

Organogenetische Untersuchungen über *Criodrilus lacuum* Hoffmstr.

Von

Franz Staff.

(Mit 2 Tafeln.)

Einleitung.

In der überaus wichtigen Frage der Organbildung bei den Oligochäten, die für die Phylogenie dieser Gruppe von großer Bedeutung ist, besteht seit dem Erscheinen der berühmten Anneliden-Arbeit von *НАТСНЕК* (17) eine umfangreiche Literatur, die sich vorwiegend auf die Nephridienentwicklung bezieht. Das schwierige Objekt bietet bei den obigen Untersuchungen ein noch immer nicht überwundenes Hindernis, daß man zu einer glücklichen Lösung der Probleme gelangen könnte. Die großen Gegensätze, welche in den Resultaten der Untersuchungen verschiedener Forscher zutage treten, lassen es notwendig erscheinen, in diesen Widerstreit Licht zu bringen.

Die Fragen, auf die sich die vorliegende Arbeit bezieht, betreffen hauptsächlich die Entwicklung der Nephridien, außerdem (dies hängt mit der Eigentümlichkeit der Entwicklung bei den Oligochäten zusammen) muß auf die Frage der ersten Anlagen des Bauchmarks, der Längs- und Ringmuskulatur eingegangen werden. Nebenbei soll auch die Frage der Borstenentwicklung berührt werden, obwohl ich auf die ersten Anlagen derselben meine Aufmerksamkeit wenig lenkte. Über die von *R. S. BERGH* beschriebenen sogenannten Kopfnieren kann ich nichts Bestimmtes aussagen, denn, obwohl ich die von ihm an Totalansichten gefundenen und gezeichneten Röhren, sowohl an lebenden als auch an konservierten Embryonen beobachtete, bin ich leider zu keinen bestimmten Ergebnissen an den Schnitten gelangt.

Bevor ich zur Darstellung meiner eigenen Untersuchungen und Befunde übergehe, will ich ein Bild der Forschungen und Anschauungen meiner Vorgänger entwerfen, wobei ich die wichtigste, sich auf die Organogenese der Oligochäten und teilweise der Polychäten beziehende Literatur berücksichtigen will. Den Untersuchungen an Regeneraten schenke ich dabei nur wenig Aufmerksamkeit.

Im nachstehenden, historischen Teile sollen die bisherigen Untersuchungen nur in groben Umrissen geschildert, auf Spezielles soll erst im Laufe des dritten Teiles gelegentlich eingegangen werden.

I. Historischer Überblick.

Die erste histologische Untersuchung über Annelidenentwicklung stammt von KOWALEWSKI (23). Sie kommt jedoch für uns weniger in Betracht, da es sich ihm hauptsächlich um die Keimblätterdifferenzierung handelte, eine Frage, über die damals, zur Zeit des Werdens der Keimblättertheorie, am eifrigsten diskutiert wurde. Organogenetische Befunde sind in dieser Arbeit weniger berücksichtigt worden und die Schilderung der Nephridienentwicklung ist sogar sehr dürftig. Es sollen nach KOWALEWSKI die Segmentorgane durch Faltung der Dissepimente entstehen und erst später mit der Haut in Verbindung treten. Er nimmt also eine intraperitoneale Entstehung derselben an.

Die späteren Untersuchungen führten hinsichtlich der Nephridienentwicklung zu Gegensätzen, die ich als zwei sich widerstrebende Ansichten auffasse:

Die eine Ansicht, von HATSCHEK, WILSON, E. MAYER und VEJDOVSKÝ (in späteren Arbeiten) vertreten, nimmt:

1. eine retroperitoneale Anlage des Schleifenkanals,
2. eine kontinuierliche Verbindung der jungen Nephridienanlagen in einem Strang (mit Ausnahme von MEYER) an.

Unter diesen Forschern bestehen noch Differenzen, auf die ich bei der speziellen Besprechung eingehen will.

Die andere Ansicht, von R. S. BERGH aufgestellt und vertreten, leitet das ganze Nephridium samt dem Trichter von einer, im Coelom an der Grenze von Septum und Hautmuskelplatte gelegenen Zelle ab („Trichterzelle“ HATSCHEKs und BERGHs, später von letzterem „Nephridioblast“ genannt).

Die erste Arbeit, die streng Organogenetisches brachte, war die oben erwähnte Annelidenarbeit von HATSCHEK (17). Den ganzen Mesodermstreifen samt allen Organen, wie Segmentorganen, Muskulatur und Borsten, leitet HATSCHEK ausschließlich von

zwei hintergelegenen Zellen („Urmesodermzellen“) ab. „Die Segmentalorgane entwickeln sich“ bei *Criodrilus* nach HATSCHKEK „aus Zellgruppen der Hautmuskelplatte, welche unmittelbar unter dem Ektoderm liegen, und von der Leibeshöhle durch endothelartige Zellen der Hautmuskelplatte getrennt sind. Die Mesodermverdickungen, welchen die Segmentalorgane ihren Ursprung verdanken . . .“
 . . . lassen sich als kontinuierliches Gebilde durch eine Reihe von Segmenten verfolgen.“ Diese kontinuierliche strangförmige Verdickung des somatischen Blattes, welche seitwärts von den ersten Muskelfibrillen längs des ganzen Körpers verläuft, sondert sich später nach HATSCHKEK segmentweise in schleifenförmige Anlagen der Nephridien. Der Trichter und der Schleifenkanal sind getrennten Ursprungs; der erstere entwickelt sich aus einer auffällig großen Zelle der vorderen Dissepimentwand (HATSCHKEKS „Trichterzelle“). Erst sekundär wächst der Schleifenkanal in der Leibeshöhle hinein, wobei er den peritonealen Überzug bekommt. Da der ganze mittlere Teil des Nephridiums sich unter 90° in die Leibeshöhle biegt und auszieht, bewahren beim erwachsenen Tier nur der Anfangskanal und die Endblase den ursprünglichen, longitudinalen Charakter, indem sie in einer zur Längsachse des Körpers parallelen Linie liegen bleiben.

Ein neues Licht warf auf die Frage der Nephridienentwicklung die Arbeit über *Lumbricus* von WILSON (47, 48), der außer den bis dahin bekannten zwei großen Urmesodermzellen eine Achtzahl von „Teloblasten“ (vier jederseits) entdeckt hat. Die Teloblasten, die er vom Ektoderm herleitet, liegen am hintersten Ende des Embryo (jedenfalls vor den großen Urmesodermzellen) zwischen Ektoderm und Mesodermstreifen und setzen sich durch exzentrische Knospung nach vorne in vier Zellreihen, die im Ektoderm eingebettet liegen, fort. WILSON glaubt nachgewiesen zu haben, daß die „Teloblasten“ und die jungen Zellreihen ganz oberflächlich liegen, gar nicht vom Körperepithel bedeckt. Das innere Reihenpaar ist die Anlage des Bauchmarks („Neuralreihe“, aus dem „Neuroblast“ hervorgegangen). Aus den zwei weiteren (zweiten und dritten) Reihen läßt WILSON die Nephridien entstehen („Nephridiostichs“ mit „Nephridioblasten“). Der äußeren Reihe beiderseits, über deren Bedeutung WILSON zu keinem Schlusse gekommen ist, gibt er den indifferenten Namen „Lateralreihe“.

Wir sehen, daß WILSON, ebenso wie HATSCHKEK die Nephridien retroperitoneal entstehen läßt, und zwar wieder nur allein den Schleifenkanal, wobei er den Trichter aus dem „Mesoblast“ ab-

leitet. Der Trichter bildet sich aus einer großen Zelle der vorderen Dissepimentwand. Der Schleifenkanal entsteht durch Zerfall der Nephridiostiche in kleinere Zellstränge, die segmentweise in die Leibeshöhle einwachsen. Der wesentliche Unterschied zwischen der WILSONSchen und HATSCHESKschen Auffassung in bezug auf die Herkunft des Nephridialgewebes liegt darin, daß HATSCHEK das ganze retroperitoneale Gewebe, den kontinuierlichen Strang, der später die Nephridien liefert, als eine Verdickung des somatischen Blattes auffaßt; nach WILSON dagegen stammt dasselbe in Form zweier Zellstränge von besonderen, hinten gelegenen Polzellen. Auf das Schicksal der anderen WILSONSchen Zellreihen, die HATSCHEK bei *Criodrilus* nicht fand, komme ich noch im Weiteren zu sprechen.

VEJDOVSKÝ, der in seinem ersten Hauptwerke (System und Morphologie der Oligochäten [41]) und in den ersten zwei Lieferungen seiner „Entwicklungsgeschichtlichen Studien“ die unten zu besprechende Ansicht R. S. BERGHs über die Nephridienentwicklung teilte, beschreibt in der dritten Lieferung des letztgenannten Werkes (45) und in den späteren Arbeiten bei Lumbriciden Verhältnisse, die im wesentlichen mit der WILSONSchen Entdeckung übereinstimmen. Das Vorhandensein der vier Zellreihen WILSONS bestätigt er vollkommen; es erweist sich jedoch ein Unterschied in der Deutung der einzelnen Reihen. Und zwar nimmt VEJDOVSKÝ, die erste Reihe mit WILSON als Neuralreihe an, hingegen betrachtet er als Anlagen der Nephridien nur die zweite Reihe, der er ausschließlich den Namen „Nephridiostich“ verleiht. Seine diesbezüglichen Anschauungen zusammenfassend (45) schreibt er: „Eine Zelle des Nephridiostichs vergrößert sich und stellt die von BERGH als „Trichterzelle“ bezeichnete allerjüngste Anlage vor. Diese dringt in das sich bildende Segment ein, teilt sich der Reihe nach, ohne an ihrer Größe abzunehmen, und dringt schließlich auf die vordere Fläche des Dissepiments durch, wo sie die Anlage des Trichters bildet.“ Das ganze Nephridium samt dem Trichter ist also nach VEJDOVSKÝ retroperitoneal angelegt.

Bevor noch VEJDOVSKÝ die WILSONSchen Zellreihen der Lumbriciden bekannt waren, schrieb er bei Gelegenheit der Rhynchelmisentwicklung (44), daß das Mesoderm durch eigenartige Wucherungen zur Stärkung des Ektoderms beiträgt. In seiner letzten Rhynchelmisararbeit (46) vermutet er, daß die Wucherungen mit den „Zellreihen“ identisch seien, deren Vorhandensein bei den Lumbriciden schon mehrseits und wiederholt bestätigt wurde. Was

die Nephridienentwicklung bei *Rhynchelmis* betrifft, bedarf es nach VEJDOVSKÝ einer neuen Untersuchung, um die Beziehung derselben zu den Zellreihen zu prüfen.

Allen diesen bis jetzt besprochenen Ansichten steht die von BERGH (7, 8, 9, 10) gegenüber. Der Gegensatz erscheint um so schroffer, weil seine Behauptung sich auf die Befunde bei denselben Arten stützt, welche von den obenerwähnten Forschern zur Untersuchung benützt wurden. Es liegt uns also zweifellos ein Untersuchungsfehler vor, der von der einen oder anderen Seite begangen wurde.

Die chronologisch der HATSCHESKESchen Arbeit über *Criodrilus* (17) nächstfolgende Arbeit BERGHs ebenfalls über *Criodrilus* (7) bringt Tatsachen vor, die mit der HATSCHESKESchen Auffassung im direkten Widerspruche stehen. Da wir uns im weiteren noch ausführlich mit dieser Arbeit befassen müssen, beschränke ich mich vorläufig auf die kurze Zusammenfassung, die vom Autor formuliert wurde: „Segmentalorgane bei *Criodrilus* entstehen ganz und gar in der Hautmuskelpatte und die Anlage eines Segmentalorganes, wenn auch noch so jung, hat zu den entsprechenden Anlagen der vorhergehenden Segmente keine Beziehung, steht mit ihnen in keinem Zusammenhange. Trichter-, Schlingen- und Endabschnitt jedes Segmentalorgans differenzieren sich aus einer vom Anfang an gemeinsamen, einheitlichen Anlage heraus. Der Trichter bildet sich jedenfalls hauptsächlich aus einem zelligen Material, das durch die Teilungen der Trichtierzelle entsteht.“ Diese Trichtierzelle entspricht der von HATSCHEK an derselben Stelle gefundenen Dissepimentzelle. Über die Bildung des Peritonealüberzuges kann BERGH nichts vollständiges mitteilen. „Der Peritonealüberzug scheint zunächst in Form einzelner zerstreuten Zellen aufzutreten, die erst später zu einem zusammenhängenden Häutchen sich verbinden.“

Gegen die WILSONSche Angabe über die vier Zellreihen verwahrt sich BERGH aufs schärfste; nachdem die späteren Untersuchungen von WILSON (48) die früheren Befunde aufs neue bestätigten, erschien eine neue Untersuchung BERGHs über *Lumbriciden*. In dieser Arbeit (9) bestätigt er das Vorhandensein dieser Gebilde, fügt der WILSONSchen Entdeckung sogar eine schöne Tatsache über die erste Entstehung einzelner Streifen hinzu. Aber in Hinsicht auf die Entwicklung der Nephridien äußert er sich auch hier wie früher. Die drei äußeren Zellreihen haben nach ihm mit den Nephridien nichts zu tun und sind Anlagen der Ringmuskulatur. (Er benennt sie das „äußere Myoblast“ im Gegensatze zu dem „inneren“ = Mesodermstreifen.)

Die Arbeit über *Criodrilus*, die in einem äußerst scharfen polemischen Ton gehalten ist, hat dank der kategorischen und apodiktischen Fassung einen solchen Einfluß geübt, daß man, ohne die HATSCHÉKSKEN Befunde zu berücksichtigen, dem *Criodrilus* eine Sonderstellung in der Entwicklung unter den Oligochäten verliehen hat.

Sollen die BERGHschen Ansichten mit denen anderer Autoren verglichen werden, dann heißt es: Die Segmentalorgane sind intraperitoneal angelegt, der Schleifenkanal samt dem Trichter entsteht aus einer Zelle, Beziehungen der fertigen Nephridien zu dem Ektoderm sind sekundär.

VEJDOVSKÝ, der anfangs dieser Ansicht zustimmte, hat später, wie ich schon oben auseinandergesetzt habe, für Lumbriciden die Auffassung WILSONS angenommen. Nur für *Rhynchelmis* wurde das nicht sichergestellt. Eine einheitliche, intraperitoneale Anlage der Nephridien wurde für diesen Oligochäten von BERGH und VEJDOVSKÝ angenommen. Die Zweifel VEJDOVSKÝS über *Rhynchelmis*entwicklung habe ich schon oben erwähnt. Neuerdings hat BERGH (10) bei *Rhynchelmis* getrennte Entstehung des Trichters und des Schleifenkanals beschrieben, indem die Oberlippe des Trichters nicht aus der „Trichterzelle“, sondern aus einer Peritoneumzelle entstehen soll. In derselben Arbeit äußert BERGH seinen Zweifel über das bis jetzt angenommene Schicksal der Trichterzelle bei *Criodrilus* und Lumbriciden.

Es erübrigt uns noch, die Angaben über Nephridienentwicklung bei den Polychäten und Hirudineen zu erwähnen.

MEYER (26) hat in seinem großen Werke über das Mesoderm der Anneliden noch im Jahre 1887 bei *Psygmodbranchus* und bei *Polymnia nebulosa* die Entwicklung der Nephridien aus retroperitonealen Geweben und getrennte Anlagen des Trichters und des Schleifenkanals beschrieben. Das ganze Mesoderm hält er für ein genetisch nicht einheitliches Gebilde, indem ein Teil desselben vom Ektoderm stammt, und diese Tatsache führt ihn zur Annahme eines „primären“ Mesoderms (ektodermalen Ursprungs) und eines den Urmesodermzellen entspringenden „sekundären Mesoderms“. Der Trichter ist von einer vorderen Mesodermverdickung des Dissepimentes abzuleiten, der Schleifenkanal entsteht aus einer einzigen retroperitonealen Zelle, die anfangs getrennt vom Trichter ist und erst sekundär mit ihm als Schleife in Verbindung tritt. — „Die Nephridialschläuche entstammen“ nach MEYER einem retroperitonealen Gewebe und sind von den peritonealen Trichtern ontogenetisch ver-

schieden. Die Trichter gehen hervor aus faltenartigen Erhebungen des Peritoneums, welche sich gegen die gesonderte Anlage des Nephridialschlauches hin nach hinten ausstülpfen, mit den letzteren in Verbindung treten und sich mit einem inneren Wimperbesatz bekleiden.

WHITMAN (50, 51, 52) war der erste, der durch seine Arbeiten über Clepsine die Aufmerksamkeit der Forscher darauf lenkte, ob auch nicht außerhalb der Hirudineengruppe die mesodermalen Gebilde von mehreren Polzellen geliefert werden. Seine Befunde für Clepsine sind mit den späteren WILSONS (47, 48) über *Lumbricus* fast identisch.

Es sei noch auf die Befunde HATSCHEKS bei anderen Chaetopoden hingewiesen. Abgesehen von den Verhältnissen, die er bei *Polygordius* fand, wo die definitiven Nephridien aus den larvalen Kopfnieren durch deren Zerfall entstehen, muß die Aufmerksamkeit auf seine Echiurus- (18) und *Sipunculus*- (54) Arbeiten, die für die Stellung der Gephyrea im System von grundlegender Bedeutung sind, gelenkt werden.

Zuerst kommt für uns die Echiurusarbeit in Betracht. Der Ursprung der sogenannten terminalen Nieren („Analblasen“) war durch Ausstülpung vom Enddarm abgeleitet worden. Erst HATSCHEK hat nachgewiesen, daß die Homologie derselben mit den Segmentalorganen anderer Anneliden keinem Zweifel unterliege. „Der Enddarm ist nämlich durch die geräumige Leibeshöhle von der Hautmuskelpatte, in welcher die Anlagen der „Analblasen“ liegen, entfernt.“ Die retroperitoneale Lage verlieren die „Analblasen“ durch allmähliches Vorrücken in die Leibeshöhle, wobei sie sich in ähnlicher Weise, wie es nach HATSCHEK auch bei *Criodrilus* der Fall ist, mit endothelartigem Peritonealüberzug umkleiden.

Bei *Sipunculus* ist nach HATSCHEK die Entstehung der Nephridien aus retroperitoneal liegenden besonderen Anlagen, den sogenannten „gelben Zellen“, deutlicher als bei *Echiurus* ausgeprägt.

Nachdem der historische Überblick erschöpft ist, will ich die sich hier aufdrängenden Fragen zusammenfassen:

1. Gibt es beim *Criodrilus*embryo außer dem Mesodermstreifen kein anderes embryonales Gewebe, das zwischen dem letzteren und dem Ektoderm liegt?

2. Entwickelt sich bei *Criodrilus* das ganze Nephridium samt dem Trichter aus einer einheitlichen oder aus gesonderten Anlagen?

3. Was entwickelt sich aus der Trichtierzelle?

4. Entstehen die Nephridialschläuche intra- oder retroperitoneal und wie kommt der peritoneale Überzug zustande?

Das sind die Fragen, die wir beantworten wollen, und nach Präzisierung der Grenzen meiner Arbeit schreite ich nun zur Schilderung meiner eigenen Untersuchungen und Beobachtungen, denen ich das Kapitel über Material und Methoden, die ich angewandt habe, vorausschicke.

II. Material und Methoden.

Das beschränkte Verbreitungsgebiet von *Criodrilus* war eine der Ursachen, daß dieser Wurm seit der BERGHschen Arbeit nicht mehr von den sich mit diesen Fragen beschäftigenden Forschern, neuen Untersuchungen unterzogen werden konnte. Es waren bis 1907 nur vier Orte bekannt, in denen man ihn gefunden hat: Donau bei Linz, Donauauen bei Budapest, Tegelsee bei Berlin und der See Genezaret. Im Jahre 1907 gelang es meinem Kollegen Herrn cand. phil. Josef HÖNIG, *Criodrilus* bei Wien im alten Donaubett aufzufinden, wo er auch schon früher von anderen Zoologen gesehen worden sein soll.

Ich verdanke es meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor HATSCHKEK, daß ich nach seiner Schilderung die Laichplätze von *Criodrilus* auffinden konnte. Ich fand die Kokons in der von ihm geschilderten Weise um Grashalme gewunden und ich exploitierte in den Monaten Mai und Juni 1908 zahlreiche Laichplätze im „Kaiserwasser“ am Überschwemmungsgebiet der Donau bei den sogenannten „Kaisermühlen“ in Wien.

Die schon von HATSCHKEK und VEJDOVSKÝ genügend beschriebenen, wurstförmigen Kokons habe ich an einem Ende angeschnitten und den Inhalt mittels einer Pinzette ausgepreßt. Die im Eiweiß der Kokons eingebetteten Embryonen habe ich nach Entwicklungsstadien geordnet und fixiert.

Bei der Untersuchung des Eiweißes hat es sich erwiesen, daß dasselbe eine Unmenge von Spermatozoen enthält. Eine ähnliche Beobachtung finde ich auch in KOWALEWSKIS Arbeit über *Euaxes* erwähnt (23).

Zur Fixierung verwendete ich vorwiegend Sublimatlösung mit einem 3% Zusatz von Eisessig, und diese Fixierung hat sich als ausgezeichnet erwiesen. Die FLEMMINGSche Chrom-Osmium-Essigsäure ist wenig geeignet, aber nur aus dem Grunde, weil sie dann nicht entfernt werden kann, da eine gute Durchwässerung infolge der Kleinheit der Objekte schwer durchzuführen ist. Dadurch bleibt die Osmiumsäure im Objekt und führt im Resultat den Zer-

fall der Gewebe mit sich. Nach den Fragmenten zu schließen, die ich untersuchte, scheint sie sonst sehr gut zu wirken.

Beim Fixieren mußte ich darauf achten, daß die tötende Flüssigkeit das Tier in einer wohlgestreckten Lage trifft, und deswegen mußte jeder Embryo einzeln behandelt werden.

Auf diese Weise bekam ich genügendes Material, das ich dann zu Flächenpräparaten, Querschnitt- und sagittalen Längsschnittserien verwendete. Das fixierte Material wurde in 75%igen Alkohol aufbewahrt.

Vor weiterem Behandeln der Embryonen mußte das verschluckte Eiweiß, das den ganzen Darm erfüllte, entfernt werden. In dieser Hinsicht mußte ich auch das Sublimatmaterial dem Flemmingschen vorziehen. Die Sublimatlösung wirkte nämlich auf das Eiweiß schrumpfend, so daß der ganze Embryokörper samt Entoderm sich von demselben in einer sehr günstigen Weise abgehoben hat. Dagegen erschien das Eiweiß beim Flemmingschen Material (wahrscheinlich wegen der Durchwässerung) aufgequollen, so daß der Embryo immer an mehreren Stellen aufgesprungen war.

Die Präparation des Eiweißes habe ich unter dem Zeißschen Binokularmikroskop, das mir bei dieser Arbeit überhaupt sehr weitgehende Dienste geleistet hat, unternommen. Mittelst zweier feinen Lanzettnadeln habe ich den Embryo am Rücken aufgeschnitten, und nach der Loslösung einer Verbindung des Eiweißes, wahrscheinlich mit dem Inhalte des Pharynx bzw. der Mundhöhle, die Eiweißkugel herausgeholt. Nach einiger Übung gelang es mir schon bei Ausführung wiederholten leichten Druckes mit den Nadeln den Embryo ohne jedwede Beschädigung oder Verletzung vom Eiweiß zu befreien und auf diese Weise zur weiteren Behandlung geeignet zu machen.

Später habe ich die Embryonen in Pikrokarmine oder Boraxkarmin vorgefärbt.

Zur Anfertigung der Flächenpräparate habe ich die Entodermzellenschichte des Darmes entfernen müssen, und dies geschah in der Weise, daß ich, mit der einen Nadel den Embryo, ohne ihn mit der Nadelspitze zu berühren, hielt und mit der anderen die letzten Reste des Entoderms entfernte. Damit war die Präparation zu Ende und nach Durchführen durch Alkohole, Xylol und nach Einschließen im Damarlack war auch das Flächenpräparat fertig.

Für die Schnittserien habe ich das Entoderm nicht entfernt. Für Querschnitte und sagittale Längsschnittserien habe ich die Heidenhainsche Eisenhämatoxylinfärbung verwendet. Diese war deshalb

vorteilhafter als jede andere, da sie mir, außer der intensiven Nucleolus-, Chromosomen-, Spindel- und Zentralkörperchenfärbung, auch die kleinen Granulationsnünancen des Plasmas wiedergab. Vor allem aber zog ich die Färbung vor, da sie eine deutliche Tinktion sogar der feinsten Muskelfibrillen bewirkte, eine Tatsache, die sich bei der Orientierung sowohl auf Querschnitten, als auch auf Längsschnitten von großem Werte erwies.

Bei der Nephridienuntersuchung bediente ich mich einer Methode, die mich zu ganz unzweideutigen Befunden führte: nämlich der Rekonstruktionsmethode. Da ich Embryonen untersuchte, deren Länge mit 0.5 mm begann, war es äußerst schwer, bei großer Zahl von kleinen, aufeinanderfolgenden und ähnlichen Segmenten mit voller Sicherheit an den Längsschnitten zu entscheiden, welches Segment dem am vorhergehenden Schnitte untersuchten entspricht. Zu diesem Zwecke habe ich jeden Schnitt aus einer vollständigen Serie mit Zeißschem Zeichenapparat (Obj. E. Oc. 4) gezeichnet und nachher diese großen Bilder aufeinandergelegt. Auf diese Weise gelang es mir, nicht nur die gewünschten Segmente aufzufinden, ich konnte sogar die Fortsetzung der angeschnittenen Zellen auf anderen Schnitten verfolgen.

Außer dieser Methode habe ich eine andere angewandt. Ein mit Zeichenapparat abgebildetes Flächenpräparat habe ich nachträglich eingebettet, geschnitten und verfuhr dann wie bei der oben erwähnten Methode.

III. Eigene Beobachtungen.

a) Polzellen und Zellreihen.

Die mesodermalen Gebilde des Annelidenkörpers entwickeln sich aus eigenartigen Zellwucherungen, die von zwei besonders großen und auffallenden Mutterzellen („Urmesodermzellen“ oder „Polzellen“ genannt) ihren Ursprung nehmen. Über die Abstammung der Urmesodermzellen gehen heute noch die Anschauungen der Forscher stark auseinander und es steht noch nicht fest, ob sie entodermalen oder ektodermalen Ursprungs sind. Die ursprüngliche Lage der Urmesodermzellen an der Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm am Urmundpole verdunkelt so die ganze Frage, daß sie nicht zu entscheiden ist.

Uns beschäftigt nun hauptsächlich die Frage der Organentwicklung aus dem bereits vorhandenen embryonalen Material.

Die Urmesodermzellen sind Bildner zweier Zellstreifen, die nach vorne wachsen. Der einfache Zellstrang, der durch eine deutlich

exzentrische Knospung von diesen ungemein großen Zellen ausgeht, ist noch nach sehr langer Zeit hinten einreihig zu finden. Noch in späten Stadien, in welchen die ersten Segmente schon ein vollkommen entwickeltes Nephridium aufweisen, und so lange der Embryo noch die durch Eiweiß aufgeblähte ovale Gestalt behält, kann man eine einreihige Zellanordnung sehen, die von den immer gleich groß gebliebenen Urmesodermzellen auslaufen. An den älteren, bereits wurmartig ausgezogenen Embryonen verwischt sich diese Deutlichkeit; der Übergang der Deszendenten zu mehrreihigen Platten und gehöhlten Segmenten ist viel unvermittelter.

Ganz hinten erscheint der erste primitive Zellstreifen samt der Urmesodermzelle nach der Seite gebogen. Nach 20—25 Zellen biegt er auf einmal unter mehr oder weniger rechtem Winkel um, wird bedeutend breiter, mehrreihig und verläuft von da an ganz gerade nach vorne (Fig. 1).

Die beiden aus den Urmesodermzellen hervorgegangenen ventralen Zellstreifen formen sich nach vorne hin in breite Zellplatten und nehmen an Dicke zu. Ihr alter Name „Keimstreifen“ wurde mit Recht von HATSCHEK verworfen (17) und sie werden jetzt allgemein als „Mesodermstreifen“ bezeichnet.

Die Richtung, in der die Mesodermstreifen verlaufen, ist bei ganz jungen, kugeligen, bis 1 mm langen Stadien stark nach hinten divergierend, in älteren Stadien nähern sich die Mesodermstreifen einander, so daß sie später parallel nebeneinander zu liegen kommen. Sie erfahren mit der fortschreitenden Differenzierung eine Abflachung und bilden durch Auseinandertreten der Zellen einen Spaltraum, das für die *Zygoneura* charakteristische Schizocoel (Fig. 2). Die Bildung der Coelomhöhlen findet segmentweise von vorne nach hinten statt und ist die erste Andeutung der bei den Anneliden so prägnant hervortretenden Metamerisation.

Da der Embryo immerfort nach hinten wächst und die Segmente in der Richtung von vorne nach hinten sich differenzieren, kann man an gewissen sagittalen Längsschnitten und an Flächenpräparaten alle Stadien der Organdifferenzierung finden. Am geeignetsten zu diesem Zwecke ist ein Stadium, in dem das erste Segment den Trichter bereits entwickelt hat. Der Embryo ist dieserzeit länglich oval, von ungefähr 1.2—1.36 mm Länge, die Zahl der Coelomhöhlen schwankt zwischen 35—40 und die beiden Mesodermstreifen liegen nebeneinander. Für Längsschnittuntersuchungen bietet dieses Stadium noch den Vorteil, daß die beiden Bauchmarkanlagen und die Trichteranlagen parallel zueinander liegen, so daß die

Einstellung des Paraffinblockes nach dem Verlauf des Bauchmarkes genau dieselbe Orientierung für beide Körperhälften gibt.

Die jüngsten Deszendenten der Urmesodermzellen weichen stark in Gestalt und Größe von ihrer Mutterzelle ab; während nämlich die Urmesodermzellen kreisförmig begrenzt erscheinen, von außerordentlicher Größe und mit auffallend großem Nucleus und intensiv färbbarem Nucleolus versehen sind, sind ihre Sprößlinge vier- bis fünfmal kleiner und von zusammengedrückter Gestalt. Ihre Form ist viereckig und sie sind zweimal breiter als lang.

Schon bei der ersten Segmenthöhlenbildung, wenn das Lumen der Coelomsäcke noch ganz klein ist, fällt eine große Zelle auf, deren Lage, Beschaffenheit und großer Nucleus darauf hinweisen, daß wir es mit demselben Gebilde zu tun haben, das schon von allen Autoren beobachtet und beschrieben worden ist. Es sind die HATSCHESKESCHEN und BERGHESCHEN „Trichterzellen“, die auch VEJDOVSKÝ erwähnt und abbildet, und aus denen WILSON die Nephridientrichter entstehen läßt. Die Segmenthöhlen bekommen sehr früh eine regelmäßige Gestalt, an der man einzelne Wände erkennt: Das somatische und splanchnische Blatt (Darmfaser- und Hautmuskelblatt autorum) sind hier schon zu unterscheiden, und ebenso die die einzelnen Segmenthöhlen voneinander trennenden Dissepimente. An deren vorderer Wand, dort, wo letztere an das somatische Blatt anstößt, liegen die schon erwähnten Trichterzellen, lateralwärts von den unten zu besprechenden „primitiven Muskelfasern“.

Nachdem wir schon im allgemeinen über die Differenzierung des Mesodermstreifens bis zum Auftreten der Coelomspalten orientiert sind, können wir der ersten unserer Fragen näher treten:

1. Gibt es beim Cruidrilusembryo außer dem Mesodermstreifen kein anderes embryonales Gewebe, das zwischen dem letzteren und dem Ektoderm liegt?

An der Stelle, wo der primitive, einfache Zellstrang des Mesodermstreifens umbiegt, und wo auch die Zellen von dem einreihigen Strang in eine breite Platte übergehen, erscheint das Bild bei einer Flächenansicht dunkler. Man sieht, daß dem Mesodermstreifen grade an seiner ersten Umbiegungsstelle, und da wo die Färbung dunkler wird, vier Zellen aufliegen, deren Gestalt sich offenbar von der anderer Zellen unterscheidet. Ihr Umfang ist nur unbedeutend kleiner als der der Urmesodermzellen. Sie sind kreisförmig begrenzt und ihre Nucleoli sind intensiv gefärbt. Diese Zellen fallen auf den ersten Blick nicht auf, man sieht sie beim Wechsel der Einstellung und beim Wechsel der Beleuchtungs-

intensität; doch erkennt man genau, daß sie zwischen der Ektodermschichte und dem Mesodermstreifen liegen (Fig. 1).

Der dunklere Ton der Färbung läßt sich nach vorne hin bis zur Segmenthöhlenbildung verfolgen. Es ist ersichtlich, daß nach vorne ein Zellager von diesen Zellen geliefert wurde, eine Zellplatte, die sich zwischen die Epidermis und den Mesodermstreifen einschiebt.

An einem älteren Stadium, wo die beiden Mesodermstreifen schon nebeneinander liegen, ist das Zellager viel deutlicher ausgeprägt. Die „Zwischenplatte“ (wie ich das Gebilde vorläufig nenne) ist genau sichtbar, ihre Zellen sind wahrscheinlich viel höher geworden, denn es treten dort, wo der Mesodermstreifen unter ihr herausragt (d. i. an den Rändern und hinten) die Konturen der Platte klar hervor. Hinten sind die oben erwähnten vier großen Zellen nicht mehr zu finden; sie haben sich schon gänzlich in ihre Deszendents aufgelöst. Eine Sonderung dieser Platte in getrennte Zellreihen konnte ich an dieser Stelle nicht bemerken.

Dagegen mehr nach vorne über den jüngsten Segmenthöhlen löst sich die „Zwischenplatte“ in longitudinale Zellreihen auf.

Der Schilderung weiterer Vorgänge will ich jedoch noch deuthlichkeitshalber ein Bild der Organtopographie eines Mesodermstreifens vorausschicken. Eine vollendete Darstellung bietet die HATSCHESKEsche *Criodrilus*-Arbeit (l. c.). Seine Flächenbilder (Taf. III, Fig. 17 und 16) sind so vollständig, daß ich eine topographische Abbildung nicht mehr zu geben brauche und bei der Schilderung auf dieselben verweise.

Von der Fläche gesehen stellt sich ein länglich ovales Stadium folgendermaßen dar: Die ventrale Medianlinie des Körpers nehmen die beiden Anlagen des Bauchnervenstranges ein. Seitwärts von ihnen verlaufen die ersten Längsmuskelfibrillen, die vorne ein dichteres Bündel bilden und nach hinten an Zahl abnehmen, bis sie am Hinterende in einer Faser enden. Diese Muskelfibrillen, die am frühesten angelegt sind, stellen uns, wie ich später nachweisen werde, die erste Anlage des akzessorischen Bauchmuskelfeldes dar. Wir wollen sie von nun an mit dem schon von BERGH und VEJDOVSKÝ gebrauchten Namen „primitive Muskelfasern“ benennen, um sie im weiteren von der anderen scharf zu unterscheiden. Für die Orientierung in Flächenpräparaten und Schnitten sind die „primitiven Muskelfasern“ von großer Bedeutung, denn die jüngsten Nephridienanlagen liegen ihnen seitwärts dicht an. Da die Trichteranlagen in einer Linie mit den inneren Borsten und Mündungen der Schleifenkanäle liegen, sind die erwähnten Fibrillen auch für die Aufsuchung

aller dieser Gebilde ein sicherer Wegweiser. Noch mehr nach der Seite findet man vorne in älteren Segmenten die in die Leibeshöhle eingestülpten und um 90° abgebogenen langen Schleifenkanäle. Das ganze Bild wird beiderseits durch die Reihen der äußeren Borsten abgeschlossen.

Die Zellreihen, in die sich die „Zwischenplatten“ nach vorne aufteilen, sind bei der Flächenansicht, die wir zur Erläuterung der Topographie des Mesodermstreifens herangezogen haben, kaum zu sehen, weshalb wir für die Schilderung der weiteren Vorgänge zu Schnitten greifen.

Sehr lehrreich ist für diese Zwecke die Untersuchung der Querschnitte durch dieses Stadium, wo man mit voller Sicherheit durch eine lange Reihe von Schnitten diese vier Zellreihen regelmäßig auftreten sieht (Taf. I, Fig. 2).

Ein sagittaler Längsschnitt, an dem wir alle Entwicklungsstadien der Nephridien auffinden können, zeigt uns ein Hinterende mit Urmesodermzelle und dem an ihr sprossenden Zellstrang. Am Schnitt erscheint die Urmesodermzelle ebenfalls von bedeutender Größe, so daß man sie sofort erkennt und von den anderen Zellen unterscheidet. Sie liegt der Epidermis unmittelbar an und weist alle schon bei der Flächenansicht an ihr beobachteten Eigenschaften auf. Die Tatsache, daß die Zelle in der Flächenansicht sowie auf Schnitten den fast gleichen Durchmesser zeigt, deutet darauf hin, daß sie etwa die Form einer Kugel oder eines Ellipsoids besitzt (Fig. 3). Die ersten ihrer Deszendenten liegen, wie man aus den Schnittfolgen deutlich ersieht, ebenfalls unmittelbar unter der Epidermis. (In der Fig. 3 sieht man letzteres nicht, da der allererste Zellstreifen, wie gesagt, seitwärts abgebogen ist.) Weiter nach vorne sind sie von der Epidermis durch eine Schichte hoher Zellen getrennt. Es sind jene Zellen der „Zwischenplatte“, die wir so deutlich bei der Flächenansicht und an Querschnitten sahen. Die Beschaffenheit der Zellen dieser Schichte weicht nur unbedeutend von denen des Mesodermstreifens ab. Außer einer helleren Farbennüance, die von einer schwächeren Plasmagranulation herrührt, ist kein anderer Unterschied zu finden.

Die Begrenzung der „Zwischenplatte“ gegen die beiden angrenzenden Gebilde (die Epidermis und den noch soliden Mesodermstreifen) ist verschieden. Während nämlich die Grenze der Zellen gegen den Mesodermstreifen scharf geradlinig ist, verhalten sich die Zwischenplatte und die Epidermis zueinander wie Positiv und Negativ eines Reliefs.

Am hintersten Ende der „Zwischenplatte“ konnte ich die vier großen Zellen, die ich am Flächenpräparat (Fig. 1) beobachtete, nicht von anderen unterscheiden. Es ist höchst wahrscheinlich, daß sie durch ihre Lage zwischen zwei Zellschichten (Epidermis und Mesodermstreifen) an Dicke eingebüßt haben und nur an Flächenpräparaten deutlich zu sehen sind. Dies ist auch wahrscheinlich der Grund, weshalb ich über ihre Herkunft nicht ins Klare kommen konnte.

Schritt für Schritt mit der Ausbildung der Segmenthöhlen erfährt die „Zwischenplatte“ eine Änderung. Während sie bisher nur als eine Platte deutlich hervortrat, sondert sie sich nun in vier longitudinale Stränge, die sich immer mehr voneinander entfernen und nach vorne hin leicht divergieren. Die Ermittlung, wie weit sie nach hinten selbständig bleiben, ist mir nicht gelungen, da durch das äußerste Hinterende des Embryos sich schwer ein genauer Querschnitt führen läßt. Das Hinterende ist nämlich sehr stark dorsalwärts gekrümmt, weshalb die Querschnitte in dieser Region in Flächenschnitte übergehen, die jedoch auch nicht ohne Interesse sind. Flächenschnitte durch das Hinterende beweisen uns ebenfalls, daß sich ein Zellager außerhalb des Mesodermstreifens befindet. Obwohl es mir höchst wahrscheinlich vorkommt, daß die „Zwischenplatte“ durch dichtes Aneinanderschließen der gedrängten Zellreihen zustande kommt, so kann ich dies nicht mit Sicherheit behaupten, da mir keine direkten Beweise dafür vorliegen.

Wenden wir uns der Untersuchung der Zellreihen an Querschnitten zu, so bekommen wir solche Bilder wie in meiner Fig. 2: Das Ektoderm (resp. Epidermis) können wir deutlich von dem Mesodermstreifen unterscheiden. Es ist ziemlich dick, die ventrale Medianlinie ist bewimpert. Und zwar sind hier ein bis drei Zellen vorhanden, die sich außer der Bewimperung durch eine glänzende fettähnliche Beschaffenheit des Zellplasmas und großen Nucleolus auszeichnen. Da der Schnitt an der rechten Seite zwischen den Dissepimenten geführt wurde, ist dort der Mesodermstreifen in zwei dünne Zellamellen getrennt. Das dem Ektoderm anliegende somatische Blatt hat an einer Stelle Längsmuskelfibrillen, die sogenannten „primitiven Muskelfasern“, entwickelt, die nach vorne an Zahl zu- und nach hinten abnehmen, wie es aus der Serie folgt. Das Ektoderm weist beiderseits vier Zellgruppen auf, die bei genauer Beobachtung als nicht der eigentlichen Epidermis angehörend erscheinen, sondern in derselben eingebettet sind und nur mit einer Seite an das somatische Blatt stoßen. Da dieses Verhalten sich in

weiteren Schnitten wiederholt, ist es klar, daß die Zellgruppen Querschnitte von vier Reihen darstellen. Es muß noch erwähnt werden, daß die innersten der Zellreihen beiderseits, median von den „primitiven Muskelfasern“ liegen und, wenn wir das mit der Flächenansicht vergleichen, den Bauchmarkanlagen entsprechen, die später sich immer mehr einander nähern, bis sie zum einfachen Bauchstrang verschmelzen.

Bei anderen verwandten Oligochätenarten wurden auch ähnliche Zellreihen beschrieben, namentlich von WILSON, BERGH und VEJDOVSKÝ für Lumbriciden. Bei letzteren ließen sich die Polzellen nachweisen, aus denen die Zellreihen direkt hervorsprossen. Daß die Zellreihen von Criodrilus den von WILSON, BERGH und VEJDOVSKÝ für Lumbriciden festgestellten entsprechen, unterliegt für mich keinem Zweifel. Ihre Lage, Charakter und Beziehungen zu dem Ektoderm, somatischen Blatt und zu den „primitiven Muskelfasern“, sind so übereinstimmend mit dem Verhalten der Zellreihen bei Lumbriciden, daß ich sie mit voller Überzeugung für identisch halte. WILSON hat in seiner Arbeit „The Embryology of Earthworm“, nach einem Flächenpräparat (Taf. XIX, Fig. 61) das Verhalten der vier Zellreihen am Hinterende abgebildet. Die Zellreihen konvergieren (in der genannten Fig.) rückwärts und verlaufen ganz dicht nebeneinander (vgl. oben über „Zwischenplatte“). Beim Vergleich meiner Fig. 2 mit den Bildern, welche VEJDOVSKÝ für Rhyndelmis gibt (Taf. XXXII, Fig. 1, 2), fällt die Ähnlichkeit der Verhältnisse sofort auf.

In einer Hinsicht weichen nur die Zellreihen bei Criodrilus von denen der Lumbriciden ab, und zwar dadurch, daß sie niemals ganz auf der Oberfläche des Körpers zu finden sind. Immerhin fand ich sie im Ektoderm eingebettet und mit Epidermiszellen bedeckt.

Die von mir bis jetzt mitgeteilten Befunde über Criodrilus stimmen also mit dem überein, was über Lumbriciden bekannt ist.

Es wundert mich gar nicht, daß HATSCHEK und BERGH diese Gebilde bei Criodrilus nicht beobachtet haben. Die Zellreihen sind nur undeutlich sichtbar und WILSON, der sie zuerst beschrieben hat, war zu ihrer Aufsuchung erst durch die Arbeit WHITMANS über Clepsine geleitet, bei welcher das Entstehen der Mesodermgebilde aus mehreren Anlagen mehr ausgeprägt ist. Andere Autoren, die die WILSONSchen Befunde anfangs entschieden bestritten, haben bei weiteren Untersuchungen WILSONS Angaben bestätigen müssen (VEJDOVSKÝ, BERGH).

Mit diesen Befunden haben wir also die erste von uns gestellte Frage beantwortet und wir schließen unsere Betrachtungen, indem wir sie folgendermaßen zusammenfassen:

Beim *Criodrilus*embryo verlaufen zwischen dem Mesodermstreifen und dem Ektoderm, in letzterem eingebettet, beiderseits je vier Paare von Zellreihen, die von hinten gelegenen Polzellen hervorsprossen. Ein Paar der Zellreihen verläuft medianwärts von den „primitiven Muskelfasern“, andere drei lateralwärts von denselben.

Die Zellreihen von *Criodrilus* sind mit den bei *Lumbriciden* beschriebenen Gebilden identisch.

b) Entwicklung der Nephridien.

Die Differenzierung einzelner Zellreihen führt uns zur Streitfrage der Nephridienentwicklung.

Um auf diese Frage, die den Kern meiner Arbeit bilden soll, eine Antwort zu geben, bediente ich mich der Rekonstruktionsmethode, mit deren Hilfe ich zu ganz unerhofften Resultaten kam.

Eine Reihe von sagittalen, aufeinander folgenden Längsschnitten erweist, daß jener Zellstrang, der dicht seitwärts von den primitiven Muskelfasern verläuft, eine Sonderung in einzelne Zellgruppen eingeht. Die Einkerbungen des Stranges (Fig. 4) entsprechen genau den Segmentgrenzen und eine Reihe von Segmenten hindurch verharren jene Zellgruppen in der gleichen Gestalt, bis sie endlich den Zusammenhang mit den benachbarten verlieren und bis ihre strangförmige Gestalt sich deutlich ausprägt.

Während dieser Vorgänge hat sich an den Coelomsäcken nichts geändert, außer, daß die einzelnen Wände viel dünner geworden sind und ihre Zellen sich mehr der Gestalt flacher Epithelzellen genähert haben. Die „Trichterzellen“ sehen ganz wie zuvor aus.

Im nächsten Stadium rücken die retroperitonealen Zellgruppen in die Leibeshöhle vor, wobei sie sich mit Peritoneum umkleiden. Wir unterscheiden Stadien, an denen die ventrale Seite der Stränge noch an die Epidermis stößt (Fig. 5 und 6), während sie später von dieser durch Peritoneum getrennt ist. Es liegt uns offenbar eine junge, noch solide Schleifenanlage eines Nephridiums vor. Aus der Schnittfolge (Fig. 5 und 6) entnehmen wir, daß sie aus einem longitudinal verlaufenden soliden Strang besteht. Der letztere ist in der Mitte leicht ventralwärts gebogen und grenzt mit seinem Hinterende an den sich einstülpenden Borstenfollikel.

Eine vollkommene Bestätigung unserer Längsschnittbilder aus diesem so wichtigen Stadium entnehmen wir aus der Betrachtung der Querschnitte. Auch an diesen finden wir die Anlage des Segmentalorganes bereits teilweise in die Leibeshöhle eingedrungen und dorsal mit einem dünnen Peritoneumhäutchen umkleidet. Der Vergleich mit den Längsschnitten ist übereinstimmend, aus der Schnittfolge bekommen wir folgende Bilder. In der Region der Borsten finden wir (Fig. 11) die beiden retroperitonealen Borstenanlagen, die durch Einstülpung des Ektoderms entstanden sind, an einem Schnitt getroffen. Die dünne Peritoneumwand, die Somatopleura, ist durch die beiden Anlagen an der Stelle ihres Auftretens in die Leibeshöhle zurückgedrängt. Der nächste Schnitt geht durch die Gegend des Trichters und der Dissepimentwand. Hier tritt uns eine Verdoppelung der dünnen Peritoneumlamellen entgegen; und wir schließen daraus, daß hier der Schnitt durch die Gegend der Dissepimentfalte geführt wurde (wie sie in Längsschnitten Fig. 5, 6, 7, 8 dargestellt ist und auf die wir noch im weiteren zu sprechen kommen müssen). Die Zellgruppe an der Stelle der äußeren Borsten ist verschwunden. Lateralwärts von den „primitiven Muskelfasern“ setzt sich, nach Ausbleiben in einigen Schnitten, eine Zellgruppe fort, die ebenfalls retroperitoneal liegt (Fig. 10). Dünne, abgeflachte, sich um diese Zellgruppe herumliegende Zellen stellen uns die durch die Schleifenanlage in die Leibeshöhle mitgezogenen Peritoneumzellen dar. Letzteres Bild wiederholt sich einige Male, bis wir wieder zu den Borstenanlagen gelangen. Es ergibt uns also die Untersuchung der Querschnitte wiederum eine Bestätigung der retroperitonealen Lage der jungen Nephridien, was wir übrigens schon aus den Längsschnitten deutlich ersahen (Fig. 5, 6).

Allmählich hat sich auch die „Trichterzelle“ verändert. Die Dissepimentwand, der sie angehört, ist jetzt S-förmig geknickt. Die Knickung habe ich an allen von mir untersuchten Exemplaren gefunden. Sie ist infolge des Vorrückens des jungen Nephridiums in die Leibeshöhle entstanden. Die „Trichterzelle“ liegt jetzt dem Vorderende der Schleifenanlage an, durch eine Bucht der Dissepimentfalte von ihm getrennt. Ihre Lage hat sich geändert, sie kommt jetzt mehr nach oben zu liegen, was der Krümmung der Dissepimentwand und dem Vorrücken der Schleifenanlagen in die Leibeshöhle zuzuschreiben ist. Auch ist ihre Beziehung zur Dissepimentwand viel inniger geworden. Sie weist jetzt einen Übergang zu den übrigen Peritoneumzellen auf (Fig. 7).

Infolge der schon erwähnten S-förmigen Knickung entsteht zwischen der „Trichterzelle“ und dem vordersten Ende der Schleifenanlage ein Lumen, das sich dann später dicht mit Wimperhaaren bekleidet und in den Schleifenkanal führt. Die faltenförmige Knickung beschränkt sich übrigens nicht nur auf die Gegend des Trichters. Bevor sich der Trichter endgültig formt und in die Leibeshöhle hervorragt, wird infolge der Spannung die ganze Dissepimentwand gefaltet, was sowohl auf Längsschnitten als auch an Querschnitten zu beobachten ist.

Unsere Fig. 7 und 8 stellen uns Längsschnitte durch Nephridien dar. Sie gehen gerade durch das Trichterlumen, um das beiderseits (in Fig. 8) bereits Blepharoplasten zu sehen sind. Die Oberlippe des Trichters weist auch hier in beiden Figuren einen engen Zusammenhang mit dem Peritoneum auf und springt noch nicht so deutlich in die Leibeshöhle vor wie beim erwachsenen Tier.

Vergleichen wir nun mit diesem Schnitt (Fig. 8) einen mehr seitlich geführten (Fig. 9). In Fig. 9, die dasselbe Segment darstellt wie der vorhergehende Schnitt, nur vom letzteren mehr seitwärts geführt, finden wir Dissepimente in dem Trichterlumen ganz entsprechender Weise gefaltet. Dieses Verhalten ist ein ständig wiederkehrendes, so daß wir an den Zusammenhang der Faltung mit der Lumenbildung des Trichters kaum zweifeln können. Später, nachdem der Trichter seine endgültige Form ausgebildet hat, verschwindet die Falte des übrigen Dissepimentes, letzteres ebnet sich und nimmt die bekannte Gestalt an. Die „Trichterzelle“ entwickelt schon sehr frühzeitig an ihrem unteren Rand Blepharoplasten, die im älteren Stadium dichte Flimmerhaare entsenden (Fig. 5, 6, 7, 8).

Aus dieser Betrachtung folgt mit voller Klarheit die Tatsache, daß aus der sog. „Trichterzelle“ nur die Oberlippe des Trichters entsteht, daß also folglich diese große Dissepimentzelle richtig als Oberlippenzelle zu bezeichnen ist. Zur Bildung der Unterlippe wird dagegen das Material des vordersten Endes des Nephridiums verwendet.

Die Bildung des Schleifenkanals, des wesentlichen Teiles eines Nephridiums, erfolgt durch eine Ausziehung des mittleren Teiles des longitudinalen Stranges unter 90° in die Leibeshöhle hinein. Gleichzeitig mit der Bildung der definitiven Schleife beginnt die Vakuolisierung des Plasmas der Nephridienzellen. Nach den Angaben der Autoren ist dies das erste Stadium bei Entstehen des Nephridienlumens, welches durch Zusammenfließen der Vakuolen

intracellulär zustande kommt. Ist das Lumen ausgebildet, dann finden wir auch die Oberlippenzelle, die sich unterdessen schon in mehrere zerlegt hat, und die Zellen des Nephridiums mit dichten Flimmerhaaren besetzt. Durch das Aneinanderstoßen der gegenüberliegenden Flimmerhaare entsteht eine Wimperflamme, die sich überall im angeschnittenen Trichterlumen findet (Fig. 7).

Diese Auffassungsweise der Nephridienentwicklung, die ich vorher geschildert habe, steht mit den Angaben BERGHs in offenem Widerspruche. Jede über die Nephridienentwicklung von ihm aufgestellte These wird von mir bestritten, und aus diesem Grund muß ich zum Vergleiche seine Arbeit näher besprechen, um die Unrichtigkeit seiner Angaben zu beweisen.

Aus der „Trichterzelle“ soll nach BERGH durch wiederholte Teilungen ein longitudinaler Zellstrang entstehen, der sich später in das definitive Nephridium umwandelt. Die intraperitoneale Anlage der Nephridien unterliegt seiner Ansicht nach keinem Zweifel. Er bildet sogar die „Trichterzelle“ während der Teilung ab. Jedoch — merkwürdig — hat er nicht einmal wenigstens eine Teilung derselben in der eben charakteristischsten Richtung, der Längsachse des Körpers, gesehen und abgebildet. Die Teilung der gemeinten Trichterzellen verläuft überall dort, wo er sie abbildet in allen anderen möglichen Richtungen (so z. B. Taf. XIII, Fig. 1 [vide 7] radial zur Körperachse, Fig. 2 und 3 in der Querachse und so weiter). Die sich teilende „Trichterzelle“ in seiner Figur 2 liegt sogar an der hinteren Wand des Dissepimentes.

Ich habe mich bemüht, alle Präparate darauf zu prüfen, und es gelang mir kein einziges Mal an den zahlreichen Serien, an so vielen Segmenten, bei so verschiedenen Stadien, die ich untersuchte, eine Teilung in dieser Richtung zu finden.

Übrigens ist auch die BERGHsche Sache unsicher, was den Peritonealüberzug der Nephridien anbelangt. Seine Bilder (wie Figur 2 und 4 l. c.) sprechen direkt für meine Auffassung. In der Figur 2 stößt das junge Nephridium an die Epidermis an und ist im Begriff, in die Leibeshöhle vorzurücken, an der Stelle, wo es schon in die Leibeshöhle eingedrungen ist, finden wir an ihm den Peritonealüberzug.

Überhaupt ist die Frage des Peritonealüberzuges eine der schwächsten Seiten der BERGHschen Criodrilusarbeit. Zunächst liegt die Mutterzelle einzelner Nephridien, „die Trichterzelle“, in der Leibeshöhle, dann ist der Nephridiumstrang unterhalb der Epidermis (Figur 2 und 4), also außerhalb der Leibeshöhle und endlich findet

ihn BERGH mit Peritoneum überzogen. Aus seiner Art der Nephridienableitung kommt es, daß er über den Peritonealüberzug so überaus unklar spricht. „Was die Bildung des Peritonealüberzuges anbetrifft“, kann er „hierüber nichts Vollständiges mitteilen.“ Um den bereits vollzogenen Überzug zu erklären, stellt er eine Hypothese von einem Auswandern der Zellen, um den Peritonealüberzug zu bilden, auf. Diese Hypothese stützt sich jedoch auf keine Tatsachen.

Mit WILSON und VEJDOVSKÝ stimmen meine Befunde überein. Nur in einer Beziehung muß VEJDOVSKÝS Auffassung berichtigt werden, und zwar ist die erste Zelle des Nephridiumstranges entschieden (wenigstens bei *Criodrilus*) nicht mit der „Trichterzelle“ identisch. Nach VEJDOVSKÝ soll die Trichterzelle aus dem Nephridiostich auswandern, in die Leibeshöhle eindringen und erst sekundär mit dem Nephridium in Verbindung treten. Ich habe die „Trichterzellen“ schon in sehr jungen, noch nicht gehöhlten Segmenten gefunden, während der Nephridienstrang (Nephridiostich) ganz solid und noch nicht in einzelne Zellgruppen differenziert war.

Es muß noch hier auf die Untersuchungen an Regeneraten eingegangen werden. Es liegen uns zwei für unsere Fragen wichtige Arbeiten vor; von E. UHLENHUT und von JANINA ZIELINSKA (38 und 53). Die noch nicht publizierte Arbeit von UHLENHUT wurde im Jahre 1908 im II. zool. Institute in Wien gemacht und behandelt die Regeneration der Nephridien nach einer speziellen Exstirpierung dieser Organe. Wichtiges für uns bringt UHLENHUT insofern, daß er auch an den Regeneraten die Entstehung des Trichters und der Schleife aus getrennten Materialien fand.

Die zweite Arbeit, die jüngst in der „Jenaischen Zeitschrift für Naturwissenschaft“ (2.—4. Heft, 44. Band 1909) erschien, trägt den Titel: „Regeneration des Hinterendes bei Lumbriciden“. Die Autorin fand und bildete auch beim regenerierenden Wurme die ungemün schwer zu findenden WILSONSchen Zellreihen ab. Die Lage dieser Stränge ist genau dieselbe, wie sie in der embryonalen Entwicklung von WILSON, BERGH und VEJDOVSKÝ bei *Lumbricus* und von mir bei *Criodrilus* gefunden wurde. Jedoch bin ich, wie auch andere Autoren, mit der Deutung, was sich aus den einzelnen Strängen entwickelt, mit der Autorin nicht einig. Sie leitet, wie VEJDOVSKÝ, WILSON und ich die Nephridien von dem der Neuralreihe benachbarten Zellstrang ab; die zwei äußeren Zellreihen sollen die Anlagen der inneren und äußeren Borsten darstellen. Es ist das große Verdienst von BERGH und VEJDOVSKÝ, den Übergang dieser Reihen (nach BERGH irrtümlicherweise sogar aller drei

äußeren Reihen) in die Ringmuskulatur erforscht und beschrieben zu haben. Dasselbe haben auch meine Untersuchungen bestätigt, obwohl ich anfangs gegen diese Meinung sehr voreingenommen war. Nach den Untersuchungen dieser Forscher unterliegt es keinem Zweifel mehr, daß die Borsten durch Einstülpung der Epidermis angelegt werden. Übrigens ist auch die Lage der inneren und der äußeren Borstenanlagen eine andere als jener Stränge. Die inneren Borsten liegen von ihrem ersten Anfang an, wie bereits gesagt, deutlich in einer Linie mit den Trichtern und den Endblasen, zwischen der Endblase und dem Trichter des folgenden Segmentes.

Die große Übereinstimmung meiner Resultate mit den HATSCHEK'schen Befunden ersieht man schon aus dem Vergleich mit den im historischen Überblick angeführten Sätzen.

Es müssen mit besonderer Schärfe die wichtigen morphologischen Tatsachen, die HATSCHEK in seiner Annelidenarbeit ans Licht gebracht hat, hervorgehoben und betont werden. Und zwar 1. der longitudinale Verlauf der Nephridien, 2. die retroperitoneale Entstehung des Schleifenkanals, 3. getrennte Anlagen der Schleife und des Trichters (nach mir nur der Oberlippe), 4. die kontinuierliche Verbindung der jungen Nephridienanlagen. Diese Bemerkung scheint mir um so notwendiger, da keiner der späteren Autoren das erwähnt, wobei doch einerseits ein überaus wichtiger Charakter (ad 1) übersehen wird, andererseits bei der Beschreibung der Entwicklung die HATSCHEK'schen Ergebnisse verschwiegen werden, obwohl die neuesten Arbeiten immer aufs neue eine Bestätigung seiner Ansichten bringen. (Retroperitoneale Anlage und Entstehung des Schleifenkanals—MAYER (für Polychäten), WILSON, VEJDOVSKÝ—; getrennte Trichteranlage³—MAYER, WILSON, VEJDOVSKÝ, UHLENHUT; kontinuierliche Verbindung der jungen Nephridienanlagen—„Nephridiostich“ WILSONS und VEJDOVSKÝS). Meine Arbeit bringt eine Vereinigung der bis jetzt bestehenden Gegensätze, indem sie die Verhältnisse bei dem bis jetzt (dank BERGH) aparte stehenden Wurme denen anderer Oligochäten näherbringt.

Es ist zu bemerken, daß alles Wesentliche, was die Nephridienentwicklung angeht, schon in den ersten Arbeiten über Oligochätenentwicklung gesehen und beschrieben wurde, bevor noch BERGH die umfangreiche Nephridienliteratur mit seiner Würzburger Criodrilusarbeit inaugurierte. Und zwar hat schon KOWALEWSKI in seiner bereits erwähnten Arbeit die WILSON'schen Zellreihen an Querschnitten bemerkt, indem er sagt (Seite 63 zur Fig. 32): „Die Zellen des oberen Blattes, die hier den Keimstreifen an-

liegen, sind an einigen Stellen zweischichtig geworden“ (siehe Fig. 32, 34, 36, 35, 37 (links), Taf. IV und V l. c.). Da wir jedoch wissen, daß das „obere Blatt“ = Epidermis bis in das erwachsene Individuum immerfort einschichtig bleibt, unterliegt es keinem Zweifel, daß KOWALEWSKI die Zellreihen gesehen und abgebildet hat. Bei *Tubifex rivulorum* soll sich der „Keimstreifen“ nach KOWALEWSKI (l. c.) direkt aus 5 Polzellen entwickeln. Aber vor allem erinnere ich daran, was ich von HATSCHEKs Arbeit sagte. Schon er hat die Nephridien von einem dicht unter dem Ektoderm liegenden Gewebe abgeleitet, das durch endothelartige Zellen der Hautmuskelplatte von der Leibeshöhle getrennt ist. Der von ihm erwähnte Strang, aus dem sich dann alle Nephridien differenzieren und der am Hinterende kontinuierlich verläuft, ist ja nichts anderes als der später von WILSON und VEJDOVSKÝ beschriebene Nephridiostich. Heute nach so vielen Arbeiten, wie die glänzende Arbeit von WILSON, kehren wir zu dem Standpunkt zurück, den HATSCHEK vor 30 Jahren eingenommen hat, — allerdings — um die wichtige Kenntnis reicher, daß wir den Nephridienstrang nicht mehr von der Hautmuskelplatte, wie ehemals HATSCHEK und BERGH noch heute, sondern mit den Anlagen des Nervenstranges und der Ringmuskulatur aus besonderen Teloblasten herleiten.

Nun sind wir am Schlusse dieses Kapitels imstande, die anderen drei uns gestellten Fragen zu beantworten. Die Antwort läßt sich im folgenden Satze formulieren:

Die Nephridien entwickeln sich aus der lateralwärts von den „primitiven Muskelfasern“ liegenden, retroperitonealen Zellreihe in der Weise, daß dieselbe in segmental angeordnete Zellgruppen zerfällt, die in die Leibeshöhle vorrücken und sich dabei mit Peritoneum umkleiden.

Die Oberlippe des Trichters entsteht aus einer großen präseptalen Zelle („Trichterzelle“ *autorum*); sie bildet die Oberlippe nach wiederholter Teilung; das Trichterlumen entsteht durch eine Faltung der Dissepimentwand zwischen der Oberlippe und den ersten Zellen der Schleife.

c) Der Nervenstrang.

Über die Entwicklung des Bauchmarks habe ich nichts Neues den neueren Untersuchungen (WILSONs und BERGHs) zuzufügen. Ich beschränke mich nur auf die Bemerkung, daß ich die Differenzierung des Bauchmarkes aus zwei von rückwärts zuwachsenden

Strängen bestätige. Die beiden Anlagen nähern sich immer mehr und mehr einander und, nachdem sie zu einem einfachen Gebilde verschmolzen sind, lösen sie sich allmählich von dem Ektoderm, in dem sie ursprünglich eingebettet waren. Die Lagebeziehungen des Nervensystems zu den primitiven Muskelfasern ändern sich mit der fortschreitenden Trennung des Bauchmarks von dem Ektoderm. Ursprünglich liegen die primitiven Muskelfasern seitlich von den Neuralplatten (Fig. 2, 9, 10), später nach der Verschmelzung derselben und mit der Ablösung vom Ektoderm kommen sie mehr ventralwärts zu liegen (Fig. 12) und liegen von der sich bildenden Bauchmuskulatur durch die sich hier einschiebenden Doppelpaare von Borstennerven getrennt.

d) Entwicklung der Längsmuskulatur und des „accessorischen Bauchmuskelfeldes“.

Die Längsmuskulatur entwickelt sich in der Gegend des Mesodermstreifens aus Zellen, die dem somatischen Blatte angehören.

Am allerfrühesten entwickeln sich die schon wiederholt erwähnten „primitiven Muskelfasern“. Sie wurden von allen Forschern (HATSCHKE, BERGH, WILSON, KLEINENBERG, VEJDOVSKÝ) an den Embryonen beobachtet und in übereinstimmender Weise abgebildet. Jedoch wurde über ihr weiteres Schicksal nichts Näheres bekannt.

VEJDOVSKÝ, der ihnen den Namen der „primitiven Muskeln“ beigelegt hat, hält sie für Embryonalmuskeln, da er nicht sicher ist, ob sie auch beim erwachsenen Tier fungieren. Er sieht sie in der primären Leibeshöhle und glaubt ihren Ursprung in den larvalen Mesenchymzellen suchen zu müssen.

BERGH leitet sie mit Recht von den äußersten Zellen der Somatopleura ab.

Es ist mir gelungen, Vollständiges über ihren Ursprung und ihr Schicksal zu ermitteln. Alles, was sich auf die Lage dieser „primitiven Muskelfasern“ bezieht, habe ich bereits gelegentlich mitgeteilt. Ich fasse es noch einmal kurz zusammen: Von der Fläche gesehen, zur Zeit der noch nicht differenzierten Zellreihen, liegen diese Längsmuskelfasern zwischen der Neuralplatte und den Trichteranlagen bzw. dem Nephridienstrang (Fig. 2). Sie entstehen in den Zellen der Somatopleura, trennen sich später von ihr los und kommen gleichzeitig mit dem Verschmelzen der beiden Bauchmarkanlagen und nach dem Abheben des Nervenstranges vom Ektoderm unter die letzteren zu liegen (Fig. 12). Die Muskelfasern nehmen all-

mählich an Zahl zu, bis sie zu einem beträchtlichen Muskelfeld werden, das allseitig vom Peritoneum bekleidet ist. Zur Zeit, als dieses Gebilde schon die Gestalt eines Muskelfeldes hat, ist die übrige Längsmuskulatur noch jung und besteht aus einer einzigen Faserschichte. Bildet der Nervenstrang seitlich Nervenaufläuffer, die sich, wie gesagt, unter das genannte Feld einschieben, dann nimmt gleichzeitig die Bauchmuskulatur an Dicke zu (Fig. 13). Dieses Stadium enthält schon im wesentlichen alles das, was wir beim erwachsenen Tier beobachten, und es ist aus dem Vergleich der Übergangsstadien zu schließen, daß die „primitiven Muskelfasern“ in das definitive accessorische Muskelfeld der Bauchmuskulatur übergehen.

Diese Tatsache, daß das accessorische Muskelfeld am allerfrühesten von aller übrigen Muskulatur und getrennt angelegt wird, deutet darauf hin, daß wir ein Organ vor uns haben, dessen physiologische Bedeutung im Embryonalleben wahrscheinlich nicht nur „accessorisch“ ist. Es wäre sehr interessant, die näheren Beziehungen dieses Gebildes zum Bauchmark zu untersuchen und es beim erwachsenen Tier auf die Nervenendigungen zu prüfen.

Die übrige Längsmuskulatur entwickelt sich ebenfalls aus den Zellen der Somatopleura. Auf das Histogenetische der Muskelbildung habe ich mich nicht eingelassen.

Außerhalb des Mesodermstreifens, noch zur Zeit, da derselbe nur die Bauchseite des Embryo einnimmt, finden sich zerstreute Längsmuskelzellen, die bereits Fibrillen gebildet haben. Sie stammen von den Rändern des Mesodermstreifens her, den sie in großer Menge verlassen. Fig. 2 stellt uns eine Reihe von Zellen dar, die sich eben in Muskelzellen umwandeln. Das Betrachten der Flächenpräparate lehrt uns, daß die erwähnte Auswanderung am Hinterende am häufigsten stattfindet. Es ist äußerst leicht, an jener Stelle alle Übergänge der multipolaren Zellen zu spindelförmig ausgezogenen Muskelzellen zu verfolgen.

An der Bildung der Ringmuskulatur des Hautmuskelschlauches beteiligen sich bei *Criodrilus*, ähnlich wie es von BERGH für Lumbriciden festgestellt wurde, die äußeren Zellreihen. Nach BERGH sollen bei *Lumbricus* alle drei lateralwärts von den „Primitivmuskeln“ liegenden Zellreihen, durch Ausziehen in spindelförmige Zellen, die Ringmuskulatur bilden.

Die histologische Umwandlung der zweiten Zellreihe in gestreckte Muskelzellen trifft aber wenigstens bei *Criodrilus* entschieden nicht für die II. Reihe zu. Letztere bewahrt ihre Selbst-

ständigkeit, sie geht die im Kapitel *b*) geschilderte Differenzierung ein und muß als Anlage der Nephridien angesehen werden.

Im Anschlusse an die obigen Untersuchungen geben wir eine tabellarische Zusammenstellung der Bezeichnungen, die von verschiedenen Forschern für dieselben Gebilde aufgestellt wurden, nebst einem Vergleich mit den von uns bei der Darstellung gebrauchten Namen.

| HATSCHER | BERGH | WILSON | VEJDOVSKÝ | Autor |
|--------------------------------------------------------------|-------------------------------------------|-------------------------------|--------------------------------------|------------------------------------------|
| Mesodermstreifen | Innerer Myoblast | Mesoblastic bands | Mesoblast | Mesodermstreifen |
| Trichterzelle | Nephridioblast früher Trichterzelle | Funnel cells | Trichterzelle | Oberlippenzelle |
| — | Neuroblast mit der Neuralplatte | Neuroblast Neural cord | Neuroblast mit der Neuralreihe | Neuroblast mit der Neuralplatte |
| Retroperitoneale Verdickung des somatischen Blattes | Der äußere Myoblast | Nephroblast Nephridiostich | Nephridioblast Nephridiostich | Nephroblast mit Nephridial- strang |
| — | | | Myoblast | Myoblast |
| — | | Lateral bands | lat. cell cord | Vorderer Teloblast |

Zum Schlusse meiner Untersuchungen will ich meine Dankespflichten erfüllen. Vor allem sei es mir erlaubt, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor BERTHOLD HATSCHER meinen innigsten Dank auszudrücken für die Verleihung eines Arbeitsplatzes in seinem Institute und für die Anregung zu obigen Untersuchungen. Dem Herrn Assistenten Prof. Dr. K. C. SCHNEIDER bin ich für das dauernde Interesse, das er für meine Arbeit hegte, und für manchen guten

Rat innigst verpflichtet. Den Herren Assistenten Dr. HEINRICH JOSEPH und Dr. R. CZWIKLITZER bin ich für ihre wertvollen Winke, an denen sie es nicht fehlen ließen, sehr dankbar.

Wien, Mai 1909.

Literaturverzeichnis.

1. 1880—1881. BALFOUR, FR. M.: Handbuch der vergleichenden Embryologie.
2. 1892. BEDDARD, FRANK E.: Researches into the Embryology of the Oligochaeta (Quarterly Journ. Microsc. Sc., Vol. XXXIII).
3. 1891. BENHAM, WILLIAM BL.: The Nephridium of Lumbricus and its Blood-supply (Quart. Journ. Micr. [2.], Bd. 32).
4. 1885. BERGH R. S.: Die Exkretionsorgane der Würmer (in: Kosmos., Bd. 2).
5. 1886. — Entwicklungsgeschichte der Anneliden (in: Kosmos., Bd. 2).
6. 1886. — Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Regenwürmer (in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 44).
7. 1888. — Zur Bildungsgeschichte der Exkretionsorgane bei Criodrilus (in: Arbeiten d. zoolog. Inst. Würzburg, Bd. 8).
8. 1890. — Neue Beiträge zur Embryologie der Regenwürmer (in: Zool. Anzeiger, Bd. 13).
9. 1890. — Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. I. Entwicklung und Differenzierung des Keimstreifens von Lumbricus (in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 50).
10. 1899. — Nochmals über Entwicklung der Segmentalorgane (in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 66).
11. 1881. BUTSCHINSKI, PET.: Zur Frage nach der Entwicklung des Regenwurmes (in: Nachr. Neurussisch. Ges. Nat. Odessa, Bd. VII). (Russisch.)
12. 1886. COLLIN, A.: Criodrilus lacuum (in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 46).
13. 1894. GIBBS BOURNE, ALFRED: On certain points in the development and anatomy of some earthworms (in: Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 36).
14. 1895. GOODRICH, EDW. S.: On the Coelom, Genitalduct and Nephridia (in: ibidem, Vol. 37).
15. 1896. — Notes on Oligochaetes (in: ibidem, Vol. 39).
16. 1898. — On the Nephridia of the Polychaeta (in: ibidem, Vol. 40, 41 u. 43).
17. 1878. HATSCHKE, BERTHOLD: Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden (in: Arb. aus d. Zool. Inst. der Univ. Wien, Bd. III).
18. 1881. — Über Entwicklungsgeschichte von Echinurus etc. (in: ibidem, Bd. III).
19. 1894. HESSE, R.: Zur vergleichenden Anatomie der Oligochaeten (in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 58).
20. 1899. HOFFMANN, R. W.: Entwicklungsgeschichte der Oligochaeten (in: ibidem, Bd. 66).
21. 1879. KLEINENBERG, NIK: The development of the Earthworm, Lumbricus trapezoi des Dugès (in: Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XIX).
22. 1902. KORSCHULT, E. und HEIDER, K.: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Jena.

23. 1871. KOWALEWSKI, ALEX.: Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden (in: Mémoires de l'Acad. Imp. de Sc. de St. Pétersbourg, Sér. 7, T. XIV).
24. 1864—1865. LANKESTER, EDWIN RAY: The anatomy of the Earthworms. (a) Part. I, in: Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. IV., b) Part. II, III, ibidem, Vol. V).
25. 1905. LILLIE, R. S.: The structure and development of the Nephridia of *Arenicola cristata* (in: Mitt. Zool. Station, Neapel, Bd. XVII, H. 3).
26. 1887. MEYER, EDUARD: Studien über den Körperbau der Anneliden I. (in: Mitt. Zool. Station Neapel, Bd. VII).
27. 1901. — Studien über den Körperbau der Anneliden, V. Mesoderm der Anneliden (in: ibidem, Vol. 14).
28. 1866, 1868. METSCHNIKOFF, ELIAS: Embryologische Studien (in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 16 und 18).
29. 1900. MICHAELSEN, W.: Oligochaeten (Tierreich).
30. 1863. RATZEL F. und WARSCHAWSKY, M.: Zur Entwicklungsgeschichte des Regenwurms (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 18).
31. 1889. ROULE, L.: Études sur le développement des Annélides et en particulier d'un Oligochaete limicole marin (in: Ann. Sc. nat., Sér. 7, T. VII).
32. 1882. SALENSKY, W.: Études sur le développement des Annélides (Arch. de Biol., T. III).
33. 1883. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden (Biolog. Centr. II, 1883).
34. 1883. — Études sur le développement des Annélides V. *Terebella Meckelii* (Arch. de Biol., T. IV).
35. 1887. — Études sur le développement des Annélides (in: ibidem, T. VI).
36. 1902. SCHNEIDER, KARL CAMILLO: Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, Jena.
37. 1889. SCHULTZ, E.: Aus dem Gebiete der Regeneration (in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 66).
38. 1909. UHLENHUT, EDUARD: Regeneration der Nephridien bei *Lumbricus* (noch nicht publiziert).
39. 1856. D'UDEKEM, JULES: Développement du lombric terrestre (in: Mém. couronnées et mém. de sav. étrang. Academie royal de Belgique, Tome XXVII).
40. 1879. VEJDOVSKÝ, FRANZ: Über die Entwicklung des Herzens bei *Criodrilus* (in: Sitzungsberichte der k. böhmischen Gesellschaft d. Wiss.).
41. 1884. — System und Morphologie der Oligochaeten, Prag.
42. 1887. — Das larvale und definitive Exkretionsorgan (in: Zoolog. Anzeiger).
43. 1887. — Vývoj i morphologie exkrečních organův (in: Sitzungsber. der böhm. Gesellsch. d. Wiss.).
44. 1886. — Entwicklung von *Rhynchelmis* (in: ibidem).
45. 1888—1892. — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, Prag.
46. 1900. — Noch ein Wort über die Entwicklung der Nephridien (in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 67).
47. 1887. WILSON, E. B.: Germbands of *Lumbricus* (in: Journ. of Morphol., Vol. I).
48. 1889. — The Embryology of the Earthworm (in: ibidem, Vol. III).
49. 1890. — The origin of the mesoblast-bands in Annelids (in: ibidem, Vol. IV).
50. 1878. WHITMAN, CH. O.: The embryology of Clepsine (in: Quart. Journ. of Micr. Sc., Vol. 18).
51. 1878. — The Germlayer in Clepsine (in: Zool. Anz.).

52. 1887. — A Contribution to the history to the germ-layers in Clepsine (Journ. of Morph. Vol. I).
53. 1909. ZIELINSKA, JANINA: Über Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. Regeneration des Hinterendes (in: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, Bd. 44, H. 2—4).
54. 1884. HATSCHKE, B.: Über Entwicklung von *Sipunculus nudus* (in: Arbeiten der zool. Institute Wien, Bd. V).

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnungen:

ab.=äußere Borstenanlage.
 acc.=akzessorisches Muskelfeld.
 b.=Borste.
 bf.=Borstenfollikel.
 blph.=Blepharoplasten.
 Bm.=Bauchmark.
 bnr.=Borstenerv.
 diss.=Dissepiment.
 ec.=Ektoderm.
 en.=Entoderm.
 Ep.=Epidermis.
 ib.=innere Borstenanlage.
 lm.=Längsmuskel.
 Mes.=Mesodermstreifen.

mz.=Muskelzellen.
 nr.=Neuralreihe (Neuralplatte).
 nphr.=Nephridialstrang.
 P.=erste, zweite, dritte u. vierte Polzellen.
 pr.=Peritoneum.
 prm.=primitive Muskelfasern.
 rm.=Ringmuskulatur.
 rmz.=Ringmuskelzelle.
 so.=Nephridialschleife.
 som.=somatisches Blatt.
 spl.=splanchinisches Blatt.
 tz.=Trichterzelle (Oberlippenzelle).
 ur.=Urmesodermzelle.
 wz.=Wimperzelle.

Bei Längsschnitten ist links vorne, rechts hinten.

Bei Längsschnitten ist die neurale Seite nach oben, bei Querschnitten nach unten gewendet.

Fig. 1. Diagrammatisches Flächenbild des hinteren Endes eines Mesodermstreifens, die vier Polzellen darstellend (Obj. 7., Oc. 4).

Fig. 2. Querschnitt durch ein Stadium mit jungen Coelomspalten (rechts) und mit vier im Ektoderm eingebetteten Zellreihen (Obj. E., Oc. 2).

Fig. 3. Sagittaler Längsschnitt durch das Hinterende eines länglich ovalen Wurmes mit solidem Nephridienstrang. Schnitttrichtung nach vorne medianwärts (Obj. E., Oc. 4).

Fig. 4. Sagittaler Längsschnitt mit Nephridienstrang, der sich in segmentale Zellgruppen auflöst (Obj. E., Oc. 4).

Fig. 5. Sagittaler Längsschnitt mit jungen Nephridien, die in die Leibeshöhle vordringen (Obj. E., Oc. 4).

Fig. 6. Nächster sagittaler Längsschnitt aus derselben Serie wie Fig. 5 und dieselben Segmente darstellend (Obj. E., Oc. 4).

Fig. 7. Sagittaler Längsschnitt durch ein älteres Stadium, wie in Fig. 5 und 6, Trichter- und Anfangsteil des Nephridiums getroffen (Obj. E., Oc. 4).

Fig. 8. Sagittaler Längsschnitt durch ein älteres Stadium, wie in Fig. 7, Trichter- und Schleifenkanal mit bereits fertigem Lumen (Obj. E., Oc. 4).

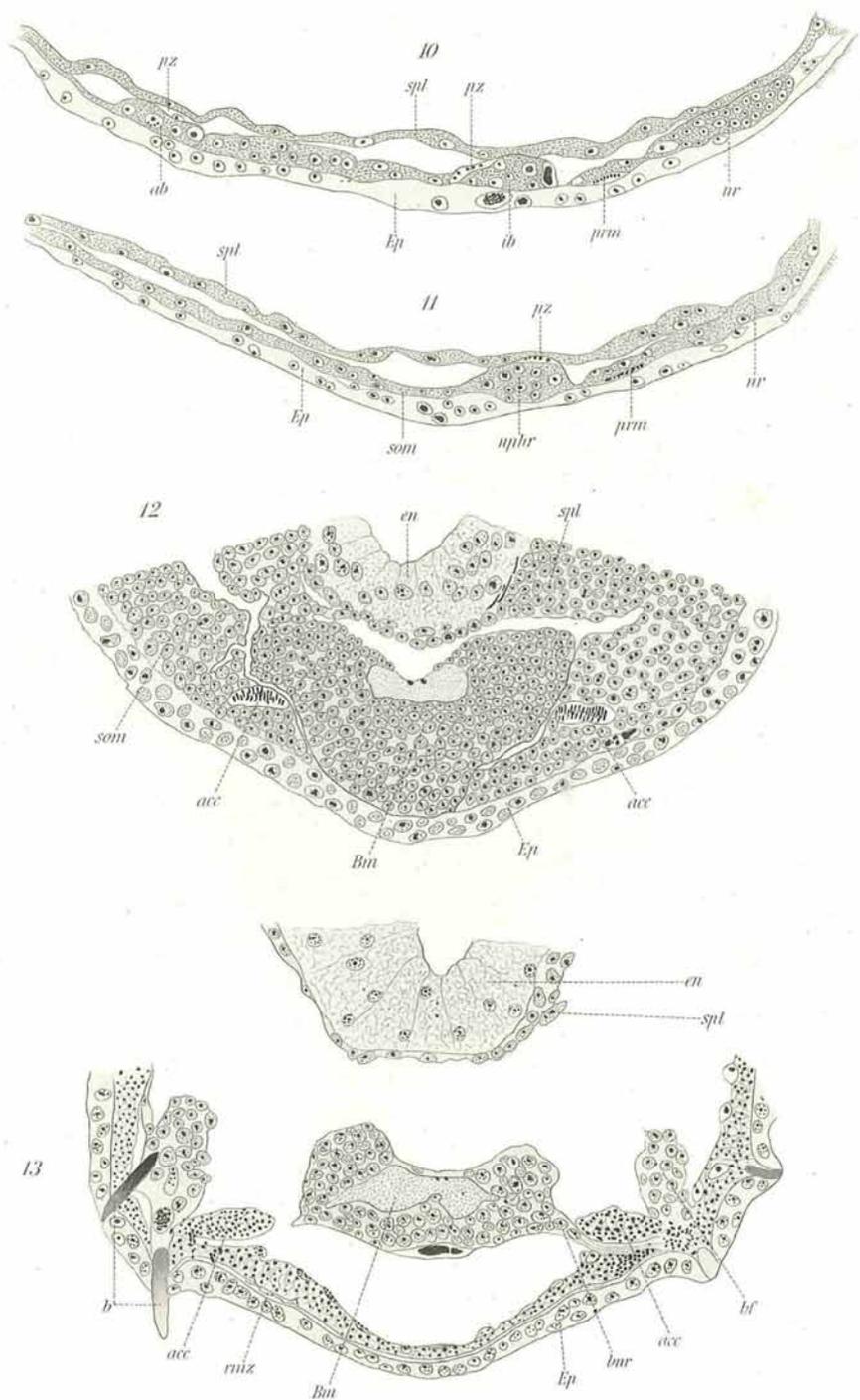
Fig. 9. Dasselbe Segment, 4 Schnitte seitwärts (aus derselben Serie und dasselbe Segment, wie in Fig. 8) (Obj. E., Oc. 4).

Fig. 10. Querschnitt durch ein Stadium, wie in Fig. 5 und 6 dargestellt, das Nephridium quer darstellend (Obj. E., Oc. 2).

Fig. 11. Querschnitt durch ein Stadium, wie in Fig. 5 u. 6; die inneren und äußeren Borstenanlagen getroffen (Obj. E., Oc. 2).

Fig. 12. Querschnitt durch das Hinterende eines bereits wurmförmigen, jungen Würmchens, behufs Darstellung des sich bildenden akzessorischen Muskelfeldes, zur Zeit des vollkommenen Fehlens der Bauchmuskulatur (Obj. 7, Oc. 2).

Fig. 13. Querschnitt, viel mehr nach vorne wie in Fig. 12. Die Bauchmuskulatur beginnt schon zu wachsen. Das „akzessorische Muskelfeld“ behält seine Unabhängigkeit von derselben; rechts ist das akzessorische Muskelfeld durch den sich unter dasselbe einschiebenden Borstennerv vom Bauchmuskelfelde getrennt (Obj. 7, Oc. 2).



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest](#)

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [18](#)

Autor(en)/Author(s): Staff Franz

Artikel/Article: [Organogenetische Untersuchungen über Criodrilus lacuum Hoffmstr. 227-256](#)