsen sind. Da nun später bei dem geschlechtsreifen Tiere diese Rudimente auseinanderrücken, gleich wie bei der Gattung Cyprinus, dann bei Esox und Lucioperca, so nehme ich an, daß die bei Salmo zeitlebens erhaltene feste Aneinanderfügung des ersten Nierenabschnittes das primäre Verhalten sei.

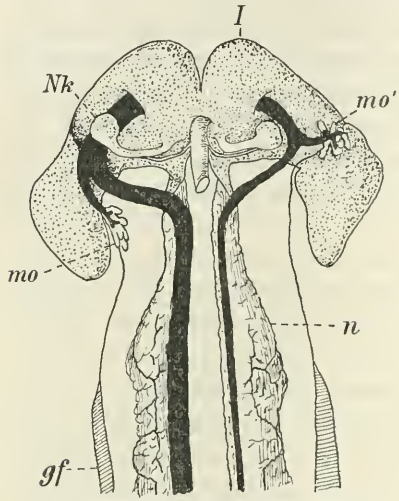


Fig. 6. Tinca fluviatilis. Erster (*I*) und der aktive Nierenabschnitt (*n*) eines jungen 3 cm langen Tieres von der ventralen Seite (nach horizontalen und quergeführten Schnittserien rekonstruiert). *Nk* rudimentäres großes Malpighisches Körperchen; *mo* rudimentäres Mesorchium; *gf* Genitalfalte. Die Kardinalvenen schwarz.

Nur die Arteria coeliaca trennt etwas noch die beiden ersten Abschnitte, von welchem Gefäß je ein nun obliterierter Ast an das große Malpighische Körperchen tritt. Die Kardinalvenen, von denen die rechte viel mächtiger als die andere ist, durchbohren das Rudiment und biegen dann nach einwärts an die innere Seite der hier aktiven Niere (*n*). Da, wo die Rudimente an die aktive Niere stoßen, geschieht dies durch einen kurzen Fortsatz ihrerseits, der sich dann der aktiven lateralen Nierenseite fest anschmiegt und auf Schnitten noch in dieser Lage eine Strecke verfolgt werden kann. Dieser Fortsatz bildet den einzigen Rest vom zweiten Nierenabschnitt. An der Stelle, wo die Kardinalvenen auf der ventralen Seite des ersten

Abschnittes nach innen biegen, gibt jedes Gefäß einen lateralen Ast ab. Links gelangt dieses zu einer Gruppe von blinden und soliden Zellsträngen, die völlig verschieden im Gewebe von dem „pseudolymphoiden“ Gewebe sind, auch außerhalb von der Niere sich befinden, doch diesem fest anliegen (*mo'*). Rechts liegt dieses Gebilde (*mo*) von innen dem Rudiment der Niere an, nicht von unten wie drüben. Von ihm aus zieht jederseits die Genitalfalte, die weiter schwanzwärts besser entfaltet ist, nach hinten (*gf*). Auf dem Querschnitt sieht man (Textfig. 7) dieses Gebilde aus soliden Zellenschläuchen bestehen (*mo*), zwischen denen Venenäste liegen.

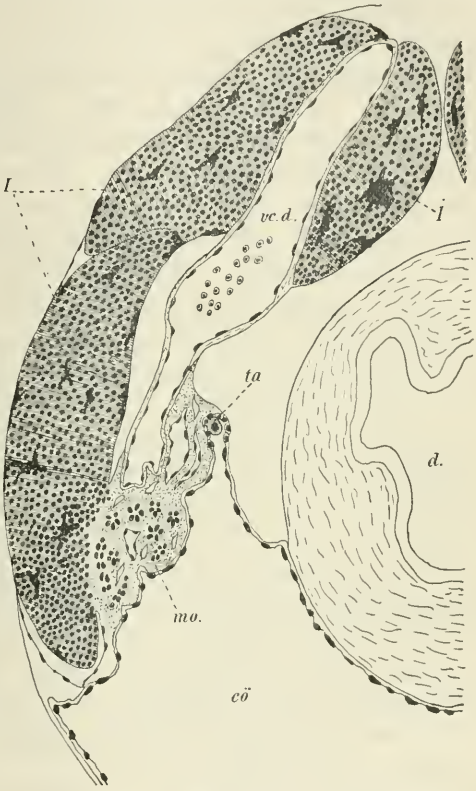


Fig. 7. Dieselbe Tinca fluviatilis. Querschnitt durch die rechte Hälfte des ersten Nierenabschnittes (*I, I'*) mit dem Darm (*d*). *vc.d* Vena cardinalis dextra; *cö* Cölom; *mo* rudimentäres Mesorchium; *ta* Hodenanlage.

Das ganze Gebilde wird durch Bindegewebe zusammengehalten, welches auch mit dem Rudiment des ersten Nierenabschnittes (*I*) jenes innig verbindet. Nach dem Cölom (*cö*) zu wird dies Gebilde durch das Cölomepithel überdeckt, das sich medial davon zur Hodenanlage einfaltet (*ta*). In diesem ganzen Gebilde kann ich nur ein Rudiment eines Mesorchiums erblicken, wobei es mich freilich sonderbar berührt, daß es sich gerade bei einem Cyprinoiden findet.

Die Zustände an dem ersten Nierenabschnitt erinnern somit bei der ganz jungen Schleie an jene von Salmo und Perca. Dies ändert sich dann, denn bei dem geschlechtsreifen Tiere (Fig. 10) ist das Rudiment des ersten Nierenabschnittes ungemein zusammengeschrumpft (*I*) und besitzt nicht einmal die frühere Form. Auch

liegen die beiderseitigen Teile aneinander, zwischen sich die Aorta fassend. Nach hinten durch eine deutliche Querfurche von der aktiven Niere abgegrenzt, reicht diese direkt bis hierher. Es handelt sich in ihr um den kopfwärts gewachsenen Lappen des dritten Abschnittes bei Cyprinus, und es beginnt dieser Abschnitt somit gleich vorn, den ganzen Rumpf jetzt beherrschend. Zuerst jederseits schmal, wird er etwas weiter hinten fast ganz plötzlich dicker, wozu je ein lateraler, runder Lappen beiträgt. Allmählich wird er noch höher und breiter, wobei die beiderseitigen Nierenorgane weit auseinanderliegen. Mit dem Erreichen der größten Breite und Höhe zwischen den beiden Schwimmblasenabschnitten legen sich die beiden Nieren fest aneinander und bilden die Nierenbrücke. Hinter dieser, schon von Hyrtl gekannten Brücke erhält sich die frühere Mächtigkeit der Niere nur noch auf eine kurze Strecke und geht dann ganz plötzlich in den schmalen schwanzwärtigen Abschnitt über. Damit sind die beiden Nieren auseinandergewichen und legen sich erst mit Beginn des letzten Drittels wieder fest aneinander, dort, wo die Vene dorsalwärts biegt. An diesem letzten einheitlichen Abschnitte (β), der ganz aktiv ist, doch den After nicht erreicht, besitzt die Niere glatte Umrandung und ist kräftig entfaltet, während sie an den beiden auseinanderliegenden Teilen viel weniger mächtig, doch gut erhalten ist und in den Zwischenrippenräumen seitliche Vorsprünge schickt, wodurch sie eben segmental gegliedert erscheint. Die Nierengänge gelangen ventralwärts erst am hinteren Ende des vorderen Teiles vom dritten Nierenabschnitte an die Oberfläche und verlaufen, im Gegensatz zu allen von mir untersuchten Cyprinoiden, entlang der Mitte der Niere zur Harnblase.

Die viel schwächere linke Kardinalvene versenkt sich an dem erwähnten runden Lobus in die Niere, indessen die rechte vor der Nierenbrücke sich in das Nierengewebe einbohrt. Hinter der Brücke kommt das Blutgefäß dann wieder zum Vorschein ventralwärts, teilt sich dann in zwei Aeste, wovon der vordere, sich nach vorn wendend, sich interrenal mit dem Ende der linken Kardinalvene trifft. Richtiger aufgefaßt ist es wohl, in Anbetracht der Verhältnisse bei den anderen noch zu beschreibenden Cyprinoiden, daß die rechte Kardinalvene hier zum Vorschein kommt und sich durch eine Querverbindung mit der anderen Kardinalvene in Zusammenhang setzt. Dann ziehen die beiden Kardinalvenen am inneren Rande der beiden Nieren nach schwanzwärts zu und ver-

binden sich so lange untereinander, bis sie sich zu einer mittelständigen breiten Vene vereinigen. Diese wendet sich zum Schluß dorsalwärts.

Für eine weitere Stufe in der phyletischen Entfaltung der Cyprinoidenniere gilt sicherlich Barbus. Bei diesem ist der erste Nierenabschnitt (Fig. 11 *I*) gleich wie bei der vorigen Form klein, zeigt noch das Rudiment des großen MALPIGHIschen Körperchens äußerlich, liegt aber dann der aktiven Niere bloß an und wird nur durch die Kardinalvenen daran befestigt, denn jedes noch so geringe Rudiment des zweiten Nierenabschnittes ist hier wie bei der nächsten Gattung, Leuciscus nämlich, völlig verschwunden. Es liegen die beiderseitigen Rudimente weit auseinander, worauf dann der aktive, ursprünglich dritte Nierenabschnitt folgt. Die aktive Niere ist gleich von Anfang an ansehnlich, wird aber bald höher und breiter, so, daß die beiderseitigen Nieren einander dann berühren (*III*). So ziehen sie weiter bis zu der Stelle an der Grenze zwischen den beiden Schwimmblasenabteilungen, weichen dann etwas auseinander, um sofort sich wieder bis zu ihrem Schwanzende zu berühren. An genannter Stelle liegt bei manchen Exemplaren die Nierenbrücke, bei anderen aber bloß ein nach rechts gerichteter Vorsprung der inneren Seite der linken Niere, wie in dem abgebildeten Falle, die linke Hälfte der Brücke darstellend. Von phyletischer Bedeutung wäre dann dieser Zustand kaum. Die beiden Kardinalvenen, die gleich breit sind und oberflächlich bis hierher ziehen, geben an dieser Stelle unter sich eine Querverbindung ab und ziehen dann, ohne solche Verbindungen weiter aufzuweisen, bis etwa in den Beginn des letzten Viertels der aktiven Niere, wo sie sich dann dorsalwärts wenden.

An der Stelle, wo die beiden Nierengänge an die ventrale Oberfläche geraten, und diese liegt noch eine gute Strecke von der Brücke entfernt, engt sich der kopfwärtige Abschnitt der Niere allmählich in den schwanzwärtigen ein. Da zwischen beiden nicht mehr der große Volumunterschied besteht wie bisher unter den aufgeführten Cyprinoiden, so erklärt sich dieser Uebergang von selbst.

Die äußeren Verhältnisse des Nierenorganes der Gattung Leuciscus entsprechen ziemlich jenen von Barbus und sind phyletisch von gleicher Bedeutung. Dabei sind die Zustände der verschiedenen Arten (L. argenteus, erythrophthalmus, rutilus, alburnus, dobula) einander so gleich, daß ich mich hier mit der

Besprechung jener von L. argenteus begnügen will. Gleich wie bei Barbus ist der erste Nierenabschnitt reduziert (Fig. 12 *I*), und es fehlt jeder Rest eines zweiten Abschnittes. Es legt sich die aktive Niere oder der dritte Abschnitt gleich breit an das Rudiment an und zieht, ohne daß die beiden Nieren sich berührten, bis zu der gut entfalteten Brücke. Hinter der Brücke weichen die beiden Nieren wieder auseinander, und bald darauf gelangt jederseits der Nierengang an die ventrale Oberfläche, womit der vordere Teil der aktiven Niere (α) in den schwanzwärtigen (β) übergeht. Dies geschieht aber noch viel allmählicher als bei Barbus, da die beiden Teile keinen solchen Unterschied in der Breite mehr aufweisen. Es berühren sich die beiden hinteren Abschnitte aber weiter hinten, erst in der Längshälfte des hinteren Teiles einander, knapp hinter der Stelle, an der die hintere Querverbindung zwischen den beiden hier gleich weiten Kardinalvenen sich befindet. Eine erste — manchmal kommt noch eine dritte vor — solche Verbindung besteht bald hinter der Brücke; von da an nach schwanzwärts sind die Venen gleich stark. Vorne war die rechte, schon in das Nierengewebe sich versenkende Vene mächtiger als die linke.

Es hat also, und hierauf möchte ich einiges Gewicht legen, der mit Cyprinus erreichte große Unterschied zwischen der Mächtigkeit des kopfwärtigen und schwanzwärtigen Teiles der aktiven Niere (oder des dritten Nierenabschnittes) mit der Entfaltung des ersteren bis zum ersten Nierenabschnitt schon mit Tinca beginnend und bei Barbus sich fortsetzend, bei Leuciscus sich ziemlich ausgeglichen.

Auch bei einem anderen Vertreter der Cyprinoiden, bei Gobio fluviatilis zeigt sich die eigenartige cyprinoide oder prosotype Umformung, und zwar in einem etwa Tinca entsprechenden Grade, doch weist der erste, zwar rudimentäre Nierenabschnitt ein eigenartiges Verhalten auf. Die beiderseitigen Abschnitte sitzen als zapfenförmige Verlängerungen — manchmal der linke etwas länger als der rechte — der aktiven Niere an (Fig. 13 *I*). An der inneren Seite der beiden, voneinander entfernt liegenden ersten Abschnitte läßt sich noch das Rudiment des großen Malpighischen Nierenkörperchens (Textfig. 8 *NR*) erkennen. An dieser Stelle beginnt dann der sich vielfach schlängelnde und in dem ersten Nierenabschnitt blind endigende Nierengang (*sug'*), der noch eine verengte Lichtung und somit gut

angeordneten Epithelbelag hier aufweist, obgleich das große Nierenkörperchen völlig rudimentär ist.

Der aktive, dritte Nierenabschnitt (Fig. 13 *III*) schließt sich direkt dem ersten Abschnitt an, ohne daß ein Rudiment eines zweiten Nierenabschnittes nachweisbar wäre. Es beginnt der Nierengang wie überall bei den untersuchten Cyprinoiden mit der Vereinigung einer Zahl von Sammelgängen. Der vordere Abschnitt der aktiven Niere gliedert sich in den kopfwärtigen, mächtigen, aber kurzen und den hinteren längeren Teil. Der vordere Teil (α), an dessen rechtsseitiger Hälfte ich zweimal in 6 Fällen den Nierengang oberflächlich gelegen fand, wird nach hinten immer ansehnlicher, die beiden Nieren liegen auseinander. Es endigt dieser Abschnitt nicht gleich mit der dicken, entweder von rechts nach links oder von links nach rechts schiefgestellten Brücke, sondern vorher sich verschmälernd etwas hinter der Brücke. In diesem letzten Teil liegen die Nierengänge schon oberflächlich und ziehen auch so weiter in den hinteren Teil des dritten Abschnittes. Dieser (β) erscheint gemindert, und zwar mehr auf der rechten als der linken Seite. Rechts sieht man kleine, ungleich große, voneinander getrennte, nicht ganz segmental angeordnete Lappen von innen in den Nierengang münden, indessen links die Läppchen, obgleich von innen voneinander abgegrenzt, fest beisammen liegen. Es können sich infolge der Verminderung die beiden Nieren hier medianwärts nicht berühren, dies erfolgt erst am Endstück, etwas von der Harnblase, doch ist die Niere auch hier gering.

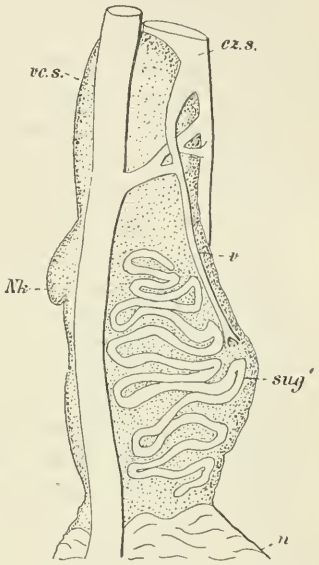


Fig. 8. Gobio fluviatilis. Der erste linke Nierenabschnitt von der ventralen Seite. *NK* Rudiment des großen MALPIGHIschen Körperchens; *sug'* das nach vorne und hinten geschlossene, aber noch hohle vordere Ende des Nierenganges; *n* aktive Niere; *vc.s* Vena cardinalis sinistra; *vz.s* Vena azygos sinistra; *v* Venenast.

Die rechte Kardinalvene ist viel mächtiger als die linke. Hinter der Brücke erfolgt die erste Querverbindung zwischen den zwei hier gleich weiten Venen, eine oder zwei andere folgen darauf, bis dann schließlich die beiden Venen, sich miteinander vereinigend, am Endstück der Niere dorsalwärts biegen.

Aus dem Verhalten der beginnenden Zustände bei den Cyprinoiden, dann noch mehr aus jenem von Gobio erklärt sich konvergenterweise das Verhalten bei Plectognathen. Für Diodon und Tetrodon, aber auch für Pediculaten hat schon Hyrtl angegeben, daß diese bloß eine „Kopfniere" besäßen. Später ist die gleichlautende Angabe Hyrtls für einen Gadiden, nämlich Merluccius, durch Emery (4) bestätigt worden.

Bei einem Tetrodon cutaneus, der sich jedoch für die mikroskopische Untersuchung nicht mehr eignete, habe ich diese Angaben in gewissem Sinne richtig gefunden. Es ist bei ihm die ganze aktive Niere (Fig. 18) auf den postcardialen Körperabschnitt zusammengezogen; von da an zieht der Nierengang (*sug*) ohne jeden Nierenanhang glatt bis zur großen Harnblase (*hb*). Allein die Auffassung, daß sich in dieser aktiven Niere der erste Nierenabschnitt, die sog. Vor- und Kopfniere, erhalten hätte, ist unrichtig. Diese findet sich vielmehr als geringes Rudiment (*I*) am vorderen schmalen Ende der aktiven Niere, während diese ventralwärts einen mächtigen verästelten Sammelgang zeigt, der dann weiter nach vorne sich in das Nierengewebe versenkt, um dann medianwärts neben der jederseitigen Kardinalvene als Nierengang zum Vorschein zu kommen. Schon darum kann es sich nicht um den ersten Nierenabschnitt handeln, denn dieser besitzt nie einen verzweigten Gang. Vielmehr ist diese Nierenform aufzufassen als eine, die sich konvergenterweise aus einer gobioartigen Niere weiterentwickelte, wobei der ganze Endabschnitt der Niere eingebüßt wurde.

C. Allgemeine Betrachtungen.

Bevor ich die Teleostierniere auf ihre Phylogenie hin besprechen möchte, halte es für erforderlich, die Nierenform der Gobiesociden nach den Erörterungen Guitels in Kürze zu wiederholen.

Nach ihm erhält sich bei Gobiesociden, wie schon Emery für andere Teleostier, wie Fierasfer und Zoarces, feststellte, der vorderste Abschnitt des Nierenorganes, die „Vorniere" oder unser erster Abschnitt auch bei dem geschlechtsreifen Tier funktionsfähig. Er besteht aus einem großen, frei nach innen liegenden Malpighischen Körperchen, das durch einen Stiel mit dem übrigen, in dem 2.—4. postcardialen Segment gelegenen Teil der „Vorniere" verbunden

ist. Dieser letztere ist im allgemeinen von langer und schmaler Form bei Lepadogaster Gouanii, microcephalus und bimaculatus, hammerförmig quergedehnt — wie ich hinzufügen möchte, gleich jener der Forelle oder, wegen des jedesmaligen großen Abstandes zwischen den beiderseitigen, mehr der von Lucioperca — bei Lepadogaster Candollii. Der Stiel des großen Malpighischen Körperchens ist der Beginn des „Urnierenganges" und beschreibt oft schon bis zum ersten Nierenabschnitt mehrere Windungen, dort aber angelangt, biegt er in einen absteigenden, vielfach sich schlängelnden Schenkel, der, ungeachtet dessen, ob er weit aus dem Bereiche des ersten Abschnittes medianwärts, entlang dem zweiten Abschnittes hinzieht (L. Gouanii) oder im Bereich des ersten Abschnittes verbleibt, zahlreiche Windungen beschreibt, um dann in den aufsteigenden Schenkel umzubiegen. Dieser, gerade verlaufend, geht am kopfwärtigen Ende des ersten Abschnittes in den Nierengang über.

Es besitzt der große Nierengang bis zur Endmündung baumförmig verzweigte Ausbuchtungen, die, wie ich hinzufügen möchte, bei der großen Tätigkeit des Ganges anderer Knochenfische aus dem Prinzip der Flächenvergrößerung sich erklären lassen. Diese Ausbuchtungen sind mit den Nierenkanälchen nicht zu verwechseln.

Zwischen dem ersten Abschnitt und der übrigen, in Lappen sich gliedernden Niere befindet sich bei den verschiedenen Arten, wie die photographisch gewonnenen Abbildungen Guitels schon deutlich zeigen, ein verschieden langes Zwischenstück, auf das zwar Guitel kein größeres Gewicht legt, welches ich aber als den zweiten Nierenabschnitt deute. In diesem Stück beschreibt der Autor keine Harnkanälchen, und folglich waren auch keine Malpighischen Körperchen hier vorhanden. Hierauf folgt die metamer gegliederte „Urniere", deren Metamerie von vorne nach hinten an Deutlichkeit einbüßt und bei manchen Formen, wie bei L. bimaculatus, durch Massenzunahme völlig schwindet, doch sind diesbezüglich große Schwankungen von der segmentalen und schmalen Form mit Uebergängen auch bei dieser Art vorhanden. In den Segmenten der Urniere finden sich nur wenige Harnkanälchen — an ihrem Ende gegabelte erwähnt Guitel nicht — die, sich zuvor verschmälernd, mit Malpighischen Körperchen enden; solche können aber auch an manchen fehlen und sollen bei L. Gouanii und microcephalus überhaupt an allen Harnkanälchen fehlen (?).

Emery unterschied an der Niere von Fierasfer deutlich unsere

drei Abschnitte, den ersten, seinen kopfwärtigen, den zweiten, seinen dorsalen, und den dritten, seinen unpaaren, hinteren und er war ja auch der erste, der das Intätigkeitbleiben des ersten, der „Vorniere", bei manchen Formen, nämlich Fierasfer und Zoarces feststellte. Es läßt sich aber immerhin aus Emerys Angaben nicht gut ersehen, wie weit der zweite Abschnitt zur Geltung kommt.

Anknüpfend an diese Beobachtungen mit Hinzuziehung des Befundes bei Anderen läßt sich hier somit ein bestimmter Nierentypus am geschlechtsreifen Tiere feststellen. Das Stadium vor uns ließ sich als das holotypische bezeichnen. Damit soll selbstverständlich nicht gesagt werden, daß wir es mit einem abgeschlossenem oder nicht anschließendem Vorgange zu tun haben. Im Gegenteil. Es zeichnet sich aber diese Entwickelungsrichtung der Teleostierniere, die möglicherweise auch andere zur Zeit unseres jetzigen Wissens noch unbekannte Abzweigungen besitzt, durch gewisse eigenartige Wege aus. Es sind diese gekennzeichnet durch das Erhaltensein des ersten Nierenabschnittes und durch das eigenartige Vorrücken der aktiven Niere. Ein zweiter Nierenabschnitt, als mehr oder weniger rudimentäre Strecke, ist schon aus dem Larvennierenorgan des Fischchens vorauszusetzen; darauf weisen doch die Zustände bei den geschlechtsreifen Gobiesociden hin. Das mehr oder weniger segmental angeordnete Nierengewebe in dem dritten Abschnitt zeigt zwar keine ausgesprochene Tendenz zu einer massenhaften Entfaltung, doch ist das Bestreben nach aktivem Nierengewebe vorhanden, was dadurch erreicht wird, daß im zweiten Abschnitt neues aktives Gewebe auftritt und dieser Abschnitt als rudimentäres Stück damit verschwindet. Es ist dies dann die Wiederkehr auf primäre Zustände. Daß aber das aktive Gewebe an Ort und Stelle sich entfaltete, dies geht daraus hervor, daß der Nierengang nicht etwa wie bei dem Vorwachsen des hinteren Nierenabschnittes der Cyprinoiden durch einen neuen Zweiggang ersetzt wird. Erhält sich doch dann auch manchmal noch der erste Abschnitt zeitlebens in voller Tätigkeit. Es zeichnet sich dann das ganze Nierenorgan durch eine gewisse Gleichmäßigkeit anderen Teleostiernieren gegenüber aus, weshalb vielleicht für diesen Zustand die Bezeichnung holotyp geeignet wäre.

Bei noch größeren funktionellen Anforderungen an die Niere aber erfolgt eine massigere Entfaltung zwar entlang der ganzen aktiven Niere, aber am meisten an deren hinterem Abschnitt, und dies scheint den ersten Abschnitt überflüssig

zu machen, weshalb dieser zwar, was das große MALPIGHISCHE Körperchen betrifft, rudimentär wird, doch das vordere Ende des Nierenganges aktiv und in vollem Zusammenhange mit dem anderen Teil des Ganges sich erhält. Diese veränderte Holotypie zeigt sich bei Gasterosteus.

Aus der gemeinsamen Larvenniere, wie wir sie bei Salmo von Ganoiden-Ahnen ererbt erhalten finden, und die eine allgemeine Bedeutung für die Teleostier hat, können sich aber auch andere Zustände entfalten.

Und dies ist wohl ein Zustand, der der Holotopie vorausging, denn er ist eigentlich in der Larvenniere selbst gegeben und besteht in der Uebernahme der Funktion durch den dritten Abschnitt, wozu sich dann nachher das Rudimentärwerden des ersten Abschnittes gesellt, der aber als Erinnerung daran, daß er noch vor nicht so langer Zeit bestand, auch im rudimentären Zustande sich massig erhält. Mit ihm degeneriert auch der zweite Abschnitt vollständig, wie wir diese opisthotypen Entwickelungsformen bei den Salmoniden, bei Lucioperca und Esox antrafen.

Dabei sahen wir gerade hier, daß die einzelnen Typen in derselben Abteilung bestehen können, wofür Lucioperca und Perca ein Beispiel abgeben, allerdings nicht vergessend, daß die Opisthotypie bei den Knochenfischen das Ursprüngliche war und sich auch in der Larvenniere zeigt.

Von der Opisthotypie leiten sich aber auch die eigenartigen Zustände der Cyprinoiden ab, denn, abgesehen von der schon weit vorgeschrittenen Vermehrung des Nierengewebes an der Brücke, steht das Nierenorgan von Cyprinus auratus noch nahe genug der Opisthotypie. Hier nun entfaltet sich der zweite Nierenabschnitt nicht wieder aus sich heraus, sondern wird, bei höherer, wohl durch die Art der Nahrung gestellter Forderung an das Nierenorgan, durch je einen sekundär entfalteten Lappen des zweiten Abschnittes überwuchert, wobei dieser Prozeß bei Cyprinus carpio noch im Gange ist, bei anderen Vertretern aber längst überstanden wurde und nur dadurch, daß der hintere Nierenabschnitt bis zum Rudimente des ersten Abschnittes gelangt, als abgeschlossen zu betrachten ist. Nach Abschluß aber stellt sich dann eine gewisse Gleichmäßigkeit in der ganzen aktiven Niere ein, es wird ein holotyper Zustand in anderer Weise wie in den obigen Fällen erreicht. Da in diesem Zustand der erste Beginn der massigen Nieren-

entfaltung von dem vorderen Teil des dritten Abschnittes ausgeht, so ließe sich dieser Zustand als der prototype bezeichnen.

Nicht nur den Teleostiern, sondern auch ihren Ahnen, den Ganoiden, von denen sie es ja ererbt haben, ist die Larvenniere, bestehend aus dem ersten, zweiten und einem dritten Abschnitt, eigen. Außerdem findet sie sich auch bei den Cyclostomen unter den Ichthyden, nicht aber bei den Selachiern. Der gemeinsame Zustand war aber ein solcher, wie ihn die Selachier noch ontogenetisch aufweisen.

Was speziell das Verhalten des kopfwärtigen Endes des Nierenorganes jüngerer Selachier (denn über das Nierenorgan der Notidaniden liegen keine Beobachtungen vor) betrifft, so gelangt eine bei verschiedenen Formen verschieden große Zahl von Nierensegmenten, 3—10, nie zur vollen Entfaltung, sondern bloß zur Anlage. Diese werden als die „Vorniere" bezeichnet. Zu einer Vorniere im Sinne des ersten Abschnittes des Ganoiden-Teleostier-Nierenorganes kommt es aber nie, sondern diese ganze „Vorniere" bleibt rudimentär, indem sie noch während der Ausbildung Rückbildungserscheinungen aufweist. Daß aber aus solch einer, dem Verfalle längst schon unter den Selachiern preisgegebenen Anlage bei ungemein weit sich abgezweigten Abkömmlingen der Selachier wieder ein, wenn auch larval funktionierendes Organ, wie die sog. Vorniere der Ganoiden wurde, erscheint direkt ausgeschlossen und das gleiche gilt auch noch mehr für die Amphibien. Außerdem aber ist die „Selachiervorniere" auch innerhalb der Abteilung nichts Gleichmäßiges, dies geht aus der verschiedenen, in sie aufgehenden Segmentzahl bei den verschiedenen Formen hervor, sondern sie ist das vorderste, rudimentär gewordene Ende des Nierenorganes, dem sich immerfort andere, hintere, rudimentär werdende Nierensegmente anschließen. Daraus folgt aber zweierlei: erstens, daß die „Vorniere" der Selachier sich immerfort von der Urniere aus ergänzt und folglich dieser gegenüber nichts Besonderes darstellt, sondern bloß ihr vorderstes Ende ist, zweitens aber, daß es ein kopfwärtigeres Stück als die „Ganoidenvorniere" ist. Die „Selachiervorniere" vererbt sich nicht mehr auf die Ganoiden, sondern diese entfaltet sich aus einer weiter nach hinten gelegenen Zahl von „Urnierensegmenten", während die „Selachiervorniere" mit Ausnahme der Tube nur noch als erster großer Suprarenalkörper erhalten bleibt, worauf ich schon früher hingewiesen habe (10).

Der Prozeß der weiteren Vorwärtswanderung von ganzen Körper-

segmenten, der ja diese Anschoppung und die damit verbundene Rückbildung von Nierensegmenten bei den Selachiern hervorrief, ist mit diesen aber noch nicht abgeschlossen. Denn abgesehen davon, daß — wie schon weiter oben darauf hingewiesen ward — die „Vorniere“ von Acipenser aus 5—6, indessen bei Lepidosteus aus 5, bei Amia, gleich wie bei Salmo, aber aus 4 Segmenten hervorgeht, wurde in vorliegender Arbeit auch das Einrücken weiterer hinterer Nierensegmente in den ersten Nierenabschnitt nachgewiesen. Es gehen nach Beard vor dem Vornierenwulst Abschnitte bei Lepidosteus noch vor der Entfaltung der „Vorniere“ zu Grunde, die wohl die Reduktion von 6 Segmenten bei Acipenser auf 5 bei Lepidosteus erklären, nicht minder die weitere Reduktion bei Amia und Salmo. Es bestand bei dem Salmoembryo der erste Nierenabschnitt aus 4 Querkanälchen, vom großen Nierenkörperchen abgesehen, wozu bei der Larve noch 4 hintere hinzukommen. Der Prozeß der Vorwärtsverschiebung besteht somit weiter.

Daraus geht aber auch hervor, daß die Rosenbergsche Bezeichnung „Vorniere“ keine bestimmte ist, denn sie bezeichnet verschiedene metamere Teile des Nierenorganes als gleichwertig. Es läßt sich bloß sagen, daß in dem embryonalen und später in dem larvalen Leben in beiden aus derselben Ursache ein höheres Erfordernis an das Nierenorgan gestellt wird, was die höhere Entfaltung des vorderen Nierenabschnittes bedingt. Dies wohl darum, weil der hintere Nierenabschnitt, für höhere Entfaltung im späteren Leben berufen, für die Bildung nur zeitlicher Einrichtungen den geeigneten Boden nicht abgeben kann. Durch das Larvenleben bedingt, kommt jene Entfaltung aber nur dort zur Geltung, wo jenes Leben besteht, also bei Ganoiden, Teleostiern, Cyclostomen und Amphibien, nicht aber bei Selachiern, wo durch den Dotterreichtum ein Larvalleben überflüssig wird. Es ist dies eine Auffassung, die bekanntlich zuerst 1881 durch Sedgwick (21) ausgesprochen und später durch Fiald weitere Begründung erfuhr (2). Auch betonten beide die Einheitlichkeit der ganzen Nierenorgane.

Ueberall besteht die larvale Niere in der Entfaltung des ersten und dritten Nierenabschnittes bei gleichzeitiger Verkümmerung des zweiten.

Dieser auf phyletische Zustände gegründeten Auffassung gegenüber wird die Rückertsche, die in der „Vorniere“ ein von der „Urniere“ morphologisch verschiedenes Organ sieht,

weil erstere eben durch eine Ausstülpung eines Somiten entsteht, die „Urniere“ aber durch eine Umwandlung eines dem Somiten benachbarten Abschnittes in die Anlage eines Urnierenkanälchens, aber keinen Fortschritt bedeuten und eben wegen der rein ontogenetischen Begründung. Oder soll vielleicht der Umstand, daß die „Urniere“ später entsteht, einen triftigen Grund für die Trennung beider Nierenteile bedeuten? Jene spätere Entfaltung wird ja erklärlich in Anbetracht der von Anfang an bestehenden Früherentwickelung kopfwärtiger Somite beim Embryo und eben durch die larvalen Bedürfnisse bei vielen Formen. Damit kommen wir aber zu einem anderen Einwand Rückerts (19). Es betrifft dieser nämlich die Tatsache, daß in späteren Stadien in der „Vornierengegend“ Rudimente von „Vornierenkanälchen“ sich zeigen. Beweist dies aber etwas anderes, als daß hintere Segmente weiter kopfwärts sich verschieben? Außerdem ist der Nierengang immer einheitlich!

Etwas entschieden Bestechliches hat die Auffassung Wiedersheims (26) für die Trennung der „Vorniere“ von der „Urniere“ in der Annahme, daß bei Reptilienahnen sich die Vorniere durch die ganze Leibeshöhle hindurch erstreckt haben soll. Allein ist diese Annahme durch irgend etwas begründet? Vielleicht durch die von Semon (24) später gemachten Befunde, daß „Vor- und Urniere“ bei Ichthyophis in allen bis zum After reichenden Segmenten nebeneinander, Urnierenkanälchen dorsal von denen der Vorniere liegen? Ist aber für diese letzteren etwa bewiesen, daß sie tatsächlich Vornierenkanälchen seien? Sie kommen unter anderem auch bei Teleostiern vor, — jene oben beschriebenen ventralen, rudimentären — besitzen aber keine allgemeine Verbreitung und können, wie ich darauf noch weiter unten zurückkommen werde, auch anders gedeutet werden. Semon sagt ja selbst, daß jedes Nierensegment bloß eine zweite, höher entfaltete Generation von Vornierensegmenten sei, und damit wäre eigentlich die Einheitlichkeit des Nierenorganes zugestanden. In diesem Sinne pflichte ich Semons wohldurchdachter Auffassung gern bei, nicht aber bezüglich des einstigen Bestehens einer Vorniere.

Im großen und ganzen schließt sich auch Price in seinen Studien über Bdellostoma (17) der Sedgwickschen Auffassung an, und von ihm rührt auch die Bezeichnung Holonephros.

Felix (6) vertritt die Auffassung, daß das ganze Vornierenorgan sich einstens der ganzen Leibeshöhle entlang erstreckte, also

im SEMONschen und RÜCKERTschen Sinne, und dann doch durch die Urniere ersetzt ward, denn die Tatsache, „daß Vornierenkanälchen in gleichen Segmenten nebeneinander vorkommen“, widerlege die Auffassung eines Holonephros. Und gerade dieser Punkt ist es, auf dessen Erörterung ich mich hier zum Schlusse einlassen möchte, wozu die Zustände bei den Knochenfischen geeignet zu sein scheinen.

Den Beginn mache ich mit dem uns bekannten ursprünglichsten Zustand, wie ihn Selachier noch ontogenetisch aufweisen und dies uns C. RABL rekonstruierte.

Es besteht da die Urniere aus segmental angeordneten Harnkanälchen, die in den primären Harnleiter münden und die mit einem Trichter, dem späteren Flimmertrichter, in das einheitliche Cölom sich öffnen. Dies ist ein ontogenetisches Stadium, aus dem direkt jenes phyletische der Harnkanälchen mit MALPIGHIschem Körperchen, Innen- (in die BOWMANsche Kapsel mündenden) und Außentrichter in das einheitliche Cölom sich nicht ableiten läßt, und darum müssen wir entweder annehmen, daß jedes frühere, nun mit dem Mündungsende zum primären Harnleiter vereinigte Querkanälchen (Harnkanälchen) zwei Außentrichter besaß — wie denn beim Amphioxus tatsächlich mehrere vorkommen — oder eine Spaltung des ursprünglichen Außentrichters voraussetzen, denn jenes Stadium, in welchem das Urnierenbläschen besteht, wird kaum als primär betrachtet werden können; es handelt sich hier vielmehr um eine cänogenetische Anlage. Mir scheint die erste Möglichkeit in Anbetracht der Amphioxuszustände heute für annehmbarer, und ich erblicke in dem oben angeführten ontogenetischen Zustande bereits ein cänogenetisches Stadium, in welchem der Glomerulus im SEMONschen Sinne bereits mit dem Innentrichter in die Kanälchenanlage einbezogen ward. Es entfaltet sich dann nach der Aufwindung des Querkanälchens der Glomerulus mit der BOWMANschen Kapsel, als abgeschnürter Cölomabschnitt, und mit dem Innentrichter, von dessen Stiel der Außentrichter abgeht. Dieses phyletische Stadium ist indessen nicht mehr erhalten, es müßte denn sein bei Notidaniden, sondern im erhaltenen Stadium, wie ich es für Acanthiasembryonen darstellte (10), finden sich hier metamer angeordnet sechs Kanälchen in einen Sammelgang mündend mit ebensovielen MALPIGHIschen Körperchen, von welchen Kanälchen nur eins, das hinterste, noch einen Innentrichter aufweist. Ob diese sekundären Kanälchen nur durch Sprossung

aus dem Sammelrohre entstehen, oder aus solchen Sprossungen aus dem primären Harnleiter sich entfaltend, mit ihren Mündungsstücken später verwachsen, wissen wir nicht, so weit reichen unsere Kenntnisse der Ontogenese leider nicht. Mag dem aber sein, wie ihm wolle, so viel steht fest, daß eine sekundäre Vermehrung schon hier einsetzt, wobei allerdings auch in den Supra- oder Interrenalkörperchen Produkte gegeben sind, deren Abstammung von rückgebildeten Nierenteilen durchaus möglich und heute nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen ist. Freilich wäre zu erwägen, ob es sich hier nicht um große Zwischensegmente handelt, denn so paradox dies auch scheinen mag, ganz ignorieren läßt sich die Sache doch nicht. Damit wäre aber durchaus nicht gesagt, daß diese Segmente älteren phyletischen Datums wären, als die erhaltenen.

Wenn wir nun einen Schritt weiter tun hinüber zu den Ganoiden, so fragt es sich in erster Linie bei Berücksichtigung der gesamten Organisationsverhältnisse dieser und der Selachier: sind wir berechtigt, die Ganoiden von den ältesten Squaliden abzuleiten, oder sollte dies eher anknüpfend an pentanche Haie geschehen? Da sind vor allem die Zahl der Kiemenspalten und die Umwandlungen der ersten Kiemenbogen (Anschluß des Kieferapparates durch das Hyomandibulare an das Cranium) maßgebend, und diese lassen den Anschluß nur an pentanche Haie zu.

Damit will ich aber bezüglich des Nierenorganes nur sagen, daß die Urniere der Ganoiden nicht bloß aus einfachen metameren Querkanälchen abzuleiten ist, sondern daß eine größere Zahl solcher in jedem Segment der Ganoidenahnen mit Rücksicht auf Acanthiaszustände durchaus eine Voraussetzung ist. Die ontogenetischen Zustände dürfen eben nicht ohne Rücksicht auf phyletische verwertet werden, was aber bezüglich der Nierenfrage nur zu reichlich geschah.

Fassen wir aber diese Möglichkeit ins Auge, so dürfen wir kaum in ontogenetischen Rudimenten der Ganoiden und Teleostier — ich möchte bei diesen bleiben — sogleich ein, vor der Urniere bestandenes älteres Nierenorgan voraussetzen, diese können ja auch von reinen Urnierenteilen herrühren.

Es wird vielfach betont, daß die „Vornierenkanälchen", wenn auch nicht immer, doch öfter sich vor der Ausbildung des Sammelganges und nicht aus dem Nierengange entwickeln, während

Urnierenkanälchen stets nach Ausbildung des Harnleiters entstehen, und daß die „Vornierenkanälchen“ nie die Entfaltung des Urnierenkanälchens erreichen. Damit ist ja allerdings der Nachweis erbracht für das Aeltersein ersterer, allein können wir denn annehmen, daß die 6 Nierenkanälchen des Acanthias auf einmal aufgetreten wären? Und wenn dann das Nierenorgan der Ganoiden aus acanthiasähnlichen Stadien entstanden wäre, wobei die 5 sekundären Kanälchen dieser bei Ganoiden nicht mehr zur Funktion gelangen, können wir da verlangen, daß beide, bleibende und vergängliche, gleichen Schritt in der Entwickelung einhalten? Ich für meinen Teil habe bei Salmo die Kanälchen, ob rudimentär oder nicht, stets aus dem Nierengange sprossen sehen, und dieser Modus wurde auch schon von anderen betont; doch sollte dem auch anders sein, so wäre das ja leicht erklärlich aus der Ueberlastung des Nierenganges mit der Nierenfunktion in der embryonalen und larvalen Periode.

Jedenfalls möchte ich die vergänglichen Querkanälchenanlagen nach diesen Erwägungen nicht als Ueberbleibsel einer einstigen Vorniere betrachten, und darum ist das Zugeben des Vorhandenseins solcher Kanälchen gleichzeitig mit bleibenden in der Urniere von seiten Fields noch durchaus nicht als Aufgeben seines Standpunktes bezüglich des Holonephros, wie Felix meint (5, p. 411), zu bezeichnen. Rudimente treten noch auf — ich leite das genannte „pseudolymphoide“ Gewebe, sowie die Interrenalkörper von ihnen ab — ohne daß sie vor den bleibenden Teilen bestanden hätten, und neue Teile, die Sprossen am bleibenden Querkanälchen, bedeuten eher vermehrte Funktion desselben Nierenorganes.

Auch den einheitlichen großen Glomus in dem großen Nierenkörperchen des ersten Nierenabschnittes möchte ich nicht als etwas für die „Vorniere“ Bezeichnendes betrachten, er ist eben aus mehreren durch Verwachsung entstanden, wie denn seine Bowmansche Kapsel auch durch Schwund der Zwischenwände mehrerer solcher Kapseln entstand und welcher Prozeß an dem dritten Nierenabschnitt zwischen den fest aneinanderliegenden Malpighischen Körperchen des Ammocoetes, wie ich dies auch aus eigener Erfahrung weiß, heute noch besteht, wobei manche Nierenkörperchen auch 3 Innentrichter aufweisen.

Speziell die Betrachtung der Teleostierniere hat hier ergeben, daß diese ein einheitliches Organ darstellt mit begonnener embryonaler Funktion. Sie besteht aus einem ersten Abschnitt mit dem großen Malpighischen Körperchen und dem Nierengang,

wobei an ersterem noch 4 rudimentäre Segmentkanälchen sich beteiligen und der Nierengang durch das Auftreten eines Querkanälchens mit Nierenkörperchen in der Höhe des 12. und 13. Muskelmetamers sich als Embryonalniere erweist. Dieses Stadium bezeichnet dann den weiteren Weg der Entfaltung, indem die drei Abschnitte des Holonephros sich auch im Larvenleben als solche erkennen lassen. Es entstehen mit Ausnahme des ersten Abschnittes entlang der ganzen Länge des Nierenganges dorsale und ventrale metamere Querkanälchen, wobei die ventralen als auch die dorsalen nur im dritten Nierenabschnitt zur vollen Entfaltung gelangen. Dies besteht in der Verlängerung des Querkanälchens, das in beiden Fällen von dem Nierengange aus sproßt, und der Entfaltung eines Malpighischen Körperchens am freien Kanälchenende. Zu Peritonealtrichtern kommt es nirgends mehr, auch zu ihrer Anlage nie. Eine starke Wucherung aus den rudimentären Querkanälchen füllt die Nierenkapsel aus, in der die aktiven Teile gelegen sind, und dies Gewebe ist dort am üppigsten, wo eben die rudimentären Bildungen am zahlreichsten sind, nämlich im ersten und zweiten Nierenabschnitt.

Im ersten Nierenabschnitt windet sich der Nierengang jetzt mehr als ehedem, und es gesellen sich kopfwärtige Teile aus dem früheren zweiten Abschnitt, nachweislich 2 Segmente, ihm zu. Im dritten Abschnitt entfalten sich neben den metameren, lateralen Nierenkörperchen nun auch mediane, nicht mehr metamere, womit die Metamerie die erste Störung erfährt. So die Larvenniere.

Aus dieser Larvenniere entfalten sich dann bei dem erwachsenen Tier verschieden modifizierte Zustände. Entweder erhält sich der aktive Teil des ersten Abschnittes als solcher zeitlebens oder er rückbildet sich bis auf sein Rudiment. Dabei bleibt im letzten Teil der zweite Abschnitt auch rudimentär, während der dritte weiter wuchernd, damit mehr weniger dysmetamer wird. Es erfolgt seine Vermehrung stets durch Knospung von Gabelästen an dem Erstlingsharnkanälchen. Dies ist das primärste Verhalten der bleibenden Niere, die opisthotype Niere der Knochenfische von animaler Nahrung. Bei vorwiegender Pflanzenkost entfaltet sich von hinten nach vorne zu die aktive Niere bis zum Rudiment des ersten Abschnitts, das Rudiment des zweiten verdrängend; es ist dies die prototype Teleostierniere. Im Falle, daß der erste Nierenabschnitt sich erhält, regeneriert sich allem Anscheine nach der zweite Abschnitt, ohne daß dabei eine Wucherung am dritten

sich einstellen würde. Aber auch in diesem holotypen Falle kann der erste Abschnitt teilweise sich rückbilden, nämlich das große Malpighische Körperchen, während das vordere Ende des Nierenganges erhalten bleibt, dabei aber die aktive Niere an aktiven Teilen gewinnt. Es ist somit unverkennbar, daß zwischen dem ersten und dritten Abschnitt der Urniere, denn diese Bezeichnung ist völlig berechtigt, ein korrelatorisches Verhältnis besteht. Im extremsten Falle bei Plectognathen wandert der dritte Abschnitt ganz nach vorne, indem sein hinterer Teil völlig vergeht, welcher Weg durch Gobio angedeutet ist.

In jedem Falle gelangt der kaudalste Abschnitt der Urniere, welcher bei Selachiern und Amphibien den Metanephrosteil abgibt und der bei den Amnioten zur bleibenden Niere wird, bei den Teleostiern teilweise zur Rückbildung und erhält sich dann nur als Postrenalkörper, während der vordere Teil in die aktive Niere miteinbezogen wird.

Die Bezeichnung Urniere halte ich, wie gesagt, für durchaus gerechtfertigt, denn sie ist der Inbegriff des ganzen Nierenorganes, sie spielt ihre Rolle in ihrem vorderen Teile erst aus, wenn aus ihrem hintersten Teile sich bei Amnioten der Metanephros (sog. bleibende Niere) entfaltet hat, und es kommt ihr dann eine phyletisch gleich hochwichtige Rolle zu, wie der Chorda dorsalis, mit dem Unterschiede, daß sie im Metanephros weiterlebt.

Heidelberg, im Mai 1908.

Literatur.

1) Balfour, F. M., On the nature of the organ in the adult Teleosteans and Ganoids etc. Quart. Journ. of micr. Sc., Vol. XXII, 1882.
2) Beard, J., The pronephros of Lepidosteus osseus. Anat. Anz., Bd. X, 1894.
3) Emery, C., Fierasfer, Studi intorno alla sistematica, l'anatomia et la biologia delle specie mediterranee di questo genere. Accad. Lincei, Anno 1880.
4) — Zur Morphologie der Kopfniere der Teleostier. Biolog. Centralbl., Bd. I, 1881.
5) Felix, W., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Salmoniden. Anatom. Hefte, Bd. VIII, 1897.
6) — Die Entwickelung der Harn- und Geschlechtsorgane. In O. Hertwigs Handbuch der vergleich. u. experim. Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere, Bd. III, erster Teil, 1904.
7) Field, H., The development of the pronephros and segmental duct in Amphibia. Bull. Mus. Comp. Zoolog. Harvard Coll., Vol. XXI, 1891.
8) Fürbringer, M., Zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Exkretionsorgane. Morphol. Jahrb., Bd. IV, 1878.
9) Guitel, F., Recherches sur l'anatomie des reins de quelques Gobiésocidés. Arch. d. Zoolog. expér. et génér., 4e Série, T. V, 1906.
10) Haller, R., Ueber die Urniere von Acanthias vulgaris. Ein Beitrag zur Kenntnis sekundärer Metamerie. Morphol. Jahrb., Bd. XXIX, 1901.
11) Hyrtl, J., Das uropoëtische System der Knochenfische. Denkschr. d. Wiener Akad. d. Wiss., Math.-naturw. Kl., Bd. II, 1851.
12) Jungersen, F. E., Die Embryonalniere des Störs. Zoolog. Anz., Bd. XVI, 1893.
13) — Die Embryonalniere von Amia calva. Ebenda, Bd. XVII, 1894.
14) — Ueber die Urogenitalorgane von Polypterus und Amia. Ebenda, Bd. XXIII, 1900.
15) Lebedinsky, J., Ueber die Embryonalniere von Calamoichthys calabaricus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIV, 1895.

16) Parker, W. N., On the kidney of Teleostei. Rep. Brit. Ass. Meeting, LII, 1882.
17) Price, G. A., A further study of the development of the excretory organs in Bdellostoma Stouti. Journ. of Anat., Vol. IV, 1904.
18) Rabl, C., Ueber die Entwickelung des Urogenitalsystems der Selachier. Morphol. Jahrb., Bd. XXIV, 1896.
19) Rückert, J., Ueber die Entstehung der Exkretionsorgane bei Selachiern. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgesch., Jahrg. 1888.
20) Salensky, W., Recherches sur développement du Sterlet (Acipenser ruthenus). Arch. d. Biolog., T. II, 1881.
21) Sedgwick, A., On the early development of the ant. part of the Wolffian duct and body in the chick etc. Quart. Journ. of micr. Sc., Vol. XXI, 1881.
22) Semon, R., Notiz über den Zusammenhang der Harn- und Geschlechtsorgane bei den Ganoiden. Morphol. Jahrb., Bd. XVI, 1891.
23) — Das Exkretionssystem der Myxinoiden in seiner Bedeutung für die morphologische Auffassung des Urogenitalsystems der Wirbeltiere. Festschr. für Gegenbaur, Bd. III, 1896.
24) — Ueber die morphologische Bedeutung der Urniere in ihrem Verhältnis zur Vorniere. Anat. Anz., Bd. V, 1890.
25) Semper, C., Das Urogenitalsystem der Plagiostomen etc. Arb. a. d. Zoölog. Inst. zu Würzburg, Bd. II, 1895.
26) Wiedersheim, R., Ueber die Entwickelung des Urogenitalapparates bei Krokodilen und Schildkröten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVI, 1890.
27) Sachs, C., Untersuchungen am Zitteraal. Bearbeitet von E. du Bois-Reymond. Zentralnervensystem von G. Fritsch. Leipzig 1881.
28) Ziegler, H. E., Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXX, 1887.

Tafelerklärung.

Allgemeine Bezeichnungen,
die auch für die Textfiguren gelten.

I erster, *II* zweiter, *III* dritter } Abschnitt des Nierenorganes
NK großes Nierenkörperchen oder Malpighisches Körperchen
nk gewöhnliches Nierenkörperchen
sug tertiärer Nierengang
s dessen erweiterter Abschnitt
kg Gang des kaudalen Nierenabschnittes
bl Harnblase
ed Enddarm
t Hoden
r rudimentäres Segmentalorgan
rnk rudimentäres Nierenkörperchen
it Innentrichter des großen Nierenkörperchens
sbg Schwimmblasengang
sg Sammelgang
oe Oesophagus
sb Schwimmblase
Ig Endgang
ao Aorta
l subvertebraler Lymphgang
vc.d rechte, *vc.s* linke } Vena cardinalis
vz.d rechte, *vz.s* linke } Vena azygos
vcö Vena mesenterica
le Leber
sg sympathisches Ganglion
c abgeschnürtes Cölom

Tafel XXVIII.

Fig. 1. Embryonale Niere von Salmo irideus von der Bauchseite. *12*, *13* ebensovielte Muskelsegmente.

Fig. 2. Niere eines 3,5 cm langen Salmo irideus von der Bauchseite. Die Abbildung ist nach einem Totalpräparate entworfen und die Nierenverhältnisse nach Quer- und verschieden geführten Längsschnittserien eingetragen.

Fig. 3. Salmo irideus. Das Rumpfvenensystem eines gleich großen Tieres, nach Schnittserien der Niere (grau) halbschematisch eingetragen.

Fig. 4. Vorderes Nierenende von Salmo fario.
Fig. 5. Niere von Salmo fario.
Fig. 6. Niere von Esox lucius.
Fig. 7. Niere von Perca fluviatilis.

Tafel XXIX.

Nieren großer Fische von der ventralen Seite. Rudimentärer erster Abschnitt grau, die aktive Niere gelb. Venen blau, Aorta grün. Auf die Größe des jeweiligen Nierenorganes wurde keine Rücksicht genommen, bloß auf die Größenverhältnisse der einzelnen Abschnitte. *b* Nierenbrücke.

Fig. 8. Cyprinus auratus.

Fig. 9. Cyprinus carpio. Der vordere Lappen des großen vorderen Teiles (*l*, *l'*) vom dritten Nierenabschnitt überwächst vorne den ganglosen, völlig rudimentären zweiten (*II*) Nierenabschnitt.

Fig. 10. Tinca vulgaris.
Fig. 11. Barbus fluviatilis.
Fig. 12. Leuciscus argenteus.
Fig. 13. Gobius fluviatilis.
Fig. 14. Gasterosteus acul.
Fig. 15. Lucioperca sandra.

Tafel XXX.

Fig. 16. Gadus aeglefinus. Niere von der ventralen Seite.

Fig. 17. Lota fluviatilis. Niere in der Leibeshöhle belassen.

Fig. 18. Tetrodon cutaneus. Niere von der ventralen Seite.

Fig. 19. Perca fluviatilis. Das Verhalten der Niere zum Pericard. Die gelbe Farbe diesmal ohne Rücksicht auf die einzelnen Nierenabschnitte verwendet. *pc* Pericard; *h* Vorder-, *h'* Hinterhorn des ersten Nierenabschnittes.

Fig. 20. Amiurus nebulosus. Niere in der Leibeshöhle belassen. *vc* Vena caudalis.

Fig. 21. Anguilla vulgaris. Niere von der Bauchseite.

Tafel XXXI.

Salmo irideus. Fig. 22—26 von einem alten Embryo, Fig. 27—28 von einem 3,5 cm langen Tier.

Fig. 22. Querschnitt durch den ersten Nierenabschnitt, gleich hinter dem großen Nierenkörperchen, so daß deren Kapsel (sog. Vornierenkammer) eben noch getroffen ist.

Fig. 23. Ebenso durch den zweiten Nierenabschnitt.

Fig. 24. Ebenso durch den dritten Nierenabschnitt.

Fig. 25. Stück aus einem horizontalen Längsschnitt aus dem dritten Nierenabschnitt.

Fig. 26. Querschnitt durch den sekundären Nierengang. D. folgt gleich auf Fig. 24.

Fig. 27. Dasselbe aus dem dritten Nierenabschnitt eines 3,5 cm langen Tieres.

Fig. 28. Ebenso durch ein Nierenkörperchen, an dessen Innentrichter ein zweites Nierenkörperchen sproßt.

Tafel XXXII.

Fig. 29. Salmo irideus. Sagittaler Längsschnitt durch das vordere Rumpfende eines noch mit Dottersack versehenen Tieres. *cr* Cranium, *kd* Kiemendarm, *vd* Vorderdarm, *h* Herz, *d* Dottersack, *n* Niere.

Fig. 30. Salmo irideus. Querschnitt durch den ersten Nierenabschnitt, inmitten des großen Nierenkörperchens eines 3,5 cm langen Tieres. *acö* Areteria coeliaca.

Fig. 31. Salmo irideus. Querschnitt durch den zweiten Nierenabschnitt eines 3,5 cm langen Tieres.

Fig. 32. Salmo irideus. Querschnitt aus der linken Hälfte des zweiten Nierenabschnittes eines 3,5 cm langen Tieres, um den Zusammenhang der Nierenvenen zu zeigen.

Fig. 33. Salmo irideus, 3,5 cm lang. Horizontaler Längsschnitt aus dem hintersten Ende des dritten Nierenabschnittes, die segmentweise Anordnung der äußeren Nierenkörperchen zeigend. *35—38 s.* Muskelsegmente vom Hinterhaupt an gezählt.

Tafel XXXIII.

Fig. 34 und 35. Salmo irideus, 3,5 cm lang. Querschnitt durch das vordere (34) und durch das mittlere Stück (35) des dritten Nierenabschnittes. Auf Fig. 34 ist rechts ein Segmentalorgan, nach mehreren angrenzenden Querschnitten kombiniert, eingetragen. Venen blau, Arterien rot.

Fig. 36 und 37. Salmo irideus, 3,5 cm lang. Querschnitte durch das hintere Ende des dritten Abschnittes. Fig. 36 vor der Aufwärtsbiegung der Vena cardinalis dextra, Fig. 37 hinter dieser Stelle. Venen blau, Arterien rot.

Fig. 38. Salmo irideus, 3,5 cm lang. Querschnitt durch den dritten Nierenabschnitt, noch weiter hinten als auf Fig. 37. Venen blau, Arterien rot.

Fig. 39. Esox lucius. Horizontaler Längsschnitt durch die beiden ersten Abschnitte des Nierenorganes.

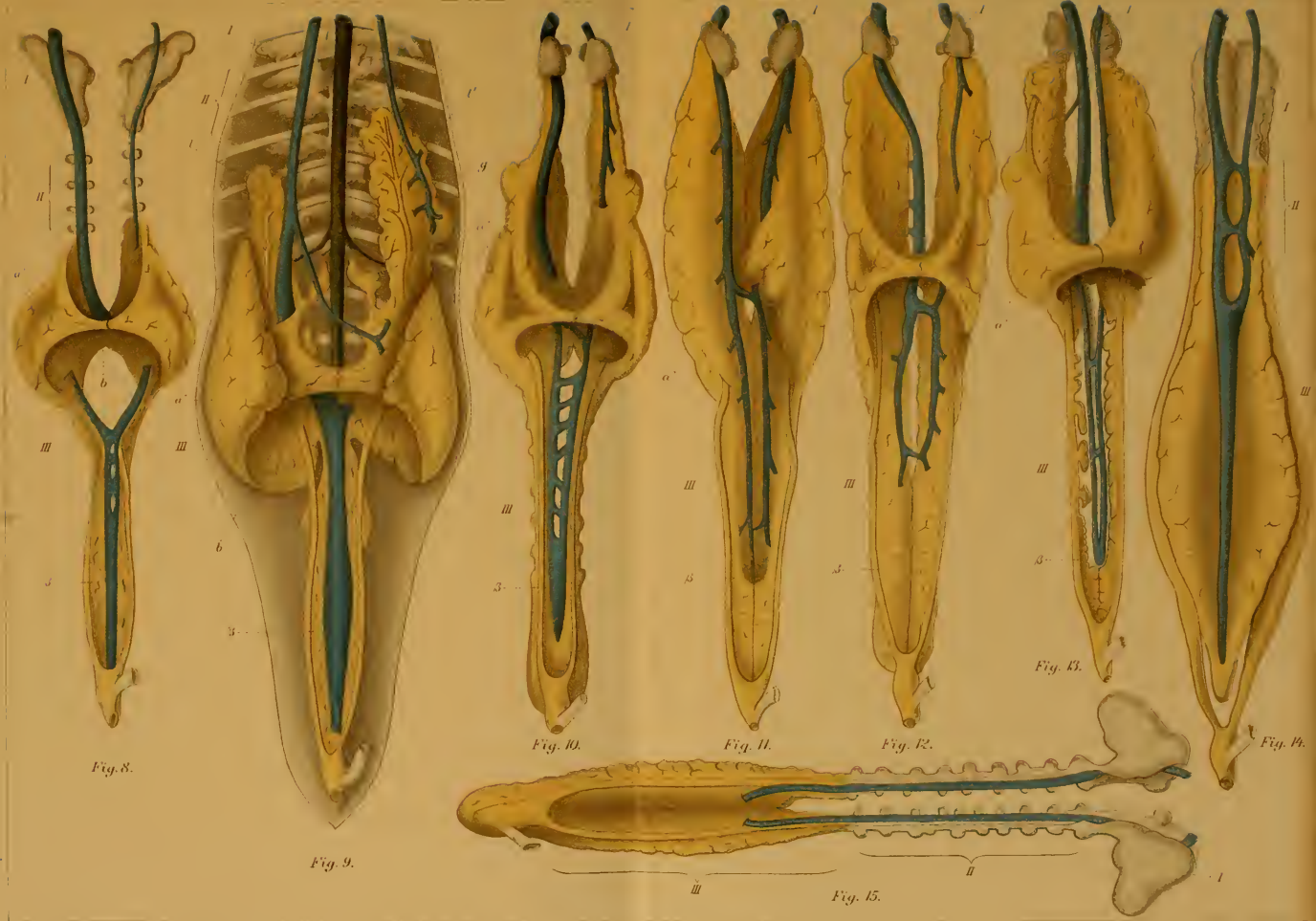
Fig. 40. Cyprinus auratus. Querschnitt durch den zweiten Nierenabschnitt.

Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3. Fig. 4. Fig. 5. Fig. 6. Fig. 7.

B. Haller gez.

Verlag v. Gustav Fischer, Jena.

Lith. Anst. v. K. Wesser Jena



B. Haller del.

Verlag v. Gustav Fischer, Jena.

Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.

Fig. 16.

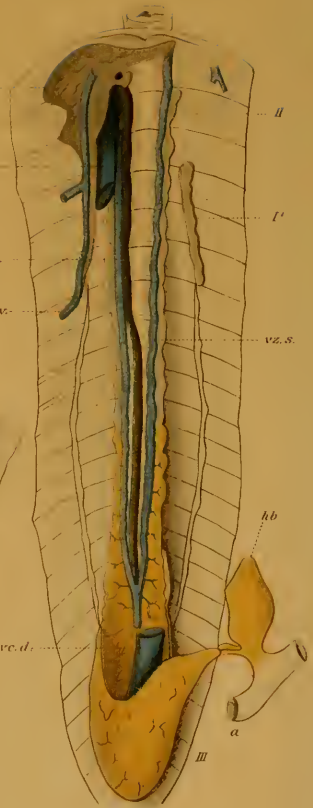


Fig. 17.

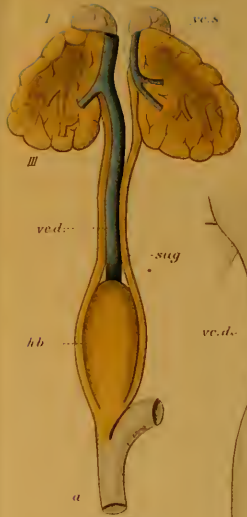


Fig. 18.

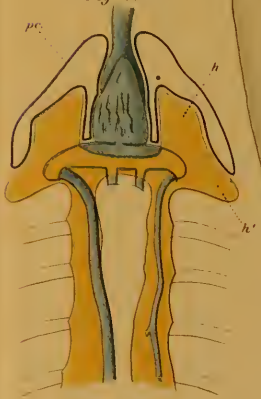


Fig. 19.

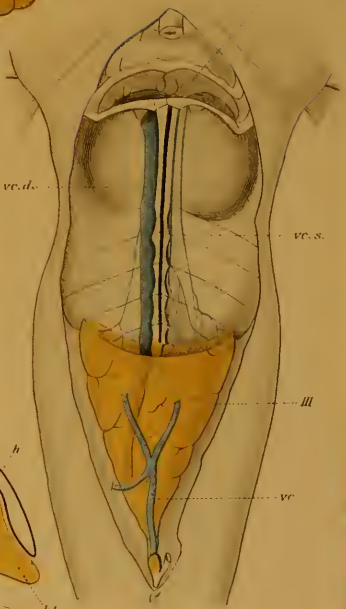


Fig. 20.

Fig. 21.

B. Haller gez.
Verlag v. Gustav Fischer, Jena
Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena

Fig. 22.

Fig. 28.

Fig. 23.

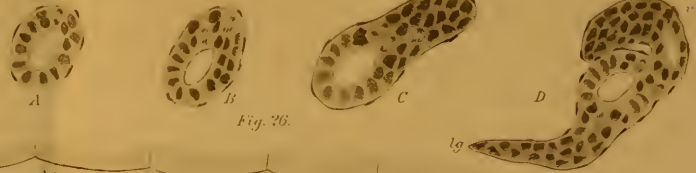


Fig. 26.

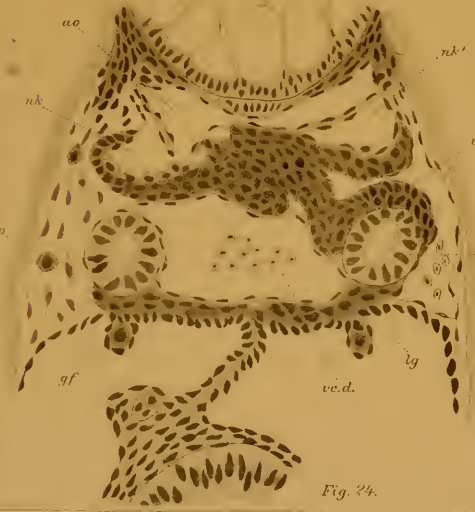


Fig. 24.

Fig. 25.

Fig. 27.

B. Haller gez. Verlag v. Gustav Fischer, Jena. Lith. Anst. v. K. Wesener, Jena

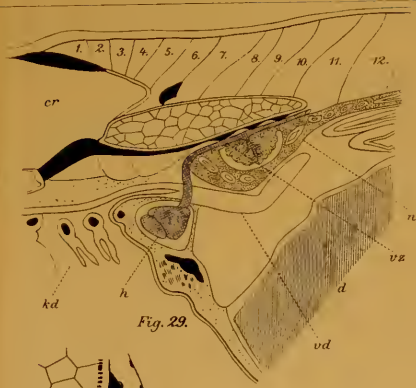


Fig. 29.

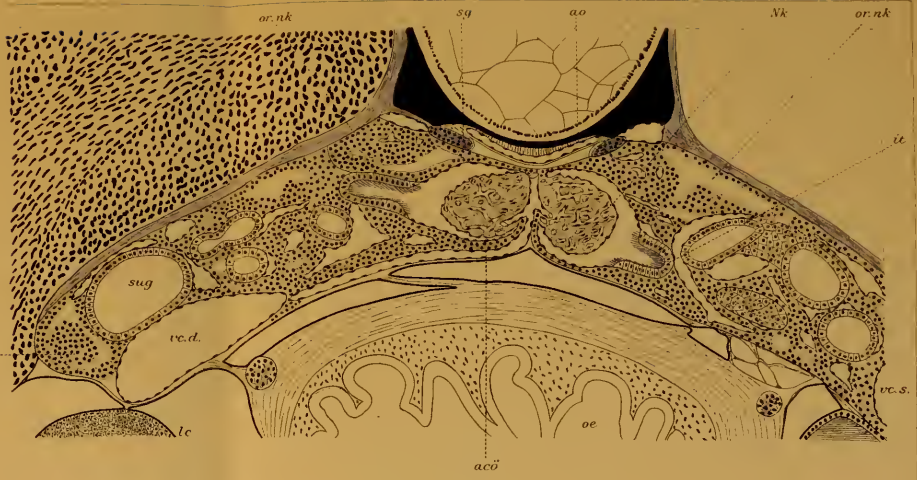


Fig. 30.

Fig. 32.

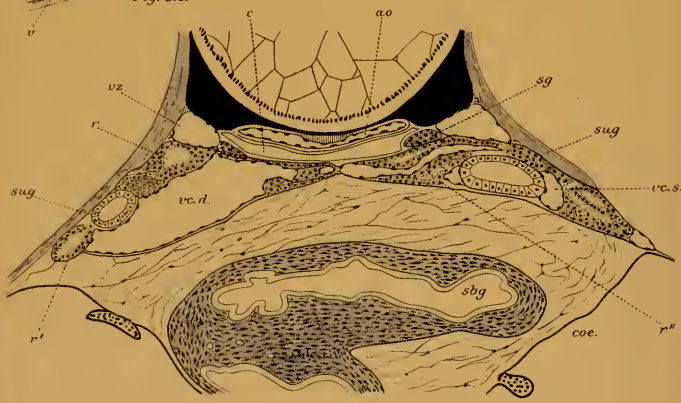


Fig. 31.

Fig. 33.

B. Haller gez. Verlag v. Gustav Fischer, Jena. Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.

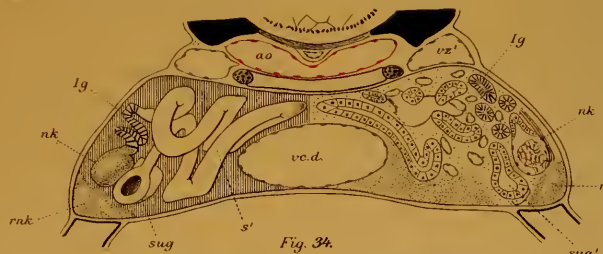


Fig. 34.

Fig. 35.

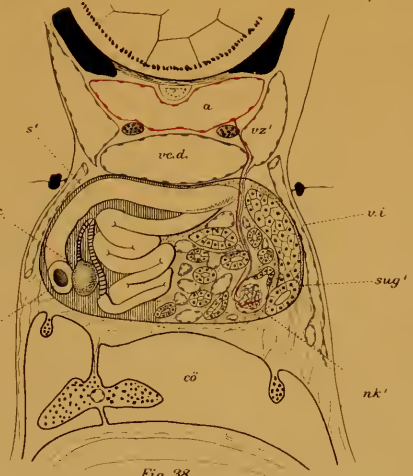


Fig. 38.

Fig. 36.

Fig. 37.

Fig. 39.

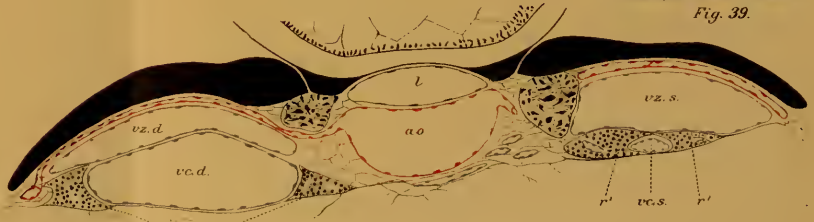


Fig. 40.

B. Haller gez. Verlag v. Gustav Fischer, Jena. Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: NF_36

Autor(en)/Author(s): Haller B.

Artikel/Article: Zur Phylogenese des Nierenorganes (Holonephros) der Knochenfische. 729-801