

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Oligochäten.

Von

Dr. R. Wolfg. Hoffmann.

Mit Tafel XX—XXI und 5 Figuren im Text.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Entwicklung des Darmtractus.

Die Gründe, welche mich veranlassten die Genese des Oligochätendarmes eingehend zu studiren, waren mannigfaltiger Art. Zunächst bietet schon die Homologisirung der einzelnen Darmabschnitte mit denjenigen anderer Anneliden gewisse Schwierigkeiten. Während nämlich bis jetzt bei allen übrigen Anneliden für Ösophagus und Pharynx eine ektodermale Herkunft nachgewiesen worden war, sollte bei den Oligochäten der Pharynx aus dem Ektoderm, der Ösophagus aus dem Entoderm herzuleiten sein¹. VEJDOVSKÝ, der den eben erwähnten Befunden älterer und jüngerer Forscher Anfangs zustimmte, kommt indessen am Ende seiner entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen bei Rhynchelmis zur Überzeugung, dass auch der Pharynx entodermaler Natur sei, und dass das Stomodäum nur einen ganz geringfügigen Abschnitt des Verdauungstractus darstelle. Er hält es überdies für wahrscheinlich, dass sich dieselben Verhältnisse auch bei den Lumbriciden auffinden lassen, sofern die Anfänge der Pharynxbildung in jüngeren Stadien wie bisher gesucht werden, »wo sich das angeschwollene Archenteron von vorn nach hinten zu verengen beginnt«.

Schließlich möchte ich noch darauf hinweisen, dass die vor-

¹ Auf die Art und Weise, wie EISIG es versucht, basirend auf seinen Befunden bei Capitelliden, die Verhältnisse der Oligochäten mit denjenigen der übrigen Anneliden in Einklang zu bringen, werde ich später zu reden kommen.

liegenden Untersuchungen vielleicht auch von einigem Interesse in Bezug auf die jetzt so modernen Versuche über Regeneration sind. Gerade die Oligochäten bieten hierfür höchst geeignete Objekte. Dem zufolge existirt schon eine ganze Reihe Untersuchungen über die Art und Weise, wie sich hier der Darm regenerirt. Zum großen Theil beziehen sich dieselben auf Lumbriciden (KORSCHULT, RIEVEL, MICHEL, HESCHELER). Die Frage ob und wie weit ontogenetische Vorgänge sich mit Regenerationerscheinungen homologisiren lassen, wird in diesen Arbeiten stets von Neuem erörtert. Da solche Vergleiche natürlich nur dann einen Werth haben, wenn die entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge des betreffenden Objectes gewissenhaft erforscht sind, so hoffe ich, dass meine Untersuchungen auch für solche Arbeiten einigen Werth haben.

Es ist mir eine angenehme Pflicht an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. KORSCHULT, für mannigfaltige Anregungen und Rathschläge, sowie für das lebhaftes Interesse, das er meinen Untersuchungen stets entgegenbrachte, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Gemäß den Andeutungen, die VEJDOVSKÝ in seinen »Entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen« macht, verfolgte ich die Darmbildung schon von frühen Stadien aus, wengleich ich auch die ersten Furchungsvorgänge unberücksichtigt ließ. Ersteres schien mir auch deshalb besonders wünschenswerth, weil gerade die Bildung der frühen Larvenstadien von den Autoren nicht einheitlich geschildert werden.

Meine Untersuchungen wurden hauptsächlich an *Allolobophora putris* Hoffm. vorgenommen, jener Form, die auch VEJDOVSKÝ für seine Studien an *Lumbriciden* vornehmlich benutzt hat. Es ist ein kleiner Wurm von röthlicher Färbung, der mit Vorliebe solche Orte aufsucht, an welchem übelriechende, verwesende Stoffe in größerer Menge vorhanden sind. Besonders Pferdemit scheint ihm sehr zu behagen. Seine Kokons sind nicht sehr groß und derartig durchsichtig, dass man die Embryonen in ihnen mit voller Klarheit wahrnehmen kann. Weiterhin zeichnen sich die Embryonen von *Allolobophora putris* sehr vortheilhaft vor denjenigen anderer *Lumbriciden* durch die relativ geringe Eiweißmenge aus, die sie in sich aufnehmen, was namentlich in Bezug auf die Anfertigung der Schnitte von nicht geringer Bedeutung ist.

Das Resultat der Furchung, die ich nicht von Anfang an verfolgt

habe, ist eine Blastula mit gut ausgebildetem Blastocöl, ähnlich, wie dies schon WILSON für *Allolobophora foetida* Savigny nachgewiesen hat¹. Sehr bald jedoch wird die Furchungshöhle durch Derivate des Mesoderms sehr eingeengt; indessen lassen sich Spuren derselben auch noch während der Gastrulation nachweisen. Schon für diese Stadien stehen VEJDOVSKÝ's Befunde im Widerspruch mit denjenigen anderer Forscher (KOWALEVSKY, HATSCHEK, WILSON). So wurde früher allgemein der Urdarm vom Entoderm einer Invaginationsgastrula abgeleitet. Aus dem Blastoporus geht nach dieser Auffassung direkt der Mund, und durch Einwachsung des denselben umgebenden Ektoderms in letzteren das Stomodäum hervor. Nach VEJDOVSKÝ jedoch »senken sich in den meisten Fällen die ursprünglichen Hypoblastkugeln in den Epiblast, während in seltenen Fällen (*Dendrobaena*, *Allolobophora foetida*) eine Einstülpung stattfindet, wodurch nach Schließung des Blastoporus ein allseitig geschlossenes Archenteron zu Stande kommt« (Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, II. Abschn., p. 316). Bei dem gewöhnlichen Entwicklungsmodus, d. h. dem erst erwähnten, den nach VEJDOVSKÝ's Untersuchungen auch *Allolobophora putris* einschlagen soll, bildet sich alsdann nach Schluss des Blastoporus, in der massiven Hypoblastkugel central ein Spaltraum aus, der allmählich immer mehr heranwächst und sich schließlich nach vorn mit dem inzwischen sich einstülpenden Stomodäum in Verbindung setzt.

Ich konnte von einer solchen epibolischen Gastrula bei *Allolobophora putris* nichts bemerken. Hingegen konstatierte ich in allen Fällen Invaginationsgastrulae. Da ich dieselbe Erfahrung auch für eine Anzahl anderer Lumbriciden machte, so liegt für mich die Vermuthung nahe, dass der von VEJDOVSKÝ als Ausnahme bezeichnete Modus der häufigere, wenn nicht der einzige ist.

Die Blastula, die Anfangs Kugelgestalt hat, deren Pole jedoch schon zu dieser Zeit durch zwei Merkmale — die Urmesodermzellen und die Exkretionszellen — bestimmt sind, beginnt sich nun stark dorsoventral abzuplatten. In dieser Periode sind die Exkretionszellen in voller pulsatorischer Thätigkeit, die in ihrem Maximum das Volumen ersterer auf das zwei- und dreifache der Ruheform vergrößern können². Bis jetzt liegen die Exkretionszellen noch frei zu Tage;

¹ VEJDOVSKÝ giebt freilich gerade für diese Form eine in den meisten Fällen gänzlich reducirte, für *Allolobophora putris* nur eine sehr reducirte Furchungshöhle an, was ich Beides nicht bestätigen kann.

² Ich verweise hierbei auf die schönen und eingehenden Untersuchungen

aber schon während der Gastrulation beginnt sich eine dünne Ektodermlamelle über sie hinwegzuschieben, so dass sie am Schluss dieses Vorganges vollständig vom oberen Keimblatt umwachsen sind. In der Folgezeit kommen sie immer tiefer und weiter vom oralen Pole ab zu liegen, wobei sie progressiv der Resorption anheimfallen. Doch kehren wir wieder zur Blastula zurück. Die Abplattung derselben geht nun so lange weiter, bis sie eine sehr dünne Scheibe darstellt. Alsdann biegen sich ihre seitlichen und hinteren Ränder ventral um und wachsen nach vorn zu (Fig. 1, Taf. XX). Der Blastoporusrand ragt hierbei kraterförmig empor. Je mehr die Verengung des Urmundes fortschreitet, desto stärker erheben sich die Randwülste, so, dass der Querschnitt einer solchen Gastrula schließlich das Aussehen eines gleichschenkeligen Dreiecks hat. Nur der vordere Rand, d. h., die Gegend der Exkretionszellen, bleibt ungefaltet. Letztere bilden jetzt und während der nächsten Stadien die vordere dorsale Decke des Urdarmes. Fig. 2, Taf. XX stellt einen Sagittalschnitt durch eine Gastrula mit ziemlich stark verengtem Urmund dar. (Die Exkretionszellen sind nicht in ihrer vollen Ausdehnung auf dem Schnitte getroffen.) Die Elemente der Ektodermsschicht, die noch ganz ihren ursprünglichen Charakter bewahrt haben, fangen schon an, die Exkretionszellen zu überwuchern. Das Entoderm ist dicht mit Eiweißtröpfchen vollgepfropft. Auf einem späteren Stadium (Fig. 3, Taf. XX) sehen wir die eben angedeuteten Verhältnisse weiter fortgeschritten. Nach VEJDOVSKÝ soll sich nun — nicht nur bei den Formen mit typisch epibolischer Gastrula (wie *Allolobophora putris*?) sondern auch bei den wenigen (?) Formen mit Invaginationsgastrula — der Blastoporus schließen. An derselben Stelle wo letzterer verschwand, soll sich alsdann ein Stomodäum einstülpen, das sich mit der (entweder durch Faltung, oder durch Spaltbildung entstandenen) centralen Urdarmhöhle in Verbindung setzt. Ich konnte nun niemals einen solchen Vorgang beobachten, so viele Larven ich auch daraufhin untersuchte. Stets ging aus dem Blastoporus direkt der Mund hervor, wie dies auch KOWALEVSKY stillschweigend annimmt und wie es WILSON für *Allolobophora foetida* für wahrscheinlich hält. — In Fig. 3, Taf. XX ist schon die Tendenz zur Vorderdarmbildung gegeben. Die Exkretionszellen sind nun äußerlich vollständig vom

VEJDOVSKÝ's über diesen Gegenstand, welchen ich in Allem, was ich davon sehen konnte, zustimme. Ich komme hierauf noch in dem Kapitel über die Urniere zu sprechen.

Ektoderm umwachsen. Nach vorn zu werden sie von einem Zellhaufen begrenzt, der zugleich den oberen Theil der Stomodäalanlage bildet¹. Nach unten zu wird letztere zur Zeit nur (auf dem Schnitt) durch eine einzige große Ektodermzelle repräsentirt, die sich nach der Urdarmhöhle zu einschlägt. Letztere ist bereits sehr umfangreich und ganz mit Eiweiß angefüllt. Die Entodermzellen, die noch in Fig. 2, Taf. XX gewölbt in das Blastocöl ragen, schließen sich nun an ihrem freien Rand zu einer einzigen Kurve an einander. Dieses Verhalten ist wahrscheinlich auf den Druck der Eiweißmassen zurückzuführen. Es bleibt nur noch für Fig. 3 zu erwähnen übrig, dass selbst in diesem Stadium ein Theil der Exkretionszellen die obere Partie der Urdarmwand bildet.

Ich möchte hier einer Beobachtung Erwähnung thun, die ich stets beim Durchmustern älterer und jüngerer Embryonen machte, und die vielleicht in histologischer Beziehung einiges Interesse beansprucht. Bekanntlich zeichnen sich die Flimmerzellen des Ektoderms, also vornehmlich die Elemente der Flimmerrinne, durch bedeutende Größe aus. In Fig. 10, Taf. XXI habe ich ein Stück einer solchen Zelle mit starker Vergrößerung — wenn auch nicht mit stärkster — gezeichnet. Jede dieser Zellen hat ein merkwürdig hyalines und vacuolisirtes Aussehen. In Fig. 4, Taf. XX tritt deutlich hervor, wie sehr sie sich von den angrenzenden ektodermalen Elementen unterscheiden. Ihr freier Rand nun, d. h. derjenige Theil, an dem die Wimpern zu Tage treten, ist stets von einem dunkeln Saume umgeben, der sich etwa vom freien Rande aus bis zu $\frac{1}{3}$ des Zelldurchmessers erstreckt. Betrachten wir diesen Saum mit starker Vergrößerung, so sehen wir, dass in ihn die Wimpern in schiefer Richtung hineinragen. An den Durchtrittsstellen hat jedes Flimmerband deutlich ein kleines Knötchen². Da die Zellen außerordentlich breit sind, so können die Endtheile der Wimpern nur an einem relativ kleinen Theil in Berührung mit dem Kern treten. Im

¹ Ich erlaube mir an dieser Stelle darauf hinzuweisen, dass die erwähnten Zellen vielleicht den von EISIG als Stomatoblasten und Ösophagoblasten bezeichneten Elementen entsprechen dürften. Darüber kann natürlich nur ein eingehendes Studium der Furchung vom Ei aus entscheiden.

² Dieses Knötchen (Basalkörperchen) ist jetzt schon an den Wimpern einer ganzen Anzahl von Flimmerzellen bei den verschiedensten Objekten aufgefunden worden. Es ist, wie neuerdings CARL PETER experimentell bewiesen hat, das Centrum der Bewegung. Nach HENNEGUY's und v. LENHOSSÉK's Hypothese ist es ein umgewandeltes Centralkörperchen.

Übrigen bilden ihre innern Endpunkte eine etwas wellenförmig gebogene Linie, die der Grenze der dunkeln Zone entspricht.

Mehr und mehr wächst das Stomodäum nun zu einer langen Röhre aus; hierbei wird sein Lumen bedeutend verengt. Hand in Hand mit dem Auswachsen des Stomodäums geht die Umwandlung seiner sich Anfangs dunkel färbenden plasmareichen Ektodermzellen in helle, stark vacuolisirte Elemente von statten, die sich in nichts mehr von den geschilderten Zellen der Flimmerrinne unterscheiden. Dies ist leicht zu verstehen, da erstere den letzteren nun auch dadurch ähnlich werden, dass sie sich mit einem dichten Cilienbesatz versehen, der sich bis zur Mündungsstelle des Stomodäums in den Urdarm erstreckt. — Interessant sind die Lagenverhältnisse des Stomodäums. Seine schlanke, hyaline Röhre mündet keineswegs mehr in gerader Richtung in den Urdarm, sondern beschreibt nun eine zweimal ausgebogene S-förmige Kurve, deren Ende sich dorsal bis zum vorderen Theil des Urdarmes erstreckt. Diese seltsame Erscheinung lässt sich auf folgende Weise erklären:

Es sind namentlich zwei Faktoren, welche das schnelle Wachstum des Oligochäten-Embryos bedingen, einmal die Vermehrung seiner Zellelemente durch mitotische Theilungen; sodann aber der Druck, den die im Urdarm eingeschlossenen Eiweißmassen auf die umgebenden Wände ausüben. Namentlich in der mittleren Embryonalperiode hat letzterer Faktor vor ersterem das Übergewicht, was daraus hervorgeht, dass die Zellvermehrungen nicht schnell genug vor sich gehen, um für die in den Urdarm massenhaft eintretenden Eiweißmassen Raum zu schaffen. Die Folge davon ist, dass die Zellelemente des ganzen Embryos, namentlich aber des Entoderms aus einander gerissen und hierdurch oft sehr stark abgeplattet werden, so dass beispielsweise die außerordentlich lang gestreckten Urdarmzellen an manchen Stellen aus einem hohen Cylinderepithel zu einem flachen Pflasterepithel werden, das sich seiner Form nach in nichts mehr von dem anliegenden, gleichfalls abgeplatteten Ektoderm unterscheidet. Die dorsale Seite ist für diese Abplattung besonders geeignet, weil hier, wo das Mesoderm lange Zeit mangelt, der Embryonalkörper an und für sich am wenigsten mächtig ist und desshalb dem Druck der Eiweißmassen am ehesten nachgeben kann. — Mündet nun Anfangs das Stomodäum etwas schief nach oben (Fig. 3, Taf. XX) in den Urdarm, so legt sich die Wandung des letzteren gar bald, gemäß seiner Tendenz, dem Druck der Eiweißmassen im Inneren nachzugeben, der Röhre an, drängt sie nach oben und giebt

ihr hierdurch eine steilere Lage, die zu verlassen sie der auf die Urdarmwand ausgeübte Druck verhindert. Je steiler aber die Stomodäalröhre in die Höhe gerichtet ist, je dichter sie der Urdarmwand angeschmiegt liegt, desto größer wird auch die Kurve ausfallen, die sie zur Einmündung in den Urdarm bedarf und desto höher wird sich naturgemäß auch diese Stelle befinden.

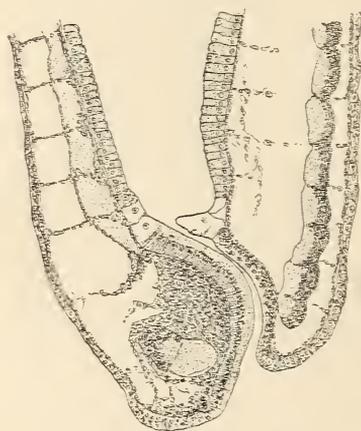
Gerade der umgekehrte Vorgang lässt sich hingegen zu Ende der Embryonalentwicklung verfolgen. Das Wachstum durch Zelltheilung tritt nun wieder ganz in den Vordergrund. Es gleichen sich alsdann die abnormen Lagenverhältnisse des Stomodäalantheils des Darmes wieder aus. — Doch davon später! — Es will mir nun scheinen, als ob die merkwürdige, scheinbar sehr unpraktische Verlagerung der inneren Stomodäalmündung doch auch einen bestimmten Zweck befolgt, nämlich denjenigen, zu verhüten, dass Eiweißmassen, die sich bereits im Urdarm befinden, wieder aus letzterem herausquellen. Würde das Stomodäalrohr auf geradem Wege, oder nur wenig geneigt in den Urdarm münden, so müsste der Verschluss — auch mit Hilfe von Muskelementen — doch nur sehr unvollkommen sein. Es könnte alsdann nur so viel Eiweiß im Embryo bleiben, wie der Urdarm bequem ohne Dehnung der Gewebe zu fassen vermöchte. Alles übrige eingeschluckte Material würde in Folge der elastischen Spannkraft der Gewebe wieder nach außen befördert werden. Anders ist es in unserem Fall: Hier bewirkt der Druck der Eiweißmassen im Inneren zugleich auch einen festen Verschluss der Stomodäalröhre, da letztere und die Urdarmwand für eine relativ große Strecke parallel zu einander laufen. Wir haben es hier also mit Verhältnissen zu thun, die sich, dem Princip nach, ganz gut mit den Verschlussvorrichtungen an der Wirbelthierharnblase vergleichen lassen, die verhindern, dass der Harn in die Harnleiter zurücktritt¹.

Vergleichen wir Fig. 4 und Fig. 3² mit einander (die Ver-

¹ Bekanntlich münden die Ureteren nicht \perp zur Wand der Harnblase, sondern in schiefer Richtung; je mehr also der Druck gegen die Blasenwand zunimmt, desto fester wird auch der Verschluss.

² Ich brauche wohl kaum zu erwähnen, dass Fig. 4 nicht dieser »mittleren Periode« entspricht, sondern in die erste fällt, wo das Wachstum durch mitotische Theilungen noch vollauf genügt, um den eindringenden Eiweißmassen Raum zu schaffen. Im Stadium der Textfig. 1 hingegen ist der Embryo schon in der letzten Periode angelangt; die Deformationen durch den Druck der Eiweißmassen haben sich hier schon nahezu vollständig ausgeglichen. Ich habe es nicht für nöthig gefunden bildliche Belege für die mittlere Wachs-

größerungen sind zwar nicht ganz dieselben, trotzdem kann man jedoch das Folgende erkennen, so sehen wir, dass in dem älteren Embryo die Entodermzellen weit höher, säulenförmiger geworden sind. Zugleich ragen letztere auch wieder bogenförmig in das Darmlumen. Ganz besonderes Interesse, aus Gründen, die ich unten mittheilen werde, verdient die Thatsache, dass vier Zellen, die an der Einmündungsstelle des Stomodäums in den Urdarm liegen und letzterem anzugehören scheinen, sich wesentlich von allen anderen Zellelementen unterscheiden. Ihre Breite, ihr großer Kern, vor Allem aber ihr hyalines, plasmatisches Aussehen verleiht ihnen ein ganz besonderes Gepräge. Sehr auffallend ist ihre Ähnlichkeit mit den Stomodäal- und den Exkretionszellen. Dass sie aus umgewandelten Urdarmzellen hervorgehen scheint mir sicher zu sein, obgleich ich trotz mancher Bemühungen diesen Umwandlungsprocess nicht in seinen einzelnen Etappen verfolgen konnte. Die Bedeutungen dieser Bildungen sind mir vollständig unklar; gleichwohl sind sie mir bei meinen Untersuchungen sehr nützlich gewesen; denn da sie eine geraume



Textfig. 1.

Zeit persistiren, so können sie gleichsam als Marke für den Übergang des Ektoderms in das Entoderm dienen; mit anderen Worten, sie geben die Stelle an — wie wir bald sehen werden — wo der Pharynx aufhört und der Mitteldarm beginnt.

Es würde nun zu weit führen, wollte ich aller Veränderungen Erwähnung thun, die der Embryo bis zur Ausbildung des Pharynx durchmacht. Letzterer wird von allen Darmtheilen zuerst fertiggestellt. Zwischen Fig. 4, Taf. XX und Text-

figur 1 liegen noch Stadien (die mittlere Wachstumsperiode), in denen der Urdarm durch die kolossale Eiweißaufnahme zu einem unförmigen Sack aufgebläht wird; freilich geht dies hier nicht so weit, wie bei anderen Lumbriciden (z. B. *Allolobophora foetida*), wo sich der ganze Embryo in eine große Kugel verwandelt, deren Körper-

thumsperiode zu geben, da dieselbe von allen Autoren, die über Oligochätenentwicklung gearbeitet haben, sehr übereinstimmend geschildert wird.

decke so dünn ist, dass sie bei der geringsten unartigen Berührung mit der Präparirnadel zerreißt. Es gewährt dann einen eigenartigen Anblick, wenn hierbei die Eiweißmasse in Folge des Druckes der Gewebe, wie ein kleiner Springbrunnen hervorquillt und der Embryo auf knapp $\frac{1}{4}$ seiner ehemaligen Größe zusammenschrumpft.

In Textfig. 1 hat aber der Process der Eiweißaufnahme schon längst seinen Höhepunkt überschritten. Der Urdarm ist zwar noch immer sackartig erweitert und zeigt bis jetzt noch nichts von einem gewundenen Verlauf, sein Verhältnis zum Stomodäum ist jedoch ein ganz anderes geworden. Auch innerhalb seiner Zellelemente sind bemerkenswerthe Veränderungen vor sich gegangen. Während zur Zeit der größten Eiweißaufnahme das Protoplasma der Art mit Nahrungskugeln erfüllt ist, dass (in Folge der starken Färbbarkeit dieser Elemente) nichts von Zellgrenzen, kaum etwas von Kernen zu sehen ist, so hat hier schon eine Verarbeitung der Nährsubstanzen stattgefunden. Das Plasma der Zellen ist zwar noch immer von kleinen Eiweißtröpfchen erfüllt; indessen haben dieselben nicht mehr den bedeutenden Umfang wie früher; auch lassen sich jetzt Zellgrenzen und Kerne klar und deutlich unterscheiden.

Die bedeutendsten Veränderungen hat jedoch das Stomodäum durchgemacht. Wie weit der Vorderdarm geht, zeigen deutlich die oben erwähnten hyalinen Entodermzellen an, die auch in diesem Stadium noch gut erhalten sind. Derselbe wird — wie man sieht — ausschließlich durch den Pharynx präsentirt. Somit stammt der Pharynx zweifellos aus dem Ektoderm. Es ergiebt sich daher, wenn die VEJDOVSKÝ'schen Untersuchungen an *Rhynchelmis* richtig sind, innerhalb der Oligochätengruppe für die einzelnen Vertreter eine bemerkenswerthe Differenz in der Embryonalentwicklung.

Ich möchte an dieser Stelle darauf hinweisen, dass auch für Regenerationsversuche an *Oligochäten* verschiedene Bildungsmoden des Vorderdarmes nachgewiesen worden sind. So gab F. v. WAGNER in seiner ersten diesbezüglichen Publikation für *Lumbriculus variegatus* an, dass sich der Darmkanal bei Regeneration des Vorder- und Hinterendes aus dem Entoderm erneuere. Dieser Befund wurde von RIEVEL auch für *Ophryotrocha*, *Nais* und *Lumbricus* bestätigt. Später hat nun F. v. WAGNER seine erste Deutung für falsch erklärt; er giebt nunmehr an, dass die ontogenetischen und regenerativen Vorgänge bei der Bildung des Vorderdarmes übereinstimmen. In einer Untersuchung dieser Verhältnisse bei *Tubifex* wurde von HAASE gezeigt, dass der Pharynx bei diesem *Limicolen* zweifellos aus dem Entoderm,

der Enddarm hingegen aus dem Ektoderm regenerirt werde und dass, nach F. v. WAGNER'S Darstellung der Befunde, dies auch bei *Lumbriculus* der Fall sein müsse. — Ich darf nicht unerwähnt lassen, dass nach meiner Ansicht sich der Enddarm hier wahrscheinlich aus beiden primären Keimblättern regenerirt haben dürfte; da ja — wie ich später nachweisen werde — das Proctodäum nicht bis zum letzten oder vorletzten Segment (VOJDOVSKÝ) reicht, sondern mindestens bis zum sechsten, vielleicht sogar bis zum siebenten und achten¹. Die HAASE'schen Regenerationsbefunde scheinen sich nun im Allgemeinen mit den VEYDOVSKÝ'schen Angaben über die Genese des Darmes von *Rhynchelmis* zu decken. Möglicherweise gehen also hier ontogenetische und regenerative Vorgänge auf gleiche Weise von statten. HAASE hebt ausdrücklich hervor, dass die jetzt bestehenden Differenzen in der ontogenetischen und regenerativen Bildung des Vorderdarmes bei ein und derselben Form nur durch das eingehende Studium sowohl der Embryonalentwicklung wie auch der Regenerationsvorgänge an derselben Art geklärt werden können. Ich hatte Anfangs die Absicht die Entwicklung des Darmtractus von *Tubifex rivulorum* zu studiren, ließ mich jedoch durch die VEYDOVSKÝ'schen Befunde, die für die Darmentwicklung der Land-Oligochäten viel Neues versprochen, zum Studium der letzteren bewegen. Wahrscheinlich werde ich diese Verhältnisse später auch für *Tubifex* prüfen; ich hoffe, dass hierdurch Gelegenheit gegeben wird, die HAASE'schen Regenerationsbefunde mit den embryologischen Vorgängen direkt zu vergleichen. Bezüglich desjenigen, was sich jetzt schon darüber sagen lässt, verweise ich auf HAASE'S Darstellung und die von ihm citirten Autoren. —

Dass der Pharynx in Textfig. 1 wirklich schon angelegt ist, tritt wohl klar hervor. Er ist — auch ohne dass wir die hyalinen Merzellen berücksichtigen — scharf von dem Mitteldarm abgesetzt. Sein Verlauf zeigt überdies die charakteristische, nach unten ausgebogene Kurve. Die obere Pharynxwand ist ferner schon, wie beim ausge-

¹ Wie hinfällig indessen gerade hier der Keimblätterbegriff wird, geht schon daraus hervor, dass sich beim ausgewachsenen Wurm weder morphologisch noch physiologisch ein Kennzeichen für den ektodermalen oder entodermalen Antheil der hinteren Darmpartie ergibt; beide Blätter verhalten sich also vollständig identisch. Desshalb erscheint es mir auch keineswegs als etwas besonders Merkwürdiges, wenn während der Regeneration selbst bei nahe verwandten Formen verschiedene Keimblätter denselben Organtheil bilden können. Lagebeziehungen, Correlationsvorgänge und manche anderen äußeren Momente mögen hierbei in erster Linie Ausschlag gebend sein.

wachsenen Thiere, bedeutend stärker als die untere. Auch das Hauptcharakteristikum dieses Darmtheils, das dorsale Muskelpolster, ist vollständig ausgebildet. Das Einzige was noch fehlt ist die vertikale Falte, welche später den ganzen Pharynx durchzieht und ihn nahezu in zwei symmetrische Stücke theilt.

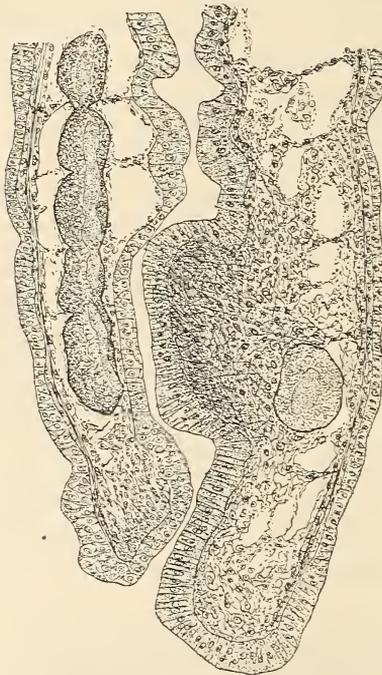
Vergleichen wir Fig. 4, Taf. XX mit Textfig. 1 und dem späteren Stadium Textfig. 2, so werden uns sofort die Ursachen klar, welche die neuen Lageverhältnisse der Darmtheile bewirkt haben: Die Verringerung der Spannung innerhalb des Mitteldarmes, so wie ein gesteigertes Längenwachsthum. Der Pharynx liegt in Textfig. 1 und 2 nicht mehr dem Urdarm angeschmiegt, wie dies bei Fig. 4, Taf. XX der Fall ist. Denn nun sind die Eiweißmassen im Darm schon ziemlich aufgebraucht und was darin ist, so wie das Wenige, was noch hinzukommt, findet reichlich in der Darmhöhle Unterkunft, ohne dass hierbei die dem Urdarm anliegenden Organe eingepresst werden müssen. Indem nun der Embryo nach hinten und vorn auswuchs, verlängerte sich doch nicht im gleichen Maße das Stomodäum; es begnügte sich vielmehr damit, seine Elemente wesentlich zu verstärken. Die Folge dieses Verhaltens war, dass es sich gleichsam vom Urdarm abrollte und seine in Textfig. 2 angegebene Gestalt annahm.

In Bezug auf die entodermalen Mitteldarmabschnitte will ich mich möglichst kurz fassen; da dieselben weder in morphologischer noch entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht besonderes Interesse bieten. Bekanntlich zerfällt der Mitteldarm in vier Abschnitte, die sich weniger durch specielle histologische Verhältnisse als durch die verschiedene Größe und Mächtigkeit ihrer Elemente von einander unterscheiden. Der vorderste Mitteldarmabschnitt, der Ösophagus, der nach CLAPARÈDE niemals dauernd Nahrungsbestandtheile enthält, also wohl auch nur als Zuleitungsröhre dient, ist der schlankste Theil, dann folgt der Kropf, welcher nur eine Auftreibung des Darmrohrs darstellt, sodann der Muskelmagen mit einem mächtig entwickelten Muskelbeleg und endlich der langgestreckte letzte Abschnitt des Mitteldarmes mit der Typhlosolis.

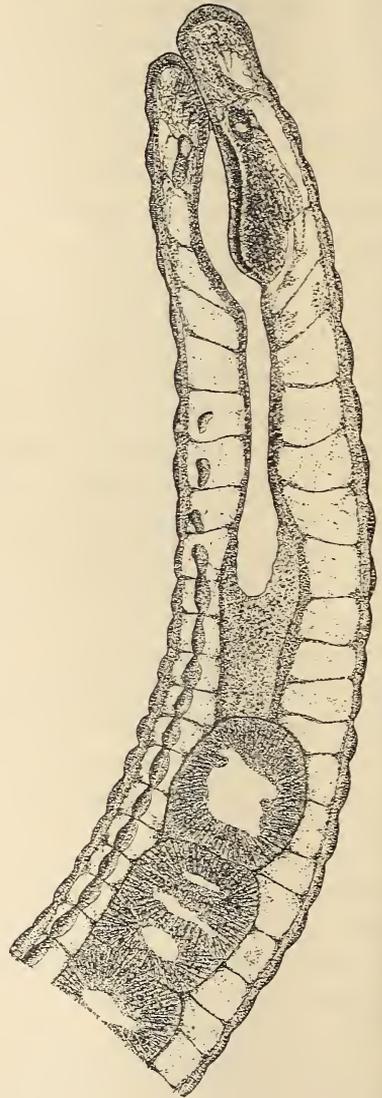
Dasjenige Stück, das am frühesten vom Mitteldarm zur Ausbildung kommt, ist der Ösophagus, wie denn auch die Differenzirung des Darmkanals von vorn nach hinten fortschreitet. In Textfig. 3 ist hierfür ein deutlicher Beleg gegeben. Wir sehen, dass schon jetzt die Grenze festgelegt ist, bis zu welcher der Ösophagus beim ausgewachsenen Thiere geht, nämlich etwa das 13. Segment. Bis hierher erstreckt sich das ziemlich gerade gerichtete Darmrohr, ohne

nur eine Windung zu machen und hebt sich hierdurch scharf von den großen, weiten Aussackungen des übrigen Mitteldarmes ab. Letztere sind noch in keiner Weise differenziert. Was die Bildung des Kropfes und des Muskelmagens anbelangt, so gehen beide aus der ersten der sackartigen Erweiterungen hervor, die dem Ösophagus folgen; der übrige Darm wird zum Mitteldarm mit der Typhlosolis (dass letztere durch eine dorsale Einfaltung der Darmwand entsteht, leuchtet ein).

Ich komme nun zum letzten Abschnitt, dem ektodermalen Procto-



Textfig. 2.



Textfig. 3.

däum. Er wird gemäß der von vorn nach hinten fortschreitenden Differenzierung auch zuletzt oder nahezu zuletzt angelegt, da zur Zeit seines Auftretens sich Kropf und Muskelmagen noch nicht von einander gesondert haben. Die Mesoblasten am analen Pole sind bereits

in einen Haufen indifferenter Zellen zerfallen, die das Material für die letzten Segmente liefern.

Die Anlage des Proctodäums erfolgt terminal, wengleich auch etwas ventral verschoben als Einstülpung des Ektoderms, die stets sofort mit dem Mitteldarm in Föhlung tritt. Im Allgemeinen hat die Einstülpung wohl, wie WILSON behauptet, die Gestalt eines feinen Schlitzes; ein Blick auf Fig. 5, Taf. XX zeigt jedoch, dass dieser Schlitz unter Umständen ganz bedeutende Weite haben kann (freilich haben wir es hier mit einem schon älteren Stadium zu thun; ich bitte auch die etwas schräge Schnittrichtung unbeachtet zu lassen). Später schließt sich das Proctodäum in gerader Richtung an den Mitteldarm an¹.

Im Gegensatz zu WILSON finde ich, dass sich Proctodäum und Mitteldarm stets sehr lange von einander unterscheiden lassen. Dieser Forscher sagt (p. 414): »The stomodaeal invagination has the form of a longitudinal slit which at first faces upwards owing to the curvature of the body; but gradually is turned backwards as the body straightens out. Its walls fuse completely with those of the archenteron and assume the same histological character, and every trace of the limit between them disappears. It is therefore impossible to determine how far forward the proctodaeum extends, but its extends is certainly very limited.«

Ein Blick auf Fig. 6 und 7 wird meine Ansicht bestätigen. Zunächst finde ich immer am Innenrand der Einstülpung eine helle plasmatische Zone, von der am Mitteldarm nichts zu sehen ist. Sodann zeichnet sich die Proctodäaleinstülpung durch eine große Anzahl dunkel sich färbender Kerne aus. Das stärkste Unterscheidungsmerkmal bildet jedoch die Färbung. Bei der von mir angewandten Konservirung und Tinktion (Konservirung mit HERMANN's Flüssigkeit, Färbung mit der HEIDENHAIN'schen Eisen-Hämatoxylin-Methode) besitzt der Mitteldarm stets in dieser Periode einen gelblichen Ton, alle ektodermale Elemente jedoch eine typische blaue Hämatoxylinfarbe. Die erstere Thatsache führe ich auf den hohen Eiweißgehalt der Entodermelemente zurück. Erst relativ spät verschwinden diese Differenzen. Ich habe es versucht letztere etwas in meinen Figuren anzudeuten, muss jedoch gleich hinzufügen, dass der Unterschied in Wirklichkeit weit bedeutender ist, da ja überall da, wo der grau-

¹ Ich habe deshalb nur solche Schnitte (außer Fig. 5) abgebildet, wo die gemeinschaftliche Achse beider getroffen ist.

braune Tuschten auf meinen Zeichnungen hervortritt, der blaue Hämatoxylinton vorhanden sein müsste.

Die Frage, bis zu welchem Segment sich das Proctodäum erstreckt, wie sie bei dieser Gelegenheit stets aufgeworfen wird, hat natürlich nur dann Sinn, wenn man sich damit nach dem Antheil des Darmtractus erkundigt, der aus dem Proctodäum hervorgegangen ist, sowie nach der Anzahl der Segmente, die derselbe durchläuft. Da ja schon gleich Anfangs die Proctodäaleinstülpung in Berührung mit dem Mitteldarm tritt, und da sich ja fortwährend neue Metameren bilden, so reicht dieselbe in verschiedenen Zeiten bis zu verschiedenen Segmenten. Dass das Proctodäum sich schon sehr bald über verschiedene Segmente erstreckt, geht wohl schon aus Fig. 6 und 7 hervor. In Fig. 7 lassen sich vier Segmente unterscheiden; eben so in Fig. 8. Beide Bilder geben deutlich den Modus der Verschmelzung an zwischen Proctodäum und Mitteldarm. Dass dies jedoch nicht nach der WILSON'schen Deutung vor sich geht, zeigen beide Bilder wohl klar. Eine Verschmelzung der Elemente beider Keimblätter findet zunächst keineswegs statt. In Fig. 7 sehen wir noch, wie sich das Proctodäum glatt an die Mitteldarmwand anlegt. Von einem Durchbruch ist hier noch keine Spur angedeutet. Anders in Fig. 8. Hier haben sich die an einander stoßenden Wände merklich verdünnt; trotzdem kann auch hier keinerlei Fusion beider konstatiert werden. Merkwürdigerweise hat sogar noch einmal eine Ablösung beider Wände von einander stattgefunden. Zwischen ihnen hat sich ein deutlicher Lymphraum ausgebildet. Der Durchbruch scheint immer bei der Ausbildung des vierten Segments stattzufinden, wovon ich mich an mehreren Beispielen überzeugen konnte. Hand in Hand mit diesem Vorgang geht eine Erweiterung des Mitteldarmes und des anschließenden Proctodäalantheils. Letzterer bleibt jedoch noch für lange Zeit viel enger als ersterer (Fig. 8, Taf. XX). Diese Thatsache, sowie die große Anhäufung von Kernen lassen auch noch lange nach dem Durchbruch den Proctodäalantheil des Darmes erkennen. Dass auch nach dem Durchbruch noch eine Vermehrung der hinteren Segmente erfolgt, geht aus Fig. 8 hervor. Hier hat sich das Proctodäum seit seinem Durchbruch noch um zwei Segmente vermehrt; es reicht hier also bis zum sechsten Segment. Trotzdem lässt sich am Ende des Wurmes noch eine indifferente Zone erkennen; somit dürfte auch noch eine weitere Segmentvermehrung angenommen werden. Vielleicht ist es möglich nachzuweisen, dass der ektoder-

male Enddarm des Wurmes sich später noch bis zum siebenten und achten Segment erstreckt. Jedenfalls tritt aber jetzt sehr bald ein Zeitpunkt ein, wo sich ektodermaler und entodermaler Antheil nicht mehr von einander unterscheiden lassen.

Wie ich schon in der Einleitung erwähnt habe, entsprechen die einzelnen Abschnitte des *Oligochäten*-Darmes (sowie desjenigen der Hirudineen) nicht vollständig den gleichnamigen Gebilden der übrigen Anneliden. Wie ist dies zu verstehen? EISIG giebt hierfür in seiner »Entwicklungsgeschichte der *Capitelliden*« eine ganz plausible Erklärung. Nach seiner Ansicht lässt sich der Oligochätendarm sehr gut mit demjenigen der *Anneliden* in seinen Haupttheilen homologisiren; dies sei indessen bis jetzt noch nicht geschehen. Der Pharynx der *Oligochäten* allein sei homolog dem Stoma und dem Ösophagus-Pharynx der übrigen *Anneliden*. Der Tractusabschnitt hingegen, dem man topographisch-anatomisch den Namen Ösophagus beilege, führe diese Bezeichnung mit Unrecht. Derselbe müsse daher fortan, seiner Abstammung gemäß, zum Mitteldarm gerechnet werden und sei höchstens als vorderer Mitteldarm vom hinteren Mitteldarm zu unterscheiden. Ösophagus und Pharynx sind nach EISIG's Befunden als Derivate derselben Anlage auch nur Abschnitte desselben Theiles und als Synonyme zu betrachten.

So sehr mir nun auch die Theorie EISIG's einleuchtet, so habe ich doch nicht das Recht, darüber zu entscheiden; dies kann nur durch ein eingehendes Studium der Entwicklungsgeschichte vom Ei aus nachgewiesen werden. Es müsste sich alsdann zeigen lassen, dass die von EISIG als »Ösophagoblasten« bezeichneten Zellgruppen, sich auch bei *Oligochäten* vorfinden, und dass aus ihnen der Pharynx hervorgehe.

Ich habe hierbei außer Acht gelassen, dass VEJDOVSKÝ für *Rhynchelmis* (einen *Limicolen*) nachzuweisen sucht, dass dort nicht nur der Ösophagus sondern auch der Pharynx aus dem Ektoderm stammt¹ und dass nur ein ganz kleiner Theil des Darmes — der Mund — aus dem Ektoderm hervorgeht. Hat sich dieser Forscher hierin nicht getäuscht, so dürfte die Definition EISIG's höchstens für die *Terricolen* ausschließlich Geltung haben; innerhalb der *Oligochäten*-Gruppe selbst wäre hingegen eine sehr merkwürdige Verschiedenheit der Entwicklung morphologisch und physiologisch gleichwerthiger Organe zu konstatiren.

¹ Diesen Ergebnissen stehen die Befunde ROULE's für *Enchytraeoides marioni* entgegen, wo sich der Darm im Ganzen so verhält, wie bei *Allolobophora putris*.

Larvale Exkretionsorgane.

Der erste Nachweis einer exkretorischen Funktion des Embryonalkörpers der *Oligochäten* lässt sich schon für ein sehr frühes Entwicklungsstadium bringen. So fand VEJDOVSKÝ bereits bei aus zehn Blastomeren bestehenden Embryonalstadien drei gut ausgebildete pulsirende Exkretionszellen. Er deutet sie »als Furchungskugeln, die sehr frühzeitig ihre durch das Vorhandensein vielfach verschlungener Kanälchen und Vacuolen sich auszeichnende exkretorische Funktion dokumentieren«. In Bezug auf letztere verweise ich auf VEJDOVSKÝ's eingehende Schilderungen. Wie dieser Forscher schon berichtet, hört die Thätigkeit der Exkretionszellen auch dann noch nicht auf, wenn dieselben bereits vom Ektoderm umwachsen sind und in der primären Furchungshöhle liegen.

Ich habe nun der Art und Weise, wie die Exkretbildung innerhalb dieser Zellen von statten geht, meine Aufmerksamkeit geschenkt und kam zu der Überzeugung, dass der Kern hierbei eine hervorragende Rolle spielt. Betrachten wir Fig. 12, Taf. XXI (die noch zu einem anderen Zwecke dient), so sehen wir, wie sich in der Exkretionszelle, rings um den Kern, große Vacuolen angesammelt haben, deren körniger Inhalt sich dunkel färbt. Die Peripherie des Kerns bildet keine geschlossene Kurve, wie bei gewöhnlichen Kernen, sondern ist an mehreren Stellen stark eingebuchtet. Das Innere ist ganz mit kleinen Tröpfchen erfüllt. Sehr merkwürdig sieht der Nucleolus aus. Während derselbe für gewöhnlich die Gestalt einer Kugel besitzt, ist er hier mit einer Anzahl Spitzen besetzt, die pseudopodienartig in die Kernsubstanz hineinragen. Die Anfüllung der Zelle mit Exkret ist in Fig. 12 noch lange nicht auf ihrem Höhepunkt angelangt; vielmehr hat dieselbe erst begonnen. Wenn die Zelle die größte für sie noch fassbare Menge Exkret erzeugt hat, haben Kern und Zelleib die Gestalt sehr umfangreicher Blasen angenommen, deren strukturloses Innere nur von wenigen mächtigen Vacuolen ausgefüllt ist.

Fälle, wo die Sekretion und Exkretion unter Einwirkung von Zellkernen stattfindet, sind übrigens schon lange bekannt. KORSCHÉLT wies diese Thatsache z. B. für eine ganze Reihe von Drüsenzellen nach; so für gewisse Follikelzellen bei *Ranatra* und *Nepa*, welche die sogenannten Strahlen der Eier dieser Formen zu liefern haben; sodann für die Drüsenzellen am Genitalapparat von *Branchi-*

pus, so wie die Spinndrüsen der Schmetterlingsraupen. Ich selbst habe einen ähnlichen Vorgang schon in meiner Arbeit über Zellplatten erwähnt und abgebildet. Ich fand nämlich, dass hier die vacuolisirten Zellen des Tentakelentoderms der *Hydroiden* ebenfalls durch Sekretausscheidungen entstehen, die zuerst rings um den Zellkern in Gestalt eines hellen Hofes auftreten. —

Die erwähnten Exkretionszellen, die nach VEJDOVSKÝ allen *Lumbriciden* mit Ausnahme von *Allolobophora foetida* zukommen, sind wahrscheinlich nur als sekundäre Bildungen zu betrachten, die ihren Ursprung den veränderten äußeren Entwicklungsbedingungen, d. h. dem Übergang von einer freilebenden Larve zu einer solchen innerhalb des Eiweißes von Kokons, zu verdanken haben. Die concentrirtere Nährsubstanz mochte auch einen lebhafteren Stoffwechsel zur Folge haben; derart, dass schon vor dem Auftreten der larvalen Urniere Exkretionsstoffe erzeugt und demgemäß Organe zur Ausscheidung derselben geschaffen werden mussten. War Anfangs die Exkretion als Nebenfunktion noch an alle Zellen gebunden, so specificirten sich später bestimmte Elemente hierfür, an die von nun an die gesammte ausscheidende Thätigkeit übertragen wurde.

Was nun die larvale Urniere betrifft, so wurde dieselbe zuerst bei den *Oligochäten* von BERGH für *Criodrilus* nachgewiesen. Dieselbe besteht hier aus zwei röhrenförmigen Organen von derartiger Ausdehnung, dass man sie schon mit Lupenvergrößerung erkennen kann. »Sie verlaufen im Bogen vor der Mundregion bis etwa an die Mitte des Embryonalkörpers, wo sie ein Stück seitwärts des Keimstreifens endigen.« Die Urniere ist unverzweigt, etwas abgeplattet und liegt stets zwischen Epidermis und Darmrohr eingebettet. Ein eigentliches Drüsenepithel giebt es nicht. Die Röhre besteht aus durchbohrten Zellen, deren Grenzen nicht zu erkennen sind. Hier und da lassen sich Kerne mit Kernkörperchen unterscheiden; besonders im vorderen Theil der Urniere sind die Kerne von sehr bedeutender Größe. Flimmerung konnte BERGH nur einmal bei einem ganz jungen Embryo von Kugelgestalt erkennen. Die Wimpern waren hier gegen das Wurmende gerichtet. Am Hinterende ließ sich zweifellos eine äußere Mündung des Organs nachweisen. Nahe an der Höhle des Mundsegmentes nach vorn endigte die Urniere in Gestalt eines Blindsackes, der sich durch keine Besonderheiten von der übrigen Röhre unterschied.

Die Angaben VEJDOVSKÝ's betreffs der Urniere der *Lumbriciden* unterscheiden sich in manchen Punkten wesentlich von denjenigen

BERGH's. Für ihn hat die Urniere einen inneren und einen äußeren Bestandtheil. Letzterer sind die Exkretionszellen; den inneren Theil hingegen bilden feine Kanälchen, die mit von hinten nach vorn schlagenden Wimpern besetzt sind. »Weil das Lumen sehr unbedeutend ist, so giebt sich das Vorhandensein der Wimpern als eine Welle kund.« Nur bei *Lumbricus rubellus* hat VEJDOVSKÝ »die vermeintliche innere Mündung« in Form einer Flamme konstatiert. Für *Dendrobaena* sowie für *Allolobophora putris* konnte VEJDOVSKÝ zwei Urnierenkanälchen feststellen. Jedes derselben verläuft von den Exkretionszellen auf der Rückenseite nach hinten, biegt sich dann in das letzte Drittel der Körperlänge nach vorn und zur Bauchseite. Den weiteren Verlauf gelang es VEJDOVSKÝ nicht festzustellen. Was nun die Thätigkeit der larvalen Pronephridien betrifft, so stellt sich VEJDOVSKÝ dieselbe der Art vor, dass durch die Kanälchen in Folge der von hinten nach vorn gehenden Flimmerung, irgend welche flüssige Stoffwechselprodukte in die Exkretionszellen geschafft werden, welche letzteren ihrerseits noch Exkret hinzuliefern können. Von dort aus soll das Exkret durch einen winzig kleinen Porus in der Medianlinie der vorderen Rückenseite von den Exkretionszellen nach außen befördert werden. Dieser Exkretionsporus, den ich leider niemals sehen konnte, wurde später auch von BERGH's Frau beobachtet. —

Meine Untersuchungen über die larvalen Pronephridien geben nun mit denjenigen keiner der beiden Forscher identische Resultate; indessen darf ich nicht unerwähnt lassen, dass die BERGH'schen Befunde den meinigen doch noch am nächsten stehen. Die Urniere von *Allolobophora putris* ist nach meinen Untersuchungen paariger Natur, beginnt in der Kopfhöhle und zieht sich dann eine Strecke weit dorsal zwischen Ektoderm und Urdarm hin, um dann später ventralwärts bis etwa $\frac{1}{3}$ der Höhe des Embryos herabzusinken. Ungefähr in dieser Gegend mündet sie nach außen. Schildert VEJDOVSKÝ die Urniere als sehr feine Kanälchen, für deren Oberfläche sich sehr schwierig Zellen oder kernartige Gebilde nachweisen lassen, so war dasjenige Merkmal, was mir an der Urniere zuerst auffiel, gerade die ungeheuer großen Kerne derselben, die etwa das Zehnfache des Umfangs gewöhnlicher Kerne besitzen¹. Im Ganzen beobachtete ich vier bis fünf Kerne. Drei derselben traf ich stets an derselben Stelle; sie scheinen also wohl fixirt zu sein.

¹ Auch für *Criodrilus* sind nach BERGH die Kerne im vorderen Theil der Urniere von sehr bedeutender Größe.

Zunächst einer, der größte, am Anfang der Urniere Fig. 12, Taf. XXI, dann ein weiterer, kleinerer, Fig. 13, Taf. XXI und schließlich noch einer ganz am Ende und nahe an der Ausmündung des Organs. Wie BERGH fasse ich die Urnierenröhre als eine Reihe Zellen auf, zu welchen die erwähnten Kerne gehören und deren Plasmaleiber durchbohrt sind. Was nun die Behauptung VEJDOVSKÝ's betrifft, dass die Urniere im Zusammenhang mit den Exkretionszellen stehe, so zeigt ein Blick auf Fig. 12, Taf. XXI das Unzulängliche derselben. Freilich liegt die Urniere an einer Stelle dicht den Exkretionszellen an; die Röhre mündet jedoch keineswegs in dieselben ein, sondern erstreckt sich noch um ein gutes Stück weiter. Die Anfangsstelle der Urniere liegt in der Kopfhöhle, in die sie deutlich mit weiter Öffnung einmündet. Wir haben es also mit einer offenen Urniere zu thun. Das Endstück ist kolbig aufgetrieben und lagert fest angeschmiegt an der Darmwand, von der es sich durch seine hyaline Beschaffenheit deutlich und scharf abhebt, Fig. 11, Taf. XXI. Fig. 9, Taf. XX giebt ein Situationsbild des Endapparates. Der Urnierenkanal ist nun nicht etwa mit gleichmäßig vertheilten Wimpern besetzt, sondern besitzt typische, mächtige Flimmerlocken, deren größte aus dem kolbig verdickten Anfangsstück hervorgeht. Diese Flimmerlocke durchzieht einen großen Theil des Kanals. Je an den Partien der Röhre, wo die großen Kerne sitzen, scheinen mir andere Wimperbüschel zu entspringen, die sich gleichfalls nach rückwärts in das Kanallumen erstrecken. Letzteres scheint mir um so wahrscheinlicher zu sein, als sich sicher Wimpern vom Anfang bis zum Ende der Röhre erstrecken, die eine Flimmerlocke am Anfangsstück jedoch kaum den mannigfaltig gebogenen Kanal wirkungsvoll in seiner ganzen relativ bedeutenden Ausdehnung mit ihren Elementen versorgen könnte.

Den Ausführgang habe ich nur zweimal beobachtet: derselbe war jedoch jedes Mal so ungünstig im Schnitt getroffen, dass ich nur ein Kombinationsbild davon geben könnte. Ich unterlasse dies um so eher, als schon BERGH eine gute Zeichnung des Ausführganges giebt. Nur möchte ich bemerken, dass an jener Stelle bei *Allolobophora putris* die Elemente des Ektoderms gegenüber den Nachbarzellen bedeutend umfangreicher sind. Der Kanal mündet also in einem dichten Zellpolster nach außen. Ganz nahe an der Mündungsstelle befindet sich, wie ich oben schon erwähnt habe, ein umfangreicher Kern, der der Urniere angehört. Von hier aus erstreckt sich die

letzte Flimmerlocke in das Lumen. Sie reicht bis zur Öffnung, wo noch einige Wimpern nach außen schlagen können. Dass man den Ausführgang der Urniere so selten erblickt, beruht wahrscheinlich, wie schon BERGH angiebt, auf den Kontraktionen, die der Embryo während der Konservierung erleidet.

Was die Funktion der Urniere anbelangt, so scheint sie zunächst als Leitungsröhre zu dienen, welche die Aufgabe hat, die in der Kopfhöhle angesammelten Stoffwechselprodukte aus dem Körper zu schaffen. Dass hierbei natürlich keine von hinten nach vorn gehende Flimmerung vorhanden sein kann, wie VEJDOVSKÝ behauptet, liegt wohl auf der Hand. Übrigens hat ja schon BERGH, wie ich oben bereits erwähnt habe, freilich nur an einem lebenden Embryo, eine von vorn nach hinten gehende Flimmerung beobachtet. Auch der Urnierenkanal scheint Exkrete abzusondern; wenigstens findet man an vielen Stellen die sonst hyaline Wand mit dunkel sich färbenden Exkrettröpfchen imprägnirt.

Dass BERGH nicht die Wimperflamme nachweisen konnte, die doch aller Wahrscheinlichkeit nach auch bei *Criodrilus* vorhanden sein dürfte, scheint mir lediglich an der Konservierung zu liegen, sonst wäre sie einem so exakten Beobachter nicht entgangen. VEJDOVSKÝ hingegen konnte sie wohl deshalb nicht sehen, weil er seine Untersuchungen nur an lebendem Material (vielleicht auch an Totalpräparaten) vornahm. Seine Bilder lassen demgemäß auch von der Urniere im optischen Schnitt kaum mehr als zwei feine parallele Striche erkennen¹.

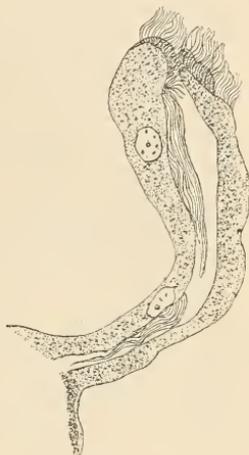
Hinsichtlich der Beziehungen zwischen der Urniere der *Hirudineen* und derjenigen der *Oligochäten* steht es bei mir fest, dass beide auf die Kopfniere der *Polychäten* zurückzuführen sind. Indessen halte ich eine Homologisierung einzelner Theile der Urniere beider Annelidengruppen für mehr als problematisch, da zweifellos das Organ der *Hirudineen* sehr wenig ursprüngliche Merkmale mehr besitzt. Ich sehe deshalb von einem Vergleich mit den morphologischen Verhältnissen der *Hirudineen*-Urniere ab und verweise hierfür auf die beiden am Schluss citirten Arbeiten von BERGH.

¹ Bei *L. rubellus* scheint VEJDOVSKÝ die obere Wimperflamme beobachtet zu haben. Ich citire hier noch einmal die bezügliche Stelle, aus der dies hervorgeht: »Nur bei *Lumbricus rubellus* habe ich die vermeintliche innere Mündung in Form einer Flamme konstatirt.« Aus der Abbildung lässt sich leider wenig sehen.

Wenn ich mir am Schluss noch erlaube zwei Bilder von Hirudineen-nephridien nach MOORE zu geben, so will ich natürlich hiermit nicht die Oligochäten-Urnieren homologisiren. Indessen scheinen mir die morphologischen Verhältnisse beider Organe so viel Übereinstimmendes zu haben, dass man gewiss auch mit einigem Recht auf eine funktionelle Ähnlichkeit derselben schließen darf.



Textfig. 4.



Textfig. 5.

Ähnlich wie bei der Urnieren von *Allolobophora putris* haben wir es auch hier mit einem feinen hyalinen Kanal zu thun, der am vorderen Ende mit der Leibeshöhle communicirt (bei der Urnieren von *Allolobophora putris* ist es natürlich die primäre Furchungshöhle). Ferner besitzt das Organ ebenfalls eine kolbige Anschwellung am Vordertheil, von welcher eine umfangreiche Flimmerlocke ausgeht. Eben so entspringt je in der Gegend eines Kernes ein Flimmerbüschel, das sich nach rückwärts in das Lumen des Kanals erstreckt.

Neapel, am 27. Februar 1899.

Litteraturverzeichnis.

1. R. S. BERGH, »Über die Metamorphose von *Nephtelis*.« Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1885.
2. — »Die Metamorphose von *Autostoma gulo*.« Arbeiten aus dem zool. Inst. in Würzburg. Bd. VII. 1885.
3. — Zur Bildungsgeschichte der Exkretionsorgane von *Criodrilus*.« Arbeiten aus dem zool.-zoot. Inst. in Würzburg. Bd. VIII. 1888.
4. ED. CLAPARÈDE, »Histologische Untersuchungen über den Regenwurm.« Leipzig 1869.

5. HUGO EISIG, »Zur Entwicklungsgeschichte der *Capitelliden*.« Mitth. aus der Zool. Station zu Neapel. Bd. XIII. 1. u. 2. Heft. 1898.
6. H. HAASE, »Über Regenerationsvorgänge bei *Tubifex rivulorum*.« Diese Zeitschr. Bd. LXV. 2. Heft.
7. B. HATSCHEK, »Studien über Entwicklungsgeschichte der *Anneliden*.« Arb. aus dem zool. Inst. der Univ. Wien. 3. Heft. 1878.
8. F. HEPKE, »Über histo- und organogenetische Vorgänge bei den Regenerationsprocessen der *Naiden*.« Diese Zeitschr. Bd. LXIII. 1897.
9. K. HESCHELER, »Über Regenerationsvorgänge bei *Lumbriciden*.« 1. u. 2. Theil. Jen. Zeitschr. für die ges. Naturwissensch. Bd. XXX. 1896 u. 1898.
10. NIK. KLEINENBERG, »The Development of the Earthworm.« Quarterly Journ. Micr. Sc. Bd. XIX. 1879.
11. E. KORSCHULT, »Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns.« Zool. Jahrb. Bd. IV. 1889.
12. — »Über Regenerationsvermögen der Regenwürmer.« Sitzungsber. der Gesellsch. zur Bef. der ges. Naturw. Marburg 1897.
13. — »Über Regenerations- und Transplantationsversuche an *Lumbriciden*.« Verhandl. der deutschen zool. Gesellschaft auf der 8. Jahresvers. Leipzig 1898.
14. MOORE, »On the structure of the discodrilid Nephridium.« Journ. of Morph. Vol. XIII. May 1897. No. 3.
15. K. PETER, »Das Centrum für die Flimmer- und Geißelbewegung.« Anat. Anz. Bd. XV. 25. Jan. 1899.
16. H. RIEVEL, »Die Regeneration des Vorderdarmes und Enddarmes bei einigen *Anneliden*.« Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1896.
17. LOUIS ROULE, Études sur le développement des *Annelides*.« Ann. Sc. Nat. Zool. T. VII. 1889.
18. FR. VEJDOVSKÝ, »Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen.« Prag 1888—1892.
19. EDMUND B. WILSON, »The Embryologie of the Earthworm.« Journ. of Morph. Vol. III. Dec. 1889.
20. F. v. WAGNER, »Einige Bemerkungen über das Verhältnis von Ontogenie und Regeneration.« Biol. Centralbl. Bd. XIII. 1873.
21. — »Zwei Worte zur Kenntnis der Regeneration des Vorderdarmes bei *Lumbriculus*.« Zool. Anz. Bd. XX. 1897.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Zeichnungen sind mit dem ABBE'schen Zeichenapparat von ZEISS auf der Höhe des Objektisches entworfen. Gebrauchte wurden ausschließlich apochromatische Systeme.

Zeichenerklärung:

B, Blastoporus;	En, Entoderm;
Bas, Basalknötchen;	Endd, Enddarm;
Brst, Borsten;	Ex, Exkretionszelle;
Ek, Ektoderm;	Exk, Exkretionszellkern;

<i>F</i> , Flimmerzelle;	<i>Uk</i> , Urnierenkanal;
<i>K</i> ₁ und <i>K</i> ₂ , erster und zweiter Kern des Urnierenkanals;	<i>U.M</i> , Urmesodermzelle;
<i>M</i> , Mesoderm;	<i>Ur</i> , Urniere;
<i>Pr</i> , Proctodäum;	<i>V</i> , Exkretvacuole;
<i>St</i> , Stomodäum;	<i>W</i> , Wimperflamme;
<i>Tr</i> , Trichter der Urniere;	<i>Wp</i> , Wimpern.

Tafel XX.

Fig. 1. Gastrula. Totalpräparat. Comp. Oc. 4, Obj. 8 mm Brw.

Fig. 2. Sagittalschnitt durch eine Gastrula. Comp. Oc. 4, Hom. Imm. 2 mm Brw.

Fig. 3. Sagittalschnitt durch einen jungen Embryo. Die Bildung des Stomodäums hat begonnen. Die Exkretionszellen sind vom Entoderm überwuchert. Comp. Oc. 12, Obj. 8 mm Brw.

Fig. 4. Sagittalschnitt. Älterer Embryo. Das Stomodäum hat sich zu einem langen hyalinen Rohr ausgebildet. Die ersten Segmente sind angelegt. Comp. Oc. 6, Obj. 8 mm Brw.

Fig. 5. Schiefer Schnitt durch das Hinterende eines älteren Embryo. Beginnende Proctodäaleinstülpung. Comp. Oc. 4, Obj. 8 mm Brw.

Fig. 6. Frontalschnitt durch das Hinterende eines Embryos. Die Proctodäaleinstülpung ist bis zum dritten Segment fortgeschritten. Es ist noch nichts von einer Verschmelzung derselben mit dem entodermalen Mitteldarm zu sehen. Comp. Oc. 4, Obj. 8 mm Brw.

Fig. 7. Frontalschnitt durch das Hinterende eines älteren Embryos. Die Proctodäumeinstülpung reicht bis zum vierten Segment. Die Proctodäumwand und die Mitteldarmwand haben sich an ihrer Berührungsstelle merklich verdünnt. Zwischen beiden hat sich ein Lymphraum ausgebildet. Comp. Oc. 8, Obj. 16 mm Brw.

Fig. 8. Frontalschnitt durch das Hinterende eines älteren Embryos. Der Durchbruch des Proctodäums ist erfolgt. Dasselbe hat sich noch über zwei weitere Segmente erstreckt; es reicht also jetzt bis zum sechsten Segment. Die Stelle, wo der Mitteldarm anfängt, lässt sich noch deutlich erkennen. Comp. Oc. 4, Obj. 8 mm Brw.

Fig. 9. Sagittalschnitt durch einen alten Embryo. Situationsbild zur Demonstration der Urnierenmündung. Comp. Oc. 8, Obj. 16 mm Brw.

Tafel XXI.

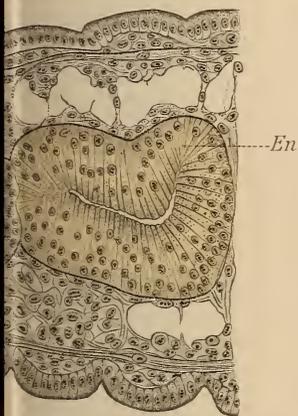
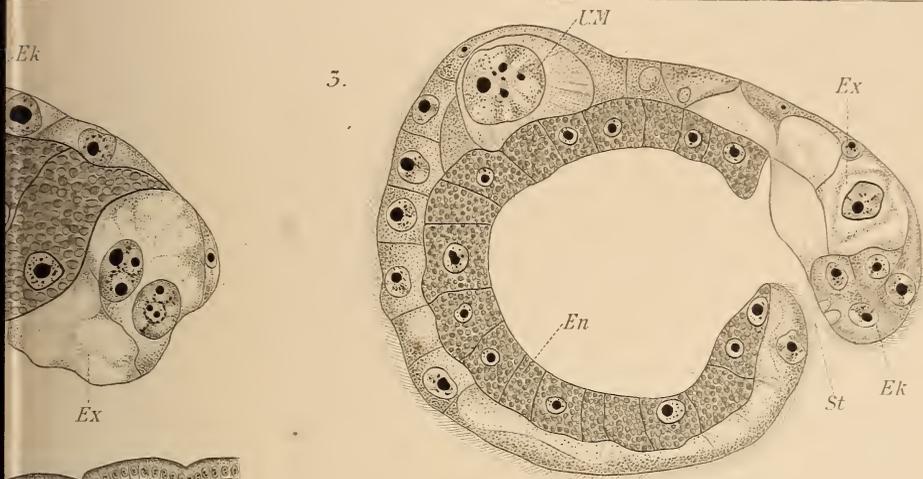
Fig. 10. Wimperzelle der Flimmerrinne. Eintritt der Wimpern in den Zelleib. Comp. Oc. 12, hom. Imm. 2 mm Brw.

Fig. 11. Sagittalschnitt. Endapparat der Urniere. Comp. Oc. 8, hom. Imm. 2 mm Brw.

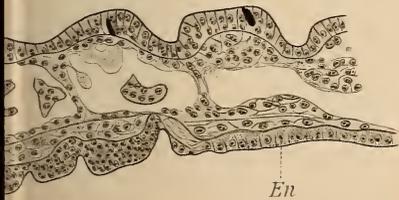
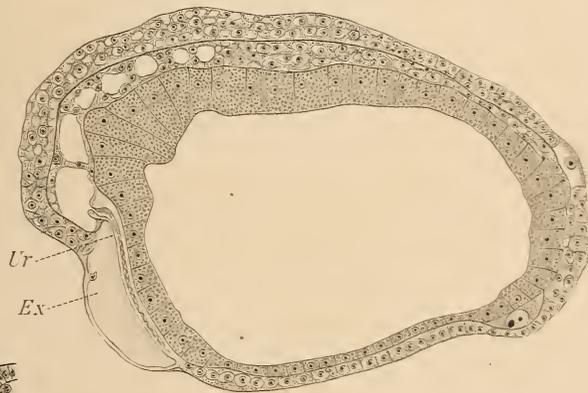
Fig. 12. Stück des Urnierenkanals mit dem ersten Kern. *Ex*, Exkretionszelle mit Exkretvacuolen. Der Kern ersterer charakteristisch verändert. Comp. Oc. 8, hom. Imm. 2 mm Brw.

Fig. 13. Stück des Urnierenkanals mit dem zweiten Kern. Comp. Oc. 8, hom. Imm. 2 mm Brw.

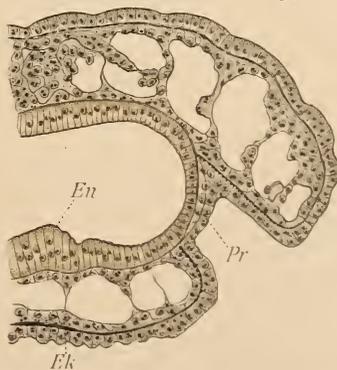
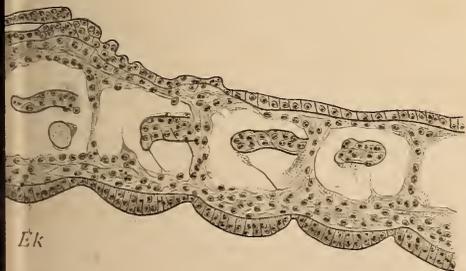


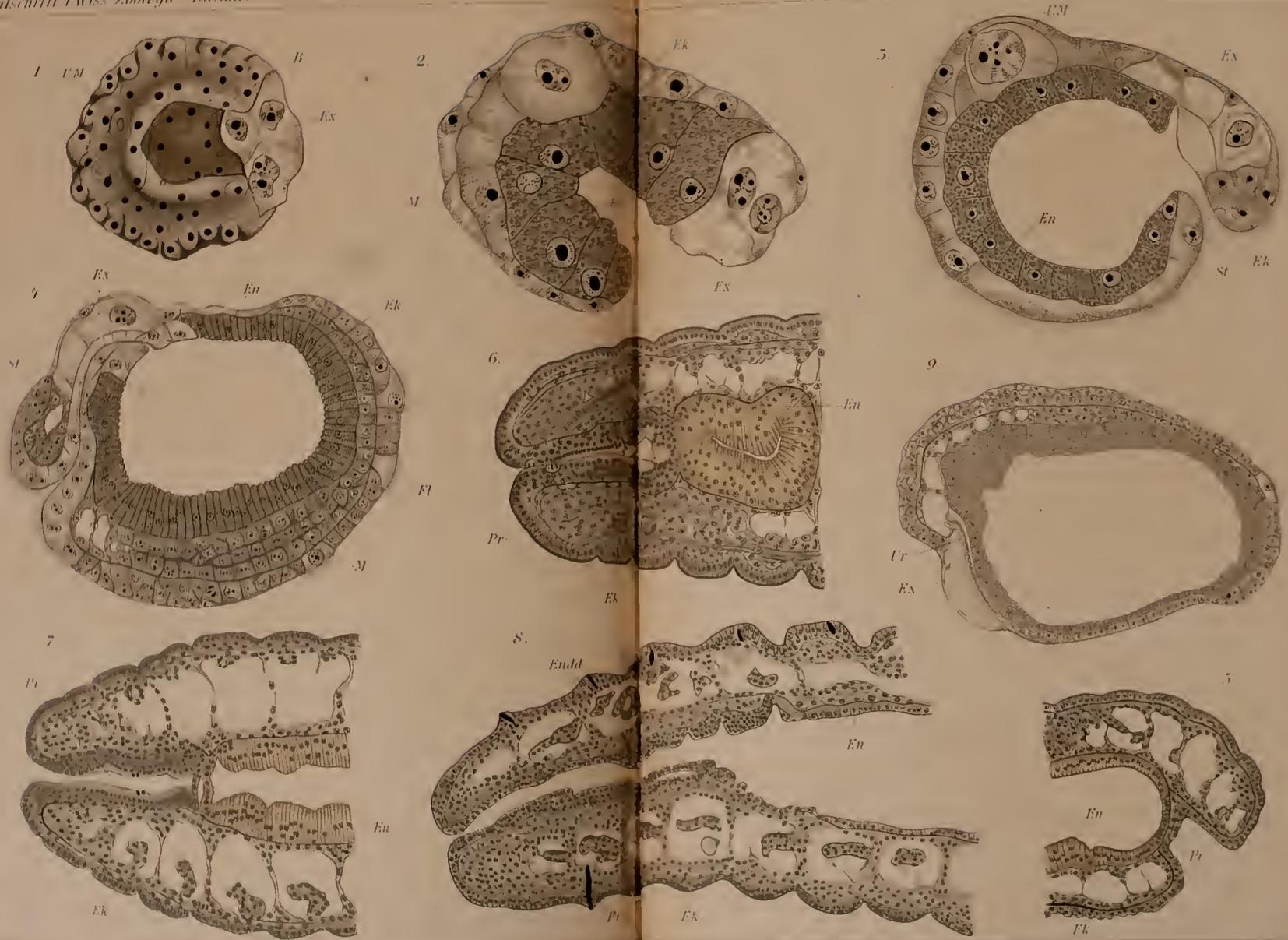


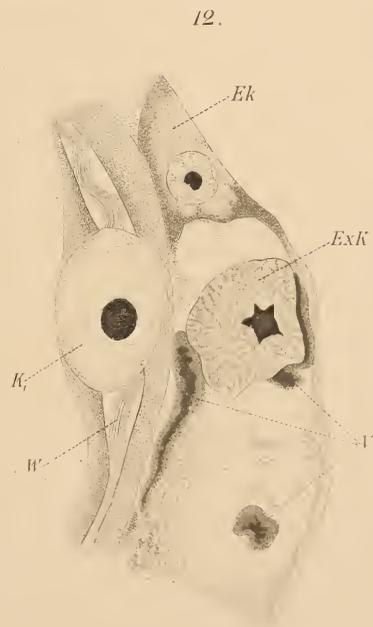
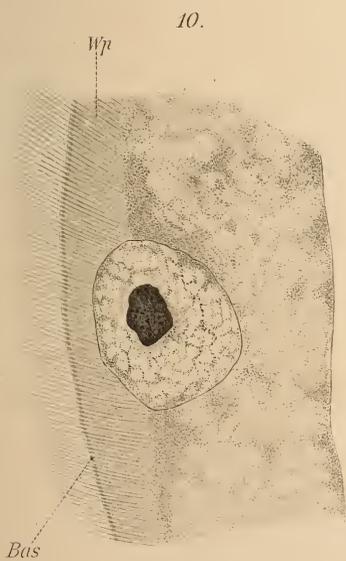
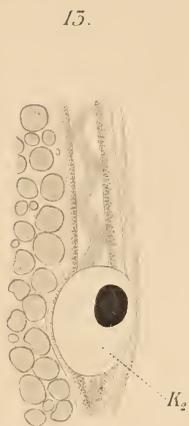
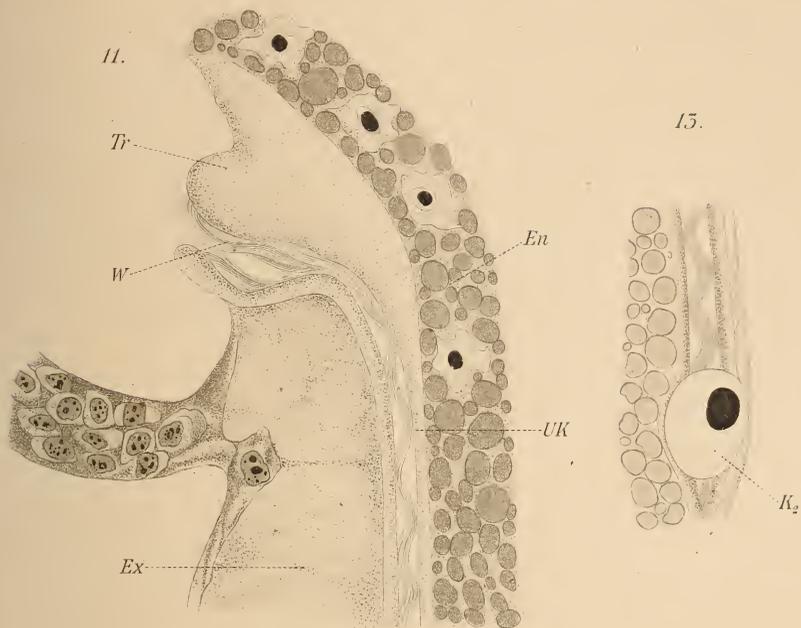
9.



5.







ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1899

Band/Volume: [66](#)

Autor(en)/Author(s): Hoffmann R. Wolfgang

Artikel/Article: [Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Oligochäten.
335-357](#)