

Privatdocent Dr. **Boveri**: Ueber die Niere des **Amphioxus**. (Vorgetragen am 3. Juni 1890.)

Meine Herren! Es ist bekannt, dass beim Amphioxus bis jetzt keine Nieren nachgewiesen werden konnten, obgleich bei der fundamentalen Bedeutung, welche diesem Nachweis für die Beurtheilung der phylogenetischen Stellung des Amphioxus zukommen müsste, nach solchen Organen sehr eifrig und gewiss noch mehr, als man allgemein weiss, gesucht worden ist. Auch mich beschäftigt dieses Problem seit längerer Zeit, und wenn auch meine Bemühungen zunächst durchaus vergebliche waren, gelangte ich doch durch das Studium der einschlägigen Fragen immer mehr zu der Ueberzeugung, dass die Lösung gefunden werden müsse. Was mich darin besonders bestärkte, waren die gleichzeitig von Hatschek und Rabl¹⁾ mitgetheilten, von dem ersteren am Amphioxus, von dem letzteren bei den Cranioten festgestellten Differencirungen des Mesoblast, welche eine höchst überraschende, bis in's Einzelne verfolgbare Homologie ergaben und die Vermuthung nahe legten, dass auch für diejenigen Mesoblastderivate der Cranioten, welche Hatschek in seiner kurzen Mittheilung ausser Betracht gelassen hatte (Urnierencanälchen), beim Amphioxus die Homologa vorhanden sein dürften. Es war jedoch erst das Studium der neuesten Arbeiten über die Entstehung der Excretionsorgane bei den Selachiern, besonders aber der vorzüglichen Untersuchungen von Rückert²⁾

¹⁾ Hatschek, Ueber den Schichtenbau von Amphioxus. — Rabl, Ueber die Differencirung des Mesoderms. Verhandl. der Anatom. Gesellsch. in Würzburg. Anat. Anz. III. Jahrg. Nr. 23—25. 15. Aug. 1888.

²⁾ Rückert, Ueber die Entstehung der Excretionsorgane bei Selachiern. Arch. f. Anat. u. Phys. 1888.

über diesen Gegenstand, wodurch meine Bestrebungen festere Gestalt gewannen. Die Resultate dieser Untersuchungen brachten mich nämlich auf den Gedanken, dass wir die Homologa für den grössten Theil des primitiven Nierensystems der Cranioten: Urnierengang und Urnierenkanälchen, beim Amphioxus nicht erst zu entdecken hätten, sondern dass dieselben in längst bekannten Theilen desselben zu erkennen seien. Und da nun diese Idee mich weiterhin dazu führte, an einer bestimmten Stelle beim Amphioxus nach Vornierencanälchen zu suchen und derartige Bildungen an eben dieser Stelle in der That zu finden, so möchte ich mir nicht versagen, den Weg von der Hypothese zu den Thatsachen auch bei der Darstellung dieses Fundes einzuschlagen.

Nach der wichtigen Entdeckung Rückert's finden sich die Urgeschlechtszellen bei Selachierembryonen auf gewissen Stadien im segmentirten Mesoblast, die Geschlechtsdrüse ist also bei ihrem ersten Auftreten segmental. Der Abschnitt des Mesoblast, in welchem die Urkeimzellen liegen, ist Rückert's Gono-Nephrotom, aus dessen dorsalem Theil später die Urnierenkanälchen werden, während der ventrale Theil in die unsegmentirte Leibeshöhle einbezogen wird, wodurch eben auch die ursprüngliche Metamerie der Geschlechtsdrüse verschwindet. Wie Rückert selbst schon hervorgehoben hat, erinnert diese vorübergehende Segmentirung an den beim Amphioxus dauernden Zustand, und es fragt sich nun, ob dieser Uebereinstimmung eine tiefere Bedeutung beigemessen werden darf. Beim ausgebildeten Amphioxus treffen wir die Geschlechtszellen in segmentalen Kammern an, welche an der lateralen Wand des Peribranchialraumes auf einander folgen und von der Leibeshöhle vollkommen abgeschlossen sind (Fig. 1 A). Ich finde jedoch an allen guten Querschnitten, dass zwischen diesen Genitalkammern und dem jederseits über dem Peribranchialraum gelegenen Leibeshöhlenabschnitt in der von dem Ectoderm des Peribranchialraumes überzogenen Cutisgallerte³⁾ eine zum Theil deutlich doppelte Schicht platter Zellen verfolgt werden kann, welche, der Entoderm lamelle der Medusen analog, die Genitalkammern morphologisch als segmentale Blindsäcke der Leibeshöhle erscheinen lässt, was sie bei ihrer leider noch unbekanntem Entwicklung wohl thatsächlich sein werden.⁴⁾ Da nun die Ur-

³⁾ Vergl. Hatschek, l. c.

⁴⁾ Gewisse hier nicht näher zu erörternde Umstände könnten viel-

nierenkanälchen der Selachier auf einem gewissen Stadium gleichfalls nichts anderes sind als blinde segmentale Leibeshöhlendivertikel (Fig. 2 A), so glaubte ich eine Homologie beider Bildungen in Erwägung ziehen zu dürfen; und dies umso mehr, als die sehr eigenartige Entstehung der Urnierenkanälchen⁵⁾ mit Entschiedenheit darauf hinweist, dass es sich bei der phylogenetischen Entwicklung dieser Organe zunächst nicht um die Herstellung einer Communication zwischen Leibeshöhle und Urnierengang gehandelt haben kann, sondern dass das Primäre der Blindsack war, der als solcher bei gewissen Vorfahren der Cranioten bereits eine Function besessen haben muss.

Als ich nun in Verfolgung dieses Gedankenganges die Lagebeziehungen der beiden verglichenen Theile zu anderen Organen in's Auge fasste, musste es auffallen, dass sich die Urnierenkanälchen genau so zum Urnierengang verhalten, wie die Genitaldivertikel des Amphioxus zum Peribranchialraum. (Vergl. Fig. 1 und 2.) Wie diese letzteren den Peribranchialraum dorso-lateral umgreifen, zwischen Kiemenhöhle und Rumpfmusculatur sich einschiebend, so finden wir — mit den durch die ganz anderen Grössenverhältnisse bedingten selbstverständlichen Unterschieden — die Urnierenblindsäckchen zum Urnierengang gelagert⁶⁾, wobei ich noch das weitere Moment als eine wichtige Uebereinstimmung betrachte, dass sich, entsprechend der späteren Einmündung der Urnierenkanälchen in den Urnierengang, die Genitalkammern des Amphioxus in den Peribranchialraum eröffnen, wenn auch nur periodisch, zur Entleerung der Geschlechtsproducte.

Noch vor wenigen Jahren hätte man die im Vorstehenden betonte unzweifelhafte Aehnlichkeit für eine zufällige, morphologisch bedeutungslose erklären müssen; denn während der

leicht dafür sprechen, dass sich die Genitalkammern des Amphioxus gegen die Leibeshöhle früher abschliessen, als gegen die zugehörige Urwirbelhöhle. Sollte sich dies wirklich so herausstellen, so würde ich darin keinen Einwand gegen meine Hypothese erkennen können.

⁵⁾ van Wijhe, Ueber die Entwicklung des Excretionssystemes und anderer Organe bei Selachiern. *Anat. Anz.* III. Jahrg. Nr. 2 u. 3. 1888. — Rückert, l. c. — van Wijhe, Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Excretionssystems bei Selachiern. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. XXXII. 1889.

⁶⁾ Vergl. die Bilder von Rückert und van Wijhe, l. c., auch Ziegler, Der Ursprung der mesenchymatischen Gewebe bei den Selachiern. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. XXXII. 1888.

Peribranchialraum als eine Rinne des Ectoblast entsteht, sollte der Urnierengang vom Mesoblast sich abschnüren. Allein die neueren Untersuchungen über die Bildung des Urnierenganges, welche mir die ectoblastische Entstehung desselben wenigstens für die Säugethiere und Selachier unwiderleglich zu beweisen scheinen, beseitigen diesen Einwand und gestatten es, den Urnierengang dem halben Peribranchialraum — wenn auch nicht complet — gleichzusetzen, nachdem das zeitliche und örtliche Auftreten beider Bildungen dieser Homologisirung, meines Erachtens, keine Schwierigkeiten bereitet.

Ich bin mir wohl bewusst, dass diese Auffassung in der mitgetheilten skizzenhaften Form kaum Anspruch auf Beachtung erheben dürfte, und es wäre, falls die Idee in sich selbst gerechtfertigt erscheinen sollte, eine sehr ausführliche, die ganze Organisation der Vertebraten in Rücksicht nehmende Begründung durchaus nothwendig. Allein vorläufig soll die vorgetragene Hypothese nur die Frage vermitteln, wo denn nun beim Amphioxus die Homologa der Vornierencanälchen zu suchen seien.

Nach allem, was wir von der Vorniere wissen, sind wir zu der Annahme berechtigt, dass dieses Organ nicht nur den ältesten und ursprünglichsten Excretionsapparat der Vertebraten darstellt, sondern auch, dass die Vorniere, so wie wir dieselbe bei den Cranioten vorfinden, nur noch ein spärliches Rudiment sein kann von einem Organ, dessen Blüthezeit bei weit entlegenen Vorfahren gesucht werden muss. Und da nun der Amphioxus ein solcher alter Ahne ist, so ist von vornherein die Vermuthung sehr nahe liegend: wenn der Amphioxus überhaupt ein den Verhältnissen der Cranioten vergleichbares Nierensystem besitzt, so muss es wohl eine Vorniere sein.

Fragt man sich, wo ein solches Organ auf Grund der vorgetragenen Idee beim Amphioxus zu suchen wäre, so lässt sich die Stelle — nach den für die Vornierencanälchen neuerdings festgestellten charakteristischen Beziehungen — mit grosser Genauigkeit angeben. Da die Vornierencanälchen der Cranioten in einen Gang ausmünden, der dem Peribranchialraum homolog sein soll, so müssten die Vornierenkanälchen des Amphioxus in diesen Raum sich eröffnen, sie müssten also im Bereich des Kiemendarms und der Geschlechtsorgane liegen, womit zugleich übereinstimmt, dass bei den Cranioten in denjenigen Segmenten, in welchen wir die Vornierencanälchen antreffen, auch Ur-

Fig. 1. Schematischer Querschnitt durch die Kiemenregion des Amphioxus. Links ist ein (secundäres) Kiemenstäbchen der Länge nach getroffen, rechts eine Kiemenspalte; dementsprechend zeigt die linke Seite von dem Nierenkanälchen (X) sowohl die peribranchiale als auch eine peritoneale Mündung, die rechte den quergetroffenen nach vorn ziehenden Schenkel. — A Genitalkammer. B peritoneale Mündung des Nierenkanälchens X. C Peribranchialraum D Leibeshöhle. E Darmlumen. F Subbranchialgefäß. G Aorta; die der linken Seite durch ein Kiemengefäß mit dem Subbranchialgefäß verbunden. H excretorischer Abschnitt des Kiemengefäßes.

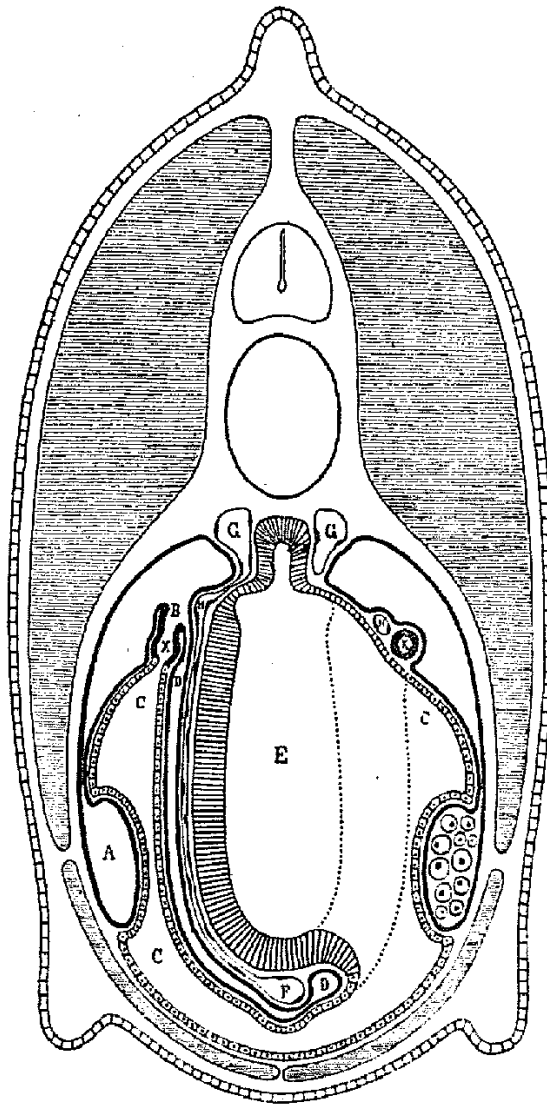


Fig. 1.

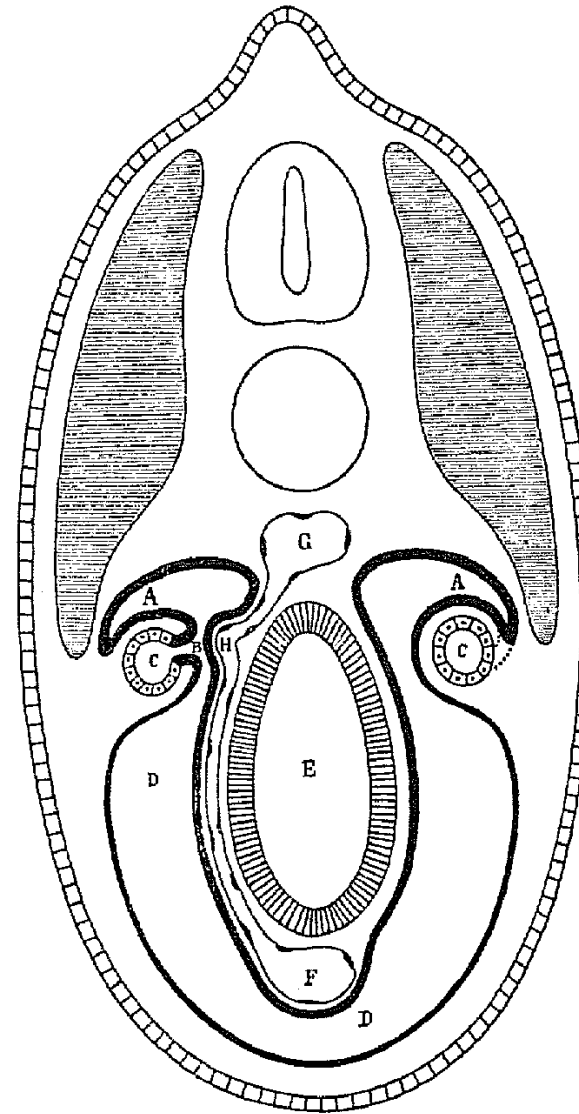


Fig. 2.

Fig. 2. Schematischer Querschnitt durch einen Selachier-Embryo; links Vornierenregion, rechts Urnierenregion. — A blindgeschlossene Anlage des Urnierenkanälchens (die punktierten Linien rechts deuten die spätere Eröffnung in den Urnierenang an. B peritoneale Mündung des Vornierenkanälchens. C Vor- bzw. Urnierenang. D Leibeshöhle. E Darmlumen. F Subintestinalvene. G Aorta, linkerseits durch ein P. Mayer'sches Darmgefäß mit der Subintestinalvene verbunden. H excretorischer Abschnitt des P. Mayer'schen Gefäßes.

nierenanälchen⁷⁾ — die Homologa der Geschlechtsdivertikel des Amphioxus — angelegt werden (Fig. 2 links). Da weiterhin die Vornierenanälchen der Cranioten an jener Stelle sich finden, wo sich die Mündungen der Urnierendivertikel in die unsegmentirte Leibeshöhle fortsetzen (Fig. 2 B), so könnte beim Amphioxus als Stätte für Vornierenanälchen wohl nur der dorsalwärts vom Peribranchialraum jederseits am Darm sich hinziehende Leibeshöhlenabschnitt in Betracht kommen. Und da endlich nach der hochwichtigen Entdeckung Rückert's die Vornierenanälchen der Selachier in Beziehung stehen zu den von P. Mayer⁸⁾ aufgefundenen segmentalen Darmgefäßen (Fig. 2 H), welche, wenn sie überhaupt auf den Amphioxus bezogen werden sollen, nur einer entsprechenden Zahl von Kiemengefäßen desselben homolog sein können, so läßt sich das Postulat folgendermassen formuliren: Die präsumptiven Vornierenanälchen des Amphioxus müssten segmentale Röhrchen sein, welche da, wo die Kiemengefäße dorsalwärts von den Kiemenspalten die unsegmentirte Leibeshöhle passiren, in Beziehung zu diesen Gefäßen in der Leibeshöhle beginnen und in der Nähe in den Peribranchialraum münden.

Und solche Organe mit den geforderten Beziehungen sind beim Amphioxus in der That vorhanden.

Indem ich eine in's Einzelne gehende Darstellung meiner Resultate einer ausführlichen Arbeit vorbehalte, beschränke ich mich hier auf eine kurze Aufzählung derjenigen Punkte, welche mir für die morphologische Beurtheilung des Fundes von Bedeutung zu sein scheinen.

1) Die fraglichen Bildungen sind segmentale, von cubischem Flimmerepithel ausgekleidete Röhrchen; sie liegen in jenem unsegmentirten Leibeshöhlenabschnitt, welcher sich dorsalwärts von den Kiemenspalten zwischen der Darmwand, der Rumpfmusculatur und der dorsalen Wand des Peribranchialraumes hinzieht; jedes Röhrchen beginnt mit mehreren Oeffnungen in der Leibeshöhle und mündet mit einer Oeffnung in den Peribranchialraum (Fig. 1. X).

⁷⁾ van Wijhe, Rückert, l. c.

⁸⁾ P. Mayer, Ueber die Entwicklung des Herzens und der grossen Gefässstämme bei den Selachiern. Mitt. aus der zoolog. Station zu Neapel. Bd. VII. H. 2. 1887.

2) Diese letzteren Mündungen finden sich genau in jenem Winkel, wo sich das Ektoderm der Kiemenstäbchen auf die laterale Wand des Peribranchialraumes umschlägt, also im Bereich des zuerst von Rolph eingehender beschriebenen Arkadensystems (des Ligamentum denticulatum von Joh. Müller). Sie sind genau branchiomer angeordnet, und zwar in der Weise, dass jede Mündung neben ein Kiemenstäbchen zu liegen kommt⁹⁾, dass aber zwischen je 2 Mündungen immer ein Kiemenstäbchen übersprungen wird. Dies hängt zusammen mit dem Umstand, dass beim Amphioxus 2 auf einander folgende Kiemenstäbchen einander nicht gleichwerthig sind, sondern dass ein jedes erst in dem übernächsten wieder ein ihm entsprechendes findet. Man kann diese beiden Arten von Stäbchen als primäre und sekundäre unterscheiden, indem die letzteren erst nachträglich in die von den ersteren begrenzten primären Kiemenpalten vom dorsalen Rand her zungenartig hereinwachsen. Die in Rede stehenden Oeffnungen entsprechen den sekundären Kiemenstäbchen, sie finden sich also in den Kuppeln des Rolph'schen Arkadensystems.

3) Jede solche Oeffnung führt in ein kurzes, ampullenartig aufgetriebenes Canälchen, welches sich alsbald in einen vorderen langen und einen hinteren sehr kurzen Schenkel spaltet. Der vordere Schenkel zieht, dem Bogen der Arkade nach abwärts folgend, zu dem nächst vorderen (primären) Kiemenstäbchen, um sich hier in die Leibeshöhle zu öffnen; der hintere Schenkel gabelt sich sofort in einige — typisch drei — kurze offene Endäste, welche nur wenig über das Kiemenstäbchen, an welchem die peribranchiale Mündung liegt, nach hinten reichen.

4) Die beschriebenen Organe stehen in einer sehr auffallenden Beziehung zum Blutgefäßssystem. Die Kiemengefäße, welche als einfache, ziemlich enge Röhren durch die Kiemenstäbchen zur Aorta verlaufen, schwellen genau in jenem Bereich, wo sie an der medialen Seite der Segmentalröhren vorbeiziehen, nicht nur sehr beträchtlich an, sondern erhöhen den Blutreichtum dieser Stellen auch noch durch die Bildung von Anastomosen (Fig. 1. H).

5) Die Segmentalröhren erstrecken sich über den ganzen

⁹⁾ An einem einzigen Exemplar fand ich die Oeffnungen je zwischen zwei Kiemenstäbchen, dem typischen Verhalten gegenüber um eine halbe Kiemenpaltenbreite nach vorn verschoben.

Kiemendarm vom vordersten bis zum hintersten Ende, aber nicht darüber hinaus. An einem Amphioxus von genau 4 cm Länge zählte ich auf der rechten Seite 183 Kiemenstäbchen und dem entsprechend müssen wohl 91 Segmentalorgane vorhanden sein; doch konnte ich in diesem Fall im Bereich der 4 ersten Kiemenstäbchen die Röhren nicht nachweisen.

6) Beim ausgebildeten Thier treffen nach meinen Erfahrungen auf jedes Muskelsegment ungefähr 6 Kiemenstäbchen und folglich 3 Segmentalröhren. Wenn nun, wie es im höchsten Grade wahrscheinlich ist, beim Embryo die zuerst auftretenden primären Kiemenspalten der durch die Myotome vorgezeichneten Körpermetamerie folgen, so muss ursprünglich jedem in Betracht kommenden Rumpfsegment ein Segmentalröhren entsprechen.

Auf Grund des im Vorstehenden kurz zusammengefassten Befundes stehe ich nicht an, die beschriebenen Segmentalröhren als Excretionsorgane in Anspruch zu nehmen. Dürfte diese Deutung schon nach den Beziehungen, welche die flimmernen Röhren zwischen der Leibeshöhle und der Aussenwelt vermitteln, kaum zu bezweifeln sein, so wird ihre Richtigkeit meines Erachtens noch sicherer erwiesen durch die beschriebene Blutgefässanordnung, welche, aus dem Ernährungsbedürfniss des Organs nicht erklärbar, die Annahme fordert, dass im Bereich eines jeden Segmentalorgans etwas Besonderes mit dem Blut geschehen soll¹⁰⁾.

Sind aber die Segmentalröhren des Amphioxus Nieren, so kann es auch des Weiteren wohl nicht zweifelhaft sein, dass sie den Vornierencanälchen der Cranioten homolog sind. Ich brauche dies nach dem oben Gesagten nicht ausführlich auseinanderzusetzen und betone nur, dass mir schon allein die Beziehung beider Bildungen zu »segmentalen Darmgefässen« ihre Homologie ausser Frage zu stellen scheint. —

Somit hätte also der Amphioxus nicht nur überhaupt eine Niere, sondern auch eine mit einem Excretionsorgan der Cranioten vergleichbare Niere, und diese Homologie wird nun der

¹⁰⁾ Ich erwähne bei dieser Gelegenheit, dass das viscerele Leibeshöhlenepithel an der dorsal- und cranialwärts gerichteten convexen Seite eines jeden Röhrens und noch im Bereich der beschriebenen primitiven Glomerulus-Bildung eigenthümlich modificirt ist: jede Zelle zu einem Faden ausgezogen und diese Fäden convergirend gegen das Röhren hinziehend, wo sie sich besonders an die peritonealen Mündungen gruppenweise festheften.

Angelpunct sein, um den sich alle weiteren Werthigkeitsbestimmungen im Bereich des Amphioxus-Kiemendarmes zu drehen haben. Vor allem darf es wohl als im höchsten Grade wahrscheinlich bezeichnet werden, dass, wenn die Segmentalröhrchen des Amphioxus den Vornierencanälchen der Cranioten entsprechen, auch die zugehörigen (ektodermalen) Ausführwege: Peribranchialraum und Vor- bzw. Urnierengang (Fig. 1 u. 2. C) einander homolog sind, wenn diese Homologie auch keine complete ist, indem der Peribranchialraum weiter nach vorn, der Urnierengang weiter nach hinten reicht. Auch wäre es denkbar, dass sich der beim Amphioxus einheitliche, zur Ausführung sowohl des Harns als auch des Athemwassers dienende Raum zunächst der Länge nach in zwei Canäle gespalten hat: in einen dorsalen Harnleiter, der, soweit sich die Nierencanälchen des Amphioxus von vorn her bei den Cranioten erhalten haben, als Vornierengang fortbesteht, und in einen ventralen Kiemengang, der sich bei den Cranioten rückgebildet hat. In zweiter Linie muss die Existenz von Vornierencanälchen beim Amphioxus und die beschriebene Lagerung dieser Organe der Auffassung der Urnierencanälchen als den Genitaldivertikeln des Amphioxus homologer Bildungen zur kräftigsten Stütze gereichen.

Die zahlreichen übrigen Folgerungen, welche sich aus dieser Auffassung ergeben, mögen hier übergangen werden, und ich will nur noch in Kürze andeuten, in welcher Weise, meiner Meinung nach, die aufgestellten Homologien phylogenetisch zu verwerthen sind. In meinen Augen ist der Amphioxus wirklich das Urwirbelthier, d. h. ich bin der Ueberzeugung, dass in den Stammbaum der Cranioten ein Thier hineingehört, welches, in allem Wesentlichen mit dem Amphioxus übereinstimmend, insbesondere dessen riesig langen Kiemendarm und als Consequenz davon den Peribranchialraum besessen haben muss. Diese letztere gewöhnlich mit der Kiemenhöhle der Teleostier oder Froschlarven verglichene und demgemäss in ihrer morphologischen Bedeutung ziemlich gering geschätzte Bildung scheint mir, weniger des Raumes selbst, als seiner lateralen Wandung wegen, eine unerlässliche Organisationseigenthümlichkeit eines amphioxusartigen Thieres darzustellen. Denn wo sollten bei der durch die Kiemenbildung verursachten Zerspaltung der ursprünglichen Leibeswand die seitlichen Rumpfmuskeln, wo sollten bei der fast vollkommenen Verdrängung der primitiven Leibeshöhle die Geschlechtsorgane ihre Lage haben?

Als den ersten folgeschweren Schritt von diesem amphioxusartigen Zustand zu dem der Cranioten betrachte ich eine Arbeitheilung zwischen den Gefässen des Kiemendarmes. Athmung und Excretion, beim Amphioxus an ein und dasselbe Gefäss geknüpft, scheiden sich in der Weise, dass eine Anzahl der vordersten Gefässe ausschliesslich die Athmung übernimmt, während die hinteren (Paul Mayer's Darmgefässe) nur ihre Beziehung zu den Nierenröhrchen beibehalten — eine Differencirung, welche bei der günstigeren Stellung der vordersten Kiemenstäbchen dem frischen Wasser gegenüber gewiss sehr einleuchtend ist. Als Folge davon muss eine viel complicirtere Ausbildung der wenigen bleibenden Kiemen stattfinden, und diese wird ihrerseits die mechanische Ursache bilden für die Entstehung des Herzens, das also seiner Lage nach nicht dem Ende des Amphioxus-Kiemendarms entspricht, sondern jenem Punkt, wo sich die Scheidung der segmentalen Darmgefässe in reine Kiemen- und reine Nierengefässe vollzieht. Eine weitere Folge der angenommenen Differencirung ist die Rückbildung der Kiemenpalten in dem grösseren hinteren Abschnitt des alten Kiemendarmes, wodurch eine einheitliche circumintestinale Leibeshöhle geschaffen wird, welche nun Raum bietet für die Geschlechtsorgane und zu einem allmählichen Hereinrücken derselben führt, auf welchem Wege wir sie bei Selachierembryonen noch tatsächlich antreffen. Auf diese Weise werden die früheren Träger der Geschlechtsorgane zunächst zu Ausfühwegen der Sexualproducte degradirt. Gleichzeitig werden die im Bereich der bleibenden Kiemen gelegenen Segmente der Geschlechtsdrüse rückgebildet.

Dass durch diese Umwandlungen die Bedeutung des Peribranchialraumes wesentlich verschoben wird, bedarf keiner ausführlichen Erörterung. Die frühere Vereinigung der Athmungs- und Geschlechtsorgane in einer und derselben Körperregion hat aufgehört, und damit ist das Bedürfniss nach der gewissermassen doppelten Körperwand und dem weiten dazwischen eingeschlossenen Raum verschwunden. So kann — nachdem der Peribranchialraum zunächst paarig geworden ist — jede Hälfte zu einem engen Canal zusammenschrumpfen, der nicht mehr bestimmend auf die Gestaltung des Körpers wirkt, sondern passiv verschoben wird, wie es den neuen Bedürfnissen gemäss ist. Allein dies setzt noch eine weitere Veränderung voraus. Auch nachdem der hintere Theil des Peribranchialraumes seine

directe Beziehung zu den Kiemen aufgegeben hat und in denselben nur noch Vornierencanälchen (und Genitalcanälchen) einmünden, führt er doch noch das von den bleibenden Kiemen abströmende Athemwasser nach aussen, und man muss also, um von diesem Zustand zu dem der Cranioten zu gelangen, annehmen, dass das Athemwasser eine neue, im Bereich der persistirenden Kiemen gelegene Ausführöffnung erhält, worauf sich die beiden Theile des ursprünglich einheitlichen Ganges von einander sondern und schliesslich der vordere sich ganz rückbildet. Eine Schwierigkeit sehe ich in dieser Annahme nicht und möchte sogar glauben, dass sich die Richtigkeit derselben noch in der Embryonalentwicklung tief stehender Cranioten dürfte nachweisen lassen. So berichtet Rückert, dass sich von jener Stelle, wo bei Selachierembryonen das vorderste Ende des ektodermalen Vornierentheils angetroffen wird, eine Ektoblastverdickung cranialwärts gegen die Kiemenspalten hinzieht: eine Thatsache, die sich sehr wohl dahin interpretiren liesse, dass der Vornierengang (als Peribranchialraum) sich früher weiter nach vorn erstreckt hat¹¹⁾.

Alle weiteren Umgestaltungen: die dauernde Eröffnung der Genitaldivertikel in den Vornierengang und ihre Umwandlung in Excretionsorgane (Urnierencanälchen), die dadurch veranlasste Rückbildung der Vornierencanälchen, die Verlängerung der Vor- bezw. Urnierengänge gegen den After — diese Prozesse, welche in der Ontogenie der Cranioten mehr oder weniger deutlich recapitulirt werden, dürfen hier wohl mit dieser blossen Erwähnung abgemacht werden.

Dagegen mag zum Schluss noch mit ein paar Worten das Verhältniss gestreift werden, in welchem die Amphioxusniere zu der Theorie von der Stammverwandtschaft der Vertebraten und Anneliden steht. Schon Rückert ist auf Grund seiner Untersuchungen zu dem, meines Erachtens, unanfechtbaren Resultat gelangt, dass von den Nierenröhrchen der Cranioten nur die Vornierencanälchen für eine Vergleichung mit den Segmentalorganen der Anneliden verwerthet werden können; und dieses Ergebniss wird durch meine Untersuchungen am Amphioxus nicht nur bestätigt, sondern auch in einer für die in Rede

¹¹⁾ Dass man sich die Entlastung des Vornierenganges von der Function eines Kiemenganges auch in etwas anderer Weise zu Stande gekommen denken kann, habe ich oben erwähnt.

stehende Theorie entschieden günstigen Weise vervollständigt. Denn einerseits zeigt uns der Amphioxus die Vornierencanälchen — auch wenn man als das primäre Verhalten auf jedes in Betracht kommende Körpersegment nur eines rechnet — in grosser Zahl und über einen sehr beträchtlichen Abschnitt des Körpers ausgedehnt; andererseits fällt die Wandung des Peribranchialraums, an welcher diese Canälchen münden, noch fast unter den Begriff der »äusseren Haut«, wobei überdies aus verschiedenen Gründen vermuthet werden darf, dass wenigstens die vordersten Nierenröhrchen des Amphioxus bereits auf einem Stadium ausgebildet sein werden, auf welchem die Peribranchialfalten noch kaum in die Erscheinung getreten sind. So wird also die Amphioxusniere auch den Vertretern der Annelidentheorie willkommen sein.

Nachtrag. Die vorstehende Mittheilung gründet sich ausschliesslich auf die Untersuchung conservirten Materials. So sehr ich das Bedürfniss empfand, die entdeckten Organe im frischen Zustand zu studiren, entschloss ich mich doch zu einer vorläufigen Veröffentlichung, da ich nicht weiss, wann sich mir wieder Gelegenheit zu einem Aufenthalt am Meer bieten wird, und nachdem ein Versuch, aus Neapel lebende Thiere zu erhalten, misslungen war. Ein zweiter Versuch, den Herr Professor R. Hertwig seitdem so gütig war, ausführen zu lassen, und für den ich auch der zoologischen Station in Neapel, besonders Herrn S. Lo Bianco meinen Dank ausspreche, war dagegen erfolgreich. So bin ich jetzt in der Lage, die am conservirten Object gewonnenen Ergebnisse durch Beobachtungen und Versuche am lebenden Thier zu ergänzen, worüber ich hier in Kürze nur das Wichtigste nachtragen will. Das Aussehen der im lebenden Zustand präparirten Organe stimmt mit dem, was ich an gut conservirtem Material gesehen habe, durchaus überein. Ich finde die gleiche Variabilität hinsichtlich der peritonealen Oeffnungen, deren Zahl bis auf 6 ansteigen kann. In der Form der Röhrchen und der Weite des Lumens kann man an einem und demselben Segmentalorgan bei längerer Beobachtung beträchtliche Veränderungen wahrnehmen, die, wie mir scheint, durch die oben schon erwähnten Fadenzellen verursacht sind, welche demnach musculöser Natur wären. Die Epithelzellen der Segmentalröhrchen erscheinen im frischen Zustand trübe und mehr oder weniger reichlich mit gelben Körnchen

oder Tröpfchen besetzt, welche in allen umliegenden Geweben fehlen. — Die Flimmerhaare dieser Zellen, deren Vorhandensein ich bereits an Schnitten hatte nachweisen können, zeigen eine äusserst lebhafteste, über das ganze Lumen des Röhrchens sich erstreckende Bewegung, welche von allen peritonealen Oeffnungen gegen die peribranchiale Mündung convergirt und einen nach aussen führenden Strom erzeugt, der an kleinen im Lumen enthaltenen Partikelchen sichtbar wird. — Einen lebenden Amphioxus setzte ich auf 28 Stunden in ein mit carminsaurem Ammoniak und Indigcarmin gesättigtes Meerwasser, in welchem ausserdem noch feinste Körnchen beider Substanzen suspendirt waren. Als Resultat ergab sich — den Beobachtungen bei höheren Wirbelthieren entsprechend — eine äusserst reichliche Ansammlung des rothen Farbstoffs in den von mir als »Glomeruli« gedeuteten Gefässbezirken, wodurch diese weiten, in den Verlauf der engen Kiemengefässe eingeschalteten Blutlakunen sehr schön zur Anschauung gebracht werden. Eine Aufspeicherung des Indigcarmins, die nach den Untersuchungen Heidenhain's im Epithel der Röhrchen selbst zu erwarten wäre, konnte ich dagegen bis jetzt nicht erzielen. — Diese Beobachtungen sind, meines Erachtens, geeignet, die excretorische Function der Segmentalorgane des Amphioxus ausser Zweifel zu stellen.
