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

DAS EXKRETIONSSYSTEM DER MYXINOIDEN

IN SEINER BEDEUTUNG

FÜR DIE

MORPHOLOGISCHE AUFFASSUNG DES UROGENITALSYSTEMS

DER

WIRBELTHIERE

VON

DR. RICHARD SEMON
PROFESSOR UND PROSEKTOR FÜR HISTOLOGIE, ONTOGENIE UND VERGLEICHENDE ANATOMIE
IN JENA.

MIT TAFEL I UND II.

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

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

Das Exkretionssystem der Myxinoiden ist schon mehrfach Gegenstand der Untersuchung seitens ausgezeichneter Forscher gewesen. A. Retzius erkannte und beschrieb die Harnleiter, ohne indessen die ihnen anliegenden Malpighi'schen Körperchen mit ihren kurzen Harnkanälchen wahrzunehmen. Den Pronephros, der nicht fern vom proximalen Ende der Harnleiter liegt, deutete er als eigentliche Niere. Die Grundlage unserer Kenntniss ist gelegt in J. Müller's klassischem Werke: Vergleichende Anatomie der Myxinoiden (5), in welchem zuerst die Hauptbestandtheile des Exkretionssystems genau und zutreffend beschrieben und auf einer besonderen Tafel vortrefflich abgebildet sind. J. Müller's Beschreibung war für das eigentlich funktionirende Exkretionssystem, den Mesonephros, so erschöpfend, dass spätere Untersuchungen hier nichts Nennenswerthes hinzugefügt haben. Seine Darstellung des Organs als Urbild einer Wirbelthierniere von wunderbarer Einfachheit ist denn auch in sehr viele Lehrbücher der vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte übergegangen. Auch den Pronephros, den er Nebenniere nennt, beschreibt er kurz und widmet ihm eine Anzahl Abbildungen (Eingeweide der Fische Taf. I Fig. 2 und 3). Er hält das Organ für eine Drüse ohne Ausführgang und deutet es als Nebenniere.

Einen bemerkenswerthen Fortschritt in unserer Erkenntniss des von J. Müller nur ungenügend erkannten Pronephros brachte die bekannte Arbeit von W. Müller über das Urogenitalsystem des *Amphioxus* und der Cyklostomen (6). Seine Beschreibung der Vorniere lautet folgendermaassen: „Bei der mikroskopischen Untersuchung ergiebt sich, dass beide Körper drüsigen Bau besitzen. Der schmale Gang, in welchen bei jüngeren Thieren das vordere Ende jedes Harngangs sich fortsetzt, erweitert sich am hinteren Ende der beiden Körper rasch und verläuft längs der ventralen Fläche der Vena cava nach vorne. Er besitzt in dieser Strecke hohes, leicht gelblich gefärbtes Epithel; sein Lumen ist von ungleicher Weite. Dem Epithel liegt wieder eine dünne Membrana und darauf eine lockere Schicht fibrillären Bindegewebes auf. Die dorsale Wand des Ganges zeigt in dessen unterem Abschnitt eine geringe Zahl von Ausbuchtungen, welche alle gegen die anliegende Hohlvene gerichtet sind und in deren Lumen vorspringen. Diese Ausbuchtungen enthalten in ihrem Inneren je einen Glomerulus, welcher durch die dünne, ihn umgebende Kapsel von der gleichfalls dünnen Wand der Hohlvene geschieden wird. Der Bau dieser Glomeruli und

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

struirt aus 230 Schnitten, bezieht sich auf ein etwas grösseres Thier (19 cm), dessen Vorniere aber im Ganzen einfachere und weniger veränderte Zustände aufweist, als das von Fig. 3. Fig. 1 ist die Totalansicht des Anfangstheiles des Exkretionssystemes, das gefärbt, aufgehellt und gezeichnet, dann aber zur Kontrolle noch in eine Schnittserie zerlegt wurde. Fig. 2 das eines anderen stärker vergrössert. Ausserdem habe ich noch verschiedene andere Vornieren in Schnittserien zerlegt und untersucht. Da es sich um ein in Rückbildung begriffenes Organ handelt, ist es unbedingt nothwendig, eine grössere Anzahl von Exemplaren zu untersuchen, weil das eine Detail bei diesem, das andere bei jenem Objekte deutlicher hervortritt, die Rückbildung oft bei kleineren Exemplaren weiter vorgeschritten ist als bei grösseren, weil also bei einem rudimentär werdenden Organ, wie diesem, allein die Vergleichung einer grösseren Anzahl von Objekten den richtigen Maassstab der Beurtheilung giebt.

Die Beschreibung meiner Befunde gebe ich im Wesentlichen in Form einer Erläuterung der Figuren, besonders der Rekonstruktionen, in denen ja die Hauptarbeit dieser Untersuchung steckt. Was die Nomenklatur anlangt, so brauche ich den Ausdruck „Malpighi'scher Körper" in dem in meiner früheren Arbeit (13, p. 107 Separatabdruck p. 19) näher präcisirten Sinne. Glomerulus ist nicht synonym damit, sondern nur ein Theil davon, nicht das Ganze. Der Harnleiter der Myxinoiden entspricht dem Urnierengang, Wolff'schen Gang, Segmentalgang der gnathostomen Wirbelthiere. Ich bezeichne ihn wie bei diesen als Vornierengang, weil er bei allen Kranioten nichts Anderes ist, als der Ausführgang der Vorniere, und es mir richtig erscheint, dieses Verhältniss in der Bezeichnung mehr hervorzuheben, als die Beziehung des Ganges zu der später auftretenden Urniere (Urnierengang).

Die Topographie der Organe ist durch die Untersuchungen von J. Müller (5, p. 7 und 8) mit hinreichender Genauigkeit festgestellt worden. Beginnen wir mit der Beschreibung des proximalen Endes des Exkretionssystems, so sehen wir das ansehnliche, drüsenförmige Gebilde, das von den Autoren seit W. Müller schlechthin als Vorniere, Pronephros, bezeichnet wird. Auf meiner Fig. 1 und 3 ist es als Pronephros I, auf Fig. 4 als Pronephros I *a* und I *b* bezeichnet. Seinem distalen Ende liegt konstant ein Gebilde an, das ich als Mesonephros I bezeichnet habe.

Der Vornierengang kann gleich distal an letzterem Gebilde als ein dünner, zunächst solider Strang beginnen (Fig. 3 linke Seite) oder aber beträchtlich weiter unten.

Pronephros I ist ein komplicirtes Gebilde, dessen Bau durch die Rekonstruktionsfiguren 3 und 4 erläutert wird. In Fig. 3 ist das Gebilde beiderseits einheitlich, in Fig. 4 ist es in zwei gesonderte, hinter einander liegende Abschnitte, Pronephros I *a* und Pronephros I *b* zerfallen.

Auf Oberflächenbildern (Figg. 1 und 2) sieht man eine grosse Anzahl von Kanälchen mit runden Oeffnungen frei in die Perikardialhöhle, die bei den Myxinoiden bekanntlich offen mit der Leibeshöhle kommunicirt, münden. In ihrem Verlauf nach innen vereinigen sich oft eine Anzahl von Kanälen zu einem gemeinsamen Rohr, und dieses mündet dann mit einer oder auch mehreren Oeffnungen in einen inneren Hohlraum oder richtiger gesagt, in ein System von Hohlräumen, die im

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

Inneren einer gefässhaltigen Gewebsmasse liegen. Nähere Untersuchung der letzteren lehrt, dass es sich um eine grosse Anzahl von Glomeruli handelt.

Um das Verständniss des Malpighi'schen Körpers der Vorniere — denn um einen solchen handelt es sich hier — zu erleichtern, reproducire ich in Fig. 5 die schematische Fig. 61 meiner früheren Arbeit (13, Taf. XIV). Wie man dort (a und b) sieht, durchsetzen im Malpighi'schen Körper der Vorniere zahlreiche Glomeruli den ganzen Binnenraum des Körpers und erreichen die gegenüberliegende Wand. Indem sich dann Glomerulusgewebe auch an den Wänden ausbreitet, kommt der Hohlraum des Malpighi'schen Körpers scheinbar in das Innere des „Glomus" zu liegen, und es entstehen Bilder wie die in Fig. 3, 4 und 6 für *Myxine* abgebildeten, die durchaus denen der Vorniere von *Ichthyophis* (13, Taf. VI) entsprechen.

Freilich ist es mir nicht gelungen, bei *Myxine* eine segmentale Anordnung der einzelnen Glomeruli, und dadurch bedingt eine segmentale Kammerung des Malpighi'schen Körpers der Vorniere nachzuweisen, die sich bei *Ichthyophis* sicher feststellen liess. Sie wird vielleicht auch bei *Myxine* früher vorhanden gewesen sein. Da ich aber nur junge Thiere, nicht frühe Entwickelungstadien untersuchen konnte, liess sich der Nachweis nicht mehr erbringen.

Die bisher geschilderten Verhältnisse erblickt man in aller Deutlichkeit auf Fig. 3 und 4 und sieht dort auch zahlreiche individuelle Details, die naturgetreu wiedergegeben sind, deren Schilderung ich aber unterlasse. Fig. 6 giebt einen Querschnitt durch die linke Seite von Fig. 3 etwa durch die Mitte von Pronephros I wieder.

Auf diesem Querschnitt erkennen wir nun, dass das ganze, bisher beschriebene Gebilde in einen weiten dünnwandigen Hohlraum von einer Seite her eingestülpt ist. Dieser Raum ist eine Vene oder ein venöser Sinus, der proximalwärts weit und offen mit der Vena cardinalis posterior kommunicirt. Dieser venöse Sinus erstreckt sich nur so weit distalwärts, als Pronephros reicht, nicht nur der Pronephros I, von dem wir eben sprechen, sondern soweit überhaupt Pronephrosreste zu finden sind, in Fig. 4 bis zu Pronephros IV. Eine weit offene Kommunikation distalwärts fand ich niemals, wohl aber sah ich zuweilen kleine Venenstämmchen, die mit den hinteren Kardinalvenen in Verbindung stehen, in den Sinus einmünden. Der venöse Raum enthält gewöhnlich Blutgerinnsel.

Wie schon erwähnt, fasse ich die Trichter mit den inneren Hohlräumen, in die sie münden, sowie die Glomeruli, zwischen denen jene Hohlräume liegen, als einen Malpighi'schen Körper auf. Charakteristisch für das Organ von *Myxine* in diesem Entwickelungszustand ist, dass die einzelnen Trichterkanäle nicht in einen gemeinsamen Sammelgang, den Vornierengang, münden[1]). Diese Reduktionserscheinung ist indessen nichts Besonderes bei älteren Vornieren. Ich konnte sie in ganz ähnlicher Weise auch bei *Ichthyophis* in älteren Stadien beobachten (13, Taf. II Fig. 4 b und 4 c. Den Beginn dieser Rückbildung sieht man bei *Ichthyophis* auf Taf. I Fig. 3. Vornierenkanal I und II).

---

1) Was Wilhelm Müller bei seinen Objekten als einen Abschnitt des Vornierenganges im Bereich der Vorniere beschreibt, ist offenbar nichts Anderes als die Wandung des Malpighi'schen Körpers. Man vergleiche seine Beschreibung mit meinen Rekonstruktionsbildern Fig. 3 und 4.

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

Das, was bisher bei *Myxine* als Vorniere beschrieben worden ist, ist also nichts Anderes als der abgelöste MALPIGHI'sche Körper einer solchen, der in die Wand eines venösen Sinus sozusagen eingestülpt ist. Genau wie bei gnathostomen Wirbelthieren bemerken wir, dass die Vornierenkanäle einen Aussentrichter, mit dem sie in die offene Leibeshöhle (hier Perikardialhöhle) münden, besitzen und einen Innentrichter, der in die abgekapselte Leibeshöhle, den Binnenraum des MALPIGHI'schen Körpers, führt (Fig. 6). Bemerkenswerth für das Organ bei *Myxine* ist nur die Vermehrung sowohl der Aussentrichter wie der Innentrichter bei vielen, nicht bei allen, Vornierenkanälen (vergl. besonders Fig. 4). Die Mündungen der Aussentrichter bedecken fast die ganze freie Oberfläche des Organes gegen die Perikardialhöhle hin. Doch lässt sich fast immer eine gewisse Anordnung in eine laterale und eine mediale Reihe erkennen (Figg. 1 und 2), obwohl auch intermediäre Trichter vorkommen, und diese Theilung setzt sich auch in das Innere des Organes, auf die Einmündung der Trichter in den Hohlraum des MALPIGHI'schen Körpers fort (vergl. Figg. 3 und 4). Wir beobachten demnach Andeutungen einer beginnenden Längstheilung des MALPIGHI'schen Körpers von Pronephros I. Dieselbe ist aber doch noch nicht so weit vorgeschritten, um die Einheitlichkeit des Gebildes ausgeprägt zu alteriren und erstreckt sich, soweit ich ausmachen kann, nicht auf die Glomeruli. Es ist sehr wohl möglich, dass auf früherern Stadien die medialen und lateralen Kanäle noch durch gemeinsame Verbindungsstücke verbunden sind und vereint, nicht getrennt, in den zu jener Zeit hier noch vorhandenen Vornierengang münden.

Was die Zahl der Kanäle anlangt, so sind die individuellen Schwankungen sehr grosse. Dies wird sehr deutlich durch Figur 3 demonstrirt, wo man die bedeutende Verschiedenheit der rechten und linken Seite vor Augen hat. Im Allgemeinen sind proximal die lateralen, distal die medialen Kanäle besser ausgebildet. Während man bei dem Objekte von Figur 3 über ein Dutzend sowohl medialer als lateraler Kanalsysteme anzunehmen hat, finden sich bei dem Objekt Figur 4 Pronephros I*a* und I*b* zusammen nur 6 mediale und 6 laterale Kanalsysteme. Dafür erstrecken sich aber rudimentäre Fortsetzungen des Pronephros (Pronephros II*a* und *b*, III und IV) hier viel weiter hinab als in Figur 3, wo sie auf der linken Seite ganz fehlen.

Ausser dieser beginnenden Längstheilung des Organs bemerkt man aber nicht selten eine mehr oder minder deutliche Quertheilung, einen Zerfall in zwei hinter einander gelegene Abschnitte. Bei den Objekten Fig. 2 und 3 war eine solche nicht wahrnehmbar. Bei dem Objekt von Fig. 1 ist sie, wie Schnitte lehren, eben angedeutet. Bei dem Objekt von Fig. 4 ist es zu einem wirklichen Zerfall von Pronephros I gekommen. Derselbe erstreckt sich aber nur auf den MALPIGHI'schen Körper (Pronephros I*a* und I*b*) und berührt nicht den venösen Sinus, in dem die beiden Theilstücke liegen.

Dem distalen Ende des von mir als Pronephros I bezeichneten Organs liegt nun an seiner medialen vorderen Seite konstant ein kleineres Gebilde an, welches auch von KIRKALDY gesehen worden ist und von ihr folgendermaassen beschrieben wird. „At the posterior end a glomerulus is present (Fig. 2, gl.), extending along

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

the inner side of the head kidney for about one fourth of its length. Posteriorly it is enclosed in a sheath of its own, but towards the front end this becomes indistinct and the glomerulus tissue is interwoven with that of the pronephros.“ Ich bezeichne dieses Gebilde als Mesonephros I. Es besitzt durchaus den Bau eines Malpighi'schen Körperchens des Mesonephros oder der Urniere und liegt topographisch genau in der proximalen Verlängerung der Reihe der Malpighi'schen Körperchen, die man seit lange als solche der Urniere aufgefasst hat. Dieses Malpighi'sche Körperchen liegt dem Ende von Pronephros I gewöhnlich innigst an, ohne aber wie jenes in die Venenwand eingestülpt zu sein. Es besitzt einen kleinen, zuweilen gelappten Glomerulus, der in den von der Kapsel umschlossenen Binnenraum frei hineinragt. Von dem Malpighi'schen Körper des Pronephros fand ich seine Kapsel wie seinen Glomerulus stets scharf gesondert. Zuweilen fand ich überhaupt keine Verbindung mit Pronephros I (Fig. 3, rechte Seite). In anderen Fällen aber sah ich auf das Deutlichste Vornierentrichter in das Lumen jenes Malpighi'schen Körpers münden, so in Fig. 3, linke Seite, und Figur 4 (Verbindungskanal I). Fig. 7 auf Taf. II giebt einen Querschnitt der linken Vorniere von Fig. 3 wieder gerade an der Stelle, an welcher der Trichter des Verbindungskanals von Pronephros I einmündet. Distalwärts ist die Kapsel des Malpighi'schen Körperchens von Mesonephros I gewöhnlich nicht abgeschlossen, sondern verengert sich zu einem mehr oder weniger feinen Strange, der meist ein Lumen behält, sich abwärts wieder erweitert und in dieser Erweiterung einen neuen Glomerulus in sich trägt. Ich habe diese zweite Erweiterung mit dem zugehörigen Glomerulus als Mesonephros II bezeichnet (Figg. 1, 2, 3). Es kann vorkommen, dass Mesonephros II seinerseits wiederum in mehrere Theile zerfallen ist und mehrere Glomeruli besitzt (Fig. 2; Fig. 3, rechte Seite). In der Gegend von Mesonephros II pflegt gewöhnlich der Vornierengang zunächst als solider Strang zu beginnen. Distalwärts erhält er aber bald ein Lumen, und in dieses mündet der Hohlraum von Mesonephros II durch einen längeren oder kürzeren Kanal (Fig. 1, Fig. 3). Nur in einem der von mir untersuchten Fälle (Fig. 4) fehlte ein solcher Mesonephros II, das heisst ein Malpighi'sches Körperchen der Urniere, dessen Kapsel mit der von Mesonephros I offen kommunicirt, vollständig.

Noch weiter abwärts tritt dann Mesonephros III auf; es ist ein gewöhnliches Malpighi'sches Körperchen der Urniere, und sein Hohlraum steht, was die von mir untersuchten Exemplare anlangt, weder mit Mesonephros II noch mit den nun in schöner segmentaler Ordnung folgenden distalen Malpighi'schen Körperchen in Verbindung.

Von grosser principieller Bedeutung ist der Zusammenhang von Mesonephros I und Mesonephros II. Ich erblicke darin, wie ich unten noch weiter auseinandersetzen werde, eine vollkommene Bestätigung meiner früher ausgesprochenen Ansichten von dem Wesen der Malpighi'schen Körper.

Auch Pronephros I hört in der Mehrzahl der Fälle distalwärts nicht einfach auf, sondern entsendet eine strangförmige, nicht selten hohle Fortsetzung abwärts, in der dann Erweiterungen und in diesen Glomeruli auftreten. Ihre Zahl und Anord-

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

nung ist eine sehr wechselnde, wie das bei offenbar rudimentären Gebilden nicht anders zu erwarten ist. In Fig. 1 sehen wir zwei Pronephrosrudimente, Pronephros II und III, von denen das obere mit Pronephros I zusammenhängt und blind endigt; das untere liegt abgeschlossen für sich dem Vornierengange an, ohne in denselben einzumünden.

Bei den Objekten Fig. 2 und 3, linke Seite, konnte ich kein Rudiment von Pronephros II auffinden. Dagegen fanden sich bei dem Objekt von Fig. 4 nicht weniger als drei wohlausgebildete Vornierenrudimente unterhalb Pronephros I. Ich habe dieselben mit Pronephros II, III und IV bezeichnet. Pronephros II ist seinerseits wieder in zwei neben einander liegende Stücke (II a und II b) gespalten, und da auch Pronephros I aus zwei Stücken besteht, haben wir nicht weniger als sechs separate Vornierentheile. Das Wichtigste aber ist, dass dieselben sämmtlich mit Ausnahme von Pronephros I a und IV mit dem grossen Malpighi'schen Körperchen von Mesonephros I deutlich verbunden sind; Pronephros I b durch einen schon ausgebildeten Trichterkanal (Verbindungskanal I), ähnlich wie in Fig. 3 linke Seite und Fig. 7; Pronephros II a, II b und III durch längere und dünnere Kanäle, Verbindungskanal I—IV, deren Lumina und Mündungen aber überall gute Ausbildung zeigen.

Auch diese Pronephrosrudimente sind sämmtlich in venöse Räume eingestülpt, die mit demjenigen von Pronephros I a und b in offener Kommunikation stehen und bei Pronephros IV als solche endigen, obwohl sich hie und da Kommunikationen mit kleineren Venen nachweisen lassen.

Eine Verbindung von Pronephros I mit dem Vornierengange fand sich in keinem Falle, ebenso wenig eine solche der weiter abwärts auftretenden Vornierenrudimente. Nur Pronephros IV Fig. 4 besass ein kleines Kanälchen, das aus seinem Malpighi'schen Körper austretend sich an den hier oben beginnenden Vornierengang anlegte, ohne indessen eine wirkliche Einmündung in ihn zu besitzen.

Was die Gefässversorgung der Glomeruli der Vorniere und von Mesonephros I und II anlangt, so erfolgt dieselbe aus dem vordersten Abschnitt der Aorta. Da mir frisches Material nicht zur Verfügung stand, und genaue Angaben über so feine Gefässstämme und ihre Vertheilung ohne Kontrolle durch Injektionspräparate — in diesem Falle wenigstens — misslich sind, lasse ich diesen Gegenstand vorläufig auf sich beruhen und habe auch in die schematischen Rekonstruktionen Fig. 3 und 4 die Gefässversorgung des Pronephros und Mesonephros I und II nicht mit eingetragen. Von Mesonephros III an tritt je eine starke Arterie aus der Aorta an jedes Malpighische Körperchen heran, bildet im Inneren desselben den Glomerulus und tritt als Arterie wieder aus, um sich ausserhalb von Neuem in Kapillaren aufzulösen, wie dies schon von W. Müller beschrieben worden ist und allgemeine Gültigkeit für alle Malpighi'sche Körperchen des Mesonephros und Metanephros bei allen Kranioten hat.

Noch auf einen Punkt möchte ich eingehen. Wie erwähnt, besitzt Pronephros I wohlausgebildete Aussen- wie Innentrichter. Aussentrichter fehlen dagegen den weiter abwärts liegenden Vornierenrudimenten, Pronephros II—IV, und

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

ebenso allen Mesonephroselementen. Dagegen besitzen die Theile stets dann, wenn sie nicht allzu rudimentär geworden sind, eine Art Innentrichter. Derselbe lässt sich an günstigen Objekten auch in den unteren Abschnitten des Exkretionssystems deutlich erkennen. Untersucht man ein beliebiges Malpighi'sches Körperchen des Mesonephros, so sieht man einen kurzen Kanal aus dem Vornierengang austreten und scharf abgesetzt in den weiten Hohlraum des Körperchens einmünden. Das Epithel des letzteren ist stark abgeflacht und zeigt das gewöhnliche Verhalten. Das Kanälchen besitzt ein mittelhohes Cylinderepithel, dessen Zellen, Protoplasma sowohl wie Kern, sich stark mit Farbstoffen tingiren. Dieses Kanälchen mündet scharf abgesetzt in das eine Ende des Säckchens, welches das Malpighi'sche Körperchen darstellt (Taf. II Fig. 8). Die Gefässe pflegen auf der entgegengesetzten Seite ein- und auszutreten.

Das Epithel des Vornierenganges ist im Allgemeinen sehr hoch. Die verhältnissmässig kleinen, runden Kerne liegen immer an der Basis. Das Protoplasma zeigt eine körnige Beschaffenheit und eine sehr deutliche Längsstreifung, wie dies schon von W. Müller richtig erkannt worden ist. Ihre freie Oberfläche trägt einen deutlichen Bürstenbesatz, der sich aber nur bei starken Vergrösserungen erkennen lässt und wegen seiner Feinheit auf der bei schwacher Vergrösserung gezeichneten Fig. 8 nicht dargestellt werden konnte. Auf dem Querschnitt erscheint die Schleimhaut gewulstet. Die Wülste resultiren aus einer verschiedenen Länge der frei in das Lumen ragenden protoplasmatischen Theile der Zellen. Es sind Längswülste. Die basalen Theile der Zellen mit den Kernen nehmen an jener Wulstbildung nicht Theil. In dem Kanälchen, welches den Vornierengang mit dem Malpighi'schen Körperchen verbindet, ist der Charakter der Zellen geändert. Die Kerne sind grösser, mehr elliptisch und färben sich stärker. Keine Protoplasmawülste springen in's Lumen vor, von einer ausgeprägten Körnelung oder Streifung ist nichts zu entdecken. An der freien Oberfläche sah ich weder einen Bürstenbesatz noch Wimpern.

Nach Wimpern habe ich auch eifrig in den Trichterkanälen des Pronephros gesucht. Zwar läugnet ein so genauer Beobachter wie W. Müller nach Untersuchung von konservirtem wie frischem Material das Vorkommen von Wimpern, und Weldon macht dieselbe Angabe für den Pronephros von *Bdellostoma forsteri*. Dagegen glaubt Kirkaldy deutliche Spuren von Wimpern überall in den Trichterkanälen von *Myxine* gesehen zu haben. Es erscheint mir im höchsten Grade unwahrscheinlich, dass ein gegen das Coelom mit offenen Trichtern mündendes System der Wimperung entbehren soll. Die Entscheidung der Frage stiess aber auf besondere Schwierigkeiten, weil das Innere der in konservirtem Zustande untersuchten Pronephroskanälchen von *Myxine* stets mit eigenthümlichen, fädigen oder netzförmigen Gerinnseln erfüllt ist, welche man auf Figg. 6 und 7 bei schwacher Vergrösserung abgebildet findet. Dieselben unterscheiden sich durchaus von Blutgerinnseln; sie stimmen vollkommen mit den Gerinnseln überein, die ich auch in den Vornieren von *Ichthyophis* und Urodelen gefunden und (13, P. 118) beschrieben habe. Diese Massen im Inneren der

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

Trichterkanäle stören die Beobachtung so sehr, dass ich mich nicht getraue, eine sichere Entscheidung über das Vorkommen von Wimpern in diesen Theilen abzugeben. Nach wie vor halte ich es aber für durchaus wahrscheinlich.

Um die bei *Myxine* gewonnenen Resultate auch mit den Befunden bei *Bdellostoma* zu vergleichen, habe ich Schnittserien durch den Anfang des Exkretionssystems von *Bdellostoma bischofi* angefertigt. Leider standen mir nur einige in toto konservirte Alkoholpräparate zur Verfügung, deren Erhaltungszustand es unmöglich machte, die feineren Details zu erkennen und gute Abbildungen zu geben. So viel konnte ich mit Sicherheit konstatiren, dass in allen wesentlichen Punkten zwischen *Bdellostoma* und *Myxine* Uebereinstimmung herrscht. Dementsprechend ist also auch die Beschreibung von WELDON (14) zu korrigiren und umzudeuten. Sein „central duct" ist der venöse Sinus, in welchen ein MALPIGHI'scher Körper des Pronephros eingestülpt ist[1]). Allerdings scheinen die Glomeruli bei den von mir untersuchten Exemplaren von *Bdellostoma* — soweit der Erhaltungszustand der Gewebe das zu erkennen gestattet — stärkere Rückbildungserscheinungen durchgemacht zu haben als bei *Myxine*, wo solche Rückbildung allerdings auch bei ältereren Exemplaren vorzukommen scheint (siehe unten p. 188). Auch bei *Bdellostoma* sah ich einen Zerfall von Pronephros I in quere Theilstücke und schien es mir, dass die Längstheilung, die bei *Myxine* nur angedeutet ist, bei *Bdellostoma* gelegentlich noch viel weiter fortschreiten kann. Auch dort findet sich Mesonephros im Bereich von Pronephros I, und in einem Falle sah ich einen deutlichen Zusammenhang von Pronephros mit Mesonephros I und II. Einmal sah ich eine Peritonealkommunikation (Aussentrichter) von Mesonephros I. Im Allgemeinen scheinen die Verhältnisse bei *Bdellostoma* noch klarer und handgreiflicher die von mir bei *Myxine* aufgefundenen Thatsachen zu demonstriren. Wesentliche Unterschiede scheinen aber nach keiner Richtung hin vorzuliegen. So erwähne ich dies bloss, indem ich die genauere Untersuchung bei *Bdellostoma* Forschern überlasse, denen gut konservirtes Material zur Verfügung steht, und stütze mich wesentlich auf *Myxine*, von der ich solches Material in ausreichender Menge besitze. Auch bei *Myxine* bleibt natürlich noch Manches zu thun. Vor allem sind die arteriellen und venösen Gefässverhältnisse des Anfangs des Exkretionssystems womöglich an frischem Material mittels Injektionen genauer zu studiren.

---

1) KIRKALDY's „central duct" bei *Myxine* ist offenbar mit dem von WELDON unter diesem Namen bei *Bdellostoma* beschriebenen Gebilde nicht identisch. Was WELDON als „central duct" beschreibt, ist der venöse Sinus, der sich als solcher auch durch das fast konstante Vorkommen von Blutgerinnsel (blood clot), sowohl bei *Myxine* als bei *Bdellostoma* zu erkennen giebt. Was KIRKALDY als „central duct" bei *Myxine* beschreibt, ist dagegen nichts anderes als der Hohlraum des MALPIGHI'schen Körpers von Pronephros I.

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

Allgemeine Schlussfolgerungen.

Bei der vorangeschickten Beschreibung des Exkretionssystems der Myxinoiden, habe ich in der Namengebung der einzelnen Theile schon eine Deutung derselben eingeschlossen, ohne die Berechtigung dieser Bezeichnungen und damit Deutungen näher zu begründen. Ich will mich zunächst dieser Aufgabe zuwenden und dann die principielle Bedeutung der bei den Myxinoiden gewonnenen Resultate für die Auffassung des Urogenitalsystems der Wirbelthiere im Allgemeinen in's Auge fassen.

Das Gebilde, welches ich als Pronephros I bezeichnet habe, ist von Wilhelm Müller an von allen Autoren als Vorniere gedeutet worden, und obwohl wir bis jetzt die Details seiner Entwickelung nicht kennen, kann die Richtigkeit dieser Deutung doch keinem Zweifel unterliegen.

Allerdings ist es keine vollständige Vorniere, sondern nur der Malpighi'sche Körper einer solchen mit Aussen- und Innentrichtern. Der Vornierengang und die Mündung der Trichterkanäle in denselben sind rückgebildet, ähnlich wie wir dies auch an älteren Vornieren anderer Thiere, zum Beispiel der Amphibien, eintreten sehen. Auf die innige Beziehung des Organs zu der Wand des Venensinus komme ich unten zurück. Dass es sich bei Pronephros I. wirklich um umgebildete Vorniere und nicht etwa um Urniere handelt, wird durch den Bau des Malpighi'schen Körpers selbst, das Münden zahlreicher Trichter in den inneren Hohlraum, das Verhalten der zahlreichen Glomeruli zu der Wand und dem Hohlraum des Körpers bewiesen, ein Verhalten, wie es den Malpighi'schen Körpern der Vornieren anderer Thiere, nicht aber ihren Urnieren eigenthümlich ist, und das sich in sehr ähnlicher Weise bei *Ichthyophis* wiederfindet. Sehr interessant und wichtig ist dabei die beginnende Längstheilung des Organs durch Scheidung medialer und lateraler Trichter, die in mediale beziehentlich laterale Abschnitte des Hohlraums des Malpighi'schen Körpers zwischen den Glomeruli münden (vgl. Figg. 3, 4 und 7).

Auch eine Quertheilung sehen wir sich einleiten. Einmal durch gelegentlichen Zerfall von Pronephros I wie in Figur 4 (Pronephros I*a* und I*b*). Dann aber sind Pronephros II bis Pronephros IV offenbar nichts Anderes als sehr rudimentäre distale Fortsetzungen von Pronephros I. Sie liegen in der unmittelbaren Verlängerung der Bildung und zeigen bei guter Ausbildung genau dieselben Beziehungen zur Venenwand, indem sie in Fortsetzungen des venösen Sinus von Pronephros I eingebettet sind (Fig. 4).

Welches Recht aber habe ich, das Pronephros I medial anliegende Gebilde als Mesonephros I, also als den Beginn der Urniere zu bezeichnen? Nun, jedenfalls dasselbe Recht, mit welchem man die weiter abwärts gelegenen Nierenabschnitte als Urniere auffasst. Mesonephros II unterscheidet sich in keinem wesentlichen Punkte

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

von Mesonephros III, das ein gewöhnliches Malpighi'sches Körperchen der sogenannten Urniere von Myxine ist. Mesonephros I liegt aber topographisch in unmittelbarer proximaler Fortsetzung von Mesonephros II, und seine Kapsel hängt fast immer unmittelbar mit der Kapsel des letzteren zusammen (Fig. 1, Fig. 3 rechte und linke Seite).

Es fragt sich aber, ob wir überhaupt berechtigt sind, das gesammte distale Exkretionssystem der Myxinoiden als ein Urnierensystem aufzufassen. Diese Frage ist nicht ganz leicht zu entscheiden. Ich selbst habe bei *Ichthyophis* eine segmentale Kammerung des Malpighi'schen Körpers der Vorniere nachgewiesen. Denken wir diesen Process fortschreitend bis zum gänzlichen Zerfall der einzelnen Kammern, so würden wir ein Exkretionssystem erhalten, das demjenigen, wie wir es in den distalen Abschnitten bei Myxinoiden finden, wohl entsprechen würde. Wir hätten uns nur bei letzteren die Aussentrichter sekundär rückgebildet zu denken, was ja häufig auch an gewöhnlichen Vornieren einzutreten pflegt (Teleostier, Urodelen, Anuren).

Der Auffassung dessen, was ich Mesonephros I, II und III nenne, und damit auch seiner distalen Wiederholungen, als Vorniere, steht aber entgegen das unmittelbare Nebeneinandervorkommen mit Pronephros I, II und III (Fig. 1, 3, 4, 7). Wir haben hier handgreiflich zwei Systeme von Malpighi'schen Körpern neben einander. Das eine davon gehört seinem Bau nach unzweifelhaft der Vorniere an. Das zweite stimmt ganz mit den Malpighi'schen Körpern der Urniere der höheren Wirbelthiere überein.

Man könnte meinen, es sei desshalb doch noch keine Urniere, sondern ein blosses Abspaltungsprodukt von den Malpighi'schen Körpern der Vorniere. Die Lagebeziehungen von Mesonephros I zu Pronephros I legt diesen Gedanken sehr nahe, und derselbe wird noch weiter durch die Beobachtung gestützt, dass Trichter von Pronephros I in das Lumen des Malpighi'schen Körperchens von Mesonephros I einmünden (Fig. 3 linke Seite, Fig. 4 und besonders Fig. 7). Ja, es kommt vor, dass auch die rudimentären Pronephros II und III Trichterkanäle zu Mesonephros I entsenden.

In der That weist Alles darauf hin, dass Mesonephros I auf das Allerengste mit Pronephros verknüpft ist. Ob wir es als ein direktes Abspaltungsprodukt aufzufassen haben, oder als einen sekundär angegliederten Leibeshöhlenraum, in welchen Pronephrostrichter mündeten, und der einen seitlichen Gefässzweig erhalten, welcher einen eigenen Glomerulus bildet, wird sich nur durch Studium der Entwickelung entscheiden lassen. Jedenfalls handelt es sich um eine Art „Ableger" des Malpighischen Körpers der Vorniere.

Dürfen wir nun einen solchen Ableger als Malpighi'sches Körperchen der Urniere, als Mesonephros bezeichnen?

Ich muss hier auf meine beiden früheren Arbeiten verweisen (12, 13), in denen ich von Anfang an die Ansicht vertreten habe, dass die Malpighi'schen Körperchen der Urniere überhaupt ursprünglich nichts Anderes seien, als Divertikel des Malpighi'schen Körpers der Vorniere (13 P. 165, vergl. auch die Schemata

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

Tafel XIV), die sich durch Längsabschneidung allmählich gänzlich von letzteren abgelöst haben. Wurde diese Ansicht durch meine Befunde bei *Ichthyophis* schon sehr wahrscheinlich gemacht, so wird sie durch die von mir bei *Myxine* beschriebenen Verhältnisse noch viel fester gestützt. Hier liegen die Malpighi'schen Körper der Vorniere und Urniere in den proximalen Abschnitten nicht nur unmittelbar neben einander, sondern sie stehen durch wohl ausgebildete Trichter in direkter Kommunikation (vergl. besonders Fig. 4 und 7). Eine bessere Illustration meiner theoretischen Anschauungen kann man doch kaum verlangen. Freilich liegt das Malpighi'sche Körperchen von Mesonephros I bei *Myxine* medial und sogar etwas ventral von demjenigen von Pronephros I, während es bei *Ichthyophis* an entsprechenden Stellen, wo beide Systeme neben einander vorkommen, lateral davon liegt. Hier handelt es sich wahrscheinlich aber bloss um sekundäre Lageverschiebungen, deren Erklärung erst durch die Kenntniss der früheren Entwickelung dieser Theile wird gewonnen werden können. Ursprünglich lag wohl das Malpighi'sche Körperchen des Mesonephros in allen Fällen dorsal von dem des Pronephros.

Ebenso findet sich hier eine vortreffliche Illustration meiner Anschauung der Malpighi'schen Körperchen der Urniere, die ich früher in folgendem Satze zusammengefasst habe: „Wir sind genöthigt, das Malpighi'sche Körperchen der Urniere nicht mehr, wie bisher geschehen ist, als eine blasenartig aufgetriebene Kanalstrecke des Urnierenkanälchens aufzufassen, in die ein Glomerulus eingestülpt ist, sondern als ein abgeschnürtes Leibeshöhlendivertikel, in welches ein Urnierentrichter (Innentrichter) einmündet, und in das ein Gefässkanal hineinragt.“ Blicken wir auf Fig. 1 und 3 der vorliegenden Arbeit, so bestätigt uns der Zusammenhang der Kapsel der Malpighi'schen Körperchen von Mesonephros I und II die Richtigkeit dieser Auffassung. Hier haben wir eben noch den Leibeshöhlenraum der durch das Eindringen des Glomerulus von Strecke zu Strecke aufgetrieben ist, ohne bisher noch in einzelne Theilstrecken zerfallen zu sein, wie dasselbe System in seinen höher ausgebildeten distalen Abschnitten (von Mesonephros III an) es erkennen lässt.

Boveri (1, 2, 3) homologisirt bekanntlich die Urnierenkanälchen der Kranioten mit den Genitalkammern des *Amphioxus* und leitet sie genetisch von letzteren Bildungen ab.

In meinen beiden citirten Arbeiten habe ich diese Anschauungen Boveri's bekämpft, und letzterer hat meinen Argumenten in seinem letzten, 1892 erschienenen Werke (3) eine Gegenkritik entgegengesetzt. Leider bezieht er sich dabei nur auf meine erste Mittheilung im anatomischen Anzeiger (12), nicht auf meine ausführliche Arbeit (13), die er nur durch eine Anmerkung bei der Korrektur berücksichtigt, indem er meinen Ausspruch „Weiss sowohl wie Boveri halten diese Kanälchen für Homologa der Vornierenkanälchen der Kranioten“ richtig stellt. In Wirklichkeit hat Weiss zwar die Kanälchen ebenfalls entdeckt, hat sich aber über ihre Homologisirung mit Organen der Kranioten nicht weiter ausgesprochen. Viele Argumente, die Boveri gegen mich vorbringt, werden nun ohne Weiteres dadurch hinfällig, dass das, was Boveri in meinem Gedankengange vermisst, sich in breiter Ausführung in jener grösseren Arbeit findet.

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

Rückert's (10) und meine Auffassung der Urnierenkanälchen als einer zweiten Generation von Vornieren soll nach Boveri „im Grunde doch nur eine Phrase sein und in Rücksicht auf die Phylogenie ohne jeden Sinn". Er fährt dann fort: „Dies wird auch sofort deutlich, wenn man sich darüber klar zu werden versucht, wie sich denn Semon nun eigentlich die phylogenetische Entwickelung der Urnierenkanälchen denkt. Ich finde keinen Anhalt, um seine Meinung über diesen Punkt, um den es sich doch vor Allem handelt, zu erkennen. Nimmt er an, dass die Urnierenkanälchen, so, wie wir sie jetzt finden, plötzlich bei irgend einem Wirbelthier sozusagen „über Nacht" aufgetreten sind? Dann ist ihre Entstehungsart (die, nebenbei bemerkt, schon durch die ontogenetischen Befunde vollkommen ausgeschlossen werden kann) doch wohl nicht weniger „wunderbar" als die von mir vertretene „Heterogonie".

Wie gesagt, habe ich schon in meiner ausführlichen Arbeit des Weiteren auseinandergesetzt, wie ich mir phylogenetisch das Auftreten jener „neuen Generation" von Exkretionskanälchen beziehentlich ihrer Malpighi'schen Körperchen vorstelle, und habe dies durch schematische Darstellungen (Taf. XIV) erläutert. *Myxine* illustrirt auch dafür meine Anschauungen vollkommen. Der Malpighi'sche Körper (von diesem rede ich vorläufig allein) ihrer Vorniere zeigt in seinen proximalen Abschnitten den Beginn einer Sonderung in einen medialen und lateralen Abschnitt durch Sonderung der Trichter in eine laterale und eine mediale Reihe (Fig. 3, 4 und 6). Im distalen Abschnitt hat sich ein mehr medial gelegener Abschnitt ganz abgegliedert, liegt der Hauptmasse allerdings noch fest an und hängt mit ihm durch von einem zum anderen verlaufende Trichter zusammen. Es bedarf keiner lebhaften Phantasie, um sich mit Hilfe dieser Etappen die Entstehung der Malpighischen Körper der Urniere aus dem der Vorniere vorzustellen.

So viel zu meiner Vertheidigung gegen den Vorwurf, meine Auffassungen seien phylogenetisch nicht vorstellbar und seien in Rücksicht auf die Phylogenie ohne Sinn.

In meiner Erklärung liegt aber auch weiterhin schon die Widerlegung des ferneren Ausspruchs Boveri's: „Oder denkt Semon sich den jetzigen Zustand aus einfacheren Zuständen allmählich abgeleitet? Nun dann giebt er eben zu, dass die Urnierenkanälchen früher etwas Anderes waren, als das, was sie jetzt sind, dass sie also auch etwas Anderes waren als die Vornierenkanälchen, d. h. er steht im Princip auf meinem Standpunkt, und ich sehe nicht ein, warum er denselben bekämpft." Diese Schlussfolgerung ist mir ganz unverständlich. Ich suche natürlich ebenso wie Boveri den jetzigen Zustand aus einfacheren allmählich abzuleiten, Ich thue dies aber, indem ich das Urnierensystem direkt an das Vornierensystem anknüpfe und es mir aus demselben durch eine Art Längsspaltung — zunächst des Malpighi'schen Körpers, dann durch eine allmählich fortschreitende Sonderung der Kanäle, die letzteren mit dem Vornierengang verbinden, — entstanden denke. Boveri lässt das Urnierensystem ganz unabhängig vom Vornierensystem aus den Genitalkammern des *Amphioxus* hervorgehen. Das ist doch etwas ganz Anderes.

Boveri wundert sich, dass sich meine Einwände gegen seine Auffassung nicht auf entwickelungsgeschichtliche Thatsachen stützen, sondern vornehmlich das möglichst

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

vollkommen ausgebildete Vornierenorgan in's Auge fassen. Ich habe dies desshalb gethan, weil meiner Ansicht nach das Punktum fixum jeder morphologischen Vergleichung die Betrachtung der Organe in ihrer funktionsfähigen Beschaffenheit sein muss. Von da aus dürfen und sollen wir rückwärts gehen und werden dann erst in der Entwickelungsgeschichte einen Lichtträger zu erblicken haben, nicht aber, wenn wir ohne genügende Kenntniss des funktionsfähigen Organs bloss frühe Entwickelungsphasen in's Auge fassen. Ich hatte mir früher desshalb vor Allem zur Aufgabe gestellt, den Bau der wirklich funktionsfähigen Kraniotenvorniere, der bis dahin keineswegs richtig und vollständig erkannt worden war, festzustellen. Der Typus desselben, wie ich ihn bei *Ichthyophis* am besten ausgebildet vorgefunden habe, ist nicht etwa eine Eigenthümlichkeit dieses abseits stehenden Thieres, ebensowenig eine Eigenthümlichkeit der Amphibien, sondern er gilt für alle Kranioten. Ohne die Amphibien zu kennen, könnte man allein durch vergleichende Betrachtung der Petromyzonten, Fische und Amnioten ein Idealbild der Vorniere entwerfen, welches genau die Verhältnisse von *Ichthyophis*, und, wie sich durch die vorliegende Arbeit gezeigt hat, auch von *Myxine* wiedergiebt. An der Vorniere von *Ichthyophis* beziehentlich der Amphibien überhaupt findet sich (ausser der segmentalen Kammerung des Malpighi'schen Körpers der Vorniere) kein einziges charakteristisches Merkmal, das sich nicht — vielleicht schwächer ausgeprägt und undeutlicher erkennbar, aber doch vorhanden — auch an den Vornieren anderer Kranioten fände. Das Argument, es handle sich bei den Coecilien um hoch specialisirte, einseitig entwickelte Zustände an Vorniere oder an Urniere, muss ich desshalb als mit den Thatsachen nicht übereinstimmend zurückweisen.

Die vergleichende Betrachtung der Vornieren und Urnieren, sowohl der ausgebildeten Organe wie ihrer Entwickelung, schien mir durchaus zu dem Resultat zu führen, dass das zweite Organ das Produkt des ersteren sei, und zwar eine Art Abspaltungsprodukt. Wenn ich die Richtigkeit dieser Ableitung beweise, widerlege ich damit die Boveri'sche Vorstellung von dem Funktionswechsel, den die Genitalkammern des *Amphioxus* zu Urnierenkanälchen der Kranioten durchmachen sollen. Warum ich aber gegen Boveri keine entwickelungsgeschichtlichen Argumente in's Feld geführt habe? Einmal weil ich seine Auffassung durch meine Ableitung widerlegt glaubte. Zweitens aber, weil seine erste Mittheilung zu einer Vergleichung der Entwickelungsgeschichte der betreffenden Organe keine Handhabe bot. Inzwischen (2) hat er gezeigt, dass die Genitalkammern des *Amphioxus* aus dem am meisten ventral gelegenen Abschnitt des Urwirbels hervorgehen, und hat in seiner Hauptarbeit die ganze Frage ausführlich erörtert. Auf seiner Tafel 34 giebt er vier schematische Querschnitte zur Illustrirung der Mesoblast-Differenzirungen bei Akraniern und Kranioten. Gegen diese Schemata habe ich nichts einzuwenden, aber sie sind in einem Punkte nicht vollständig, und dieser Punkt ist leider gerade ein fundamentaler. Boveri vergleicht die verschiedenen Abschnitte des Urwirbels bei Kranioten und Akraniern und unterscheidet in Anlehnung an Rückert ein Myotom (auf seinen Bildern roth), ein Sklerotom

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

(blau) und das ventrale Ende des Urwirbels, das er mit gelber Farbe bezeichnet. Bei *Amphioxus* heisst diese Strecke nun auf seinen Bildern Gonotom (*gt*), bei den Kranioten aber Gononephrotom. Die Entstehung der von ihm selbst entdeckten Vornierenkanälchen bei *Amphioxus* übergeht Boveri bei allen diesen Erörterungen mit Stillschweigen. Im beschreibenden Theil seiner Arbeit hat er angegeben, dass er über sie keine Beobachtungen hat machen können. Vermuthungsweise leitet er sie aus dem parietalen Blatte des Mesoblasts ab (pag. 465). Mindestens ebenso wesentlich erscheint mir aber die Frage, aus welchem Theil der Leibeshöhle sie stammen, ob aus dem eigentlichen Urwirbel oder aus dem Abschnitt, der zur unsegmentirten Leibeshöhle wird und von Boveri auf seinen Bildern mit grüner Farbe bezeichnet wird. Boveri scheint letzteres anzunehmen, und die Entwickelung der Nierenkanälchen bei *Amphioxus* ist ja auch schwer anders zu denken.

Bei den Kranioten entsteht die Anlage des Vornierensystems von der Stelle aus, wo Ursegment und Seitenplatten zusammenstossen (Selachier, Amphibien, Vögel). Das Rückert'sche Gononephrotom enthält also in seinen proximalen Abschnitten das Bildungsmaterial für Vornierenkanälchen (ventral) und Urnierenkanälchen (dorsal), soweit beide neben einander vorkommen; in seinen distalen das Bildungsmaterial für Urnierenkanälchen und wenigstens bei den Selachiern auch der Genitalanlage. Oder anders ausgedrückt: aus dem Uebergangstheil von Somit in Seitenplattencoelom geht in proximalen Segmenten Vorniere, in distalen Segmenten (wenigstens bei Selachiern) Genitalanlage hervor. Vorniere und Genitalanlage entstehen also aus dem Uebergangsstück von Somit in Seitenplattencoelom. Was den genauen Ort der Entstehung anlangt, so lässt sich, da beide Bildungen bei Selachiern nicht in denselben Segmenten auftreten, nicht entscheiden, welche von ihnen im Vergleich zur anderen im Ursegment mehr ventrale Lage hat. Jedenfalls ist kein Schatten eines Grundes dafür anzunehmen, dass bei Selachiern oder bei irgend welchen anderen Kranioten die Keimdrüse in mehr dorsal gelegenen Theilen des Coeloms angelegt werde, als die Vorniere. Bei Amphibien ist sogar sicher das Umgekehrte der Fall: die Vorniere entsteht noch im segmentirten Mesoblast, die Keimdrüse im unsegmentirten. Aber halten wir uns an die Selachier, die von Boveri ja in den Vordergrund gestellt werden, und an die Rückert'schen Definitionen.

Das Gonotom von *Amphioxus* entspricht ebenfalls nach Boveri dem ventralsten Abschnitt des Somiten, in frühen Stadien dem Uebergangsstück zwischen diesem und den Seitenplatten. Der Ort der Entstehung der Nierenkanälchen, die Quelle, aus der sie ihr Bildungsmaterial beziehen, ist noch unbekannt. Es ist wohl möglich, dass auch bei den Akraniern das Material für die Bildung der Nierenkanälchen in letzter Linie aus dem sogenannten „Gonotom" Boveri's stammt, dass es aber bei der sehr frühzeitigen Ablösung von Somit und Seitenplatten den letzteren angeschlossen wird. Aber darüber wissen wir nichts, und die Entstehung der Nierenkanälchen des *Amphioxus* ist eine Unbekannte in unserer Rechnung. Bekannt ist nur, dass aus dem Gonotom von *Amphioxus* Genitalkammer, aus dem entsprechenden Gononephrotom der Selachier Urniere, Vorniere und Genitalanlage entstehen. Wie

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

will man daraus folgern, dass das Gonotom des *Amphioxus* nun gerade der einen jener drei Bildungen, der Urniere der Kranioten homolog sein soll?

Bei dieser Lage der Dinge glaube ich recht daran zu thun, die Gesichtspunkte für die Entscheidung der Frage, aus welchem präexistirenden Organ die neu auftretenden Urnieren der Kranioten abzuleiten sind, nicht bei den Akraniern, sondern bei den Kranioten selbst zu suchen. Die Vergleichung der fertigen und der sich entwickelnden Organe hat dabei Hand in Hand zu gehen, und die Resultate, zu denen meine Untersuchung der ausgebildeten Exkretionsorgane von *Myxine* geführt hat, dienen meinen früher ausgesprochenen Anschauungen durchaus zur Stütze. Könnten diese bei den Myxinoiden gewonnenen Resultate auch noch entwickelungsgeschichtlich gestützt und erweitert werden, so würde das natürlich von grosser Bedeutung sein. Leider schien dazu wenig Aussicht, als ich meine Untersuchungen begann, denn alle Versuche, entwickelungsgeschichtliches Material der Myxinoiden zu erhalten, waren gescheitert. Da wurde die wissenschaftliche Welt durch eine kleine Mittheilung überrascht, in der von G. C. Price drei verschiedene Entwickelungsstadien von *Bdellostoma stouti* kurz beschrieben, und eine ausführliche Bearbeitung in Aussicht gestellt wurde (7). Wir erfahren durch ihn, dass sich bei den Myxinoiden die Kiemenregion über ungefähr 35 Segmente ausgedehnt hat, und dass das Exkretionssystem ursprünglich nicht nur die hinteren Körperabschnitte durchzieht, sondern durch die ganze spätere Kiemenregion des erwachsenen Thieres sich erstreckt, ja noch eine Strecke weiter kranialwärts reicht.

Die auf die Entwickelung des Exkretionssystems bezüglichen Angaben von Price sind so wichtig, dass ich sie hier in extenso wiedergebe: „Das Exkretionssystem anlangend, so erstreckt es sich im Stadium *A* durch 69 Segmente. Im vordersten dieser Segmente, welches der Lage nach dem 11. Spinalganglion entspricht, findet man eine einfache Verdickung der Somatopleure. Im zweiten Segment bewirkt eine leichte Ausstülpung die Anlage eines Vornierenkanälchens, und dieses ist durch eine verdickte Platte der Somatopleure mit einem gleichen Kanälchen des dritten Segmentes verbunden. Caudalwärts sind die Kanälchen in der Entwickelung weiter vorgeschritten. Die sie verbindende Verdickung wandelt sich zunächst in einen Wulst und dann in einen nun völlig von der Somatopleure abgelösten Strang um. Dieser Strang ist der Segmentalgang. Die Mündungen der Segmentalkanälchen schieben sich eine kurze Strecke weit in den Segmentalgang vor, ohne jedoch die gleiche Mündung im Nachbarsegment zu erreichen. Im letzten Segment ist kein Kanälchen vorhanden. In einigen der am weitesten caudal gelegenen Segmente haben die Kanälchen ihre Verbindung mit dem Coelom eingebüsst. Der Segmentalgang erstreckt sich in diesem Stadium ebenso weit, wie beim erwachsenen Thiere, kommt aber nicht mit dem Hypoblast in Berührung.

Die angeführten Thatsachen berechtigen uns, das ganze System als Pronephros zu deuten.

Im Stadium B haben sämmtliche Kanälchen, mit Ausnahme einiger vorderer, ihre Verbindung mit dem Coelomepithel eingebüsst. In den letzten 19 Segmenten

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

sind die Segmentalkanälchen spurlos verschwunden. Dasselbe soll beim erwachsenen Thiere in grosser Ausdehnung der Fall sein. Der grösste Theil des Segmentalganges hat eine Lichtung erhalten. Das hintere noch massive Ende desselben ist mit dem Hypoblast in Berührung gekommen.

Im Stadium C sind alle Spuren des exkretorischen Segments in den 20 vordersten jener 69 Segmente verschwunden. In den zunächst darauf folgenden, d. h. den unmittelbar hinter den Kiemen gelegenen Segmenten, haben sich die Segmentkanälchen in die beim erwachsenen Thiere sogenannten Kopfniere (Weldon 1884) umgewandelt. Im vorliegenden Stadium sind jedoch die Verhältnisse noch viel einfacher als beim erwachsenen Thiere. Die übrigen Kanälchen, welche dem Metanephros nach Weldon entsprechen, haben Glomeruli erhalten. Der Segmentalgang öffnet sich in die Kloake.

Diese Thatsachen zeigen, dass das exkretorische System in frühen Embryonalstadien durch die ganze spätere Kiemenregiou des erwachsenen Thieres sich erstreckt, ja noch eine Strecke weiter kranialwärts reicht. Diese Verhältnisse gewinnen noch mehr an Interesse, wenn man die von Boveri bei *Amphioxus* nachgewiesenen Exkretionsorgane in Berücksichtigung zieht.

Ich kann mit Bestimmtheit die Behauptung aufstellen, dass die von Weldon 1884 als Pronephros und als Mesonephros unterschiedenen Abschnitte beim erwachsenen Thiere sich aus einer in jeder Beziehung gleichartigen und einheitlichen Embryonalanlage differenziren, und dass der Segmentalgang im grössten Theil seines definitiven Verlaufs im Anschluss und in Verbindung mit den Anlagen der Segmentalkanälchen entsteht."

Diese kurzen Mittheilungen sind von ausserordentlicher Wichtigkeit. Was zunächst die Ausdehnung des Systems durch die ganze Kiemenregion und die dahinter liegenden Theile des Rumpfes anlangt, so wird durch diesen Befund die Anschauung durchaus bestätigt, die ich früher mit den Sätzen ausgedrückt habe: „Aus der Ausdehnung des Vornierenganges und des Malpighi'schen Körpers der Vorniere beziehentlich dessen Fortsetzung durch den ganzen Rumpf des Thieres, aus dem ganz allmählichen Rudimentärwerden der Querkanäle gegen die distalen Abschnitte hin, endlich aus dem Umstand, dass da, wo die Querkanäle ganz aufhören, sie durch Bildungen vertreten werden, die genetisch aus Theilen von ihnen abzuleiten sind, lässt sich der berechtigte Schluss ziehen, dass sich ursprünglich die Vorniere in voller Ausbildung von der Herz- bis zur Kloakengegend erstreckt hat" (p. 150) und: „Bei den Kranioten fanden wir das Urogenitalsystem ebenso wie die unsegmentirte Leibeshöhle auf die hinter den Kiemen gelegene Region beschränkt. Bei *Amphioxus* erstreckten sich die Leibeshöhle, Harn und Geschlechtsorgane nach vorn durch die ganze Kiemenregion hindurch. In dieser Eigenthümlichkeit von *Amphioxus* sehe ich einen sehr primitiven Charakter. Die Entwickelungsgeschichte der Kranioten zeigt mit grösster Deutlichkeit, dass auch bei ihnen das Coelom ursprünglich ebenso weit nach vorn gereicht hat, als bei *Amphioxus*. Die Abwesenheit der Leibeshöhle und mit ihr der Harn und Geschlechtsorgane bei Kranioten im Kiemenbereich ist auf

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

eine sekundäre Rückbildung zurückzuführen" (p. 191). „Für weitere sekundäre Abänderungen bei *Amphioxus* halte ich — — — besonders die noch weitergehende räumliche Einschränkung der Exkretionskanälchen auf den vorderen Körperabschnitt, so dass sie über die Kiemengegend nicht weiter nach hinten reichen." (p. 192).

Hat nun aber Price Recht, die Segmentalkanälchen, die er auf Stadium A und B beschreibt, auch sämmtlich als Vornierenkanälchen anzusprechen? Unbedingt, wenn seine Beobachtung richtig ist, dass der Vornierengang im grössten Theile seines definitiven Verlaufs im Anschluss und in Verbindung mit den Anlagen jener Kanälchen entsteht. Urnierenkanälchen entstehen bei allen Kranioten niemals im Anschluss und in Verbindung mit dem Vornierengang. Sie gewinnen erst viel später Beziehungen zu ihm. Dagegen geht die Bildung des Ganges konstant von den vordersten Vornierenkanälchen aus. Sein selbstständiges Weiterwachsen nach hinten habe ich stets für eine cänogenetische Erscheinung gehalten. Bei *Myxine* finden wir noch das primitive Verhältniss, dass der Gang im grössten Theile seiner Länge von den Kanälchen gebildet wird und einen von ihnen geschaffenen Sammelgang darstellt. Jedenfalls sind seine Bildner als solche ohne Weiteres als Vornierenkanälchen charakterisirt. Auf die bisher nur für Selachier, Vögel und Säugethiere sicher nachgewiesene Beziehung des Ganges zum Ektoderm gehe ich nicht ein. Diese Frage scheint mir, ebenso wie die Homologisirung des Vornierenganges der Kranioten mit dem Peribranchialraum von *Amphioxus*, noch nicht spruchreif, und wage ich hierüber kein positives Urtheil abzugeben.

Es könnte als ein Widerspruch erscheinen, dass ich mit Price die von ihm beschriebenen Segmentalkanälchen vom Stadium A und B als Pronephroskanäle auffasse, da ich doch bei meiner Beschreibung des ausgebildeten Exkretionssystems gewisse Theile als Mesonephros beschrieben habe. Dieser Widerspruch ist aber nur ein scheinbarer. So sehr ich sonst mit Price übereinstimme, halte ich doch seinen Ausspruch: „Ich kann mit Bestimmtheit die Behauptung aufstellen, dass die von Weldon 1884 als Pronephros und als Mesonephros unterschiedenen Abschnitte beim erwachsenen Thiere sich aus einer in jeder Beziehung gleichartigen und einheitlichen Embryonalanlage differenziren", in dieser Fassung nicht haltbar ist. An den Vornieren aller Kranioten, soweit dieselben nicht ganz rudimentär bleiben, haben wir drei Elemente zu unterscheiden: den Vornierengang, die segmentalen Querkanälchen und den Malpighi'schen Körper. An den Urnieren zwei Elemente: die Urnierenkanälchen, die in den Vornierengang mit einmünden, und die Malpighi'schen Körperchen. Price hat nun aber bloss gezeigt, dass die segmentalen Kanäle, auch diejenigen, die sich in sehr jungen Stadien in den distalen Abschnitten des Exkretionssystems der Myxinoiden finden, Vornierenkanäle sind. Ueber die Entstehung der Malpighischen Körperchen sagen seine bisherigen Angaben nicht das Geringste. Dagegen habe ich durch Untersuchung von ausgebildeten oder nahezu ausgebildeten Myxinoiden bewiesen, dass bei ihnen Malpighi'sche Körper der Vorniere und der Urniere in denselben Segmenten neben einander vorkommen, die da, wo sie am vollständigsten ausgebildet sind (Figg. 3, 4, 6) noch in direktem Zusammenhange mit einander stehen.

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

In dem Price'schen Material findet sich für die Feststellung der Entwickelung des Exkretionssystems zwischen Stadium B und C eine besonders empfindliche Lücke. Indessen glaube ich, dass selbst für den Fall, dass so bald keine Zwischenstadien aufgefunden werden, doch schon aus Stadium C, durch ein genaues Studium der Region, in der, wie ich gezeigt habe, Malpighi'sche Körper der Vorniere und der Urniere neben einander vorkommen, die wichtigsten Fragen sich werden lösen lassen. Die erste betrifft den Bau und die Genese der Malpighi'schen Körper der Vor- und Urniere und ihr Verhältniss zu einander. Von der Theilung der Malpighi'schen Körper aus habe ich schon in meiner früheren Arbeit (13 p. 166) die Entstehung der Urniere aus der Vorniere abgeleitet. Bei Myxinoiden finden wir an gewissen Stellen diese Theilung noch nicht fertig vollzogen. Die Untersuchung früher Stadien wird uns wohl sicher hier Einblicke in die eigentliche Natur der Theilung gewähren: handelt es sich um eine wirkliche Spaltung oder eine Art Knospenbildung, vielleicht auch um Angliederung einer neuen Leibeshöhlenkammer? Zweitens ist die Frage zu entscheiden: Münden da, wo beide Systeme von Malpighi'schen Körpern neben einander vorkommen, dieselben zusammen oder getrennt in den Vornierengang, und ist letzteres der Fall: wie bildet sich die selbstständige Kanalverbindung des Malpighischen Körpers der Urniere in den Vornierengang heraus? Wahrscheinlich werden diese Verhältnisse bei den Myxinoiden, wo sich das Urnierensystem eben erst in statu nascendi befindet, weniger cänogenetisch verhüllt sein, als bei den höheren Kranioten. Allerdings darf nie vergessen werden, dass das Urnierensystem der Myxinoiden, so primitiv es der Hauptsache nach auch ist, doch auch schon durch Verlust der Aussentrichter eine Umbildung erlitten hat, und dass der Mangel einer Verbindung des Exkretionssystems mit dem Genitalsystem bei Myxinoiden ebenso wenig etwas Primitives ist, als bei Petromyzonten und Teleostiern.

Zum Schlusse habe ich noch auf die Frage einzugehen: was haben wir für die Nebenniere der Myxinoiden anzusehen, oder fehlt ein solches Organ vielleicht noch ganz bei der niedersten Klasse der Kranioten? Ich bemerke dabei, dass ich bei dieser Erörterung nur den nicht nervösen Theil der Nebenniere im Auge habe.

Ich schliesse mich hier nun in einem Punkte durchaus an Weldon (15) an. Bei Myxinoiden funktionirt das, was ich bei den von mir untersuchten Thieren als Pronephros bezeichnet habe, wohl sicherlich als Nebenniere. Dass es kein schlechthin rudimentäres, funktionsloses Organ ist, wird dadurch bewiesen, dass es sich beim fortschreitenden Wachsthum des Thieres nicht verkleinert, sondern sogar voluminöser, besonders dicker wird, ohne sich in seinem Bau wesentlich zu ändern. Kirkaldy hat angegeben, dass bei geschlechtsreifen Exemplaren das Lumen der inneren Theile der unteren Vornierenkanäle sich verengert, wohl auch ganz obliterirt, der Charakter der Epithelzellen sich ändert. Auch sollen die Glomeruli in den untersten Abschnitten des Organs nicht mehr erkennbar sein und das Lumen des von Kirkaldy sogenannten „central duct", den ich ja als den Hohlraum des Malpighi'schen Körpers auffasse, verschwinden. Solche Veränderungen habe ich an nahezu geschlechtsreifen Exemplaren, die ich untersucht habe, nicht nachweisen können. Wahrscheinlich waren

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

aber die von mir untersuchten Thiere nicht alt genug. Aber ganz abgesehen von solchen Umbildungen, die das Organ auch histologisch dem nicht nervösen Theil der Nebenniere der höheren Anamnier noch ähnlicher machen würde, halte ich die Gleichwerthigkeit der Organe trotz ihres verschiedenen Aussehens doch für sicher. Weldon (14, 15) schreibt allerdings, die Nebenniere der höheren Kranioten sei ein in analoger Weise entstandenes Rückbildungsprodukt eines Theiles der Urniere. In meiner ausführlichen Arbeit habe ich aber nachgewiesen, dass die Nebenniere der höheren Kranioten nichts Anderes ist als ein Umbildungsprodukt der distalen Fortsetzung des Malpighi'schen Körpers der Vorniere. Ich konnte sogar zeigen, wie sich unter Verschwinden des Glomerulus und des Lumens des Malpighi'schen Körpers das Ende der wohlausgebildeten Vorniere von *Ichthyophis* noch nachträglich in typische Nebenniere umwandelt. Wie es aus meinen Figuren 23—26 Tafel VII jener Arbeit hervorgeht, sind es wohl vorwiegend die Innentrichter und die Kanalstrecke, in die sie sich fortsetzen, die sich zu Nebennierenballen umwandeln. Hans Rabl (8) hat dann später die Entwickelung der Nebennieren bei Vögeln untersucht, und seine Befunde stehen in vollstem Einklange mit denjenigen, zu denen ich durch Untersuchung des Urogenitalsystems von *Ichthyophis* gelangt war, und die ich auf die Nebennieren aller Kranioten ausgedehnt hatte. Natürlich habe ich durch diese neuen Funde und die Verallgemeinerung ihrer Resultate eo ipso die in einer älteren Arbeit (11) von mir vertretene Anschauung zurückgenommen, die Nebennierenstränge stammten von der Urniere ab. Ich bemerke bei dieser Gelegenheit auch, dass ich jetzt nach meinen Untersuchungen bei *Ichthyophis* einen von Anfang an vorhandenen Zusammenhang der Genital- und Urnierenanlage für alle Wirbelthiere annehme, bei denen das ursprüngliche Verhältniss gewahrt ist und das Nierensystem zur Herausleitung der männlichen Keimstoffe dient, kein nachträgliches „Heraussprossen" von Strängen aus der Urniere in die Keimdrüse, wie ich es früher selbst für das Hühnchen beschrieben habe.

Was nun bei halb oder ganz ausgewachsenen *Myxinen* Pronephros genannt wird, ist ebenfalls, wie ich oben gezeigt habe, nichts Anderes als ein Malpighi'scher Körper der Vorniere, der seine Verbindung mit dem Vornierengang eingebüsst hat und nur noch aus dem abgekapselten Leibeshöhlendivertikel nebst Glomeruli sowie dem Ende der abgelösten aber je unter sich noch verbundenen Segmentalkanälchen, den Aussen- und Innentrichtern, besteht. Von den Nebennieren der höheren Kranioten unterscheidet er sich dadurch, dass sein ursprünglicher Bau sich noch viel reiner erhalten hat. Ferner dadurch, dass hier allein der proximal von der Urniere gelegene Theil des Pronephros den Funktionswechsel zur Nebenniere durchgemacht hat und nur noch ein kleines Stückchen „Nebenniere" in das Urnierengebiet hineinragt (vergl. besonders Fig. 4). Nach Nebenniere in den distalen Abschnitten habe ich bei *Myxine* gesucht, allein vergeblich. Vielleicht werden sich doch noch hie und da Reste an der Venenwand finden.

Besonders charakteristisch ist die Einstülpung des Vornierenrestes, der bei Myxinoiden als Nebenniere funktionirt, in die Venenwandung. Aehnliche Beziehung

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

zur Venenwandung wiesen die Nebennieren auch bei *Ichthyophis* auf, wo ich die Gebilde stets und ausschliesslich in Begleitung der Venen (Vena cava inferior, Venae renales revehentes) antraf (vergl. 13, Taf. XIII; Fig. 52 *a b*; 53 *a b*). Oft waren sie auch dort geradezu in die Venenwandung eingesenkt und wurden fast ringsum von Venenblut umspült. Die Beziehung zur Venenwand hängt zweifellos mit der noch immer ganz dunklen Funktion der Nebennieren zusammen, und es ist interessant, dass die gleiche Beziehung und die gleiche Funktion schon bei den niedersten Kranioten hervortreten, bei welchen ein äusserlich noch wenig veränderter MALPIGHI'scher Körper des Pronephros als Nebenniere funktionirt[1]). Bei allen Kranioten aber ist demnach übereinstimmend ein mehr oder weniger umgebildeter Theil des Pronephros zur Nebenniere geworden.

---

1) Ich erinnere daran, dass sich selbst bei Säugethieren sogenannte „versprengte" Nebennieren stets als Begleiter der Venenstämme finden, der Ovarial- und Parovarialvenen, am Plexus pampiniformis, im Verlauf der Vena spermatica oder Vena suprarenalis.

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

Litteratur-Verzeichniss.

1. Th. Boveri, Ueber die Niere des Amphioxus. Münchener Med. Wochenschrift. 1890.
2. —— Die Bildungsstätte der Geschlechtsdrüsen und die Entstehung der Genitalkammern beim Amphioxus. Anat. Anzeig. VII. Jahrg. (1892).
3. —— Die Nierenkanälchen des Amphioxus. Ein Beitrag zur Phylogenie des Urogenitalsystems der Wirbelthiere. Zoologische Jahrbücher. Abtheilung für Anatomie und Ontogenie der Thiere. V. Bd. 1892.
4. J. W. Kirkaldy, On the head kidney of Myxine. Quarterly Journal of microscop. Science. Vol. 35. New Series. 1894.
5. Johannes Müller, Vergleichende Anatomie der Myxinoiden, der Cyklostomen mit durchbohrtem Gaumen. Schluss: Untersuchungen über die Eingeweide der Fische. Gelesen in der Königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin am 16. und 23. Juni 1842. Berlin 1845.
6. Wilhelm Müller, Das Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyklostomen. Jenaische Zeitschr. für Naturwissenschaft. 9. Bd., Neue Folge 2. Bd. Jena 1875.
7. G. C. Price, Zur Ontogenie der Myxinoiden. Bdellostoma Stouti, Lockington). Sitzungsberichte der mathematisch-physikalischen Klasse der K. bayer. Akad. der Wiss. Bd. XXVI. 1896. Heft 1. München 1896.
8. Hans Rabl, Die Entwickelung und Struktur der Nebennieren bei den Vögeln. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XXXVIII.
9. A. Retzius, Anatomie des Ader- und Nervensystems der Myxine glutinosa. Meckel's Archiv f. Anat. u. Physiol. 1826 (siehe auch Abhandl. d. schwed. Akad. d. Wissensch. 1790).
10. J. Rückert, Ueber die Entstehung der Exkretionsorgane bei den Selachiern. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Anatomische Abth. 1888.
11. R. Semon, Die indifferente Anlage der Keimdrüsen beim Hühnchen und ihre Differenzirung zum Hoden. Jenaische Zeitschrift für Naturw. XXI. Bd. Neue Folge XIII. Bd.
12. —— Ueber die morphologische Bedeutung der Urniere in ihrem Verhältniss zur Vorniere und Nebenniere und über ihre Verbindung mit dem Genitalsystem. Anatomischer Anzeiger. Bd. V. 1890.
13. —— Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbelthiere. Dargelegt an der Entwickelung dieses Organsystems bei Ichthyophis glutinosus. Jen. Zeitschr. für Naturw. 26. Bd. Neue Folge 19. Bd. Jena 1892 (separat bei G. Fischer, Jena 1891).
14. W. F. R. Weldon, On the head kidney of Bdellostoma with a suggestion as to the origin of the suprarenal bodies. Quarterly Journal of microscop. Science. Vol. XXIV. 1884.
15. —— On the suprarenal bodies of Vertebrata. Ibidem. Vol. XXV. 1885.

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

Tafel-Erklärung.

Mit rother Farbe sind auf allen Figuren die Glomeruli des Pronephros, mit orange die des Mesonephros bezeichnet, mit gelb der venöse Sinus, in dessen Wandung die Malpighi'schen Körper der Vorniere eingestülpt sind.

Tafel I.

Fig. 1. Proximales Ende des rechtsseitigen Exkretionssystems einer 24 cm langen *Myxine glutinosa*. Oberflächenansicht. Betrachtung von der Bauchseite. Vergrösserung 32 fach.

Fig. 2. Proximales Ende des linksseitigen Exkretionssystems einer 20 cm langen *Myxine*. Oberflächenansicht. Betrachtung von der Bauchseite, etwas stärker vergrössert.

Fig. 3. Rekonstruktion des proximalen Endes des Exkretionssystems einer 16 cm langen *Myxine* aus einer Serie von 320 Schnitten. Betrachtung von der Bauchseite. (Gefässversorgung nicht mit eingetragen.)

Fig. 4. Rekonstruktion des proximalen Endes des linksseitigen Exkretionssystems einer 19 cm langen *Myxine* aus einer Serie von 230 Schnitten. Betrachtung von der Bauchseite. (Gefässversorgung im Allgemeinen nicht mit eingetragen.)

Fig. 5. Schematische Darstellung der Entwickelung des Urogenitalsystems bei Kranioten (aus meiner 1891 erschienenen Arbeit: Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbelthiere etc. Taf. XIV Fig. 61). 5*a* Längsschnitt durch eine Gegend, in der sich nur Vorniere entwickelt. 5*b* Längsschnitt weiter unten durch eine Gegend, in welcher sich sowohl Vorniere als Urniere entwickeln. 5*c* Längsschnitt noch tiefer distalwärts durch eine Gegend, in welcher (bei höheren Kranioten) die Vorniere nur noch durch den Vornierengang und den zur Nebenniere umgewandelten Malpighi'schen Körper repräsentirt wird.

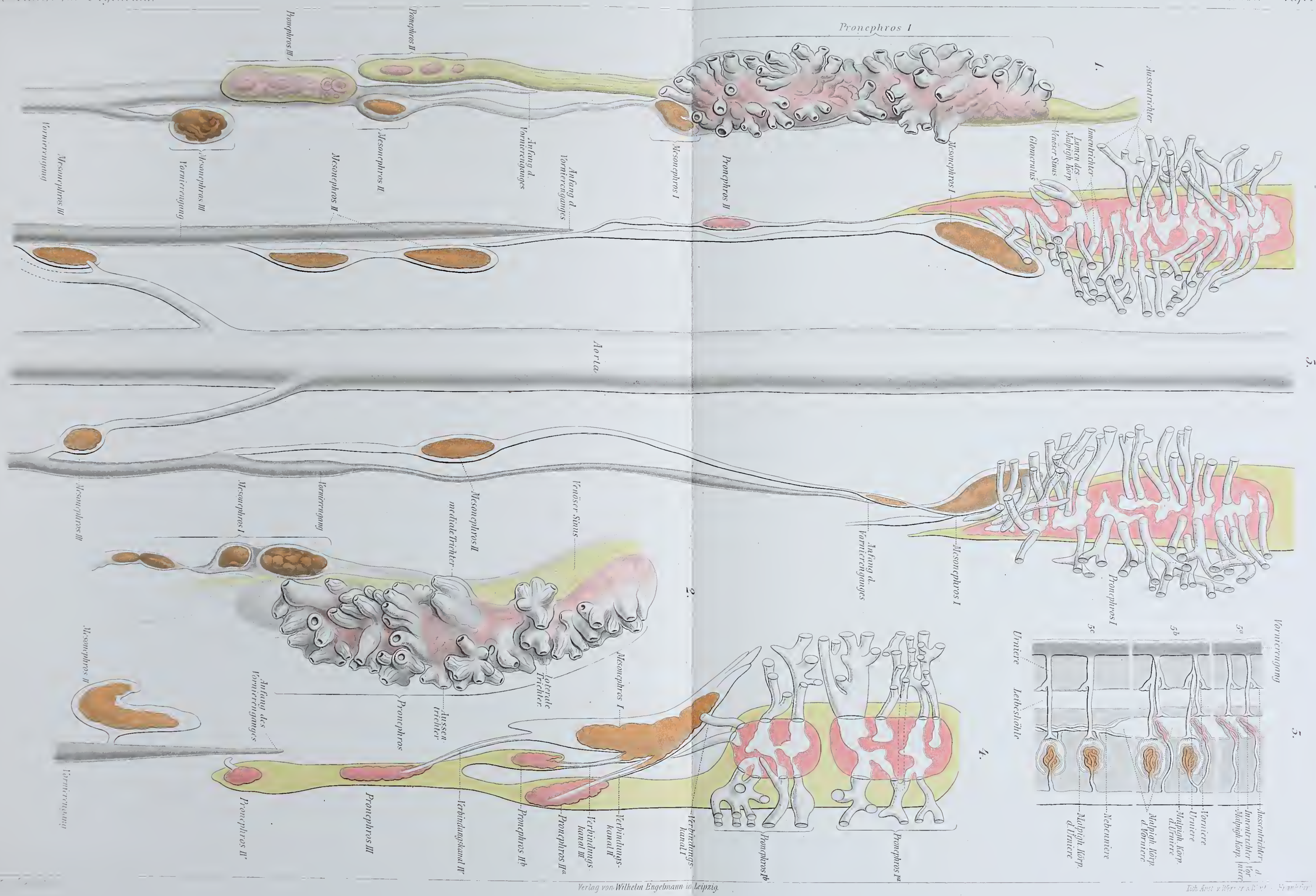
Tafel II.

Fig. 6. Querschnitt durch einen linken Pronephros I von *Myxine* und zwar durch das auf Fig. 3 dargestellte Organ. Etwa die Mitte des Pronephros ist getroffen. Vergrösserung 180 fach.

Fig. 7. Querschnitt durch denselben Pronephros sowie Mesonephros I weiter abwärts gerade an der Stelle, an welcher der Trichter des Verbindungskanals von Pronephros I und Mesonephros I einmündet. Vergrösserung 180 fach.

Fig. 8. Längsschnitt durch den Vornierengang, ein Segmentalkanälchen und ein Malpighi'sches Körperchen des Mesonephros von *Myxine*. Zeigt die scharf abgesetzte Mündung des Segmentalkanälchens in das Malpighi-sche Körperchen (Innentrichter). Vergrösserung 180 fach.

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

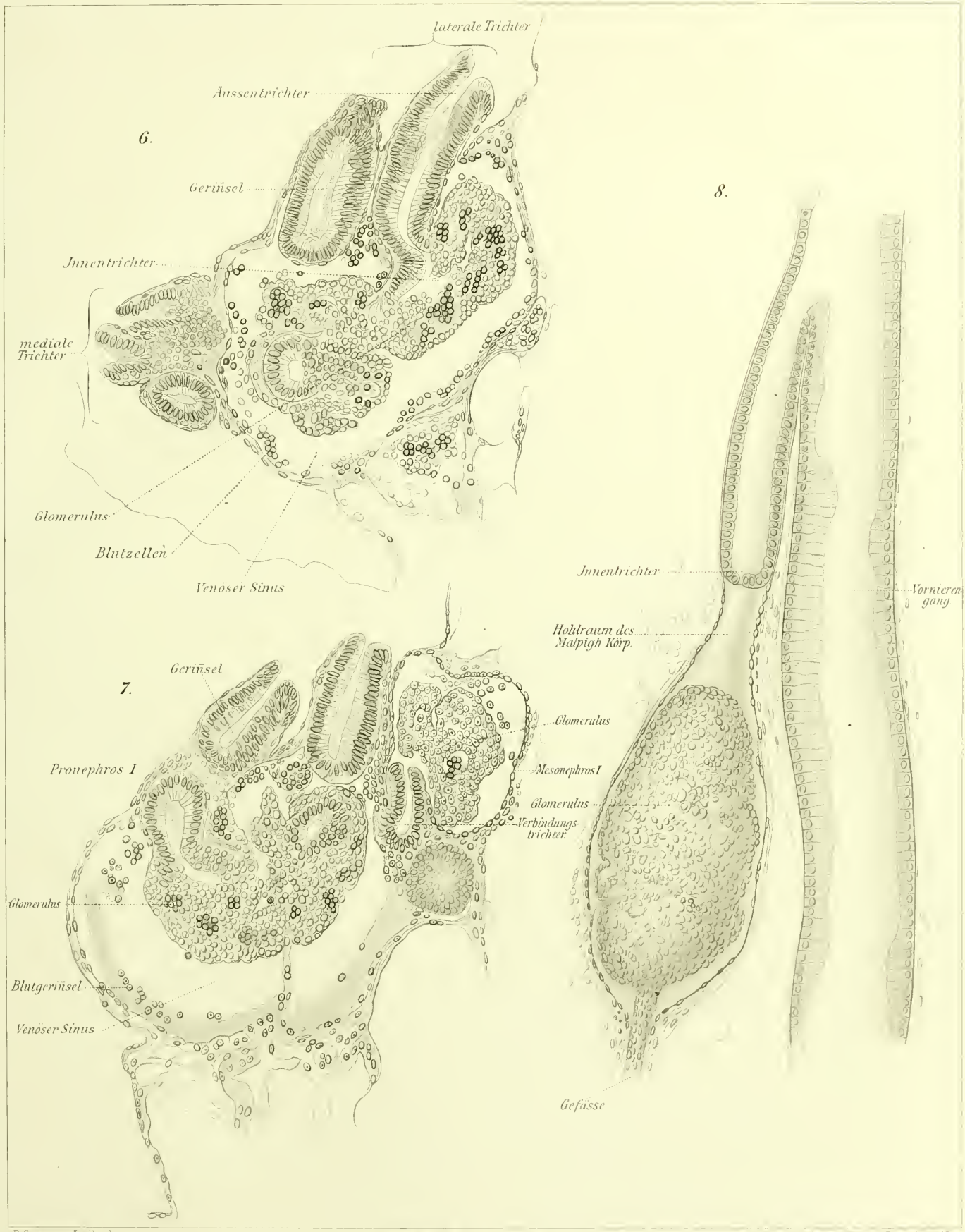


Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.

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

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



R. Semon u. A. Willisch gez. Wilhelm Engelmann Leipzig.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Monografien Vertebrata Mammalia

Jahr/Year: 1896

Band/Volume: 0060

Autor(en)/Author(s): Semon Richard Wolfgang

Artikel/Article: Das Exkretionssystem der Myxinoiden in seiner Bedeutung für die Morphologische Auffassung des Urogenitalsystems der Wirbetlthiere 167-192