

Noch ein Wort über die Entwicklung der Nephridien.

Von

F. Vejdovský, Prag.

Mit Tafel XIII.

In meinen früheren Arbeiten habe ich gezeigt, dass das Nephridium der Annulaten aus einem präseptalen Trichter (fehlt nur bei Chätogastriden), einem postseptalen Lappenabschnitte, einem Ausführungsgange und einer mehr oder weniger entwickelten Endblase besteht. Entwicklungsgeschichtlich glaube ich über jeden Zweifel nachgewiesen zu haben, dass die kontraktile Endblase durch die Einstülpung der Hypodermis zu Stande kommt. Die Beweisgründe für diese Deutung sind so überzeugend, dass ich in meinen »Entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen« es für nicht besonders nöthig hielt, nochmals eingehend und ausführlich zu beschreiben und abzubilden, auf welche Weise die bekanntlich mächtige Endblase der Lumbriciden zu Stande kommt.

Meine Darstellung wird neuerdings von R. S. BERGH¹ sehr scharf bekämpft, indem sich der genannte Verfasser auf seine embryologischen Beobachtungen an *Criodrilus* und *Lumbricus* beruft, »bei welchen ein derartiger Vorgang nicht annehmbar« sein soll. Er glaubt nachgewiesen zu haben, »wie der von dem ‚Nephridioblasten‘ producirte Zellstrang ins Ektoderm hinauswächst und hier nach außen durchbricht«. Meine Gegenbeweise sollen in der genannten Beziehung »sehr schwach« und wenig »beweiskräftig« sein.

In wie fern die Angaben BERGH's über die Entstehung der kontraktilen Endblase bei *Criodrilus* richtig sind, vermag ich allerdings nicht zu entscheiden, zumal ich die in Rede stehenden Vorgänge bei dieser Gattung aus eigener Anschauung nicht kenne. Was aber die

¹ Nochmals über die Entwicklung der Segmentalorgane. Diese Zeitschr. Bd. LXVI. p. 435—449.

Lumbriciden anbelangt, welche BERGH ebenfalls untersuchte und auf die er sich gleichfalls beruft, so muss ich seine Angaben für nicht bewiesen und die Argumente, mit denen er seine Beobachtungen begleitet, für nicht annehmbar betrachten. In der angezogenen Arbeit¹ finde ich überhaupt keine nähere Nachricht von der Entstehung der Endblase und es wundert mich daher die apodiktische Behauptung des Verfassers, dass hier keine hypodermale Einstülpung stattfindet. Er sagt ja doch:

»Die weiteren specielleren Umbildungen habe ich nicht verfolgt, namentlich nicht wie die Sonderung in die drei Abtheilungen des Schleifenkanals zu Stande kommt; nur das vermag ich zu sagen, dass die Epidermis an der Bildung derselben durchaus keinen Antheil nimmt, dass dieselben im Gegentheil allein auf Grundlage der ursprünglichen, einheitlichen Anlage entstehen.«

Im Nachfolgenden versuche ich also den endgültigen Nachweis zu führen, dass die diesbezüglichen Angaben BERGH's aus entschieden unvollständigen und unrichtigen Beobachtungen resultiren. Zunächst benutze ich die Gelegenheit zu wiederholten Malen den Ausdruck BERGH's »Endabschnitt« näher zu beleuchten. Obwohl ich schon früher² darauf hingewiesen habe, dass unter dieser Bezeichnung vielleicht nur die kontraktile Endblase von BERGH gemeint wird, so reagirt der genannte Forscher durchaus nicht auf diesen Einwand, und unterscheidet nach wie vor an dem Nephridium nur den Trichter-, Schlingen- und »Endabschnitt«.

So lange nämlich der Begriff des »Endabschnittes« nicht näher präcisirt ist, muss man die von BERGH angewandte Unterscheidung vom morphologischen Standpunkte aus als unrichtig bezeichnen. Denn der »Endabschnitt« BERGH's besteht aus einem »mesoblastischen« Verbindungskanale zwischen dem Schlingentheile und der Endblase selbst, welche letztere nur in dem Epiblaste (Hypodermis) ihren Ursprung hat.

Zwar habe ich diese Auffassung der Nephridiumbestandtheile in meinen früheren Arbeiten aus einander gesetzt und namentlich in den »Entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen« eingehend besprochen, indessen muss ich in Anbetracht der neuesten Arbeit BERGH's nochmals und speciell auf diese Verhältnisse bei den Lum-

¹ Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. I. Zur Entwicklung und Differenzirung des Keimstreifens von Lumbricus. Diese Zeitschr. Bd. L. 1890.

² Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. p. 348.

briciden eingehen. Und hier muss ich mit Nachdruck betonen, dass BERGH die Entstehung der Endblase der Lumbriciden überhaupt nicht beobachten konnte, indem ihm nur ganz junge Embryonen zu Gebote standen, in denen noch keine Spur von den in Rede stehenden Komponenten der Nephridien nachweisbar ist. Die Endblasen der Lumbriciden legen sich nämlich sehr spät an. In meinen alten Notizen hierüber finde ich, dass die Embryonen oder eher junge Würmer von *Lumbricus rubellus* 12 mm, die von *Allolobophora putris* 11 mm, *Dendrobaena* 8—9 mm Länge erreichen, in denen man sich verlässlich von der Anlage der Endblase überzeugen kann. Trotzdem fungirt das Nephridium der Lumbriciden sehr frühzeitig, d. h. die Trichter solcher jungen Nephridien öffnen sich in die Segmenthöhle und auch der Nephridiallappen ist mit mehr oder weniger entwickelten Kanälen versehen. Auch der Theil, den ich als Ausführungsgang bezeichne, kann ebenfalls bereits »durchbohrt« sein, aber das Nephridium steht dennoch in keiner Kommunikation mit der Außenwelt, da die Endblase bisher nicht funktionsfähig ist, oder aber auch noch fehlt. Und wenn sie vorhanden ist, so ist es nicht immer leicht, die ersten Anfänge derselben zu erkennen, da sie bald zu funktionieren anfängt.

Das, was ich über die Entwicklung der Endblasen der Lumbriciden mitzuthellen beabsichtige, ist gar nicht neu; die Angaben darüber finden sich schon in meinen »Entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen«. Es fehlen hier nur die Abbildungen, welcher Umstand BERGH veranlasst hat, mir darüber einen Vorwurf zu machen und die mitgetheilten Thatsachen einfach zu ignoriren. In der angezogenen Schrift pag. 348 bespreche ich die Entstehung der Endblasen von *Lumbricus rubellus* folgendermaßen: »Die hintersten Segmente enthalten die fast vollständig herausdifferenzirten Nephridiallappen, in denen die Kanäle verlaufen. Aber der Ausführungsgang ist noch nicht durchbohrt und ist an dem Hautmuskelschlauch angebracht, ohne mit der Außenwelt zu communiciren.«

Zu dieser Mittheilung liefere ich eine Abbildung in Fig. 8. Es ist dies der Ausführungsgang, bei *a* an den Hautmuskelschlauch angebracht, bei *b* in die sogenannte zweite Schlinge (BENHAM) oder besser in den kleinen Lappen übergehend. Die Zellen sind bisher solid, geldrollenartig angeordnet, von einem inneren Kanälchen ist keine Spur nachweisbar. In den Segmenten, wo solche Stadien der Nephridien vorkommen, findet man noch keine Spur der Endblasen-Anlagen, was um so sicherer nachweisbar ist, als die jungen Würmer

von *Lumbricus rubellus* der erwähnten Länge ganz weiß, oder besser farblos sind und zur Untersuchung in dieser Beziehung sich sehr geeignet erweisen.

Weiter heißt es in der erwähnten Schrift: »In den mittleren Segmenten findet man schon die Anlagen der Endblasen. Bekanntlich münden dieselben bald vor einer der Bauchborsten, bald vor den Rückenborsten oder selbst auf der Rückenseite nach außen Die dorsal entstehenden Hypodermiseinstülpungen sind selbstverständlich die längsten und daher ziemlich leicht zu beobachten, wozu noch der Umstand beiträgt, dass sie dicht unterhalb der Hypodermis verlaufen und aus klaren Zellen bestehen. Ein kaum sichtbarer, aber doch deutlich hervortretender Porus befindet sich in der Hypodermis, deren Zellen sich in einem langen, scheinbar soliden Strange nach innen fortsetzen. Von seiner Ursprungsstelle ausgehend ist der Strang schwach, erweitert sich bald weiter nach innen und biegt sich dann in gerader Richtung, stets dicht unterhalb der Hypodermis verlaufend, zu der früher erwähnten, bisher soliden Ausführungsgangs-Anlage (Fig. 2). In seiner Ursprungsstelle hat der Strang die Gestalt eines Vogelkopfes (Fig. 3) und ist in der Anschwellung bereits hohl (Fig. 2 *k*). Die Wandungen des Stranges bestehen aus kubischen, mit klarem Cytoplasma und runden Kernen versehenen Zellen (*st*). Sowohl diese Eigenthümlichkeit als auch der Umstand, dass der Strang viel schmaler ist als die Anlage des Ausführungsganges (Fig. 2 *ag*), weisen darauf hin, dass die beiden Theile nicht von einer einheitlichen Anlage herkommen können. So weit ich an lebenden Embryonen sicherstellen konnte, besteht der hypodermale Strang im optischen Längsschnitte aus zwei so dicht an einander sich anlegenden Lamellen, dass ein dazwischen verlaufender Kanal kaum sichtbar ist. In weiteren Stadien werden aber die Zellen flacher, das Centrallumen ist zwar noch unbedeutend, tritt aber ganz deutlich in dem äußeren Anfangstheile und namentlich in der Endanschwellung hervor (Fig. 4, 5, 6). Schließlich werden die Epithelzellen der so angelegten Endblase ganz abgeplattet, die Wandungen sind verhältnismäßig dünn und man kann von den Zellgrenzen nichts mehr wahrnehmen (Fig. 6). In dieser Gestalt (Fig. 7) verharrt die Endblase — besser der Endkanal — ziemlich lange; in den vorderen Körpersegmenten findet man die fungirenden Nephridien nur mit diesen Endkanälen ausgestattet (Fig. 7). Erst in größeren jungen Würmern schwillt der Endkanal zu der bekannten sackartigen Blase an, deren größter Theil sich in der Segmenthöhle befindet und von hier durch eine sehr enge Röhre

innerhalb der Hypodermis mit dem Exkretionsporus sich nach außen öffnet.

Was den Ausführungsgang anbelangt, so sieht man in Fig. 7 (*ep*), dass in demselben bereits ein wimpernder Centralkanal verläuft. Von einer »Durchbohrung der Zellen« kann hier offenbar keine Rede sein, da die Zellen zu beiden Seiten des Ganges epithelartig angeordnet sind. Noch mehr überzeugend ist die Besichtigung des Ausführungsganges von der Oberfläche (Fig. 9). Hier sieht man, dass er aus geldrollenartigen Abschnitten besteht und jeder von den letzteren mehrere (wenigstens 4) Kerne enthält, welche der Quere nach in gleichen Abständen gelagert sind und der Länge nach in regelmäßigen Reihen hinter einander folgen. Der Centralkanal des Ausführungsganges ist daher nicht intra- sondern intercellular.

Die Endblase von *L. rubellus* entstand also durch die Einstülpung, oder, wenn man will, durch Wucherung der Hypodermiszellen, welche epithelartig angeordnet, in zwei Lamellen bis zu dem distalen Ende des früher angelegten Ausführungsganges hinziehen und mit ihm in Verbindung treten. Bis zu Ende der Entwicklung bewahren diese Zellen einen anderen histologischen Charakter als die Zellen des Ausführungsganges; sowohl die Anordnung der Zellen als ihre Struktur und Gestalt weisen darauf hin, dass sie einen anderen Ursprung haben als die Zellen des Ausführungsganges, beziehungsweise des Nephridiums selbst.

Trotz dieser Thatsachen könnte man dennoch einwenden, dass sie nicht ausreichend sind, um den hypodermalen Ursprung der Endblasen über jeden Zweifel zu beweisen; die Anlage dieser Komponenten könnte man vielleicht als bloße Verlängerung der Nephridialanlage deuten. Auf Grund derartiger möglichen Einwände führe ich daher noch andere Argumente ins Feld, welche allerdings nichts Anderes sind als einfache Wiederholung der Verhältnisse, welche ich bereits vor Jahren für *Tubifex* und *Rhynchelmis* dargestellt habe. Nur betreffen meine jetzigen Angaben die Lumbriciden-Gattungen *Dendrobaena* und *Allolobophora*.

Die beiliegenden Abbildungen Figg. 10 und 13 dürften schon belehren, auf welche Art und Weise die Endblasen zu Stande kommen. Es sind thatsächliche Einstülpungen von Hypodermis in der Gestalt mächtiger Säcke mit dicken Wandungen. Die Einstülpung von *Dendrobaena* (Fig. 13) ist ebenfalls wie bei *L. rubellus* schnabelförmig gekrümmt, nach innen blind geschlossen, obwohl in dem bereits bedeutend verengten Distalende des Ausführungsganges

der innere Kanal verläuft. Nach außen mündet die Endblase mit einem ziemlich unbedeutenden Porus. Dasselbe wiederholt sich auch bei der Anlage der Endblase von *All. putris* (Fig. 10). Die histologischen Merkmale dieser hypodermalen Einstülpungen sind noch augenfälliger als bei *L. rubellus*. Während die Wandungen des Ausführungsganges von *Dendrobaena* aus schön durchsichtigen Zellen bestehen, sind die letzteren der eingestülpten Endblase dunkel, ihr Cytoplasma ist dicht und fein gestreift, die Kerne dadurch nur schwierig nachweisbar. Natürlich bezieht sich diese Darstellung auf die Beobachtung im lebenden Zustande. Gelingt es aber die Endblase im optischen Querschnitte zu Gesicht zu bekommen, wie Fig. 11 veranschaulicht, so gelangt man zur Überzeugung, dass die Kerne sehr spärlich sind und nur zu zwei in jedem Querschnitte vorkommen. Diese Thatsachen stimmen daher mit den bei *L. rubellus* erkannten Verhältnissen überein, wo die Anlage der Endblase ebenfalls aus nur zwei Zellreihen besteht. Die Entwicklungsgeschichte erklärt nebstdem die Verhältnisse bei den völlig fungirenden Endblasen, wo BENHAM¹ nur sehr selten Kerne in dem »lining epithelium of this region« gefunden hat. »Frequently in a section, or even in several consecutive sections, no nucleus appears; then perhaps a section will show only one, or others show two, and very rarely three«. BENHAM erwartete, wie er angiebt, dass die Endblase (muscular duct) mit dem normalen Epithel ausgekleidet ist; nach den wenigen hier vorhandenen Kernen, welche »appear to be embedded in a finely granular though very thin layer of protoplasm, in which, however, I can detect no cell boundaries«.

Zwar folgert BENHAM, dass das Lumen der Endblase »is intercellular«, schließlich aber kommt er zu dem sonderbaren Resultate, dass man es hier mit einer »transition between perforated cells and a more definitive epithelium« zu thun hat. Die Entwicklungsgeschichte der Endblasen erklärt nun sehr schön, wie aus dem normalen Epithel jene Zustände entstehen, wo die Zellgrenzen verschwinden und die Kerne in einer gemeinschaftlichen Protoplasmaschicht eingebettet erscheinen (vgl. Fig. 4, 6, 7). Es geschieht dies während des Wachstums der Endblase, welche tief in die Segmenthöhle eindringt, ihre Wandungen platten sich in Folge der mächtigen Anschwellung stark ab, bei welchem Vorgange sich die Kerne

¹ The nephridium of *Lumbricus*. Quart. microsc. Journal. Vol. XXXII. N. S. p. 307—309.

wahrscheinlich nicht weiter vermehren. Die sehr früh birnförmig angeschwollenen Endblasen von *Dendrobaena* und *Allolobophora* sind in jugendlichem Zustande auf der ganzen Oberfläche mit ziemlich großen Zellen (Fig. 12 *m*) belegt. Es sind dies wahrscheinlich Muskelzellen, aus denen die bekannte mächtige Muskulatur der fertigen Endblasen zu Stande kommt.

Durch die voranstehende Darstellung habe ich also meine früheren diesbezüglichen Angaben bestätigt, nach welchen die Endblase der Lumbriciden wie die von *Tubifex* und *Rhynchelmis* durch Einstülpung der Hypodermis zu Stande kommt und somit mit der einheitlichen Anlage des Nephridiums nichts zu thun hat. BERGH bestreitet zwar den epidermalen Ursprung der Endblase bei den letztgenannten Gattungen und glaubt meine Gegenbeweise in genannter Beziehung als »sehr schwach« bezeichnen zu können. Ich weiß wirklich nicht, ob man einen noch eklatanteren Beweis für die Bildung der Endblase aus der Hypodermis liefern kann, als wie ich sie bei *Tubifex* beschreibe und abbilde. Gegenüber der Behauptung BERGH's, dass man in meinen Abbildungen »bereits eine fast fertig ausgebildete Endblase sieht«, muss ich den genannten Verfasser aufmerksam machen, dass er gewiss meine Fig. 2, Taf. IX (System und Morphologie der Oligochäten) übersehen hat. Es ist dies ein junges Nephridium, dessen Ausführungsgang noch gar nicht durchbohrt erscheint und die Endblase — als ein blindgeschlossener Hypodermisdivertikel — in der Bildung begriffen ist. Und dasselbe gilt für die Endblase von *Rhynchelmis*, die ich auf der Taf. XIII, Fig. 5 veranschauliche. Diese Darstellung widerspricht der jüngsten Angabe BERGH's, dass die Nephridiumanlage direkt nach außen durchbricht, ohne jede Theilnahme der Hypodermis bei diesem Vorgange. Ob aber seine Abbildungen in dieser Beziehung »beweiskräftiger« sind, als die meinigen, muss ich Anderen zur Entscheidung überlassen (vgl. BERGH, l. c., Figg. 23, 26, 27). Ich erwähne nur, dass BERGH die vermeintlichen äußeren Poren nur an gefärbten Präparaten entdeckt zu haben glaubt, dieselben aber »in vivo« sicherzustellen vernachlässigte.

Nach allen meinen früheren und jetzigen Erfahrungen findet die Ausmündung der Nephridien nach außen erst sekundär statt, indem sich die hypodermale Endblase mit der Nephridialanlage verbindet.

Ich schließe diese kleine Mittheilung mit der Bemerkung ab,

dass BERGH völlig im Rechte ist, wenn er eine Revision seiner und Anderer Untersuchungen über die Entstehung nicht nur des Trichters, sondern auch des ganzen Nephridialapparates der Annulaten überhaupt für nothwendig erachtet.

Prag, den 10. Oktober 1899.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIII.

Sämmtliche Figuren sind nach dem Leben gezeichnet.

Fig. 1. Zwei Segmente (VI und VII) eines weißen, 14 mm langen Embryo von *Lumbricus rubellus*, um den Verlauf der dorsal ausmündenden Endblasen zu veranschaulichen.

Fig. 2—9. *Lumbricus rubellus*.

Fig. 2. Der angelegte Hypodermisstrang (*st*) verbindet sich mit der soliden Anlage des Ausführungsganges. *k*, distale Anschwellung.

Fig. 3. Seitenansicht des Distalendes des Stranges.

Fig. 4. Weiteres Stadium mit dem sich bildenden Centralkanal.

Fig. 5. Distalende desselben Stadiums im Profil.

Fig. 6. Weiteres Stadium, in welchem die Zellgrenzen nicht mehr wahrnehmbar sind.

Fig. 7. Fungirende Endblase (oder Endkanal) und Ausführungsgang (*ep*).

Fig. 8. Der Ausführungsgang bei *a* an den Hautmuskelschlauch angebracht, bei *b* in die kleine Schlinge übergehend.

Fig. 9. Theil des fungirenden Ausführungsganges (Fig. 8 *ep*), von der Oberfläche betrachtet.

Fig. 10, 11. *Allolobophora putris*.

Fig. 10. Die durch Einstülpung der Hypodermis entstandene Endblase.

Fig. 11. Der optische Querschnitt der letzteren.

Fig. 12. Der kleine Lappen eines jugendlichen Nephridiums von *Allolobophora putris*. *ag*, Ausführungsgang; *eb*, fertige Endblase mit den Muskelzellen *m*; *v*¹, *v*², Bauchborsten; *d*¹, Rückenborste.

Fig. 13, 14. *Dendrobaena octaëdra*.

Fig. 13. Die mächtige Hypodermiseinstülpung als Anlage der Endblase. *ag*, Ausführungsgang.

Fig. 14. Der proximale Theil des Ausführungsganges mit der intracellulären Verzweigung des Centralkanals.

Fig. 1.

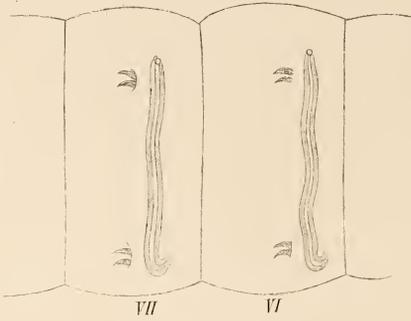


Fig. 7.

Fig. 6.

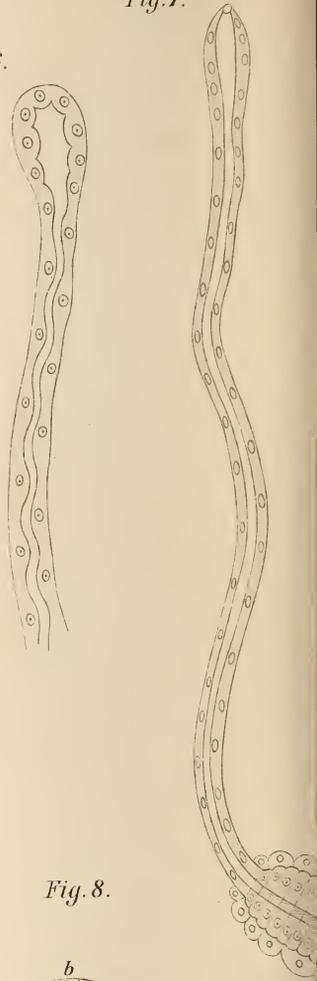


Fig. 2.

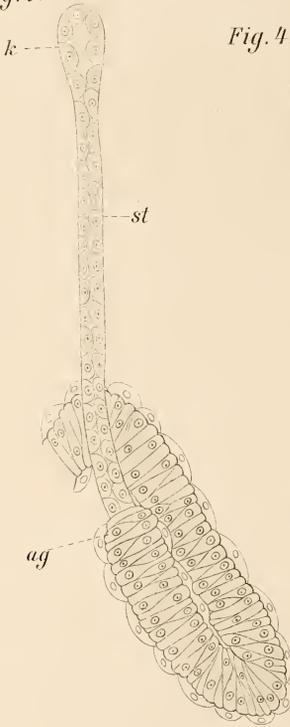


Fig. 4.



Fig. 8.

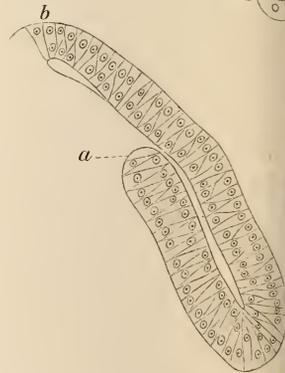


Fig. 3.



Fig. 5.



Fig. 9.

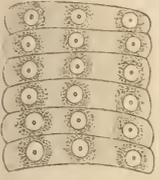


Fig. 14.

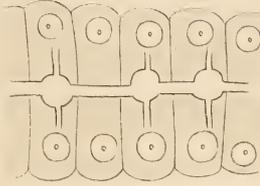


Fig. 12.

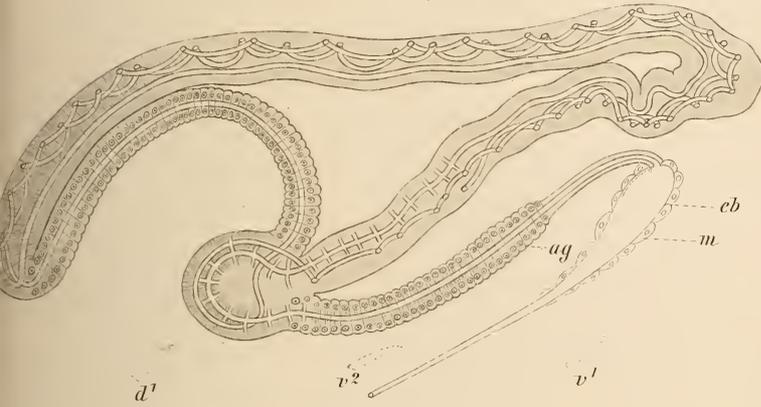


Fig. 13.

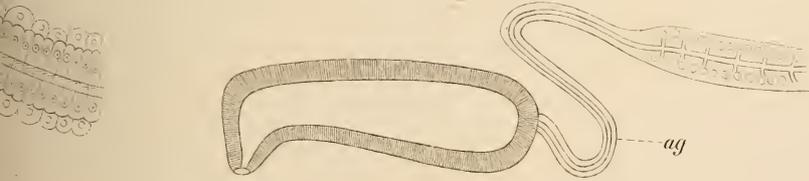


Fig. 10.

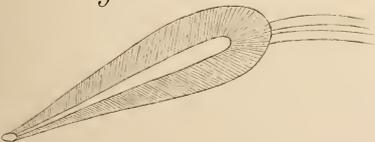
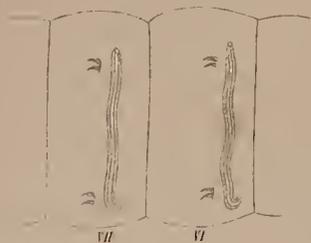


Fig. 11.



Fig. 1.



vii

vi

Fig. 7.



Fig. 6.



Fig. 9.

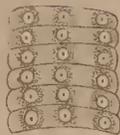


Fig. 14.

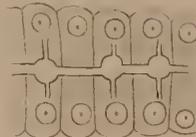
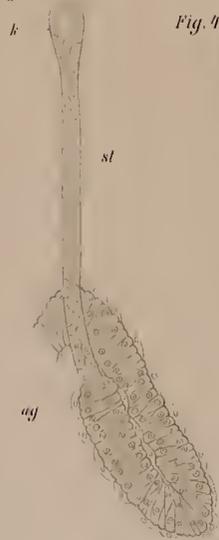


Fig. 2.



k

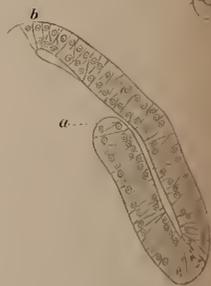
st

ag

Fig. 4.



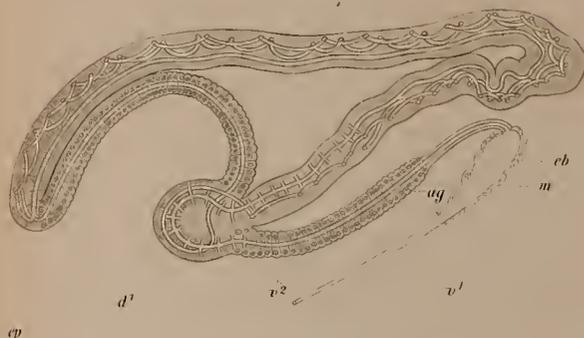
Fig. 8.



b

a

Fig. 12.



d

v

v

cb

m

Fig. 13.



ag

Fig. 3.



Fig. 10.



Fig. 11.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1899-1900

Band/Volume: [67](#)

Autor(en)/Author(s): Vejdovsky Frantisek [Franz]

Artikel/Article: [Noch ein Wort über die Entwicklung der Nephridien.
247-254](#)