

Nochmals über die Entwicklung der Segmentalorgane.

Von

R. S. Bergh.

Mit Tafel XXX.

Nachdem ich schon zweimal — allerdings vor längerer Zeit — Mittheilungen über die Entwicklungsgeschichte der Segmentalorgane¹ gemacht habe, bedarf es zunächst einer kurzen Motivirung dessen, dass ich nun wieder zum dritten Male das genannte Thema aufgenommen habe.

Durch Untersuchungen an *Criodrilus* und *Lumbricus* meinte ich endgültig Folgendes festgestellt zu haben: »Trichter-, Schlingen- und Endabschnitt differenziren sich aus einer einheitlichen Anlage heraus, die in den inneren Muskelplatten ohne Betheiligung der Epidermis entsteht. Und die auf einander folgenden Nephridien stehen gleich von ihrem ersten Anfang an unter einander in keinem Zusammenhang².« Die Bildung des ganzen Organs geht, wie ich nachwies, von einer größeren, im ventralen Theil des Septum gelegenen Zelle aus, welche ich Trichterzelle nannte. Die ganze ältere Litteratur über diesen Gegenstand ist in den genannten Arbeiten sehr eingehend behandelt, so dass ich in Bezug darauf auf jene verweisen kann. Etwas vor dem Erscheinen meiner *Lumbricus*-Arbeit erschien die größere Abhandlung von E. B. WILSON über die Embryologie derselben Gattung³, so dass die in derselben enthaltenen abweichenden Angaben in einem Nachtrag besprochen werden konnten; es wurde daselbst hervorgehoben, dass WILSON durch Untersuchung

¹ Zur Bildungsgeschichte der Exkretionsorgane bei *Criodrilus*. Arbeiten a. d. zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. VIII. 1888. p. 223 ff. — Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. I. Zur Entwicklung und Differenzirung des Keimstreifens von *Lumbricus*. Diese Zeitschr. Bd. L. 1890. p. 469 ff.

² Diese Zeitschr. Bd. L. p. 501.

³ The Embryology of the Earthworm. Journ. of Morph. Vol. III. 1889. p. 387 ff.

später Stadien, die nichts entscheiden können, zu seinen Ergebnissen gelangt ist. Mit dieser in anderer Beziehung sehr verdienstvollen Arbeit brauche ich mich deshalb hier nicht mehr zu beschäftigen.

Meine Darstellung wurde seitdem von mehrfacher Seite bestätigt. So wurden zunächst für die Hirudineen von BÜRGER¹ meine Angaben für durchaus richtig erklärt; bei den Hirudineen entsteht übrigens, wie ich schon früher angegeben hatte, die Endblase als eine Epidermiseinstülpung und hat demnach kein Homologon in den Segmentalorganen der Lumbriciden. Ferner wurde die obige Darstellung von MICHEL² durch dessen Untersuchungen über die Regeneration bei den Anneliden bestätigt: die Segmentalorgane bilden sich hier ganz nach dem von mir gegebenen Schema der embryonalen Entwicklung.

Indessen wurde auch von sehr kompetenter Seite kurz nach der Publikation meiner zweiten Arbeit eine abweichende Darstellung der Entstehung der Segmentalorgane bei *Rhynchelmis* und bei der Lumbricidengattung *Dendrobaena* gegeben. Nämlich von VEJDOVSKÝ³. Und diese Darstellung war es, welche mich, als ich in diesem Frühjahr ein sehr reichliches Material der Kokons von *Rhynchelmis* mir verschaffen konnte, dazu veranlasste, die Untersuchungen an den schönen wunderbar durchsichtigen jungen Exemplaren dieses Thieres nochmals aufzunehmen.

Zunächst muss aber in möglichster Kürze der Hauptinhalt der Mittheilungen VEJDOVSKÝ's besprochen werden.

Der genannte Verfasser hofft, durch seine hier zu analysirenden Untersuchungen die früheren Angaben von ihm selbst, von WILSON und von mir in Einklang gebracht zu haben (l. c. p. 353); er nähert sich aber in der That viel mehr den Ansichten WILSON's als der meinigen oder als seiner eigenen früheren Anschauung. WILSON ließ von den vier bekannten, im Ektoderm verlaufenden und von Teloblasten entspringenden Zellreihen Nr. 2 und 3 in die Bildung der Nephridien aufgehen; er leitete dieselben also von einem zusammenhängenden ektodermalen Strang her, während ich die genannten Zellreihen (+ Nr. 4) in die Bildung der Ringmuskulatur aufgehen ließ. VEJDOVSKÝ sucht nun allerdings in so fern zu vermitteln, als er bei *Dendrobaena* die Reihe 2 in die Bildung der

¹ Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zool. Jahrbücher. Abth. für Anat. u. Ontog. Bd. IV. 1891. p. 697 ff. — Neue Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Diese Zeitschr. Bd. LVIII. 1894. p. 440 ff.

² Recherches sur la régénération chez les Annelides. Bull. scientif. de la France et de la Belgique. Tome XXXI. 1898. p. 245 ff.

³ Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag 1888—1892. p. 335 ff.

Segmentalorgane aufgehen lässt, während die Reihen 3 und 4 die Ringmuskulatur bilden sollen. Von der zweiten Reihe (dem »Nephridostich«) sollen sich vorn schräg gestellte Zellreihen abgliedern, welche mit den großen Trichterzellen abschließen; das sind die Anlagen der Segmentalorgane, und der ganze »Nephridostich« soll nach und nach in diese Anlagen aufgehen. Somit stimmt VEJDOVSKÝ in dem Hauptpunkt mit WILSON überein, indem er nämlich die einzelnen Segmentalorgane nicht diskontinuirlich aus den inneren Muskelplatten (dem Mesoderm), sondern aus einer kontinuierlichen ektodermalen Anlage entstehen lässt; sowohl Trichter wie Schlingenthail entstehen aus dieser Anlage. Was die kontraktile Endblase betrifft, widerspricht VEJDOVSKÝ auch meinen Angaben, indem er sie von einer selbständigen ektodermalen Einstülpung herleitet.

Da ich selbst *Dendrobaena* nicht habe untersuchen können, muss ich mich, was diese Form betrifft, auf eine Kritik der Darstellung VEJDOVSKÝ's beschränken. Und muss es denn gesagt werden, dass seine Angaben über diese Form nebst den zugehörigen Abbildungen durchaus nicht beweiskräftig sind. VEJDOVSKÝ erläutert seine Auffassung der frühesten Entwicklungsgeschichte der Segmentalorgane nur durch drei Figuren, von denen die eine (Taf. XXX, Fig. 10) nach dem lebenden Objekt gezeichnet ist, während die beiden anderen (Taf. XXXII, Fig. 10 und 11) nach schräg geführten Schnitten dargestellt sind. Was die erste Figur betrifft, so ist es nicht möglich, dieselbe als Beweis für die These VEJDOVSKÝ's anzunehmen; denn es kann aus derselben keineswegs die Lage der Trichterzellen im Ektoderm oder ihr Zusammenhang mit dem »Nephridialstreifen« mit Sicherheit erschlossen werden. Es wäre nothwendig gewesen, durch gut geführte Querschnitte und Längs- oder Schrägschnitte der betreffenden Region eine derartige Lage und eine solche Verbindung nachzuweisen, und ich lasse mich um so weniger überzeugen, als etwas dergleichen meinen Erfahrungen an *Lumbricus* durchaus widersprechen würde: die Trichterzellen liegen hier, sobald sie erkennbar werden, an der Grenze der Hautmuskelpatte und der sich bildenden Dissepimente. Und was die Schnittfiguren VEJDOVSKÝ's betrifft, so gilt denselben genau der gleiche Vorwurf, den ich früher den sehr ähnlichen Figuren WILSON's machte: es sind ganz weit vorgeschrittene Stadien, die hier abgebildet sind, Stadien, in denen die von den Trichterzellen producirten Zellstränge ins Ektoderm hinauswachsen. Ich kenne solche Bilder sehr gut und habe sie auch in meinen Arbeiten dargestellt. Wie so

späte Stadien als Beweise für die erste Entstehung der Segmentalorgane sollen gelten können, ist mir nicht verständlich.

Für *Rhynchelmis* hat nun VEJDOVSKÝ eine Darstellung gegeben, die von der eben erwähnten sehr abweicht. Denn trotzdem bei der genannten Gattung dieselben vier ektodermalen Zellreihen wie bei *Lumbricus* und *Dendrobaena* zur Entwicklung kommen, wird ein Hervorgehen der Segmentalorgane aus einer derselben eigentlich nur stillschweigend angenommen und ein Jeder muss aus der Darstellung des Verfassers (p. 339) sowie aus seinen Figuren (Taf. XXVI) in Übereinstimmung mit seiner früheren Schilderung¹ zu dem Schluss gelangen, dass die Trichterzellen nicht in Verbindung mit einander sind, und dass sie von vorn herein in den Dissepimenten gelegen sind. Im Übrigen macht VEJDOVSKÝ sehr interessante und zum Theil überraschende Angaben: nachdem die Trichterzelle sich in zwei zerlegt hat, soll sich zwischen denselben eine »allseitig geschlossene Vacuole« bilden, in welcher bald eine sehr deutlich hervortretende Geißel lebhaft schwingt. In dieser Form verharret die Trichteranlage eine Zeit lang, dann theilen sich die zwei Zellen in vier; erst nachdem alle »acht Zellen, die für den Nephridiostom der erwachsenen Würmer charakteristisch sind«, vorhanden sind, öffnet sich der Trichter in die Leibeshöhle hinein, und es kommen kleinere Wimperhaare an den Zellen des Trichters zum Vorschein; neben denselben fungirt aber noch lange Zeit die Geißel. — In seiner früheren Arbeit (Syst. u. Morph. der Oligoch., p. 123) hatte VEJDOVSKÝ die Entstehung der »kontraktilen Endblase« durch Einstülpung der Epidermis angegeben, ohne jedoch — wie weiter unten zu erwähnen — genügende Beweise dafür zu liefern. Dieselbe Entstehung behauptet er in seiner späteren Arbeit auch für die Lumbriciden.

Durch die eigene Untersuchung der lebenden und konservirten *Rhynchelmis*-Jungen konnte ich in mehrfacher Hinsicht VEJDOVSKÝ's Angaben bestätigen, in anderer Hinsicht aber auch berichtigen und erweitern, wie sich aus der folgenden Darstellung ergeben wird.

Ein paar Worte über den Bau des voll ausgebildeten Trichters muss ich vorausschicken, weil VEJDOVSKÝ's Darstellung desselben

¹ System und Morphologie der Oligochäten. Prag 1884. p. 123: »Nirgends aber lassen sich diese Anfänge der Exkretionsorgane „längs der Seitenlinie als kontinuierliches Gebilde durch eine Reihe von Segmenten verfolgen“, wie HATSCHEK will, sondern besitzt jedes Dissepiment seine eigene, mit der hinteren nicht zusammenhängende Anlage zur Bildung der exkretorischen Röhren.«

nicht ganz vollständig ist. Die Wimperrosette desselben besteht, wie er richtig angiebt, aus acht Zellen, welche zusammen ich als Oberlippe bezeichnen will. VEJDOVSKÝ's Figur (Syst. u. Morph. der Obligoch., Taf. XIII, Fig. 2) stellt nun aber ganz richtig die genannten acht Zellen nicht als geschlossenen Kreis dar, sondern es ist an einer Stelle eine Unterbrechung vorhanden; was aber hier die Ausfüllung bildet, darüber findet sich bei ihm keine Erläuterung. Es liegen nun hier vier ziemlich kleine Zellen dicht zusammengedrängt; sie tragen jedenfalls keine in die Segmenthöhle hinein schlagende Wimpern. Sie bilden die Unterlippe und liegen dem Septum nahe an, während die Wimperrosette (Oberlippe) von dem Septum aus in die Segmenthöhle bedeutend vorragt. Die Oberlippe ist meistens deutlich medial, die Unterlippe lateral am Septum gelegen, so dass der Trichter von der Ventralseite aus meistens in Profil gesehen wird. Das Profilbild (optischer Durchschnitt) eines solchen Trichters (aus den vordersten Leibessegmenten einer jungen *Rhynchelmis*, die seit mehreren Tagen den Kokon verlassen hatte) ist in Fig. 13 (Taf. XXX) dargestellt; an der Rückseite der Oberlippe finden sich gewöhnliche Peritonealzellen. Es ist übrigens nicht ganz leicht, diese Einsicht in den Bau des ausgebildeten Trichters zu erhalten; das Studium der Entwicklung des Organs hilft dabei ganz bedeutend.

Die Entwicklung der Segmentalorgane habe ich diesmal hauptsächlich an den lebenden Objekten studirt; nebenbei benutzte ich auch fixirte und gefärbte Präparate der abpräparirten Leibeswand (Ventralwand) der Embryonen und der jungen Würmer (diese Präparate müssen, von innen [oben] gesehen, in Wasser oder in verdünntem Glycerin untersucht werden). Endlich wurden Quer-, Frontal- und Sagittalschnittserien untersucht.

Das erste Auftreten der Segmentalorgane markirt sich bei *Rhynchelmis* wie bei anderen Obligochäten (und Hirudineen) durch große, an der Vorderwand der Septa gelegenen Zellen, die ich früher Trichterzellen nannte, die ich aber nach meinen neuen Untersuchungen eher mit dem indifferenteren Namen Nephridioblasten oder Nierenbildner belegen möchte. Die Nephridioblasten der einzelnen Segmente haben mit einander keine Verbindung: sobald sie kenntlich werden, liegen sie deutlich isolirt von einander; von einem sie verbindenden Längsstrang ist keine Rede; weder am lebenden Objekt noch an fixirten Flächenbildern, noch an Schnittserien ist die geringste Spur eines dergleichen nachzuweisen. Auch sind sie niemals im Ektoderm gelegen; sobald sie kenntlich werden, liegen sie in den

Dissepimenten. Das Alles stimmt mit dem, was VEJDOVSKÝ in Bezug auf *Rhynchelmis* beschrieben und abgebildet hat, ganz genau überein.

Die Nephridioblasten markiren sich bei *Rhynchelmis* nicht nur durch ihre Größe, sondern auch durch den Gehalt ihres Protoplasmas an ansehnlichen, stark lichtbrechenden Körnchen oder Tröpfchen, welche in allen anderen Zellen der Dissepimente fehlen (Fig. 1, Taf. XXX); diese Körnchen liegen oft innerhalb der Zelle stellenweise in größeren Gruppen, sind aber auch vereinzelt vorkommend. In Bezug auf ihre Masse herrscht eine ziemliche Variabilität: in einzelnen Nephridioblasten können sie fast fehlen, ja in ganzen Individuen von *Rhynchelmis*-Jungen können sie recht sparsam vorhanden sein; in den weitaus meisten Fällen sind sie aber sehr reichlich vorhanden, und wo sie zahlreich vorkommen, erleichtern sie die Untersuchung ganz bedeutend; ich zweifle überhaupt daran, dass ich so vollständige Klarheit über die Genese des Trichters erlangt hätte, falls dieses Kennzeichen der Nephridioblasten und seiner Descendenten nicht vorhanden sei. Durch Osmiumsäure werden sie stark gebräunt oder geschwärzt; ich habe sie nur an frischen und Osmium-Präparaten sehen können; durch Sublimat-Essigsäure so wie durch die Vorbehandlung für die Paraffin-Einbettung werden sie zum Verschwinden gebracht.

Merkwürdigerweise hat VEJDOVSKÝ diese ins Auge springende Eigenthümlichkeit der Nierenbildner in keiner seiner Figuren angedeutet und mit keinem Wort erwähnt.

Die große, körnige Zelle sprosst bald kleinere Zellen, so dass ein aus kleineren Zellen bestehender, einreihiger Strang sich ihr hinten anschließt (Figg. 2, 3). Es ist dieser Strang die gemeinsame Anlage des Schlingentheiles und des Ausführungsganges des Segmentalorgans. Die Zellen dieses Stranges haben in den weitaus zahlreichsten Fällen denselben Inhalt an Körnchen wie der Nephridioblast; schon dadurch erweisen sie sich als wahrscheinliche Abkömmlinge desselben, was denn auch durch die Beobachtung der Zellsprossung (vgl. weiter unten) zur Gewissheit erhoben wird. Die dem Strang anliegenden Zellen der Hinterwand des Septum wachsen mit ihm aus und bilden seine Peritonealummhüllung.

Etwa zu derselben Zeit damit, dass diese Sprossung der kleineren Zellen aus den Nephridioblasten anfängt, heben sich die an der Vorderwand des Dissepiments genau mediad des Nephridioblasten liegenden schärfer von der Umgebung ab: die Peritonealzellen des Septum sind sonst flacher geworden, aber die an der genannten

Stelle gelegenen Elemente springen in die Höhle vor (Figg. 2, 3, 4, 5). Erst sieht man zwei solche Zellen, welche sich aber sehr bald in vier theilen; diese Gruppe von vier Zellen bleibt dann sehr lange bestehen. Die genannten Zellen können passend als Oberlippenzellen bezeichnet werden. Sie haben eine feinkörnige Zellsubstanz und enthalten nicht die vorher erwähnten stark lichtbrechenden Körnchen oder Tröpfchen; dadurch heben sie sich meistens sehr scharf von dem Nephridioblasten ab. Auch habe ich nie etwas gesehen, was darauf hindeuten könnte, dass sie durch Sprossung aus jenem entstehen: sobald der Nephridioblast als solcher sich deutlich charakterisirt, sprosst er nur die Zellen des Stranges.

Ich kann nun versichern, dass die von VEJDOVSKÝ erwähnte »Vacuole« jedenfalls bei unserer dänischen *Rhynchelmis* sich erst ausbildet und die Geißel in ihr erst zum Vorschein kommt, wenn vier Oberlippenzellen vorhanden sind; um diese Zeit ist auch ein aus sechs bis sieben Zellen bestehender Strang vorhanden. VEJDOVSKÝ behauptet ein viel früheres Erscheinen der »Vacuole« und der Geißel. Ich habe mir alle erdenkliche Mühe gegeben, um dieselben in solchen frühen Stadien zu finden. Nicht ein einziges Mal ist es mir geglückt; immer beobachtete ich von dem vorher erwähnten Stadium an die »Vacuole« und das Schwingen der Geißel in derselben mit großer Deutlichkeit, früher aber nie auch nur eine Andeutung dieser Erscheinungen. Und zwar wurden alle diese Beobachtungen mittels einer sehr feinen und scharfen apochromatischen Öllinse von ZEISS angestellt.

VEJDOVSKÝ behauptet nun, dass die »Vacuole« in allen diesen früheren Stadien und noch bis weit später vollkommen geschlossen sei. Ich weiß nicht recht, wie er sich das eigentlich vorstellt, da die sie begrenzenden Zellen doch nach seinen eigenen Zeichnungen gegen die Segmenthöhle zu aus einander weichen. Denkt er sich eine breite Interellularbrücke zwischen den Zellen als Abschluss der »Vacuole« ausgespannt? Sonst muss doch die Vacuole nur als Fortsetzung des Zwischenraums zwischen den Zellen erscheinen.

Ich bin aber im Stande, bestimmt nachzuweisen, dass es sich damit anders verhält: dass die »Vacuole« keine Vacuole, sondern eine Fortsetzung der Segmenthöhle, gegen diese offen ist. Allerdings ist es richtig, dass sie sich nach hinten erweitert, und allerdings können die Ränder der Nephridioblasten und der Oberlippenzellen sich mitunter so dicht an einander legen, dass die »Vacuole« wirklich wie geschlossen aussieht, aber in anderen Fällen (Figg. 6, 7, 8),

klaffen die Ränder ganz deutlich, so dass die »Vacuole« als ein Divertikel der Segmenthöhle erscheint. Dasselbe konnte außer am lebenden Objekt noch an Frontalschnittserien (Figg. 14—16) nachgewiesen werden. Und endlich beobachtete ich einmal eine Abnormalität, die an und für sich schon als genügender Beweis gelten dürfte. Die Geißel hatte nämlich eine verkehrte Richtung genommen und führte anstatt in der »Vacuole« in der Segmenthöhle ihre Schwingungen aus (Fig. 7). Ich meine auch gesehen zu haben, wie der Nephridioblast und die Oberlippenzellen z. B. durch die Kontraktion von benachbarten Blutgefäßampullen zur Berührung genähert und dann wieder von einander entfernt werden können, so dass die »Vacuole« bald geschlossen, bald offen erscheint. Doch ist es schwierig dies mit genügender Sicherheit zu verfolgen.

Ob die Geißel von dem Nephridioblasten oder von einer der Oberlippenzellen entspringt, habe ich nicht mit völliger Sicherheit entscheiden können; desshalb ist auch in meinen Abbildungen ihre Ursprungsstelle nicht angegeben. Doch bin ich geneigt, mit VEJDOSKÝ anzunehmen, dass sie von den Nephridioblasten ausgeht. Allerdings war ich eine Zeit lang dieser Ansicht sehr abgeneigt wegen der Richtung, in welcher die Sprossung der kleineren Zellen aus der genannten größeren Zelle stattfindet. An fixirten und gefärbten Präparaten von der Bauchwand junger, dem Kokon entnommener *Rhynchelmis*¹ habe ich sehr oft Kerntheilungsfiguren in den Nephridioblasten beobachtet, und zwar ist die Theilungsrichtung eine sehr konstante: die Äquatorialplatte und die Tochterplatten stehen immer etwa senkrecht zur Fläche des Septum (Figg. 17, 18) und die kleineren Zellen werden mediad gesprosst, also in der Richtung gegen die Oberlippenzellen. Hier sieht man denn auch oft (Figg. 17, 19) dem Nephridioblasten eine kleinere Zelle ansitzen, offenbar die durch die letzte Sprossung erzeugte Strangzelle. Dieselbe trennt anscheinend den Nephridioblasten von den Oberlippenzellen, und ich war desshalb, bis die topographischen Verhältnisse mir ganz klar geworden waren, nicht der Ansicht geneigt, dass die Geißel jener Zelle angehöre, da diese in solchen Fällen von der »Vacuole« ausgeschlossen zu sein schien. Das ist sie aber in der That nicht; denn die kleineren Zellen werden nicht genau mediad,

¹ An jungen Würmern, die schon eine Zeit lang aus dem Kokon heraus waren und ihren Dotter verbraucht hatten, fand ich nur ganz ausnahmsweise Theilungen des Nierenbildners; auch in der Epidermis waren Theilungen nicht häufig, wahrscheinlich wegen viel zu knapper Ernährung.

sondern etwas in schräg dorsader Richtung abgeschnitten. Schon in Figg. 17 und 19, welche von oben (innen) gesehen sind, erkennt man, dass die vorderste Strangzelle einen Theil von einer Oberlippenzelle verdeckt, und sehr deutlich lässt sich an Querschnitten (Fig. 20) beobachten, dass der Nephridioblast noch lateroventrad die »Vacuole« begrenzt, während dieselbe laterodorsad von der vordersten (jüngsten) Strangzelle, mediad von den vier Oberlippenzellen umschlossen wird.

Der Nephridioblast ist also ein echter Teloblast, der lange Zeit hindurch kleinere Zellen sprosst. Die älteren derselben werden durch die fortgesetzten Sprossungen neuer Zellen nach hinten gedrängt, so dass der Strang den in Fig. 14 dargestellten typischen Verlauf hat (was in den Figuren nach den lebenden Objekten nicht deutlich erkennbar ist). Die Theilungspotenz des Nephridioblasten ist größer als die der kleineren Strangzellen, was daraus ersehen werden kann, dass die ihr zunächst gelegene (zuletzt gesprossste) Zelle nie in Theilung gefunden wird; weiter hinten im Strang sind dagegen (in früheren Stadien) sehr häufig Theilungen zu beobachten. Jedoch habe ich die relativen Theilungspotenzen in diesem Falle nicht berechnet¹.

Wenn eine (wahrscheinlich genau bestimmte) Zahl von Strangzellen gesprosst ist, hört der Nephridioblast mit der Produktion derselben auf, und es findet nun eine Theilung desselben in zwei gleiche Zellen statt (Fig. 11). Schon früher (Fig. 9) haben sich die Oberlippenzellen in die definitiven achte getheilt (in gefärbten Präparaten habe ich einzelne Male Theilungsfiguren in diesen Zellen beobachtet). Erst nachdem alle acht gebildet sind, erhalten sie feine Wimperhaare (Figg. 10, 11, 12, 13), aber lange Zeit beobachtet man noch immer die viel mächtigere Geißel, die in dem vorderen Theil der Röhre schwingt. Die zwei durch die äquale Theilung des Nephridioblasten hervorgegangenen Zellen haben keine solche feinere Wimpern; sie stellen nun die Anlage der Unterlippe des Trichters dar und machen nun bald eine weitere Theilung durch, so dass also die vier definitiven Zellen entstehen (Fig. 12). Erst dann werden die stark lichtbrechenden Körnchen oder Tröpfchen undeutlich, und die Unterlippenzellen werden sehr unscheinbar und nicht ganz leicht zu erkennen. Kurz vor oder nach der ersten äqualen Theilung des Nephridioblasten verlängert sich erst die »Vacuole« in eine längere Röhre, und es findet nun sehr schnell die Aushöhlung des ganzen Schlingentheils sowie des Ausführungsganges statt.

¹ Vgl. meine Abhandlung: Über die relativen Theilungspotenzen einiger Embryonalzellen. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. II. 1895. p. 251 ff.

Also, um das Vorhergehende kurz zusammenzufassen: aus dem Nephridioblasten entstehen zunächst durch Sprossung in mediader und schräg dorsader Richtung die Zellen, welche später die Schlinge und den Ausführungsgang bilden und zunächst einen einreihigen, soliden Strang zusammensetzen; später entstehen aus dem Nephridioblasten durch äquale Theilungen die vier Zellen der Unterlippe. Die Oberlippe bildet sich aus feinkörnigen, mediad zum Nephridioblasten gelegenen Zellen. — Die »Vacuole« VEJDOVSKÝ's ist keine solche, sondern erscheint als Divertikel der Segmenthöhle.

Mit der speciellen Ausbildung des Schlingentheiles habe ich mich nicht eingehender beschäftigt und kann ich VEJDOVSKÝ's Darstellung dieses Gegenstandes nichts Wesentliches beifügen. Hervorheben möchte ich nur, dass der vorderste erweiterte Theil des postseptalen Abschnittes der voll ausgebildeten Segmentalorgane der jungen Würmer mit den für den Nephridioblasten charakteristischen Körnchen geradezu überladen ist, und desshalb in Osmiumpräparaten schwarzbraun erscheint, während der darauffolgende, größere Abschnitt der Schlinge vor jenen Körnchen frei ist. Ein derartig differenzirter, vorderster Theil der Röhre kommt auch bei einigen anderen Oligochäten vor, so z. B. bei *Stylaria proboscidea*: es gelingt hier durch vitale Färbung der Körnchen mittels Neutralroth diesen Abschnitt sehr scharf hervortreten zu lassen. Bei *Chätogaster* lässt sich ein solcher Abschnitt nicht scharf erkennen.

Die Bildung des Ausführungsganges habe ich aber noch genauer darzulegen, weil VEJDOVSKÝ's Angaben hierüber mit meinen alten und neuen Erfahrungen sich durchaus nicht vereinigen lassen. Ich darf wohl sagen, dass ich seiner Zeit an die Untersuchung der Lumbriciden ohne irgend welches Vorurtheil in dieser Hinsicht herangegangen bin, da ich schon lange vorher durch Untersuchungen an Hirudineen mit Sicherheit wusste, dass eine kontraktile Endblase an den Segmentalorganen als Einstülpung der Epidermis bei Anneliden sich sehr wohl anlegen kann¹. Die thatsächlichen Befunde fielen aber so aus, dass ein derartiger Vorgang bei *Criodrilus* und *Lumbricus* nicht annehmbar schien; ich konnte nachweisen, wie der von dem Nephridioblasten producirte Zellstrang ins Ektoderm hinauswächst und hier nach außen durchbricht. Die Gegenbeweise VEJDOVSKÝ's sind in genannter Beziehung sehr schwach. Er bildet in

¹ Die Exkretionsorgane der Würmer. Kosmos. 1885. Bd. II. p. 113.

seinem Oligochätenwerke¹ zwei Stadien (von *Tubifex* und von *Rhynchelmis*) ab, in denen man die fast fertig ausgebildete Endblase sieht; aber eine wirkliche Vermehrung, Einwucherung oder Einstülpung von Epidermiszellen an der Ausmündungsstelle der Segmentalorgane hat er durchaus nicht nachgewiesen. Und eben so scheinen seine neueren Angaben über die Lumbriciden², die auch nicht von Abbildungen begleitet sind, sehr wenig überzeugend.

In der That konnte ich bei *Rhynchelmis* eben so wenig wie bei *Criodrilus* oder *Lumbricus* eine epidermoidale Entstehung des Endstücks der Segmentalorgane nachweisen. Der eben erwähnte Strang, welcher die Anlage des Schlingentheils und des Ausführungsganges darstellt, erweist sich schon ganz früh mit seinem Hinterende an die Haut fest angeheftet, was besonders leicht erkannt werden kann, wenn das Septum mit dem ganzen vorderen Theil der Nephridialanlage hin und her bewegt wird: die Anheftungsstelle an der Haut ist bei diesen Bewegungen gleich wie ein fixer Punkt. An Schnitten sieht man in frühen Stadien Bilder wie Figg. 21 und 22: es ist nicht ganz leicht, hier zu bestimmen, ob die Fortsetzung der Nephridialanlage in der Epidermis dieser letzteren oder der Nephridialanlage selbst angehört. Eine scharfe Abgrenzung der letzteren gegen die erstere traf ich in solchen Stadien nie, und bin ich nach meinen früheren Befunden an Lumbriciden, bei denen die Sache viel klarer ist, nicht in Zweifel darüber, dass die Nephridialanlage in die Epidermis hinauswächst, um die äußere Öffnung zu erhalten. So wenig in diesen wie in den späteren Stadien ist je eine besondere Wucherung oder Einstülpung der Epidermiszellen nachzuweisen, und zwar durch keine Behandlungsweise (weder am lebenden Objekt, noch an ganzen fixirten Stücken, noch an Schnitten). Überhaupt finde ich die von VEJDOVSKÝ beschriebene Enderweiterung nur in relativ seltenen Fällen (Fig. 24, Flächenbild und Fig. 26, Querschnitt). Meistens ist die Nephridialröhre bis an die Mündung gar nicht besonders erweitert, sondern geht als dünne Röhre bis an die Epidermis heran, oder lässt sich in dieselbe hinaus verfolgen (Figg. 25, 27), so auch noch in den vordersten Segmenten bei jungen Würmern, die schon wochenlang im Freien gelebt hatten. Das jüngste Stadium, in welchem ein Porus erkennbar war, ist in Fig. 23 dargestellt: ein einfacher cylindrischer Strang verläuft bis zum Porus (die Mündungen finden sich dicht vor oder mediad der ventralen Borsten).

¹ System und Morphologie der Oligochäten. Prag 1884. p. 123.

² Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. p. 348—349.

Nach alledem meine ich meine ursprüngliche These, dass Trichter-, Schlingen- und Endabschnitt bei den Oligochäten aus einer einheitlichen Anlage hervorgehen, auch für *Rhynchelmis* festhalten zu müssen. Nur ist die Trichteranlage frühzeitig in Oberlippe und Unterlippe differenzirt, und wächst der Schlingentheil von der Unterlippe aus¹.

In Bezug auf die allgemein-morphologische Auffassung der Segmentalorgane der Anneliden steht Verfasser dieser Arbeit auf einem von demjenigen der meisten anderen Autoren verschiedenen Standpunkt. Während diese die Summe der Segmentalorgane als Homologon des verzweigten Exkretionsapparats der Plattwürmer und Räderthiere anzusehen geneigt sind und demgemäß ihre Beziehungen zu den Ursegmenten als sekundäre auffassen, habe ich nie genügende Anhaltspunkte für eine derartige Ansicht finden können und bin zu einer ganz anderen Auffassung gelangt. Ich legte nämlich das Hauptgewicht auf die fundamentale anatomische Thatsache, dass die Segmentalorgane Verbindungsröhren zwischen den Ursegmenten und der Außenwelt sind. Dies scheint ein ganz typisches Verhältniss zu sein und wird durch die Entwicklungsgeschichte aufs klarste bestätigt, und indem ich nun die Ursegmente der Anneliden mit den Geschlechtsfollikeln der Nemertinen gleichstellte², erblickte ich in den Segmentalorganen Homologa der Ausstülpungen, welche von jenen auswachsen um die Ausführungsgänge für die Geschlechtsprodukte zu bilden. Hierdurch wären denn ihr typisches segmentales Auftreten und die Existenz von inneren Öffnungen genügend erklärt, und sie dürften demnach zu dem verzweigten Exkretionsapparat der Plattwürmer und Räderthiere, welche keine Relation zu Geschlechtsfollikeln oder Ursegmenten hat, nicht in Beziehung gebracht werden.

Ich habe seiner Zeit in mehreren meiner angeführten Schriften die Argumente für die »Einheitstheorie des Exkretionsapparates« scharf und ausführlich kritisirt und kann also, was die frühere Literatur über diesen Gegenstand betrifft, auf jene verweisen. Hier sind nur noch ein paar Bemerkungen über einiges später Hinzugekommene zu machen. Ein besonders ins Feuer gebrachtes Argu-

¹ Eine Revision der früheren Untersuchungen von mir u. A. über die Entstehung des Trichters bei Lumbriciden ist nun nothwendig geworden. Was wird hier aus der Trichterzelle?

² Die Exkretionsorgane der Würmer. I. c. p. 120.

ment war schon damals die Existenz eines »nephridialen Netzwerkes« sowie die Vervielfältigung der Segmentalorgane bei verschiedenen Lumbriciden, indem dieses anatomische Verhalten leichthin als ein primitives, ursprüngliches angenommen wurde. Sowohl VEJDOVSKÝ¹ wie BEDDARD² haben nun durch entwicklungsgeschichtliches Beobachten nachgewiesen, dass sowohl das Zahlreichwerden wie das Netzbilden der Segmentalorgane sekundäre Erscheinungen sind, und dass der ursprüngliche Zustand immer ein solcher ist, wo einfache, paarige Nephridien vorhanden sind. BEDDARD giebt auch offen zu (l. c. p. 534), dass diese Thatsachen »have shaken considerably the position, which I have taken up in regard to the phylogenetic development of the nephridia in the Oligochaeta«, sucht aber nichtsdestoweniger immer noch 1895³ einen Rest seiner »Theorie« zu retten und will keineswegs zu dem entgegengesetzten Standpunkt übergehen. Und was muss man nun erst von der Methode BENHAM's⁴ sagen, der einfach die genannte Thatsache — die ursprüngliche Existenz von einfachen paarigen Nephridien bei Formen, bei denen später Vervielfältigung und Netzbildung zu Stande kommen — für »merely caenogenetic« erklärt? Man frägt die Natur, indem man sie beobachtet, um Aufklärung über die Richtigkeit oder Unrichtigkeit einer Theorie. Lautet ihre Antwort günstig für die Theorie, so hat die Natur richtig geantwortet; lautet sie ungünstig, so hat die Natur einfach gefälscht, und man erspart es sich aus leicht zu verstehenden Gründen die Motive anzugeben, wegen derer sie gefälscht habe. Die Methode ist bequem: man wird durch solches Verfahren überhaupt jede Theorie allem Geschehen der Natur gegenüber retten können.

¹ Zur Entwicklungsgeschichte des Nephridialapparates von *Megascolides australis*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XL. 1892. p. 552 ff.

² Researches into the Embryology of the *Oligochaeta*. I. Quart. Journ. of micr. sc. Vol. XXXIII. 1892. p. 495 ff.

³ A monograph of the order *Oligochaeta*. Oxford 1895. p. 52. »This view — das Netzwerk als primitiv — must evidently now be given up; but on the other hand, it is by no means permissible to adopt the converse view already suggested. It does not follow, that the diffuse nephridia are the outcome of a branching and specialization of the paired nephridia; on the contrary the developmental facts absolutely disprove this (!). What they do prove, is that both paired and diffuse nephridia are formed out of similar pronephridia; that in fact both kinds of excretory organs are equally ancient.«

⁴ The Nephridium of *Lumbricus* and its Blood-supply; with Remarks on the Nephridia in other *Chaetopoda*. Quart. Journ. of micr. sc. Vol. XXXII. 1891. p. 315.

Wirkliche Thatsachen, die für die eben besprochene Theorie sprechen könnten, hat seit meinen früheren Arbeiten hierüber, so viel ich weiß, nur VEJDOVSKÝ beizubringen versucht, nämlich theils die vermeintliche Abgliederung der Segmentalorgane von einem kontinuierlichen, ektodermalen Nephridialstrang bei Lumbriciden, theils das vermeintlich ursprüngliche Geschlossenensein der Trichterhöhle (der »Vacuole«) bei *Rhynchelmis*. Ich habe oben, was den ersten Punkt betrifft, nachgewiesen, dass VEJDOVSKÝ's Beobachtungen absolut nichts beweisen; was die zweite Sache betrifft (die Bildung des Trichters), so sind seine Untersuchungen nach den hier vorgelegten Beobachtungen entschieden unvollständig und theilweise unrichtig, letzteres gerade, was das Geschlossenensein anbelangt.

Nach alledem sehe ich auch hier nicht die geringste Veranlassung, den früher von mir vertretenen Standpunkt zu verlassen oder zu modificiren.

Kopenhagen, Mai 1899.

Nachtrag.

Nachdem das Manuskript obiger Abhandlung schon lange in den Druck geschickt war, hatte ich Gelegenheit, über die Entwicklung der Segmentalorgane in dem wachsenden Hinterende bei *Stylaria proboscidea* Beobachtungen anzustellen. Die Entwicklung verläuft hier in sehr ähnlicher Weise wie bei den *Rhynchelmis*-Embryonen. Auch hier tritt zunächst ein kleiner Divertikel der Segmenthöhle auf, in die hinein eine kräftige Geißel schlägt; doch treten diese Erscheinungen relativ ein wenig später auf als bei *Rhynchelmis*; aber dann geht auch die weitere Entwicklung schneller vor sich: nur wenige Segmente vor demjenigen, in dem die »Vacuole« und die Geißel auftraten, findet man die ganze Röhre ausgehöhlt und den Trichter voll ausgebildet. Zunächst tritt auf einer der Oberlippenzellen ein einziges langes Wimperhaar auf, welches in der Segmenthöhle pendelartig sich bewegt (während die in der »Vacuole« schlagende starke Geißel eine undulirende Bewegung zeigt). Bald tritt neben demselben ein kleineres Wimperhaar auf, und kurz danach sind an den Oberlippenzellen zahlreiche Wimperhaare vorhanden. — Übrigens ist für das Studium der Entwicklung der Segmentalorgane *Stylaria* kein ganz so günstiges Objekt wie *Rhynchelmis*.

In den ausgebildeten Segmentalorganen einer *Pachydrilus*-Art

findet sich der scharfe Gegensatz zwischen den kleineren, in der Segmenthöhle schlagenden Wimperhaaren, und den sehr langen in dem vordersten Theil der Röhre undulirenden Geißeln sehr ausgeprägt.

Juli 1899.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXX.

Fig. 1—13 sind nach dem Leben, von der Bauchfläche gesehen, gezeichnet (ZEISS, Apochr. 2 mm, 1,30. Comp. Oc. 4).

Fig. 1. Jüngstes Stadium, der Nephridioblast an der Vorderwand des Septum.

Fig. 2—4. Successive Stadien der Sprossung des Stranges und des Erscheinens der Oberlippenzellen.

Fig. 5. Flächenbild des Nephridioblasten und der vier Oberlippenzellen.

Fig. 6. Erscheinen der »Vacuole« und der Geißel.

Fig. 7. Abnorme Verlaufsrichtung der Geißel: sie schwingt in die Segmenthöhle hinein.

Fig. 8. Weiteres Stadium: die Zellgrenzen im Strang sind nicht zu sehen; die Oberlippenzellen haben sich vermehrt.

Fig. 9. Flächenbild des Nephridioblasten und der acht noch wimperlosen Oberlippenzellen.

Fig. 10. Die Wimperhaare sind an den Oberlippenzellen erschienen; der Strang hat sich ausgehöhlt.

Fig. 11 u. 12. Flächenbilder der Trichteranlage in zwei weiteren Stadien (mit zwei resp. vier Unterlippenzellen).

Fig. 13. Der in allem Wesentlichen fertige Trichter in optischem Durchschnitt.

Fig. 14—16. Junge Segmentalorgananlagen aus Frontalschnittserien. Die Einsenkung zwischen dem Nephridioblasten und den Oberlippenzellen (das Offensein der »Vacuole«) sehr deutlich. Fig. 16 ist ein erheblich älteres Stadium als Fig. 14 und 15.

Fig. 17—19. Junge Segmentalorgananlagen nach Ganzpräparaten der Bauchwand (von oben oder innen gesehen). In Fig. 17 u. 18 sieht man die Sprossung der kleineren Zellen aus dem Nephridioblasten. Sublimat-Alaunkarmin.

Fig. 20. Querschnitt durch eine junge Trichteranlage. Der Hohlraum ist begrenzt mediad von den vier Oberlippenzellen, lateroventrad von dem Nephridioblasten, laterodorsad von der jüngsten Strangzelle.

Fig. 21. Junges Segmentalorgan aus einer Sagittalschnittserie (Anfang am Septum, Ende in der Epidermis). Neben demselben eine Blutgefäßampulle.

Fig. 22. Endstück eines jungen Segmentalorgans sowie die benachbarten Epidermiszellen (Sagittalschnitt).

Fig. 23. Jüngstes Stadium, in dem die äußere Mündung als feiner Porus deutlich ist, Flächenbild. Osmiumsäure.

Fig. 24. Weiteres Stadium; das Endstück ist schwach erweitert und zeigt nahe der Mündung zwei Kerne; die angrenzenden Epidermiszellen bilden eine Rosette. Flächenbild, Osmiumsäure.

Fig. 25—27. Querschnitt durch die Mündungsstellen von weit entwickelten Segmentalorgananlagen und der benachbarten Epidermis und Ringmuskulatur. Nur in Fig. 26 ist eine kleine Erweiterung vorhanden. Fig. 27 stammt von einem der Geschlechtssegmente einer jungen Rhynchelmis, die schon seit etwa einer Woche aus dem Kokon heraus war.

Fig. 14—27 bei derselben Vergrößerung wie Fig. 1—13, zum Theil mit dem Prisma entworfen.



14.



15.



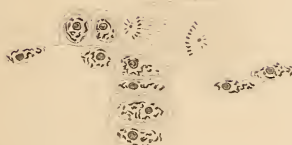
16.



17.



18.



20.



19.



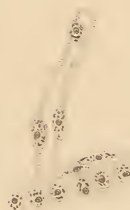
21.



22.



23.



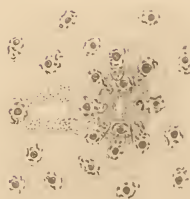
27.



25.

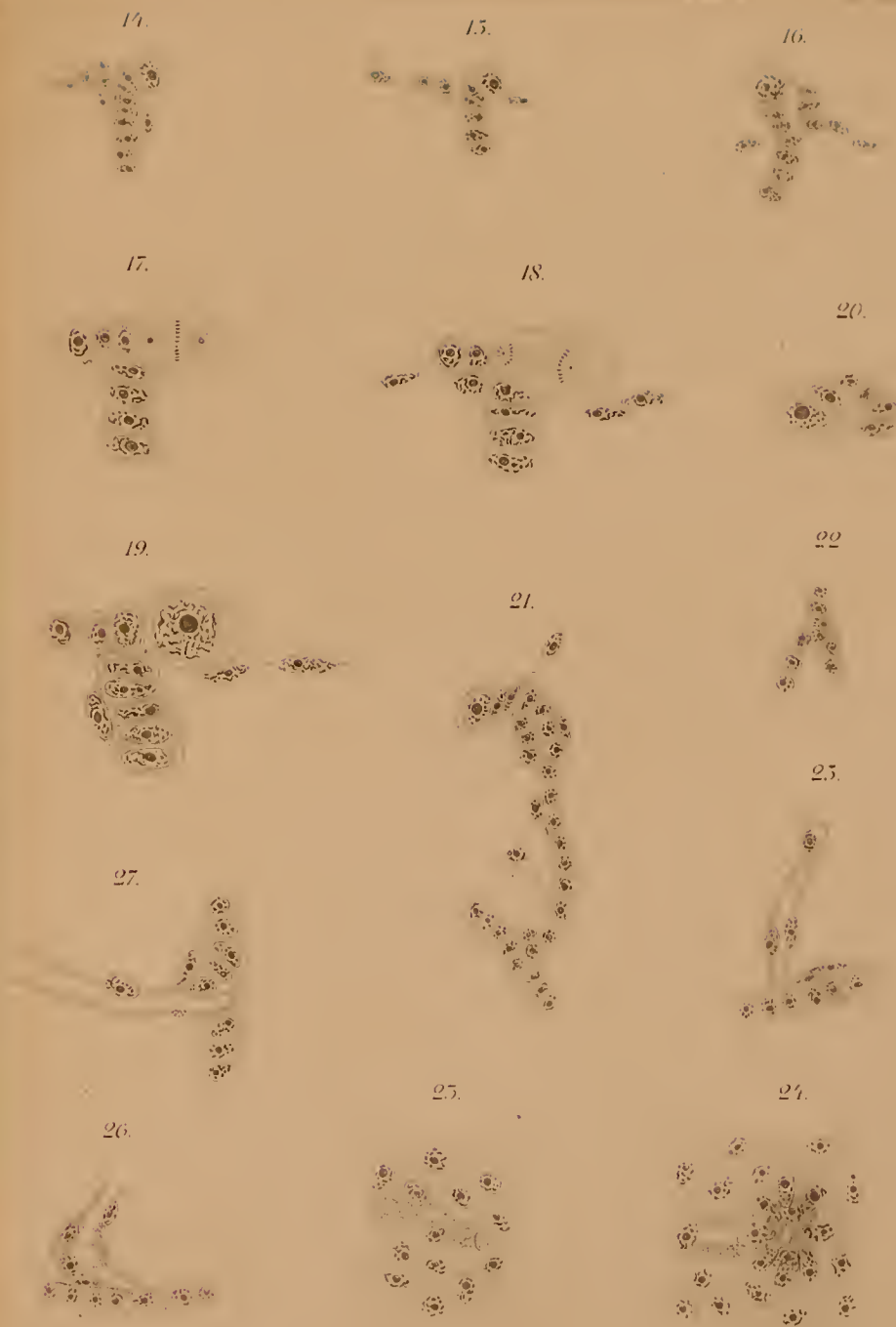


24.



26.





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): Bergh Rudolph Sophus Ludvig

Artikel/Article: [Nochmals über die Entwicklung der Segmentalorgane.
435-449](#)