

# Die Entwicklung der Nephridien und Gonoblasten bei *Tubifex rivulorum* LAM. nebst Bemerkungen zum natürlichen System der Oligochäten.

Von

Dr. Anton Meyer<sup>1</sup>.

Mit 31 Abbildungen im Text.

## Inhaltsübersicht.

|  | Seite |
|--|-------|
| A. Neue Beiträge zur Substitutionstheorie der Segmentalorgane und Bemerkungen zum natürlichen System der Oligochäten . . . . . | 517   |
| B. Einleitung (zum speziellen Gegenstande) . . . . .   | 524   |
| C. Allgemeiner Verlauf der Entwicklung von <i>Tubifex</i> . . . . .  | 526   |
| D. Spezielle Entwicklung der Nephridien . . . . .  | 544   |
| E. Spezielle Entwicklung der Gonaden . . . . .   | 555   |
| F. Über den morphologischen Wert der Zellen bei der Nephridienentwicklung von <i>Tubifex</i> . . . . .                         | 559   |
| Literaturverzeichnis . . . . .   | 561   |

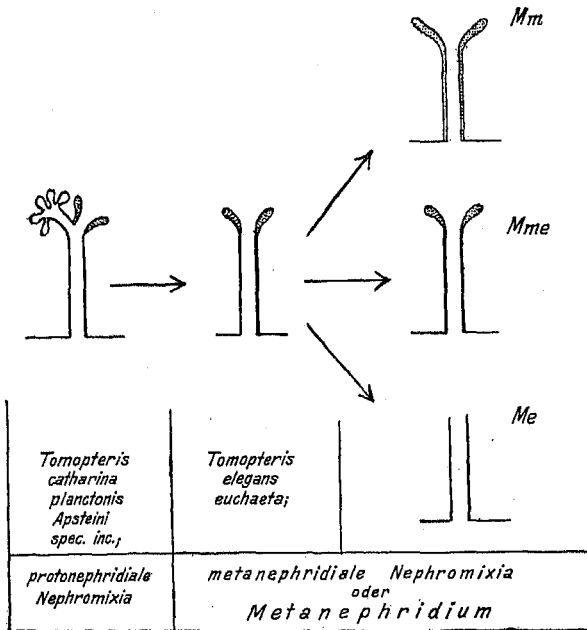
### A. Neue Beiträge zur Substitutionstheorie der Segmentalorgane und Bemerkungen zum natürlichen System der Oligochäten.

Die vorliegende Untersuchung knüpft an eine frühere Publikation (1926) an, in welcher die Theorien der Segmentalorgane (Plectonephridien-, Gonoduct-, Einheitstheorie) einer kritischen Prüfung unterzogen wurden, bezüglich der in ihnen verwerteten und seitdem neugewonnenen Tatsachengrundlagen. Es ergab sich die Unhaltbarkeit der Plectonephridien- und der Einheitstheorie und eine gewisse Einschränkung der Gonoducttheorie. Schließlich wurde unter Verwertung eigener Befunde an Tomopteriden eine neue Erklärung der Entstehung des in die Leibeshöhle geöffneten Nephridiums (Metanephridiums) gegeben nach dem Prinzip des Funktionswechsels und der Organsubstitution (Substitutionstheorie). Die wichtigste Folgerung war, a) daß die Geschlechtsleiter gewisser Polychäten (Tomopteriden, namentlich aber Capitelliden

<sup>1</sup> Ausgeführt mit Rockefeller-Fellowship.

und Nereiden) sekundäre Gonoducte sind und die Geschlechtsleiter der Clitellaten<sup>1</sup> (Oligochäten und Hirudineen) ebenfalls; b) daß alle in die Leibeshöhle geöffneten Nephridien homogenetisch sind, ungeachtet ihrer rein mesodermalen oder rein ectodermalen Herkunft, da diese conträren Fälle Grenzfälle einer Reihe sind (s. Abb. 1).

Der phylogenetische Vorgang der Entstehung des Metanephridiums bildet die eine Teilfrage des Problems und die Lösung, welche die Sub-



Alle Abbildungen sind bei den angegebenen Vergrößerungen mit Zeichenprisma in der Höhe des Arbeitstisches gezeichnet und, wo nicht anders angegeben, auf  $\frac{3}{4}$  verkleinert.

Abb. 1. *Mm* Mesodermales Metanephridium, *Mme* teils mesodermales, teils ectodermales (?) Metanephridium (metanephridiale Nephromixia), *Me* ectodermales (?) Metanephridium.

stitutionstheorie gibt, hat durch Untersuchung der Tomopteriden des mittelländischen Meeres (noch nicht publiziert) eine volle Bestätigung erfahren. Während nämlich bei *Tom. planctonis*, *T. Apsteini* und einer

<sup>1</sup> Als *Clitellata* hat MICHAELSEN (1920) die Oligochäten und Hirudineen zusammengefaßt und für einen Ursprung der letzteren aus Lumbriculiden beachtenswerte Argumente dargelegt. Diese werden durch die vorliegende Untersuchung verstärkt, indem für *Tubifex* eine ebensolche frühzeitige Sonderung von zwei Paar Gonoblasten nachgewiesen wird, wie sie bei den Hirudineen (nach BÜRGER) besteht. Die Entscheidung wird aber von der Entwicklungsweise des männlichen Gonadensystems der Hirudineen abhängen.

species *incerta* eine protonephridiale Nephromixia vorliegt (wie bei *Tom. catharina* der Nordsee), besitzen *Tom. euchaeta* und *T. elegans* ein gewöhnliches Metanephridium; bei letzteren beiden Arten ist somit der theoretisch geforderte Substitutionsprozeß vollzogen, die Solenocyten sind geschwunden. Ganz ähnliche Verhältnisse scheinen bei den Phyllocoiden zu bestehen (E. BERGSTRÖM 1914) und vielleicht noch bei andern Familien (s. Abb. 1).

Von den Gegnern konnte nun gesagt werden, daß die Substitutionstheorie zwar eine bessere und empirisch begründete Erklärung für die Entstehung des Metanephridiums gebe als die Einheitstheorie, daß sie aber die Annahme einer Entstehung sekundärer Gonoducte nötig mache, welche neugebildet worden sein müßten. — Die Annahme einer solchen Neubildung enthält jedoch nichts Unwahrscheinliches; das Cölomepithel hat bei den Anneliden (ebenso wie bei andern Cölomaten) die Fähigkeit zur Ausbildung von Bewimperung bewahrt; die Cölobewimperung gewinnt bei manchen Formen eine Bedeutung als Circulationseinrichtung, und sie verdichtet sich bei zunehmender Geschlechtsreife. Es ist daher durchaus verständlich, daß aus der allgemeinen Cölobewimperung auch eine neue Generation von Genitaltrichtern und Gonoducten hervorging überall dort, wo die erste Generation, welche in den Metanephridien mitenthalten ist, rein excretorisch geworden ist. Ferner sind die sekundären Gonoducte bald durch ihre abweichende Lagerung (bei Tomopteriden mehr median, bei Nereiden an der Dorsalwand) bald durch ihr ontogenetisch späteres Auftreten und ihre Beschränkung auf die fertilen Segmente (Oligochäten) gekennzeichnet. Eine Schwierigkeit bezüglich der Annahme einer Organneubildung (sekundärer Gonoducte) besteht daher im vorliegenden Falle tatsächlich nicht. Die unnatürliche Schematisierung, welche die Einheitstheorie mit den Segmentalorganen vorgenommen hat, wird hiermit beseitigt.

Neben der phylogenetischen und physiologischen Erklärung der Entstehung des Metanephridiums fällt das Hauptgewicht auf die embryologische Begründung der behaupteten Homologien. — Für die protonephridialen Organe wird meist ectodermale Entstehung angegeben. Diese Frage bedarf noch künftiger Untersuchung. Vorläufig ist die Betrachtung der Solenocyten als ectodermal begründet. Die Metanephridien sollen nach der Einheitstheorie unter Berufung auf die embryologischen Untersuchungen VEJDOVSKYS (1888—92) ectodermal sein. Dies wird neuerdings auch von TANNREUTHER (1915) für *Bdello-drilus* und von BAHL (1922) für *Pheretima* behauptet. Ersterer hat

jedoch die Nephridienentwicklung gar nicht untersucht und BAHLS Darstellung kann wohl wegen zu großer Lückenhaftigkeit infolge der besonderen Schwierigkeiten seines Objektes nicht als beweisend angesehen werden. (Die Bedeutung seiner interessanten Befunde liegt meines Erachtens auf andern Gebiete.) Die rein ectodermale Entstehung der Metanephridien ist die unerläßliche Vorbedingung für eine Homologisierung derselben mit den (als ectodermal angesehenen) Protonephridien und Solenocytenkanälen. Demgegenüber stellte ich, zum Teil in Anlehnung an MEISENHEIMER (1909), zunächst auf rein vergleichend-anatomischem Wege eine Homologie der bewimperten Trichter der Tomopteriden (modifizierte primäre Gonostome) mit den eigenartigen Trichterorganen der Hirudineen und mit den epithelialen gleichmäßig bewimperten Nephridialtrichtern (Oberlippe) mehrerer Oligochätenfamilien auf. Aus den zahlreichen widersprechenden Darstellungen der Nephridienentwicklung dieser Anneliden schien mir ferner wenigstens das eine wahrscheinlich, daß die Trichterzelle nicht aus den ectodermalen Zellreihen (»Nephridiostich«) stamme, sondern aus dem cölomatischen Mesoderm, wie es behauptet wurde von HATSCHKE, BERGH, BÜRGER, WILSON, STAFF und neuestens von PENNERS. In der Detailfrage, ob die Trichterzelle (= Nephridioblast) nur den Trichter oder auch den Kanal liefere, zog ich damals vorläufig die Darstellung von WILSON und STAFF vor, derzufolge der Kanal zum Unterschied vom Trichter ectodermal sein sollte. Diese Detailfrage war für die Theorie von untergeordneter Bedeutung; wesentlich war nur, daß das Metanephridium der Oligochäten nicht rein ectodermal sei. Durch die folgende Untersuchung wird die Darstellung von WILSON und STAFF mit Sicherheit als irrtümlich erwiesen, diejenige von BERGH hingegen bestätigt, und zwar, wie ich glaube, in überzeugender Weise. Hierdurch wird die Einheitstheorie (GOODRICH, LANG) endgültig widerlegt.

Ich habe ferner darauf hingewiesen, daß die Metanephridien der Oligochäten von systematischer und phylogenetischer Bedeutung sind, nämlich eine Rückbildungsreihe darstellen, in welcher der epitheliale Trichter fortschreitend kleiner wird. Unter den Oligochätenfamilien sind diejenigen die ursprünglicheren, bei welchen der Nephridiumtrichter groß und epithelial entwickelt ist (Randzellen), z. B. die Glossoscoleciden, Lumbriciden, Megascoleciden, Phreoryctiden, Lumbriculiden. In diesen Familien finden sich ferner folgende primitive Merkmale:

a) Erstreckung der Gonaden über eine Region von vier oder mindestens drei Segmenten,

- b) Erstreckung der Gürtelregion über mehrere Segmente,
- c) Mangel oder geringe Entwicklung von epidermalen akzessorischen Gebilden an den männlichen Poren,
- d) relativ geringer Unterschied der männlichen und weiblichen Geschlechtsleiter,
- e) Mangel von Haarborsten, welche, wie im folgenden an *Tubifex* bewiesen wird, ontogenetisch erst nach den Gabelborsten auftreten,
- f) nicht übermäßig dotterreiche Embryonen und mit ventralem Wimperband in der Mund-Anuslinie, was (mit Hinblick auf die Furchung, welche nur auf die Polychätenspiralfurchung bezogen werden kann) als kontinuierlich erhalten gebliebenes Trochophoramerkmakl gedeutet werden muß.

Man gelangt also von verschiedenen Gesichtspunkten aus immer zu demselben Ergebnis, daß die Ur-Oligochäten in ihrem Bau den obigen Familien näher standen als etwa den Naididen, Enchytraeiden oder Tubificiden, denen diese primitiven Merkmale fehlen.

Unentschieden bleibt vorläufig nur, ob die Phreoryctiden die ursprünglichsten Oligochäten sind oder diejenigen Familien, bei welchen die männlichen Gonoducte im 15. Segment oder noch weiter hinten (18. Segment Megascoleciden) ausmünden (lumbriciner Geschlechtsapparat). Wenn man von den Phreoryctiden ausgeht, so müßte zur Erklärung des lumbricinen Geschlechtsapparates angenommen werden, daß die ursprünglich separat auf dem 11. und 12. Segment ausmündenden männlichen Gonoducte sich peripher vereinigten, das 13. und 14. Segment durchwandernd nach hinten rückten und so auf das 15. Segment zu liegen kamen. (Durchwanderungshypothese, Abb. 2b). Man muß aber auch mit der andern Möglichkeit rechnen, daß der lumbricine Geschlechtsapparat aus einem Zustande hervorging, der noch ursprünglicher war als der der Phreoryctiden. In der Tatsache der Erstreckung des männlichen lumbricinen Geschlechtsapparates (nämlich der sekundären Gonoducte) über fünf Segmente kann man mit gutem Grunde einen Hinweis darauf erblicken, daß ursprünglich hinter den beiden Hodensegmenten 10 und 11 drei weitere fertile, jedoch zwitterige Cölome lagen und daß erst hinter diesen die rein weiblichen Cölome im 15. und 16. Segment folgten. Die zwitterigen Cölome (Schaltsegmente) 12, 13, 14 wurden steril und schwanden, die weiblichen (15 und 16) wanderten nach vorn und kamen so in fremde epidermale Segmente zu liegen, tragen also eine Segmentnummer, die ihnen genetisch nicht zukommt (Stauchungshypothese, Abb. 2a).

Auf jeden Fall ist MICHAELSENS phylogenetische Deutung des Oligochätensystems, die zur Aufstellung des Archiologochätenbegriffes (Aeolosomatiden, Naididen, Enchytraeiden, Tubificiden, Phreodriliden) geführt hat, wohl sicher irrtümlich. Die Grundannahme nämlich, daß innerhalb der Oligochäten — von den »Archiologochäten« ausgehend — eine Verdoppelung der männlichen und weiblichen Gonadensegmente und eine stufenweise Nach-hinten-Verlagerung stattgefunden habe, muß unter Hinweis auf die streng teloblastische Segmentbildung abgelehnt werden. Eine (phylogenetische) Teilung von Segmenten in und vor der Geschlechtsregion müßte ontogenetisch nachweisbar sein, existiert aber nicht. Die zunehmende Entwicklungskonzentrierung bei den Oligo-

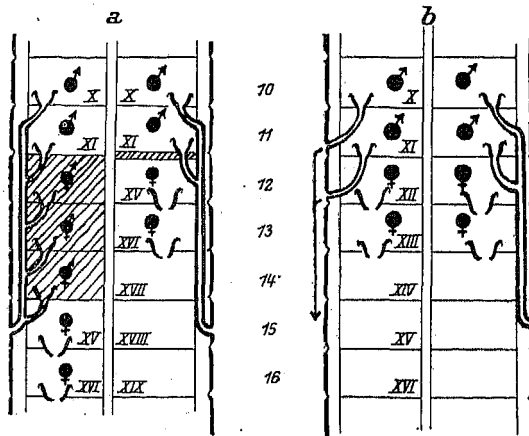


Abb. 2. Schema zur Ableitung des lumbricinen Geschlechtsapparates. a) Stauchungshypothese; b) Durchwanderungshypothese.

chäten geht bei *Tubifex* z. B. so weit, daß die einzelnen Cölome (vielleicht mit Ausnahme weniger vorderster) je aus einer einzigen von der Urmesodermzelle abgegebenen Zelle hervorgehen. Diese hochgradige Entwicklungskonzentrierung bewirkt aber gerade das Gegenteil von Segmentverdoppelung, nämlich einen Ausfall von Cölomen (Unterbleiben ihrer Sonderung von benachbarten) infolge der Zusammendrängung ihrer mosaikartigen Vorstufen in der Urmesodermzelle<sup>1</sup>. Das Sterilwerden einer Gonade, was als Vorstufe für den gänzlichen Schwund des betreffenden Cölomes angesehen werden kann, ist empirisch erwiesen in der *Rhynchelmis*-Reihe (s. MICHAELSEN 1920). Ebenso ist das Vor-

<sup>1</sup> Das vorliegende Problem kann hier nur gestreift und die Lösung nur angedeutet werden, es wird aber zum Gegenstand einer umfassenden Studie über das Wesen der Oligochätensegmentierung zu machen sein.

kommen von Segmentausfall und dadurch bedingte Nach-vorn-Verlagerung der Gonadensegmente bei Vertretern verschiedener Familien erwiesen und von MICHAELSEN selbst zugegeben. Man darf also bei der phylogenetischen Deutung des Oligochätensystems nur mit der Annahme von Segmentausfall, Nach-vorn-Verlagerung der Gonadensegmente und Verringerung der Zahl der fertilen Cölome rechnen. Jede andere Annahme ist rein willkürlich. Meine Deutung des *Parergodrilus heideri* REISG. als degenerierten Enchytraeiden (1927) war ein Ergebnis dieser Prinzipien, die ich mir aus rein theoretischem Studium des Oligochätensystems abgeleitet habe. MICHAELSEN hat nun (1928) diese Deutung acceptiert und wird sich daher auch den allgemeinen Grundlagen hiefür nicht völlig verschließen können. Eine planmäßige Untersuchung der Ontogenese von Vertretern aller Oligochätenfamilien wird den wahren Sachverhalt restlos aufklären.

Die scheinbar ursprünglichen Zustände des Darm- und Blutgefäßsystems der »Archioligochäten« sind auch bei den Lumbriciden, Lumbriculiden u. a. vorübergehend, im Embryo, vorhanden und werden durch spätere Komplizierung eben nur modifiziert, aber nicht aufgehoben.

Manche für »Archioligochäten« charakteristische Merkmale sind durch Stehenbleiben auf juveniler Entwicklungsstufe (von vollständiger entwickelten Ahnen) zu erklären (Ringmuskelseitenlinie, Anklänge an Zellkonstanz, Teilung), andre können nur als Degeneration gedeutet werden, wie z. B. der Zusammenbruch der cölomatichen Segmentierung und die Gonadenverschmelzung bei *Parergodrilus*, wieder andre, wie Haarborsten, Kiemen und Augen sind zweifellos sekundär aufgetreten in Anpassung an das Leben im Süßwasser.

Gegen meine Auffassung, und zwar gegen die Stauchungshypothese, könnte der Einwand erhoben werden, daß die segmentale Erstreckung des lumbricinen Geschlechtsapparates nicht immer fünf Segmente beträgt und auch nicht allgemein verbreitet ist. — Es kommt aber in Betracht, daß bei den anzunehmenden Ahnenfamilien die Vereinigung der Poren der männlichen Gonoducte und ein Längskanal noch nicht existiert haben mögen. Wo aber diese Vereinigung erst nach dem Stauchungsprozeß zustande kam, da konnte der männliche Porus (jeder Körperseite) auf die Segmente vor dem 15. (hinter dem 12.) zu liegen kommen. Andererseits konnte die Zahl der zwitterigen Schaltsegmente auch größer gewesen sein als drei, nämlich sechs, womit das Verhalten der Megascolecidae namentlich Acanthodrilinae, erklärt werden könnte, deren männliche Poren (in der Regel) am 18. Segment liegen.

Namentlich aber muß man folgenden Vorzug der Stauchungshypothese berücksichtigen: sie erklärt das bei einem metameren Organismus absolut unwahrscheinliche Phänomen, daß in unmittelbar aufeinanderfolgenden Segmenten, ohne Übergänge, rein männliche und rein weibliche Gonaden vorliegen, als ein sekundäres Verhalten, welches erst allmählich durch einen Stauchungsprozeß zustande gekommen ist.

Wenn man die spezielle Entscheidung zwischen der Stauchungshypothese und der Durchwanderungshypothese vorläufig noch beiseite läßt, so muß man der obigen Anschauung (in dieser allgemeineren Form) jedenfalls folgende Vorzüge zuerkennen:

a) Die Annahme eines Ausfallens von Segmenten in und vor der Geschlechtsregion (also einer einzigen konstanten Veränderungsrichtung) wird als ausreichend befunden, um alle bekannten Lage- und Strukturverhältnisse des Geschlechtsapparates zu erklären. Das Vorkommen von Segmentausfall (d. h. Ausfall ganzer Segmente, oder nur der cölomatischen Bestandteile, oder nur der epidermalen Bestandteile) ist (1) mindestens bei Lumbriculiden und Enchytraeiden erwiesen; (2) ist gut vereinbar mit dem teloblastischen Grundcharakter der Segmentbildungsweise; (3) wird speziell durch die ontogenetischen Merkmale der Segmentbildung und die Tendenz zur Entwicklungskonzentrierung dem embryologischen Beobachter nahe gelegt.

b) Die aus a) sich ergebenden Anwendungen auf eine wahre-natürliche, d. h. historisch-genetische Klassifikation der Oligochätenfamilien stimmen überein mit den Folgerungen aus der Ontogenie, dem Segmentalorgansystem und zahlreichen andern Organisationsmerkmalen.

## B. Einleitung.

Ich hätte es vorgezogen, die Untersuchung der Nephridienentwicklung an einem Lumbriciden oder Lumbriculiden vorzunehmen und mit der Zellgenealogie der Furchung zu beginnen, da letztere ja bei den genannten Familien auch allgemeine Aufschlüsse über die Beziehung der Oligochätenfurchung zur Polychätenfurchung verspricht, welche bisher noch ausstehen.

Wegen Mangels an solchem Material mußte *Tubifex rivulorum* LAM. genommen werden, von dem die Furchung bereits zellgenealogisch dargestellt ist (PENNERS 1922); auch die Keimstreifdifferenzierung und Organbildung hat PENNERS (1924) behandelt; letztere Arbeit ist aber leider in zahlreichen Fragen, wie Blastoporuschließung und Vereinigung der neuralen Reihen, Entstehung der lateralen Ringmuskelreihen, Ent-



wicklung der vordersten cölomatischen Segmente usw., etwas kurz und erwies sich namentlich bezüglich der Nephridien- (und Gonaden-) entwicklung als so mangelhaft, daß sie über den ganzen Verlauf der Keimstreifdifferenzierung und Entwicklung von *Tubifex* eine falsche Vorstellung erweckt.

Bei einem Embryo vom Alter desjenigen meiner Abb. 14 sollen nach PENNERS Segmentorgananlagen vom 7. Segment an nach hinten vorliegen, die jüngsten »in den Segmenten 14—16«; andre Segmentalorgananlagen werden aus der Gegend des »9.—11. Segmentes« beschrieben. Sie sollen ferner von vornherein mehrzellig sein und direkt aus den embryonalen Cölomblockzellen hervorgehen. Diese Angaben sind durchwegs irrtümlich. An einem Embryo des zitierten Alters sind junge Nephridien nur im 7. und 8. Segment vorhanden; im 9. Segment aber, sowie auch im 10., 11. und 12. fehlen sie stets vollständig; im 10. und 11. Segment liegen aber im vorderen Teile des Cöloms die jungen, schon auf viel früheren Stadien nachweisbaren Gonaden im zweizelligen Stadium, als Gonoblasten, vor; die hinteren Nephridienanlagen, im 13. Segment beginnend, treten erst viel später auf, nämlich in jungen Würmchen, welche PENNERS gar nicht mehr untersucht hat; sie treten auf in Gestalt einer einzigen dotterfreien, abgeflachten Zelle, welche an der Vorderwand des Dissepimentes gelegen ist; ihre Sonderung aus dem gewöhnlichen umgebenden Cölomepithel und Differenzierung zum fertigen (einzelligen) Nephridioblasten sowie ihre Teilung und Entwicklung zum Nephridium habe ich schrittweise verfolgen können. Diejenigen Gruppen von runden im Cölom gelegenen embryonalen Zellen, welche PENNERS als die Anlagen der hinteren Nephridien angesprochen hat, haben mit der Nephridienentwicklung ebenfalls nichts zu tun, sondern stellen die den embryonalen Charakter am längsten bewahrenden gewöhnlichen inneren Cölomblockzellen dar. PENNERS hat somit überhaupt in keinem Segmente die wahren embryonalen Anlagen (die ersten erkennbaren Sonderungsstufen) beobachtet; daher ist es selbstverständlich, daß die Frage, ob dieselben aus dem Mesoderm oder Ectoderm entstehen, erst in der vorliegenden Arbeit gelöst wird. Die Frage, wie die Segmentalorgane in der normalen Ontogenese entstehen, kann ferner selbstverständlich nicht durch experimentelle Veränderung der Ontogenese entschieden werden; vielmehr können experimentelle Ergebnisse erst durch Bezugnahme auf das Normale gedeutet werden. Wenn z. B. PENNERS (1926) an Embryonen von *Tubifex*, welchen der ectodermale Keimstreif fehlte (durch natürliches Absterben der Mutterzelle desselben oder durch künstliche Abtötung derselben), das Auftreten von Seg-

mentalorganen beobachtete, so konnte dies auch eine Regulationserscheinung sein, bei welcher ein Keimblatt ein andres substituiert, und war daher nicht beweisend für den Verlauf der normalen Ontogenese.

Die untersuchte Art wurde nach MICHAELSEN (1900) als *Tubifex tubifex* (MÜLL.) = *Tub. rivulorum* LAM. bestimmt. Bemerkenswert war ein ziemlich reichliches schwarzbräunliches Pigment in Form kleiner Körnchen in der Haut und den Wänden der Hauptgefäße; ferner eine relativ leichte Erkennbarkeit der weiblichen kurztrichterförmigen Gonoducte an der Segmentgrenze 11/12 (deren Existenz und Lage bis in die neueste Zeit unklar war). Die Untersuchung erfolgte sowohl an Schnittserien (Fixierung nach BOUIN oder Sublimat-Essigsäure, Färbung in Eisenhämatoxylin und Eosin oder Alkoholfixation und Stückfärbung in Boraxcarmin) als auch an Totopräparaten (Fixierung in Alcoh. absol. oder in KLEINENBERGS Pikrinschwefelsäure, Boraxcarmin, Untersuchung in Glycerin, Spaltung von Embryonen, Isolierung von Keimstreifen).

Die Arbeit wurde am zoologischen-vergleichend-anatomischen Institut, University Museum Oxford, ausgeführt. Es sei mir gestattet, Herrn Professor E. S. GOODRICH F. R. S. für das Interesse bestens zu danken.

### C. Allgemeiner Verlauf der Entwicklung von *Tubifex*.

Infolge des enormen Dottergehaltes des *Tubifex*-Eies hat das zeitliche Verhältnis der Mesodermstreifbildung einerseits und der Blastoporuschließung und Vereinigung der (ectodermalen) Zellreihen andererseits beträchtliche Modifikationen erfahren. Von Modifikationen kann man deshalb sprechen, weil es nicht mehr zweifelhaft ist, daß die ganze Entwicklungsweise der Oligochäten auf die Polychätenentwicklung, welche ursprünglicher verläuft, bezogen werden muß. Die am meisten charakteristische Modifikation (das spezifische Merkmal) der Oligochäten- (und Hirudineen-) entwicklung ist die Konzentrierung fast des ganzen späteren Rumpfectoderms in den Telectoblasten (vier auf jeder Körperseite, gemeinsame Mutterzelle 2  $\delta$ <sup>111</sup>) und die Entwicklung derselben in einer einzigen Wachstumsrichtung und (fast rein) unipolar, so daß Zellreihen zustandekommen, an deren einem (hinteren) Ende die Telectoblasten liegen. Bei den Polychäten scheint der entsprechende Keimbereich, d. i. die somatische Platte (hervorgehend aus 2  $\delta$ ), keine besonderen Unterbereiche, Wachstumscentren, zu besitzen, und ihre Ausbreitung erfolgt daher nach allen Richtungen (ausgenommen nach oben) ziemlich gleichmäßig; es kann aber auch z. B. bei *Nereis* (WILSON 1892),

die Ausbreitung nach seitlich-unten und hinten-unten ein wenig bevorzugt sein. Bei den Oligochäten aber besteht eine scharf ausgeprägte Sonderung der somatischen Platte in einen medianen Bereich und einen linken und rechten. Der mediane Bereich enthält nur die Ausbreitungsrichtung: hinten-unten und besteht aus Micromeren, die sich durch äquale Teilungen vermehren. Der linke und rechte Bereich aber enthält in exzessivem Maße die andre Wachstumsrichtung, nämlich seitlich-ventralwärts (seitlich-vorn), und besteht aus den Telectoblasten und ihren Abkömmlingen. Der unipolare Charakter der Telectoblasten ist bei *Tubifex* zwar sehr ausgeprägt, jedoch nicht völlig rein; es kommt

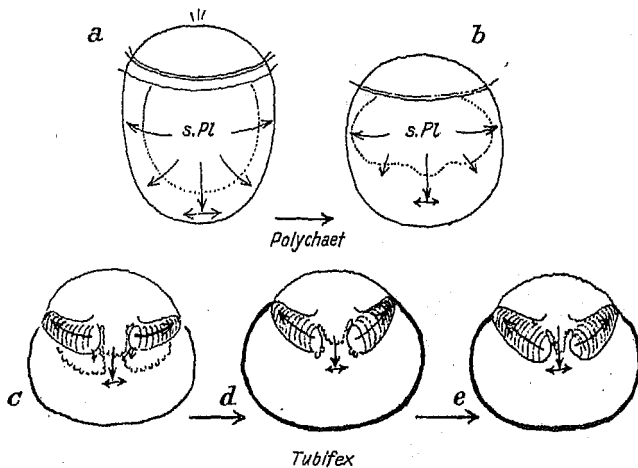
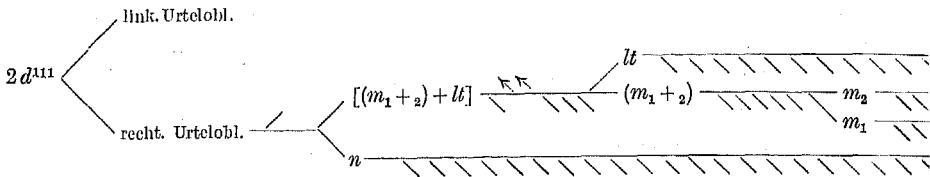


Abb. 3. Schema zur Bezeichnung der somatischen Platte der Polychäten zu den Telectoblasten der Oligochäten.

nämlich vor, daß die Telectoblasten ein paar kleine Zellen (zwei) medianwärts sprossen (PENNERS 1924, Fig. G). Letztgenannte kleine Zellen sind als der Rest der ursprünglich bi- oder multipolaren Ausbreitungstendenz zu betrachten und die Zahl dieser Zellchen wird als Kriterium für die Ursprünglichkeit der Entwicklungsweise der verschiedenen Oligochätenfamilien mit verwendet werden müssen (s. Abb. 3 c, d, e). Die Ursache für die Veränderung, welche die somatische Platte bei den Oligochäten erfahren hat, liegt wohl 1.) in der Dotteransammlung im Ei, 2.) in dem Prinzip der Zunahme der vorzeitigen Sonderung (und zwar in diesem Falle der Bilateralität).

Die Aufteilung des Urtelectoblasten jeder Körperseite in vier Telectoblasten erfolgt nach folgendem Schema (nach PENNERS [1924], die Bezeichnung des dorsalsten Telectoblasten aber verändert):



$n$  = Neuroblast,  $m_1$  und  $m_2$  = myale Ectoblasten (Ringmuskelseitenlinie),  
 $lt$  = lateraler Teloblast; die als Pfeile angedeuteten zwei Zellohen sind das  
 Rudiment der Bipolarität der Teloblasten.

Die von den Telectoblasten gesproßten Zellreihen dringen zwischen die Micromeren der seitlichen (A- und C-) Quadranten ein; ob sie sich hierbei an der Grenze des ersten und zweiten Micromerenquartetts bewegen (wie bei *Nereis*) ist nicht bekannt. Die Micromeren, welche hierdurch ventral (und später median) von den Zellreihen zu liegen kommen, sollen als mediane Randepidermis bezeichnet werden, da sie den Rand des Urmundes und später des Blastoporus darstellen.

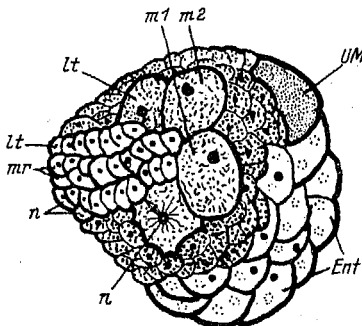


Abb. 4. Entwicklungsstadium von *Tubifex* (nach PENNERS 1924; Bezeichnung des lateralen Teloblasten verändert) mit schätzungsweise neun oder zehn Öblomen,  $n$  Neuroblast und Neuralreihe,  $m_1$ ,  $m_2$  myale Teloblasten,  $lt$  lateraler Teloblast,  $UM$  Urmesodermzelle,  $Ent$  Entoderm.

Aus dem vorderen Urmundrand geht eine typische Stomodäumwucherung hervor, welche derjenigen anderer von VERDOVSKY untersuchter Oligochäten gleicht, sowie an diejenige von *Nereis* erinnert. Die Gegend, wo später der After entsteht, wird vom hinteren Urmundrand überwachsen ohne daß eine Zurücklassung von spezifischen Zellen oder Substanzen konstatierbar wäre. Vom Standpunkt der Mund-Anustheorie SEDGWICKS wäre dieses Verhalten von *Tubifex* phylogenetisch so zu erklären, daß sowohl das spezifische Zellmaterial als

auch die spezifischen Substanzen des hinteren Urmundrandes, welche die Determination: Anusbildung enthielten, geschwunden sind, und substituiert wurden durch einen physikalischen Zustand, welcher in der betreffenden Region, wahrscheinlich von den Teloblasten und (oder) Urmesodermzellen, hervorgerufen wird. Der Urmund von *Tubifex* wird demnach in der Ontogenese lediglich durch Abgabe der Stomadäum-anlage zum Blastoporus. Es wäre verfehlt, daraus zu folgern, daß der ontogenetische Urmund vom phylogenetischen (bei *Tubifex*) wesentlich

verschieden sei. Er enthält nämlich auch in der Ontogenie die Determination: Anusbildung, aber nur vorübergehend, nämlich zu der Zeit, wo er die Region zwischen den Teloblasten durchwandert.

Die Schließung des Blastoporus erfolgt viel später als PENNERS angibt; zu der Zeit, wo die linke und rechte Zellreihe vorn in Ver-

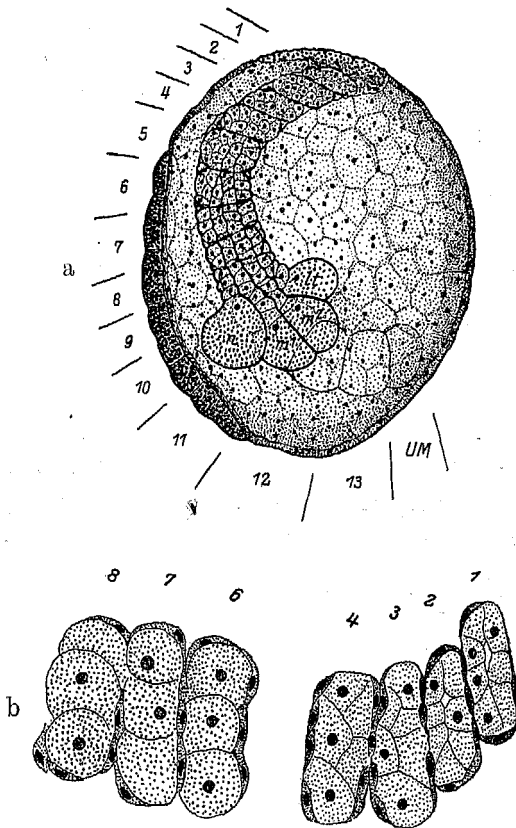


Abb. 5. a) Stadium mit 13 Cölomen, Blastoporus noch offen. *n* Neuroblast, *m*<sub>1</sub>, *m*<sub>2</sub> myale Teloblasten, *lz* lateraler Teloblast (Obj. B, Oc. 2). b) 1.—4. und 6.—8. rechtsseitiges Cölo demselben Stadiums (Obj. D, Oc. 2).

bindung treten und die Stomodäumanlage eine rosettenförmige Zellgruppe (von der Fläche im Totopräparat gesehen) darstellt, ist er noch weit offen. Die mediane Randepidermis (Blastoporusrand) vermehrt sich anscheinend nicht oder fast nicht; ihre Breite beträgt nämlich in dem Stadium der Abb. 4 (nach PENNERS) etwa 2—3 Zellen und in dem etwas älteren der Abb. 5a und 7 ebensoviel. Die Schließung des Blastoporus in der *Tubifex*-Entwicklung ist kein selbständiger Vorgang mehr,

sondern eine Begleiterscheinung der Ausbreitung und Aneinanderlegung der beiderseitigen Zellreihen; sie erfolgt daher relativ sehr spät. Kurz vor der Aneinanderlegung der beiden Keimstreifen kommt das mediane Randepithel über dem Entoderm von vorn nach hinten fortschreitend zur restlosen Vereinigung; von da an soll es als ventrales Epithel bezeichnet werden.

Bezüglich der Bauchmarkbildung ersieht man schon aus dem Bisherigen, daß die beiden neuralen Zellreihen schräg unter das ventrale Epithel einsinken müssen, ihre epidermale Bedeckung somit in der Hauptsache nicht von selbst abgegebene Epidermiselementen erhalten, sondern eben vom ventralen Epithel. Dies ist auch an Querschnitten deutlich zu sehen (s. Abb. 6), da die von den  $m_1$ -,  $m_2$ - und  $h$ -Reihen gelieferten Epidermiszellen einen embryonalen Charakter haben, der an dem dichteren Plasma erkennbar ist, während das dorsalwärts anschließende und das ventrale Epithel als differenzierter und älter erkennbar sind. Die großen Neuralzellen liegen nun unter solchen alten Epidermiszellen (des ventralen Epithels), müssen also in schräger Richtung unter die letzteren eingesunken sein. Beim Verfolgen einer Schnittserie zeigt es sich, daß manchmal die junge Epidermis auch die Zellen der Neuralreihe in ihrem lateralen Teile bedeckt. Die Neuralreihe gibt eben auch Epidermiselemente ab, jedoch so spärlich, daß diese allein keine kontinuierliche Bedeckung bilden würden.

Die exakte Lage der Keimstreifen sowie der Vorgang der Umwachsung und der Vereinigung ist aus Abb. 8 zu ersehen, ohne weitere Beschreibung.

Zur Betrachtung der Mesodermstreifenentwicklung sei zunächst auf Abb. 4 verwiesen, wo die Urmesodermzelle noch an der Oberfläche liegt; sie wird aber alsbald von Micromeren überwachsen und sinkt zwischen Entodermzellen ein, wie in Abb. 5 und 7 zu sehen ist. Die Zahl der auf einem bestimmten Stadium vorhandenen Cölome läßt sich naturgemäß am besten an Totopräparaten ermitteln. Das Stadium der Abb. 4 hat nach meiner Schätzung<sup>1</sup> 9 oder 10 Cölome und die Urmesodermzelle ist nahe daran die fertilen Cölome 10 (♂) und 11 (♀) abzugeben. Jedes Cölom (vielleicht mit Ausnahme der vordersten) wird als eine einzige Zelle von der Urmesodermzelle abgegeben. Dies ist aus den Größenverhältnissen mit Sicherheit zu ersehen. Sie reihen sich an letztere zunächst seitlich, dann ventralwärts-bogenförmig nach vorn verlaufend, an. Während beim erwachsenen Tier und bei älteren Embryonen die

<sup>1</sup> Diese Schätzung stützt sich auf meine Erfahrung, daß das Vorderende der  $m_2$ -Reihe die Grenze des fünften und sechsten Cöloms bezeichnet.

drei vordersten Cölome verschmolzen sind, liegen sie bei jüngeren Embryonen (mit 13, 17 Cölomen, s. Abb. 5, 6, 7) noch als isolierte Cölom-blocks vor. Wenn man nur nach Schnitten urteilen wollte, so käme man

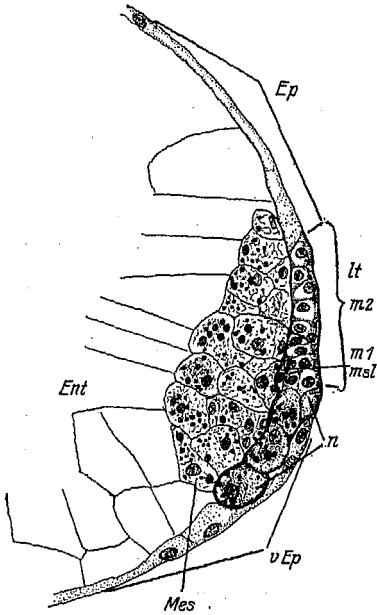


Abb. 6.

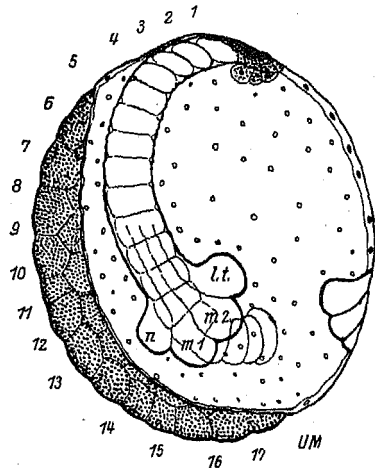


Abb. 7.

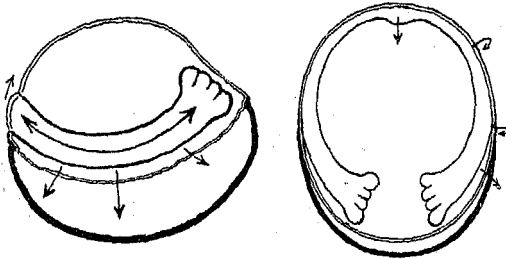


Abb. 8.

Abb. 6. Einsinken der neuralen Zellen unter das ventrale Epithel. *Ep* Dorsale Epidermis, *m<sub>1</sub>*, *m<sub>2</sub>*, *lt* junge Epidermis, geliefert von den *m<sub>1</sub>*-, *m<sub>2</sub>*- und *lt*-Reihen, *n* neurale Zellen, *vEp* ventrales Epithel, *Mes* Urmesoderm, *Ent* Entoderm (Obj. D, Oc. 2).

Abb. 7. Stadium mit 17 Cölomen, Blastoporus noch offen, Bezeichnungen wie Abb. 5 a (Obj. B, Oc. 2).

Abb. 8. Lage der Keimstreifen und Umwachsung des Entoderms.

leicht zu der irrigen Meinung, daß das Mesoderm der drei vordersten Segmente von vornherein unsegmentiert sei (PENNERS); die dissepimentalen Grenzen treten dann nämlich gar nicht hervor, weil sie nach zwei Richtungen schräg stehen und weil der Unterschied der inneren Cölom-

blockzellen und der oberflächlichen plattenförmigen Zellen weit geringer ist als bei den hinteren Cöloten. Jene kleinen Mesodermzellen, welche nach PENNERS (1922, Fig.  $F_1-K_1$ ) auf sehr frühem Stadium von den Urmesodermzellen in die Furchungshöhle hineingesproßt werden und bestimmt kein segmentiertes Mesoderm formieren, müssen demnach mit dem migratory mesoblast WILSONS (1889) und dem losen Mesoderm, welches VEJDOVSKY (1888—92) für die Kopfhöhle beschreibt, verglichen werden; sie sind also nicht das Mesodermmaterial der vorderen Segmente 1—3, da diese, wie gesagt, als segmentale Cöloblocks angelegt werden.

Die Entwicklung eines Cöloblocks aus dem einzelligen Stadium erfolgt durch äquale, dann auch durch inäquale Teilungen. Die Cölome 6—8 (Abb. 5b) z. B. bestehen aus 3—4 inneren großen Zellen, die sich weiterhin durch äquale und inäquale Teilungen vermehren, und aus plattenförmigen Oberflächenzellen. Daß die letzteren nicht etwa von den Zellreihen her eingewanderte Elemente (Ectomesoderm) sind, geht namentlich daraus hervor, daß sie (in etwas älteren Embryonen) auch an solchen Cöloblocks, welche noch hinter den Telectoblasten liegen, schon vorhanden sind und daß sie sehr frühzeitig auch an der Darmseite auftreten.

Die Cölome umwachsen später das Entoderm in dorsaler Richtung; hierbei geben sie von ihrer äußeren Fläche Zellen ab, welche die linke bzw. rechte Hälfte des späteren Dorsalgefäßes bilden, sowie die Anlagen der Perivisceralgefäße; diese Vorgänge sind später näher zu betrachten; ferner erhalten sie ein Lumen, welches zunächst aus unregelmäßigen Lücken besteht; der embryonale Charakter der Cölome schwindet zu dem Zeitpunkt, wo die letzten größeren Zellen im Innern aufgeteilt werden. Dies ist der Fall an Embryonen der Abb. 11 bzw. 14 etwa in den Segmenten 12—14 bzw. 14—18, und an älteren Embryonen in weiter hinten folgenden Segmenten. Die zu diesem Zeitpunkt in jedem Cölo meist an der lateralen Wand liegenden letzten (drei oder vier rundlichen) embryonalen Cölozellen haben mit Segmentalorgananlagen (PENNERS) nichts zu tun, sondern werden zu gewöhnlichen Cölomepithelzellen. Erst lange nachher entstehen die Segmentalorgane (in den fraglichen Segmenten) aus einer einzigen Cölomepithelzelle, deren Lage sich nicht auf die der genannten Zellen beziehen läßt. Die Differenzierungen in den vorderen Cöloten, nämlich die vorderen Nephridien im 7. und 8. Cölo und die Gonoblasten im 10. und 11. werden alsbald zu betrachten sein.

An Abb. 7 sei noch die Aufmerksamkeit gelenkt auf ein paar kleine, den Entodermzellen ähnliche Zellen, welche unter der Epidermis un-



mittelbar hinter der Wucherung des Oberschlundganglions gelegen sind und an die Excretionszellen = Schluckzellen anderer Oligochäten erinnern (vgl. HATSCHEK, VEJDOYSKY).

Abb. 9 stellt einen Embryo mit 24 Cölomen dar; die beiden Keimstreifen haben sich bis zum 16. Segment aneinander gelegt. Das Oberschlundganglion und das Stomodäum (Pharynxanlage) haben sich weiter entwickelt und die neuralen Reihen sind etwa bis zum 14. Segment in dichtgedrängte Zellgruppen verwandelt. Neu aufgetreten sind zwei Strukturen:

- a) die Ringmuskelseitenlinie;
- b) das dorsale Halbgefäß;

erstere ist durch eine markante Reihe von Kernen, welche unter der Epidermis liegen, gekennzeichnet; nach vorn reicht sie bis in die Pharynxgegend und am Hinterende kann man einwandfrei konstatieren, daß sie nur unter der  $m_1$ - und  $m_2$ -Zellreihe entstehen; der vierte (lateralste) Teloblast nimmt somit an der Bildung der Ringmuskelseitenlinie nicht teil und wird daher als lateraler Teloblast bezeichnet. Die Weiterentwicklung der Ringmuskelseitenlinie kann durch alle späteren Stadien an Totopräparaten verfolgt werden. Daß sie tatsächlich aus den ectodermalen Zellreihen stammt, muß man annehmen auf Grund

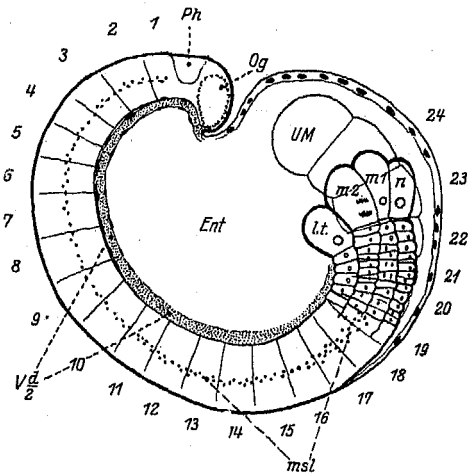


Abb. 9. Stadium mit 24 Cölomen. Ph Pharynx-(Stomodäum)anlage, Og Oberschlundganglion, Vd 2 dorsales Halbgefäß, msl Ringmuskelseitenlinie, n Neuroblast,  $m_1$ ,  $m_2$  myale Teloblasten, lt lateraler Teloblast, Um Urmesodermzelle, Ent Entoderm (Obj. B, Oc. 2).

der in Schnitten ziemlich häufig zu beobachtenden Zellteilungen an den genannten Reihen, durch welche die eine Tochterzelle unter das Epiderm zu liegen kommt (s. Abb. 10 a).

Das dorsale Halbgefäß ist eine nicht minder markante Struktur. Am oberen Rande des Mesodermstreifs verläuft in ganzer Länge ein Spaltraum; dieser ist im vorderen Bereich von einer eigenen Wandung aus extrem abgeplatteten, membranartig dünnen Zellen mit linsenförmigen Kernen umgeben, etwa vom 10. Segment angefangen nach hinten fehlt diese

Wand; der Gefäßraum geht hier in reines Blastocöl über. Das Gefäß ist nach außen von gewöhnlichen plattenförmigen Epidermiszellen bedeckt und ich halte es für ausgeschlossen, daß diese die Gefäßwandzellen gebildet hätten; letztere können wohl nur von den Cöloten stammen, an welche sie unmittelbar angrenzen und welche in lebhafter Zellvermehrung ständig begriffen sind. Der Verlauf der Weiterentwicklung

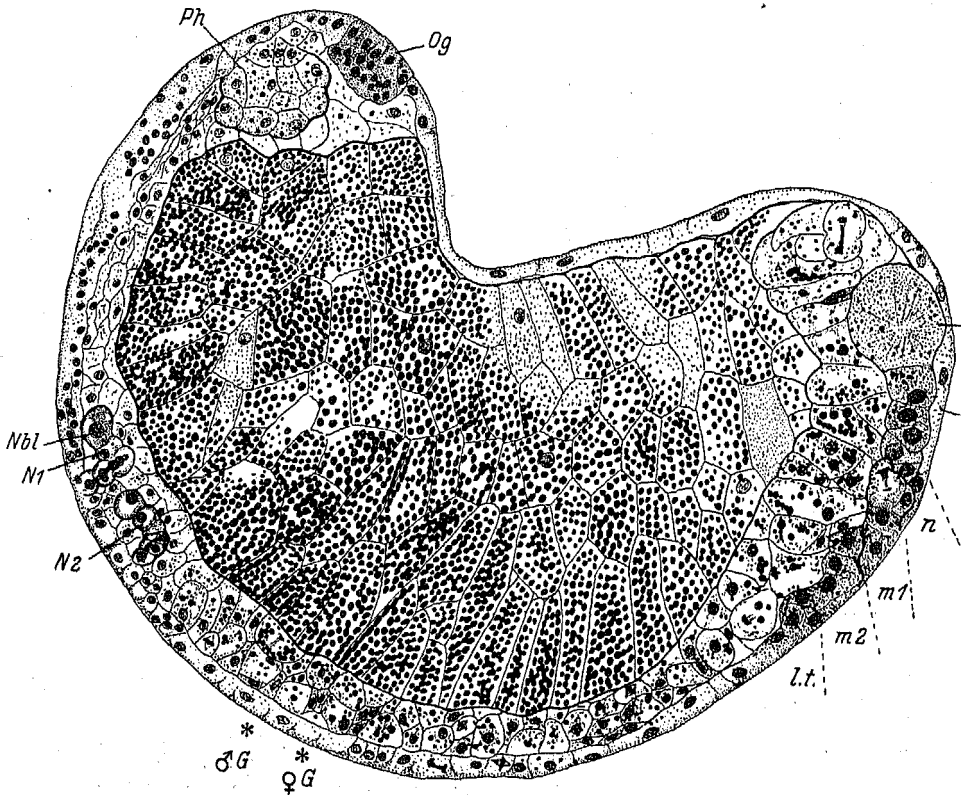


Abb. 10 a.

kann an Totopräparaten nicht verfolgt werden, weil das Gefäß durch das emporwachsende Mesoderm aus der subepidermalen Lage verdrängt und somit seitlich vom Mesoderm überdeckt wird. Aus Schnittserien geht hervor, daß es zunächst mit dem emporwachsenden Mesodermstreif dorsalwärts verschoben wird, zuletzt aber etwas zurückbleibt, so daß das linke und rechte Mesoderm sich schon vereinigt haben, während das linke und rechte Gefäß noch getrennt sind. Jedes der beiden Gefäße stellt eine Hälfte des Dorsalgefäßes dar,  $Vd/2$ ; jedes  $Vd/2$  ist in seiner

Entstehung durch einen phylogenetischen Faktor, der sich ganz überwiegend (und ursprünglich ausschließlich) in der Ontogenese geltend macht, den Dotter, bedingt; jedes  $Vd/2$  ist aber faktisch nicht etwa

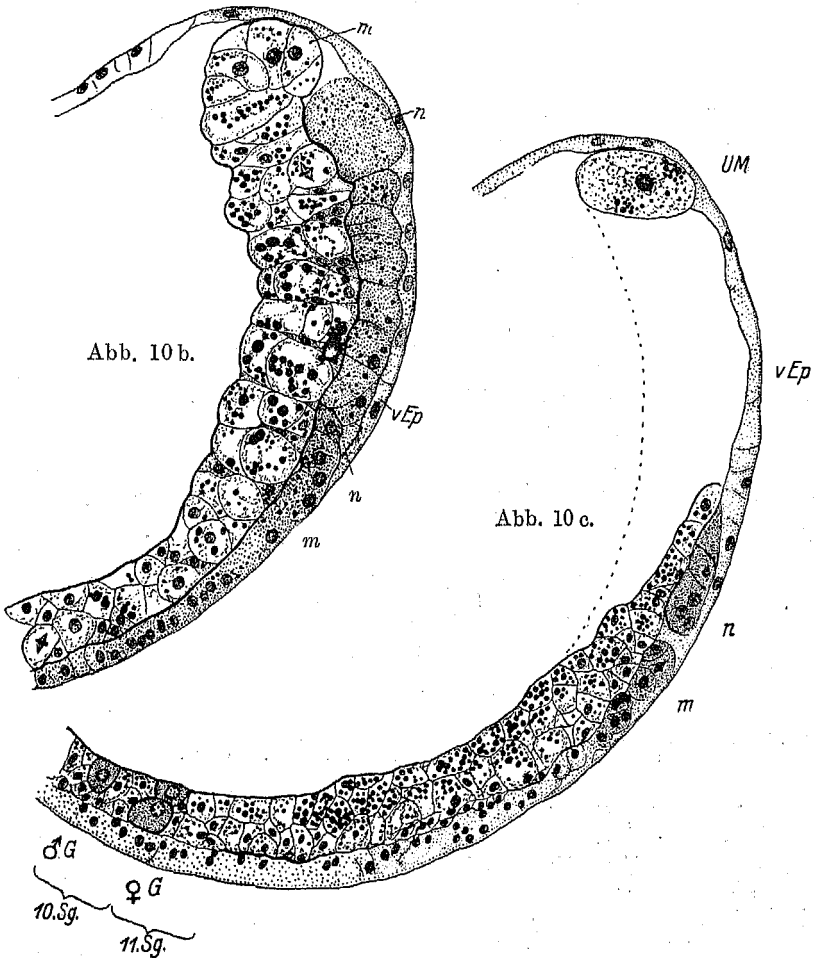


Abb. 10a—c. Drei (nicht unmittelbar) aufeinanderfolgende Schnitte eines Embryos mit etwa 27 Cölomen; Abb. 10a mit den vorderen Nephridien, Abb. 10b mit Gonoblasten: *Nbl* Nephridioblast, *N<sub>1</sub>*, *N<sub>2</sub>* erstes, zweites Nephridium (im 7., 8. Segment), ♂ *G*, ♀ *G* männlicher, weiblicher Gonoblast, *M* Mesoderm, übrige Bezeichnungen wie Abb. 9 (Obj. D, Oc. 2). Verkl.  $\frac{2}{3}$ .

eine Halbröhre, sondern ein ganzes Gefäß; der Dotter hat also eine Organverdoppelung bewirkt; wenn die Rückgängigmachung der Verdoppelung (also die Vereinigung zum Dorsalgefäß) auf späteren Embryonalstadien ausbliebe, so entstünde ein Wurm mit paarigem Dorsalgefäß. Ein paariges Dorsalgefäß kommt tatsächlich bei Acanthodriliden

vor. Bei *Lumbriculus* sind kleine segmentale Muskelchen, welche das Dorsalgefäß durchsetzen (dessen Wandung einstülpend) beschrieben worden (K. v. HAFNER 1927); eine Erklärung für diese bizarre Erscheinung wurde jedoch nicht gegeben. Die genannten Muskelchen sind offenbar schon angelegt (inserierend: vorn oben am Dissepiment, hinten unten an der Darmwandumhüllung), wenn das Dorsalgefäß noch paarig ist, und werden bei der Vereinigung rings umflossen.

Auf einem Stadium mit etwa 27 Cölomen (Abb. 10a, b, c), welches mir nur in einer sagittalen Schnittserie vorliegt, welches in seinem Äußeren aber dem vorangegangenen Stadium noch recht ähn-

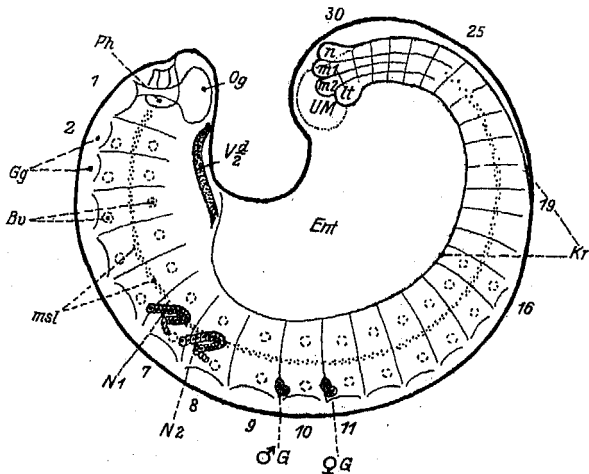


Abb. 11. Stadium mit 30 Cölomen. *Gg* Bauchmarksganglien, *Bo* Borstensäckenanlagen, *Kr* Keimstreifenrand, übrige Bezeichnung wie Abb. 9 (Obj. B, Oc. 2).

lich sein müßte, findet sich als das jüngste Stadium der vorderen Nephridien im 7. (6./7.) und 8. (7./8.) Cölomer eine gebogene sechsellige Reihe, welche mit einer etwas größeren vordersten Zelle, dem Nephridioblasten, beginnt und deren drei hinterste Zellen schon den Beginn der Kanalbildung erkennen lassen.

Etwas weiter hinten in der Gegend des 10. und 11. Segmentes finden sich ein bzw. zwei Zellen, die durch Plasmadichte und Kernbeschaffenheit sowohl von den Nephridiumzellen als auch von den umgebenden Cölomerzellen deutlich, ja auffallend unterschieden sind. Die Verfolgung ihrer Weiterentwicklung und die genaue Feststellung der segmentalen Lage mittels der Totopräparate im 10. (9./10.) und 11. (10./11.) Segment erweist dieselben als die Anlagen der Gonaden; sie sollen hier als Gonoblasten bezeichnet werden, einmal wegen ihrer

ungewöhnlich frühen Sonderung und dann wegen ihres langdauernden Verharrens auf dem zweizelligen Stadium.

Ein Embryo mit 30 Cölomen ist in Abb. 11 dargestellt. Die vordersten Cölome, etwa bis zum vierten, haben das Entoderm zur Gänze umwachsen. Die beiden Keimstreifen haben sich bis etwa zum 19. Segment aneinandergelegt. Die Ringmuskelseitenlinie ist zellreicher

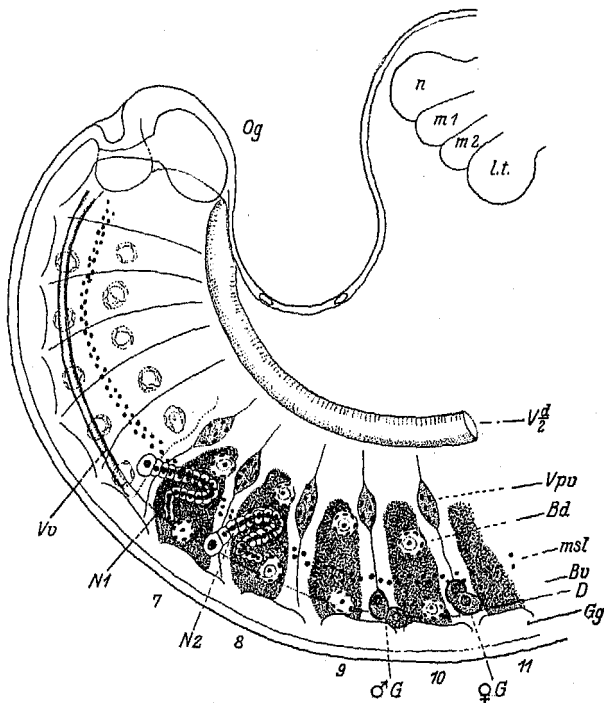


Abb. 12. Die vorderen Nephridien ( $N_1$ ,  $N_2$ ), Gonoblasten ( $\sigma G$ ,  $\text{♀}G$ ) und Anlagen der Perivisceralgefäße ( $Vpv$ ) von einem Stadium mit etwa 30 Cölomen;  $Bd$ ,  $Bv$  dorsale, ventrale Borstensäcke,  $D$  untere Entodermgrenze,  $Vv$  Ventralgefäßanlage, übrige Bezeichnungen wie Abb. 9, halbschematisch (Obj. D, Oc. 2). Verkl.  $1/2$ .

geworden und die dorsalen und ventralen Borstenanlagen sind hinzugekommen; letztere bestehen aus einigen größeren Zellen, welche die eigentliche Borstendrüsenanlage sind und einer Umhüllung von abgeflachten Kernen, welche zu den Follikelzellen gehören. Die Borstensäcke sind als Ganzes ectodermal; sie liegen in der Linie der vom lateralen Teloblasten gesprossenen Zellreihe, die ventralen etwa an der Grenze der  $m_1$ - und  $n$ -Reihe. Die Bauchganglien haben schon schärfere Umrisse angenommen. Die vorderen Nephridien im 7. und 8. Segment sind 18zellig, mit dem Nephridioblasten (sogenannte Trichterzelle) vor dem

Dissepiment. Die Cölome haben schon ein schmales Lumen und die Nephridien sind mit einigen Peritoneumzellen bedeckt. Die Gonoblasten im 10. und 11. Segment sind je zweizellig (s. auch Abb. 12 und 13).

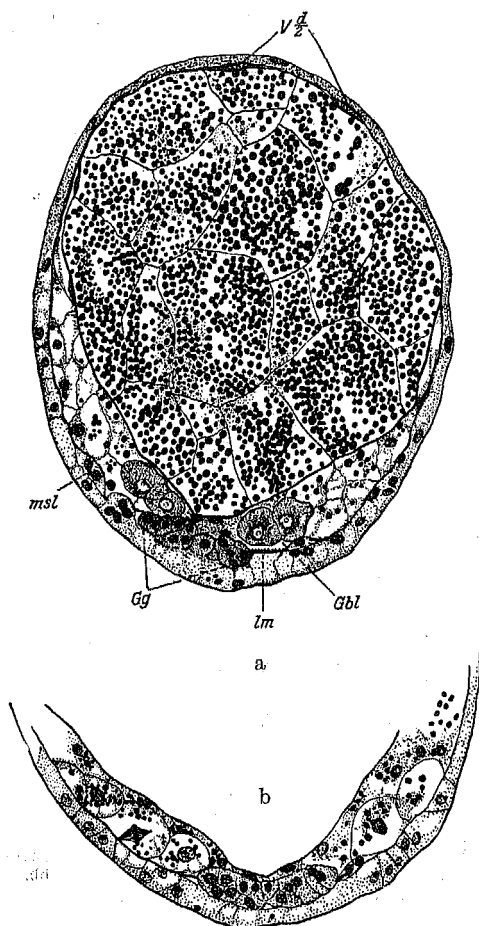


Abb. 13. Querschnitte durch ein Stadium der Abb. 11, a) die ♂ Gonoblasten; b) die embryonalen großen Cölomzellen des 14. und 16. Segments (keine Nephridienanlagen!). *lm* Primäre Längsmuskeln, übrige Bezeichnung wie Abb. 9 (Obj. D, Oc. 2).

An günstigen Präparaten dieser Altersstufe (s. Abb. 12) kann man im Vorderkörper zwischen den Dissepimenten eingeschlossene linsenförmige Zellgruppen beobachten, welche die Anlagen der Perivisceralgefäße darstellen. Man kann annehmen, daß die Proliferation dieser Zellen von den Cölomen ausgeht und schon früher begonnen hat, zur Zeit der Bildung des  $Vd/2$ ; während aber letzteres dorsalwärts verschoben wird, bleiben die

Perivisceralgefäßanlagen zurück und entwickeln sich in den Dissepimenten weiter. Im Vorderkörper dieses Stadiums ist auch die Anlage des Ventralgefäßes vorhanden und stellt einen kernreichen Zellstrang dar.

Ein weiter fortgeschrittenes Stadium (Abb. 14) hat die Zahl von mindestens 34, und zwar etwa 36 Cölomen erreicht. Das Mesoderm hat bis zum 10. Segment das Entoderm um-

wachsen; die Cölomhöhlen sind namentlich ventral weiter entwickelt; um diese Zeit scheinen die Dissepimente der drei vordersten Cölome allmählich zu schwinden, obwohl die segmentalen Grenzen des Mesoderms noch deutlich sichtbar sind. Dorsale und ventrale Borstenanlagen sind durch einen Muskel verbunden, der das Cölom durch-

zieht. Etwa vom 28. Segment angefangen, werden die Cölome beträchtlich kleiner und das 34. sowie die folgenden bestehen nur aus kleinen fast dotterfreien Zellen.

Die Nephridien sind etwa 40zellig und bilden zwei Schleifen; der Nephridioblast ist noch embryonal.

Die Gonoblasten sind immer noch je zweizellig.

Die Telectoblasten sind noch vorhanden, aber kleiner geworden. Das Bauchmark ist in scharf umgrenzte Ganglien und Längskonnektive differenziert.

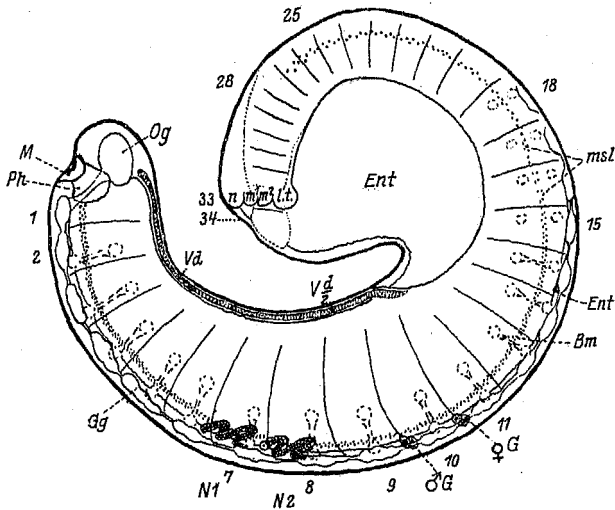


Abb. 14. Stadium mit etwa 36 Cölomen. *M* Mundbucht, *Ph* Pharynxanlage, *Og* Oberschlundganglion. *Vd* Dorsalgefäß (embryonales), *Vd/2* dorsales Halbgefäß, *N<sub>1</sub>*, *N<sub>2</sub>* erstes und zweites vorderes Nephridium, ♂ *G*, ♀ *G* männliche, weibliche Gonoblasten (je zweizellig), *msl* Ringmuskel-seitenlinie, *Ent* Entoderm bzw. ventrale Entodermgrenze, *Gg* Bauchmarksganglien, *Bm* Verbindungsmuskel der dorsalen und ventralen Borstensäcke (Obj. B, Oc. 2).

Für die weitere Entwicklung ist es nun eigentümlich, daß der segmentale Zuwachs fast gänzlich still steht; dagegen dauern Formbildung, Organbildung und gewebliche Differenzierung an und Größenzunahme kommt hinzu. So kommt es, daß die jüngsten zur Gänze wurmförmig gestalteten Tiere immer noch 34—38 Segmente zählen. Ja diese Segmentzahl findet man auch regelmäßig bei noch wesentlich weiter entwickelten Tieren und bis zum Abschluß der histologischen Differenzierung. Letztere steht bei der weiteren Entwicklung im Vordergrund und besteht in der Hauptsache in folgendem: Die Längsmuskulatur bildet einen geschlossenen Mantel um den ganzen Körper in seiner vollen Länge. Die Cölome sind geräumiger geworden und die

letzten embryonalen Zellen sind geschwunden. Durchbrechen von ein oder zwei Gabelborsten nach außen in jedem Borstensack. Die vorderen Nephridien entwickeln einen geknäuelten Kanal, und der Nephridioblast verwandelt sich in das Nephrostom, so daß die offene Kommunikation zwischen dem schon früher bewimperten Kanal und der Außenwelt mit dem Cölom hergestellt ist. Ein Beispiel für diese Phase ist Abb. 15. (Das vorangehende Stadium der Abb. 14 ist bei gleicher Vergrößerung daneben gezeichnet. *L* ist die Länge der Bauchlinie desselben.)

Weiterhin nimmt die Länge beträchtlich zu, der Durchmesser aber nimmt entsprechend ab (Abb. 16). Die Entodermzellen gewinnen allmählich durch das Auftreten von Lücken eine epitheliale Ordnung. Die vorderen Nephridien erhalten eine Differenzierung in zwei verschiedene Kanalabschnitte; das Nephridium des 8. (7./8.) Segments entwickelt regelmäßig einen Lappen, der in das 9. Cölom hineinragt. Auf diesem Stadium beginnen nun endlich die hinteren Nephridien vom 13. Segment (12/13) an aufzutreten. Die Gonaden sind immer noch zweizellig und springen, der Körperwand und dem Dissepiment anliegend, in die ziemlich geräumige Leibeshöhle vor; sie sind von Peritoneum ganz überzogen. Das contractile periviscerale Gefäß<sup>1</sup> an der Dissepimentgrenze 8/9, die Hauptlängsgefäße und die sehr engen Perivisceralgefäße der übrigen Segmente sind entwickelt. Dieses Stadium bezeichne ich als lumbriculides Stadium, da es durch reine Gabelbeborstung ausgezeichnet ist und meines Erachtens nach dem biogenetischen Grundgesetz als die Rekapitulation eines lumbriculiden (und mittelbar phreoryctiden) Ahnenstadiums zu deuten ist. Auf diesem Stadium verlassen die jungen Tiere gewöhnlich den Kokon.

Die ausgebrochenen Jungen von *Tubifex* nehmen weiterhin noch ziemlich an Länge zu, etwa 8 mm erreichend, ohne segmentalen Zuwachs, lediglich durch Gewebstreckung (Abb. 17). Fast an allen Körperteilen zu gleicher Zeit finden nun diejenigen Differenzierungen statt, durch welche die Summe der Merkmale erreicht wird. In den ventralen Borstensäcken treten zu den vorhandenen Gabelborsten weitere Gabelborsten hinzu (bis vier); in den dorsalen hingegen treten zu den zwei (weiter hinten [10. Segment] einzigen) Gabelborsten Haarborsten hinzu, bis

1 Obwohl dieses Gefäß (das Herz) zum Unterschied von den gewöhnlichen Perivisceralgefäßen aus dem Supraintestinalgefäß (also nicht aus dem Dorsalgefäß) entspringt, kann es dennoch den letzteren homologisiert werden, da Dorsalgefäß und Supraintestinalgefäß erst sekundär sich sondern und gemeinsam aus dem embryonalen Dorsalgefäß hervorgehen. Weitere Belege für diese Auffassung hat FR. MEYER 1917 angeführt.



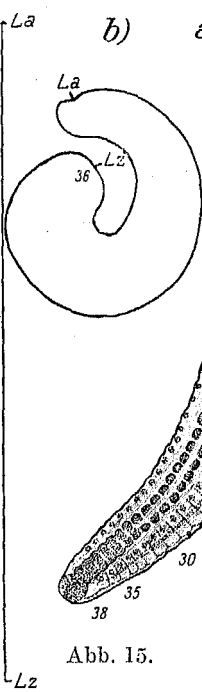


Abb. 15.

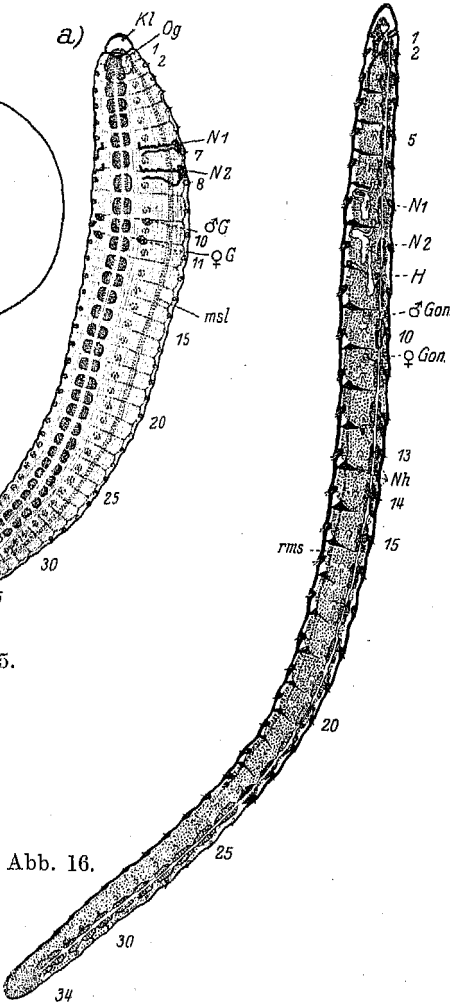


Abb. 16.

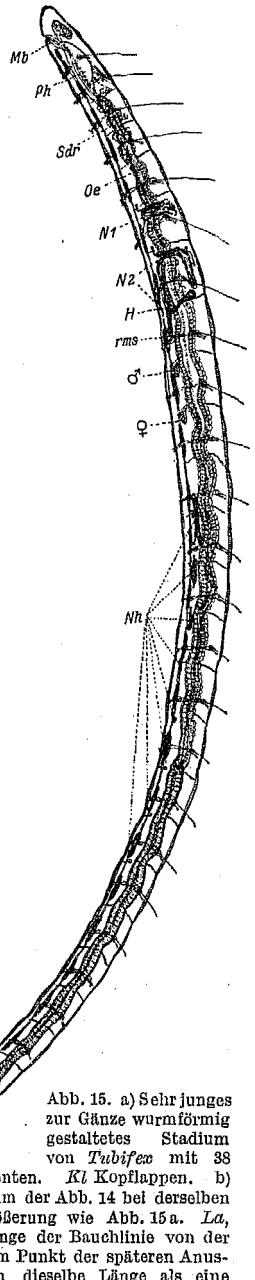


Abb. 17.

Abb. 15. a) Sehr junges zur Gänze wurmförmig gestaltetes Stadium von *Tubificex* mit 38

Segmenten. *Kl* Kopfklappen. b) Stadium der Abb. 14 bei derselben Vergrößerung wie Abb. 15 a. *La*, *Lz* Länge der Bauchlinie von der

Mundbucht bis zum Punkt der späteren Anusbildung; daneben dieselbe Länge als eine Gerade gezeichnet (Obj. A, Oc. 2). Verkl.  $\frac{1}{2}$ .

Abb. 16. Lumbriculides Stadium in der Entwicklung von *Tubificex* (noch keine Haarborsten). *Nh* Hintere Nephridien  $\frac{12}{13}$ ,  $\frac{13}{14}$ ,  $\frac{14}{15}$  in Entwicklung, *H* Herz, übrige Bezeichnungen wie Abb. 14 (Obj. A, Oc. 2). Verkl.  $\frac{1}{2}$ .

Abb. 17. Juveniler *Tubificex* mit 36 Segmenten und dorsalen Haarborsten. *Sär* Septale Ösophagusdrüsen, *Oe* Oesophagus, übrige Bezeichnungen wie Abb. 14 (Obj. A, Oc. 2). Verkl.  $\frac{1}{2}$ .

zum 19. oder 21. Segment. Die Mundbucht tritt in Kommunikation mit dem Pharynx, letzterer mit dem Mitteldarm. Der Mitteldarm ist zum allergrößten Teil dotterfrei, seine Zellen sind beträchtlich kleiner und zu einem kubischen Epithel geworden; aus ihm sondert sich eine Ösophagusregion, welche bis zum Dissepiment  $7/8$  reicht und im 4. und 5. Segment septale Drüsen entwickelt. Pharynx, Oesophagus und Mitteldarm erhalten eine Bewimperung. Die vorderen Nephridien (im 7. und 8. Segment) strecken die schon im vorangegangenen Stadium entwickelten Abschnitte weiter in die Länge. Von den hinteren Nephridien erhält das im 13. Segment einen Trichter und entsendet vom Halse aus einen Kanallappen in das vorangehende Segment; ebenso entwickeln sich die folgenden der Reihe nach, so daß man an jedem Individuum eine Entwicklungsserie von Nephridien gegeben hat, herunter bis zum Nephridioblasten und seiner Vorstufe, welche eine gewöhnliche Peritonealzelle ist und dank ihrer fixen Lagebeziehung zu bestimmten dissipimentalen Muskelkernen identifiziert werden kann.

Die Gonaden werden allmählich 4-, 5-, 6-, 8-, 13-, 20zellig, scheinen aber dann in der Entwicklung wieder stehen zu bleiben; sie sind immer noch ganz von Peritoneum überzogen.

Es sei noch bemerkt, daß bis zu diesem Stadium keine Nahrung in den Darm aufgenommen wurde.

Ausgewachsene *Tubifex* erreichen an Länge etwa das fünffache (3—5 cm), an Segmentzahl etwa das vierfache (bis 130 Segmente). Das vorliegende Jugendstadium mit 34—38 Segmenten (und 7—8 mm Länge) besitzt nun mit Ausnahme der Geschlechtsleiter und Begattungsorgane bereits alle Organe und zwar in solcher Ausbildungshöhe, daß sie während der folgenden Größenzunahme des Gesamttieres keine weiteren (qualitativen) Differenzierungen erfahren. Andererseits verhalten sich die Gewebe doch auch recht plastisch; das geht namentlich aus dem Verhalten der Nephridien hervor; diese entsenden große Lappen in benachbarte nephridienlose Segmente. Ein junger *Tubifex* des betrachteten Stadiums ist also einerseits mit den zum freien Leben erforderlichen Organen (und Gonaden) ausgerüstet, andererseits noch plastisch und embryonal. Die Urmesodermzellen haben sich in einzelne Mesodermzellen zerteilt. Warum nimmt überhaupt die Segmentzahl weiterhin noch so beträchtlich zu? Zufolge den oben angestellten phylogenetischen Erörterungen wäre die hohe Segmentzahl der Lumbriculiden und Phreoryctiden in Betracht zu ziehen, mit denen die Tubificiden (ursprünglichste Genera: *Phreodrilus* von Neuseeland und *Hesperodrilus* von Chile, Falklandsinseln) gemeinsame Ahnen besitzen und von denen sie eine Wachstums-

energie ererbt haben, durch welche sie über die aus dem Ei (und Dotter) hervorgehende Entwicklungsstufe von 34(—38) Segmenten hinausgetrieben werden. Bei *Tubifex* ist diese gewissermaßen überschüssig gewordene Wachstumsenergie noch vererbungsgemäß am Hinterende lokalisiert. Sie kann aber nach dem Prinzip der vorzeitigen Sonderung und Entwicklungskonzentrierung auf immer früheren Embryonalstadien reifen und so etwa durch die Urmesodermzellen auf eine größere Zahl von Segmenten nämlich auch auf mittlere und vordere Segmente verteilt werden und so später die Bildung von Teilungszonen verursachen. Bei den Naididen, welche nach der obigen Auffassung von Tubificiden (und Lumbriculiden) abstammen, finden wir Erscheinungen, welche als die Endglieder jener stufenweise wachsenden Erscheinungsreihe zu betrachten wären: 1. Das Teilungsphänomen; dem Gesagten zufolge kann es nicht als eine Durchbrechung des teloblastischen (pygidialen) Wachstumsgesetzes der Anneliden angesehen werden, sondern muß unter Berücksichtigung genannter Phänomene der normalen Ontogenese phylogenetisch erklärt werden. 2. Das Auftreten neuer Differenzierungen wie Kiemen, Augen, Borstenverhältnisse wird verständlicher, wenn man annimmt, daß die Naididen aus juvenilen Tubificiden (und Lumbriculiden) hervorgegangen sind, in den freieren Lebensraum über dem Boden eindringend.

Die segmentale Verteilung der Nephridien von *Tubifex* verhält sich folgendermaßen: Gänzlicher Mangel in den Segmenten 1—6; im 7. und 8. Segment regelmäßig je ein Paar; (das Fehlen eines derselben ist eine seltene Erscheinung und wohl stets sekundär durch Degeneration herbeigeführt, wobei ein präseptaler Plasmakörper mit Cilien erhalten bleiben kann). Gänzlicher Mangel im 9., 10., 11. und 12. Segment. (Durch das Eindringen von Kanalteilen der Nephridien benachbarter Segmente in das 9., 12. und sogar 11. Segment wurde früher die irrtümliche Meinung veranlaßt, daß diese Segmente [9—12] eigene Nephridien besitzen.) Vom 13. Segment an werden Nephridien regelmäßig angelegt; jedoch zeigen relativ viele eine Fehlentwicklung, Degeneration und völliges Verschwinden. Der Anstoß hierzu scheint meist in einer Trennung des Nephridioblasten von den Kanalzellen auf frühem Stadium gegeben zu sein; die tiefere Ursache ist, daß die Nephridienentwicklung auf so spätem Stadium stattfindet, wo die Dissepimentmuskeln schon kontraktionsfähig sind. Nach einer solchen mechanischen Durchschnürung degeneriert zunächst der hinter dem Dissepiment gelegene (Kanal-)Teil; der Nephridioblast hingegen kann ohne weitere Kanalzellen abzugeben eine Aushöhlung und Bewimperung annehmen und

so eine Zeitlang bestehen bleiben<sup>1</sup>. Der gänzliche Mangel der Nephridien in den Geschlechtssegmenten und dem vorn und hinten angrenzenden Segment kann wiederum am besten durch Bezugnahme auf die Lumbriculiden erklärt werden. Bei diesen werden die Nephridien der Geschlechtssegmente (z. B. bei *Rhynchelmis* nach VEJDOVSKY) zwar entwickelt, schwinden aber bei Eintritt der Geschlechtsreife, und das kausale Verhältnis dieser beiden Erscheinungen ist wohl nicht zweifelhaft. Bei *Tubifex* ist der die Nephridiendegeneration bewirkende Faktor (bei den Ahnen neben der Geschlechtsreife einhergehend) auf wesentlich früherem Entwicklungsstadium wirksam und die Nephridien degenerieren bevor sie morphologisch sichtbar werden also mindest schon in den substantiellen Vorstufen. Vorzeitige Degeneration ist aber wiederum nur ein besonderer Fall von vorzeitiger Sonderung. Das Prinzip der vorzeitigen Sonderung besagt in allgemeinerer Fassung, daß im Laufe der Zeit (also bei den nachkommenden Generationen) gewisse Erscheinungserien (Vorgänge der Individualentwicklung), die eine bestimmte Art von kausaler Verknüpfung haben, auf einem engeren Raum zusammenrücken und dadurch auch in einem kürzeren Zeitintervall sich abwickeln können.

Das Nichterscheinen der Nephridien der Geschlechtssegmente ist demnach nicht durch das frühzeitige Erscheinen der Gonaden (Gonoblasten) bedingt, sondern beides hat eine gemeinsame Ursache im Phänomen der vorzeitigen Sonderung.

#### D. Spezielle Entwicklung der Nephridien.

Der allgemeine Verlauf der Nephridienentwicklung ist bereits im Vorangegangenen im Zusammenhang mit der Gesamtentwicklung dargestellt worden. Bezüglich der räumlichen segmentalen Verteilung der Nephridien zeigt *Tubifex*, wie erwähnt wurde, ein modifiziertes Verhalten: Gänzlich Fehlen im 1.—6. Segment, Vorhandensein im 7. und 8. Segment, gänzlich Fehlen im 9., 10., 11. und 12. Segment, Vorhandensein in den folgenden Segmenten 13 usw., wenigstens in der Anlage regelmäßig. — Bezüglich des zeitlichen Auftretens ist das Verhalten der hinteren Nephridien (13. Segment usw.) insofern modifiziert als sie sich später entwickeln als man im Hinblick auf die vorderen Nephridien (7. und 8. Segment) erwarten sollte.

<sup>1</sup> Häufiger als in der natürlichen Entwicklung erhält man solche degenerierende Nephridien wenn man Tiere unter dem Deckglas lebend untersucht und nachher in die Kulturgefäße zurückbringt. — Zum Unterschied vom Kanalteil zeigt der Nephridioblast eine gewisse Selbstdifferenzierung.

Ob diese Verzögerung eine absolute oder nur eine relative ist, kann vorläufig nicht gesagt werden, da wir über die absoluten Zeitverhältnisse der *Tubifex*-Entwicklung im ganzen als speziell hinsichtlich der Segmentbildung nichts wissen; im letzteren Falle wäre also die Entwicklungsverzögerung der hinteren Nephridien nur eine scheinbare, es läge in Wirklichkeit (absolut) eine Verfrühung der übrigen Entwicklungsvorgänge, also der Segmentbildung und -differenzierung (der Segmente hinter dem 8.) vor, wovon die Nephridien ausgeschlossen blieben. — Jedenfalls aber liegt kein Anzeichen dafür vor, daß durch die zeitliche Modifikation auch eine räumliche Modifikation, also etwa eine Verlagerung der Nephridienanlagen in ein anderes Keimblatt herbeigeführt worden wäre. Und daraus folgt, daß die an *Tubifex* gewonnenen Ergebnisse für alle Oligochäten (soweit deren Nephridien denen von *Tubifex* homolog sind) gelten.

Es handelt sich also darum festzustellen, 1. aus welchem Keimblatt bzw. Körperschichte das Nephridium hervorgeht, 2. seinen Entwicklungsgang von der jüngsten Anlage bis zur Sonderung der Hauptabschnitte zu verfolgen.

Die vorderen Nephridien sind zur Entscheidung der ersten Frage nicht sehr geeignet; sie sind bereits sechszellig und bestehen aus dem Nephridioblasten und der anschließenden Kanalzellreihe, in welcher die Lumenbildung schon begonnen hat; sie liegen auf dem jüngsten beobachteten Stadium, siehe Abb. 10a, im ventralen, medianen Bereich des 7. bzw. 8. Cölomblocks und sind von gewöhnlichen Mesodermzellen umgeben, und zwar allseitig; diese allseitige Umhüllung ist zwar für einen mesodermalen Ursprung nicht beweisend, macht einen solchen aber wahrscheinlicher als einen ectodermalen, wenn man die Kompaktheit der Cölomblocks in Betracht zieht.

Entscheidend ist die Entwicklungsweise der hinteren Nephridien. Zunächst muß bemerkt werden, daß an Embryostadien mit 27, 30 und 34 Cölomen, an welchen die ectodermalen Zellreihen  $n$ ,  $m_1$ ,  $m_2$  und  $lt$  noch vorhanden sind, weder an Totopräparaten noch an Schnittserien irgendwelche segmentale Zellen gefunden werden konnten, die als die Nephridioblasten der hinteren Nephridien bezeichnet werden könnten. Die von der  $m_1$  und  $m_2$ -Reihe her unter die Oberfläche gelangenden Zellen, sind durchwegs Ringmuskelzellen und bewahren ihre Lagerung unter den genannten Zellreihen, wodurch eben die Ringmuskelseitenlinie sehr frühzeitig zustande kommt (siehe Abb. 10a). Es ist übrigens nur ein geringer Bruchteil der aus der  $m_1$ - und  $m_2$ -Reihe hervorgehenden Elemente, der die Ringmuskelseitenlinie zusammensetzt; der Hauptteil

bildet eine epidermale Zellplatte, einen Bildungsherd für die Epidermis (siehe Abb. 6). Ich selbst hatte früher (1926) zu der Annahme geneigt, daß die  $m_1$ - und  $m_2$ -Reihe an der Nephridienbildung beteiligt wären und das Material für den Kanal lieferten, wie es von WILSON für *Lumbricus* und von STAFF für *Criodrilus* behauptet wurde; dies erwies sich jedoch als gänzlich unhaltbar; das Nephridium beginnt seine Entwicklung mit einer einzigen großen Zelle, aus deren Teilungen die Kanalzellreihe und das Nephrostom hervorgehen, wie später gezeigt wird. Die Darstellung, welche PENNERS hinsichtlich der Nephridienentwicklung für *Tubifex* gegeben hat, wurde schon oben als durchaus irrtümlich gekennzeichnet und kommt hier nicht mehr in Betracht. Die einzigen größeren ectodermalen Zellen, welche bei oberflächlicher Untersuchung mit der Nephridienbildung irrtümlich in Zusammenhang gebracht werden könnten, sind die Zellen der Neuralreihe, die auch nach Einsinken unter die Epidermis (ventrales Epithel) und Vermehrung noch groß und protoplasmareich sind und bei der Formierung der Ganglien seitliche Ausbuchtungen bilden; die Verfolgung dieser Zellen auf Schnittserien vom Stadium der Abb. 14 erweist sie als Bestandteile der jungen Ganglien, die pro Segment je eine vordere und eine hintere flache Ausbuchtung besitzen.

Meine Untersuchung der Keimstreifen dieser Stadien hat ergeben, daß nichts vorhanden ist, was auf die Nephridienbildung bezogen werden könnte. Da ich hiebei die Gonoblasten entdeckt, die Bildung der Ganglien, der Borstensäcke, der Ringmuskulatur beobachtet habe und auch über die Segmentzahl in einem gegebenen Keimstreifbereich immer im klaren war, so halte ich mich für berechtigt zu behaupten, daß ein Einwandern der Nephridioblasten von den ectodermalen Zellreihen her zwischen die Cölomblocks nicht stattfindet und daß überhaupt (auch in den Cölomblocks) bis zum Stadium der Abb. 15a nichts vorhanden ist, was als Nephridioblast oder dessen Vorstufe bezeichnet werden kann. Auf älteren Stadien aber wird ein Einwandern von Nephridioblasten erstens durch die allmählich vollständige Schließung des Längsmuskelmantels so gut wie unmöglich, da letzterer natürlich auch über die Dissepimentlinien kontinuierlich hinwegzieht, zweitens durch die Differenzierung der Epidermis und den Verlust ihres embryonalen Charakters höchst unwahrscheinlich. Nun wäre es immer noch eine mißliche Sache, wenn man nur durch Ausschließung der einen Möglichkeit zur Bejahung der anderen käme, also lediglich auf Grund mangelnder Belege für einen ectodermalen Ursprung den mesodermalen statuieren wollte, den positiven Beweis für letzteren aber ebensowenig erbringen könnte,

und den frühesten Ursprung des Nephridioblasten also unaufgeklärt lassen müßte. Das ist nun aber nicht der Fall. Man gelangt bei *Tubifex* zu dem eindeutigen Ergebnis, daß der Nephridioblast (die Trichterzelle) cölomesodermal ist und vor Erlangung der spezifischen histologischen Merkmale (Größe, Plasmadichte, Kernstruktur) eine gewöhnliche Cölomepithelzelle an der Vorderfläche des Dissepimentes ist, welche auf Grund ihrer bestimmten Lagebeziehung zu drei Dissepimentmuskelnkernen als die Vorstufe des Nephridioblasten identifiziert werden kann.

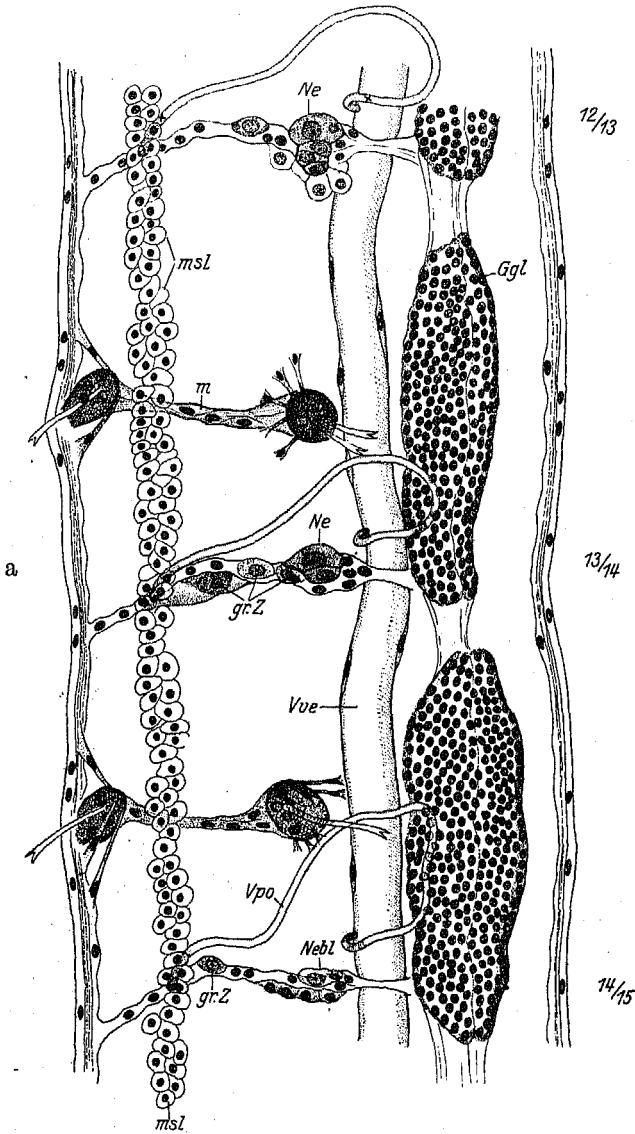
Auf dem (oben gekennzeichneten) lumbriculiden Entwicklungsstadium von *Tubifex* (Abb. 16) hat man vom 13. bis etwa 17. Segment die ersten Entwicklungsstufen der Nephridien gegeben<sup>1</sup>. Die Cölomwand läßt dreierlei Zellelemente unterscheiden (siehe Abb. 18a und b):

- Gewöhnliche Cölomwandzellen,
- granulierte Cölomwandzellen (*gr. Z.*),
- muskulöse Dissepimentzellen.

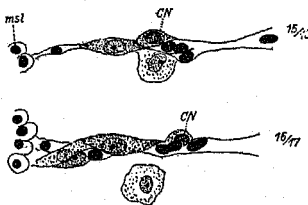
Die auffallendsten Elemente sind die granulierten Zellen; sie besitzen ein granuliertes Plasma, großen nucleolushaltigen Kern, sind von linsenförmiger Gestalt und finden sich zu mehreren und an den Dissepimenten häufiger als in der Somatopleura, ohne jedoch letzterer zu fehlen (siehe Abb. 18b); sie haben wohl einen regeren Stoffwechsel und sind von ziemlich flüssiger Konsistenz; in den hinteren Segmenten sind sie noch etwas zahlreicher und stellen daher wohl ein embryonales Gewebeelement dar. Sie dürfen nicht mit dem Nephridioblasten verwechselt werden.

Der fertige Nephridioblast (Abb. 19b, Abb. 20a) ist in jedem Cölom nur in der Einzahl vorhanden, er hat ein sehr feines, dichtes Plasma, Kern und Nucleolus sind noch größer als bei den granulierten Zellen. Seine Gestalt ist zwar auch mehr oder weniger linsenförmig, die Oberfläche aber distinkter als die der granulierten Zellen. Zur Kennzeichnung der Vorstufen (des Nephridioblasten) aber ist die Beachtung der Lage von ausschlaggebender Bedeutung, da denselben die genannten spezifischen histologischen Merkmale noch fehlen, ähnliche histologische Merkmale aber an die granulierten Zellen gebunden sind.

<sup>1</sup> Es sei nochmals betont, daß man den besten Einblick an Totopräparaten erhält, die ja unbehindert mit Immers  $\frac{1}{12}$  untersucht werden können; die Zellgrenzen können durch Einbringen der Tiere in nicht ganz 10%igen Alkohol für einige Minuten unmittelbar vor der Fixierung deutlicher gemacht werden. Die dünnen, an der Körperwand (zwischen Längsmuskelschicht und Peritoneum) verlaufenden Perivisceralgefäße z. B. entziehen sich an Schnitten der Beobachtung fast völlig, während sie an Totopräparaten klar verfolgt werden können.



a



b

Abb. 18a. Entwicklung der hinteren Nephridien. *Ne* Nephridienanlagen, *Nebi* Nephridioblast (noch nicht ganz fertig), *gr.Z* Granulierte Zellen, *Vve* Ventralgefäß, *Vpo* Perivisceralgefäß,  $\times$  bezeichnet die Stelle wo die *Vpo* sich von der Körperwand ablösen, *Ggl* Bauchmarksganglion, *msl* Ringmuskelseitenlinie, *m* Verbindungsmuskel der dorsalen und ventralen Borstensäcke. (Immers.  $\frac{1}{12}$ , Oc. 2.) Verkl.  $\frac{1}{2}$ .  
Abb. 18b. Die an Abb. 18a anschließenden Dissepimente mit Nephridioblastvorstufen (*CN*). (Immers.  $\frac{1}{12}$ , Oc. 2.)



Der Nephridioblast hat seine Lage lateral von (fast konstant) drei Kernen, welche in der muskulösen Verbindung des Dissepiments mit

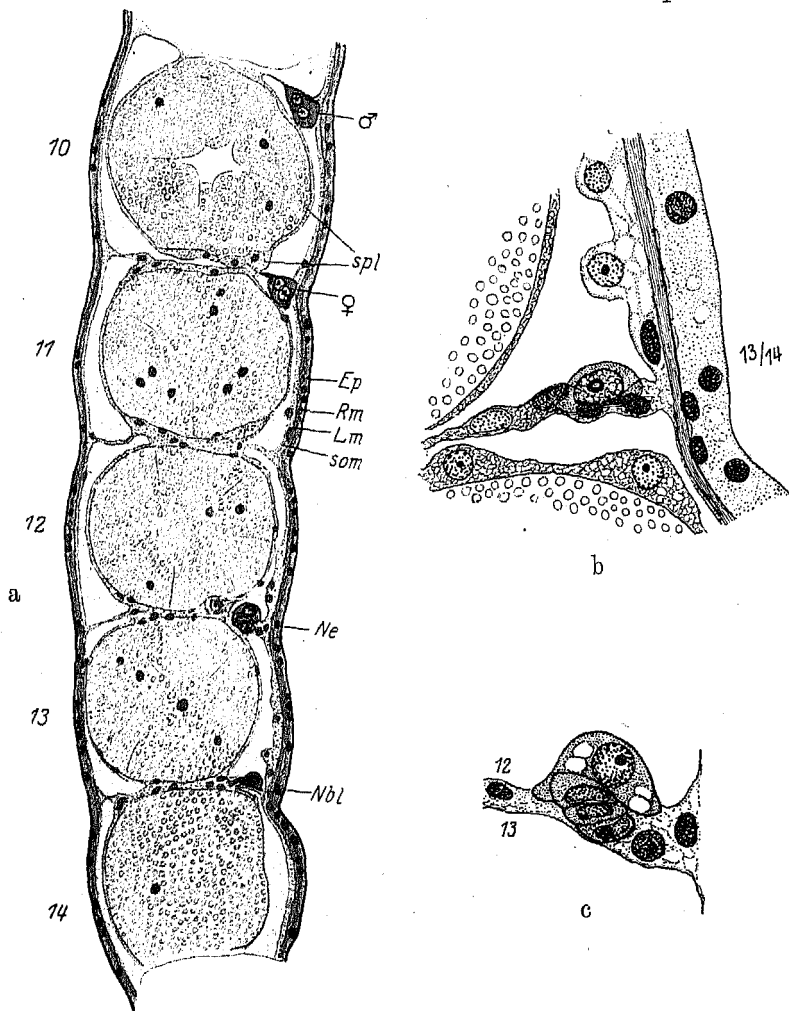


Abb. 19a. Entwicklung der hinteren Nephridien (Sagittalschnitt). *Ne* Nephridium (vierzellig), *Nbl* Nephridioblast, ♂, ♀ männliche, weibliche Gonade (zweizellig), *spl* Splanchnopleura, *Ep* Epiderm, *Rm* Ringmuskelschicht, *Lm* Längsmuskelschicht, *som* Somatopleura (Obj. D, Oc. 2). Verkl.  $\frac{2}{3}$ .

Abb. 19b und c. Nephridium und Nephridioblast der Abb. 19a bei stärkerer Vergrößerung (Immers.  $\frac{1}{12}$ , Oc. 4). Verkl.  $\frac{2}{3}$ .

der Körperwand (über dem seitlich-hinteren Rand des Bauchmarksganglions) seitlich von der ventralen Medianlinie liegen<sup>1</sup>; ferner liegt

<sup>1</sup> Die Dissepimente sind ventral median über dem Bauchmark durchbrochen; das Ventralgefäß läuft hier hindurch und hat also einen gewissen Spielraum für seine Lage.

er am Rande des Dissepimentes, wo es in die Somatopleura umbiegt; er ist daher nach außen fast unmittelbar von einer Lage von Längsmuskelfasern überdeckt, seine vordere Hälfte ragt mehr oder weniger frei in das Cölom vor.

Auf Grund dieser Lagemerkmale kann nun in Abb. 18b (welche die Fortsetzung zu 18a ist) je eine bestimmte Cöloepithelzelle (CN) als Nephridioblastvorstufe angesprochen werden, die seitlich angrenzenden Zellen aber sind gewöhnliche granulierten Zellen.

Die Entwicklung des Nephridioblasten bei *Tubifex* erfolgt daher offenbar in folgender Weise: Von den gewöhnlichen Cöloepithelzellen wird eine, welche eine bestimmte Lage hat, zum Nephridioblasten determiniert (Nephridioblastvorstufe); sie nimmt an Größe und Plasmadichte beträchtlich zu, ihr Kern wird ebenfalls größer und erhält einen Nucleolus; hiermit ist das Stadium des fertigen Nephridioblasten erreicht.

Die Entwicklung des Nephridiums erfolgt durch Teilung des Nephridioblasten, und zwar

- a) in axialer Richtung, wodurch die ganze Kanalzellreihe entsteht;
- b) zuletzt erfolgen auch einige radiale Teilungen, wodurch die vier circular angeordneten Kerne des Nephrostoms entstehen.

Das kleine Endbläschen entsteht durch intracelluläre Aushöhlung und dann Teilung derjenigen Epidermiszelle, unter welche die peripherste Kanalzelle zu liegen kommt (d. i. nahe vor den ventralen Borsten).

Durch die axialen Teilungen entsteht eine Reihe von scheibenförmigen Kanalzellen; der Nephridioblast fungiert hierbei als teloblastische Bildungszelle, bleibt embryonal und verändert seine Lage (wenigstens in axialer Richtung) nicht. Neben dem Nephridioblasten sind auch wenigstens die zunächst anschließenden Kanalzellen teilungsfähig (siehe Abb. 22a). Die Kanalzellen drängen zwischen der Längsmuskelschicht und der Somatopleura nach hinten, letztere in das Cölom vorwölbend.

Die ersten Veränderungen, die zur Entstehung des intracellulären Lumens führen, sind sehr früh erkennbar (Abb. 20c, d), an den Totopräparaten daran, daß sich der Kern halbringförmig um die axiale Plasmazone, welche später das Lumen und die Lumenwandung liefert, herumlegt, später wird der Kern wieder kugelig und liegt der Lumenwandung an. An Schnitten sind diese Verhältnisse an etwas älteren Stadien viel klarer (Abb. 22a und b). Es entsteht eine fibrilläre (Stütz-)Substanz, welche das Lumen umhüllt und die sehr dünne unmittlere Lumenwandung darstellt. Die Bildung dieser Fibrillen ist offenbar die Vorbedingung dafür, daß ein verflüssigter Hohlraum in

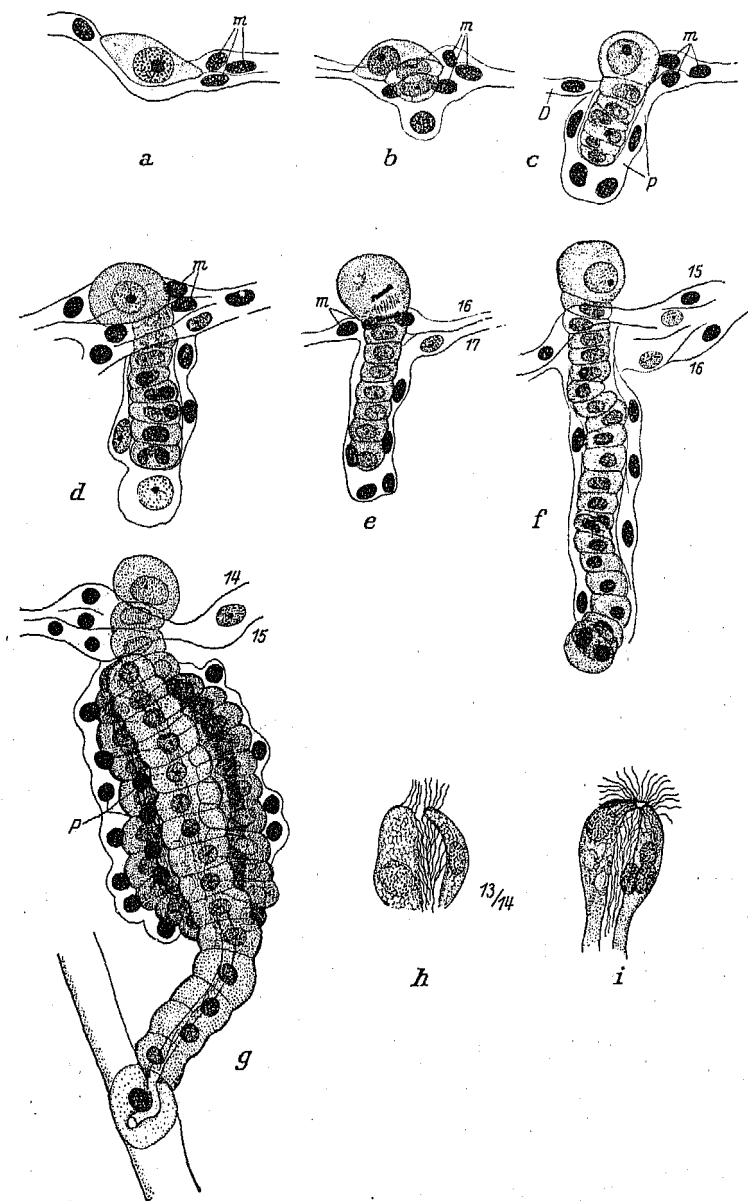


Abb. 20a-i. Entwicklungsstadien der hinteren Nephridien. *m* Die median vom Nephridioblast gelegenen Dissepimentmuskelnkerne, *D* Dissepiment, *P* Peritoneum; Abb. 20e-h aufeinander folgende Nephridien derselben (linken) Körperseite, Abb. 20h junges Nephrostom mit zwei Kernen, Abb. 20i junges Nephrostom mit vier Kernen (Immers.  $\frac{1}{12}$ , Oc. 4). Verkl.  $\frac{1}{2}$ .

der Zelle entstehen kann oder wenigstens bestandfähig bleibt. Das Plasma der Kanalzellen sammelt sich hauptsächlich unmittelbar um die Lumenwand; der übrige Zelleib ist vacuolig<sup>1</sup>.

Entsprechend der sehr frühzeitigen Lumenbildung tritt auch die Bewimperung sehr früh auf, zuerst in den ältesten Kanalzellen also peripher, und zu einer Zeit, wo die äußerste Kanalzelle eben nur die Längsmuskelfibrillen auseinander gedrängt, aber noch nicht bis zur Epidermis vorgedrungen ist (siehe Abb. 21 nach dem Leben).

Das bewimperte Lumenabschnitt ist somit peripherwärts ebenso abgeschlossen wie zentralwärts (!). Das Lumen bricht auf Stadien der Abb. 20g (bei den vorderen Nephridien schon früher, Abb. 22a) nach außen durch, mittels intracellulärer Aushöhlung der Epidermiszelle, welche die äußerste Kanalzelle überdeckt. Aus der Epidermiszelle wird später das Endbläschen mit mehreren Kernen in der wimperlosen Wandung. Das Plasma der letzteren bewahrt die deutliche Verschiedenheit von dem wabigen grob granulierten Kanalplasma.

Die Schlingenbildung beginnt bei den hinteren Nephridien etwa nach dem 20zelligen Stadium, wenn die äußerste Kanalzelle ihren definitiven Ort fast erreicht und schon ziemlich fix geworden ist; bei den vorderen Nephridien aber ist schon das 17zellige Stadium gefaltet. Bei der Faltenbildung beginnen sich die Peritonealzellen zu teilen (Abb. 22c). Das ganze Nephridium rückt von der Körperwand ab, so daß sein Halsteil ringsum vom Dissepiment umgeben wird (Abb. 20d, f, g).

Die Bildung des Trichters und Herstellung der offenen Kommunikation mit dem Cölom erfolgt an Stadien, die ein wenig älter sind als Abb. 20g; sie ist in Abb. 20h (nach dem Leben) dargestellt, die dem

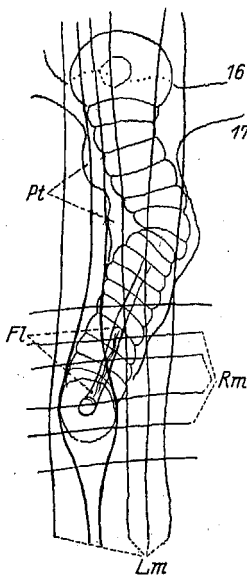


Abb. 21. Auftreten der Bewimperung des Nephridiumkanals, Fl Wimpern, Lm, Rm Längs-Ringmuskelschicht, Pt Peritoneum, nach dem Leben (Immers.  $\frac{1}{12}$ , Oc. 4). Vercl.  $\frac{2}{3}$ .

<sup>1</sup> Der Gegensatz zwischen der plasmatischen Kanalwand und dem vacuolisierten Zellteil wird später noch schärfer; es scheint, daß einige Autoren, die von großen vacuoligen Peritonealzellen des Nephridiums gesprochen haben, wenigstens teilweise den vacuoligen Teil der Nephridialkanalzellen selbst vor sich hatten. Diese Fragen der Histologie (und Funktion) der fertigen Nephridien können in dieser Arbeit noch nicht behandelt werden.

der Abb. 20g vorangehenden Segment entnommen wurde. Der Nephridioblastkern muß sich radial geteilt haben, da nun zwei Kerne neben-

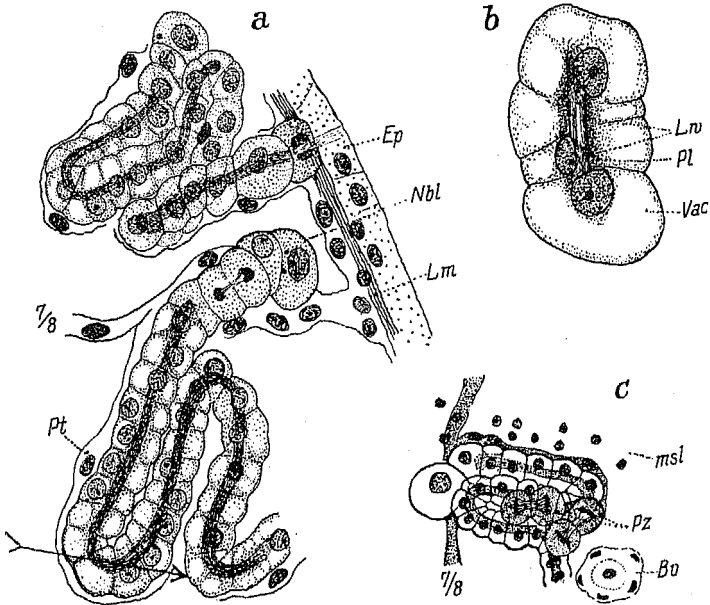


Abb. 22. a) Vordere Nephridien (kombiniert aus zwei Tangentialschnitten), Lumenbildung, Durchbrechung der Epidermis, Zellteilung in der Halsregion des Nephridiumkanals, (Bezeichnungen wie in den vorangehenden Abbildungen); der Pfeil zeigt die Schnitttrichtung der Abb. 22b. Lw Lumenwand, Pl Kanalwandplasma, Vac vacuolierter übriger Zelleib. c) Peritoneumbildung (an einem der vorderen Nephridien) aus gewöhnlichen umhüllenden Mesodermzellen, Pz Peritoneumzellen in Teilung, Bv ventrale Borstenanlage, msl Ringmuskelseitenlinie. Vergrößerungen in a) Immers.  $\frac{1}{12}$ , Oc. 2, b) Immers.  $\frac{1}{12}$ , Oc. 4, c) Obj. D, Oc. 4. Verkl.  $\frac{2}{3}$ .

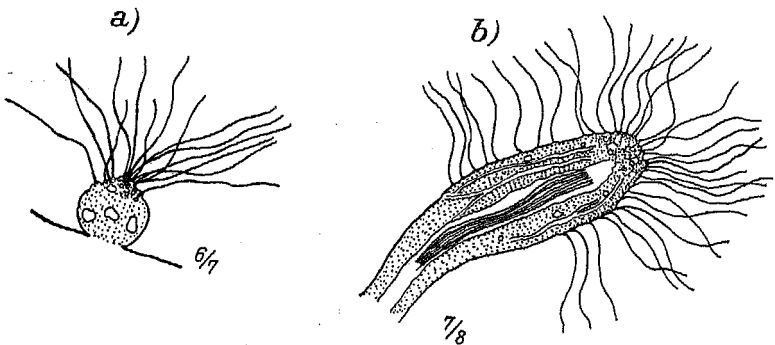


Abb. 23. Degenerativ veränderte vordere Nephridien eines juvenilen *Tubifex* (mit Haarborsten). Erklärung im Text, nach dem Leben (Immers.  $\frac{1}{12}$ , Oc. 4).

einander im Plasmakörper des Nephridioblasten vorhanden sind; später sind es regelmäßig im ganzen vier Kerne, die circular um das Nephro-

stomlumen angeordnet sind und zwar ein Kern in der oberen dorsalen Lippe, drei in der Unterlippe (siehe Abb. 20i und Abb. 24) Das Ne-

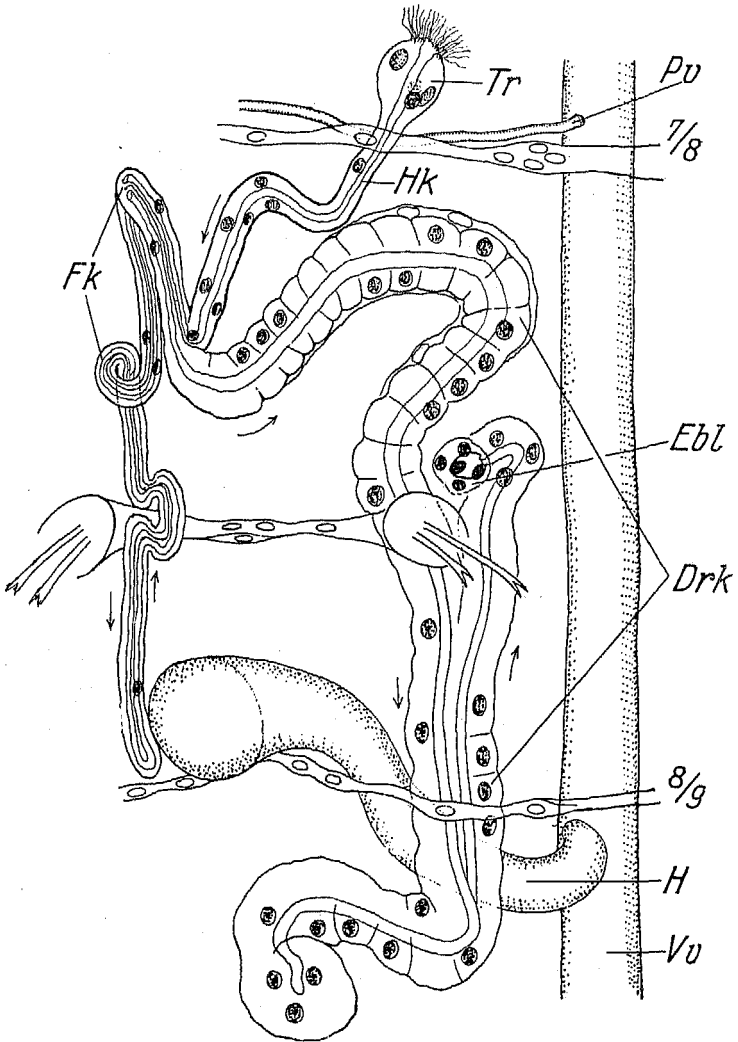


Abb. 24. Vorderes Nephridium eines juvenilen *Tubifex*, an welchem die Hauptabschnitte schon vertreten sind. *Tr* Nephrostom, *Hk* Halskanal, *Fk* Filterkanal, *Drk* Drüsenkanal, *Ebl* Endbläschen, *Vv* Ventralgefäß, *Pv* Perivisceralgefäß, *H* Herz (Immers.  $\frac{1}{12}$ , Oc. 2). Verkl.  $\frac{1}{3}$ .

phrostom ist somit auch bei *Tubifex* ein epitheliales Gebilde, obwohl Zellgrenzen nicht vorhanden sind. Ein besonderer Kranz von echten epithelialen Randzellen (Oberlippe des Lumbricustypus) fehlt.

Die Bewimperung ist anfänglich eine kontinuierliche, die Wimperflamme geht erst später aus den im Lumen kanalwärts schlagenden Wimpern hervor. Die vom Nephrostomen ins Cölom ragenden Wimpern behalten ihre ursprüngliche gleichmäßige Verteilung. Das Stoma wird später noch größer als in Abb. 20i, ist aber in diesem Punkte etwas variabel; es kann sich sogar wieder schließen, wobei die Randcilien erhalten bleiben, somit dem Nephridium außen ansitzen, (ein Fall, den ich einmal an einem jungen *Tubifex* beobachtete, dessen Gewebe auffallend durchscheinend waren und dessen Haarborsten aufgesplittert waren und daher einen feinen sekundären Haarbesatz aufwiesen<sup>1</sup>), es handelt sich um das zweite der vorderen Nephridien (7, 8); die Trichterwand ist von feinen Flüssigkeitskanälen durchzogen und enthält sonst nur einige grobe glänzende Korpuskeln. An demselben Individuum war das eine Nephridium des vorangehenden Segments fast gänzlich spurlos geschwunden bis auf einen runden Plasmakörper, der die Stelle des Stomas einnahm und ebenfalls Cilien aufwies, die während der Beobachtung bei (Lampenlicht) allmählich zu schlagen begannen (Abb. 23).

Auf dem lumbriculiden Entwicklungsstadium von *Tubifex* weisen die vorderen Nephridien schon die Hauptabschnitte der histologischen Differenzierung auf (Abb. 24), nämlich Stoma, Halskanal, Filterkanal<sup>2</sup>, Drüsenkanal<sup>2</sup> und dazu das Endbläschen.

Es ist interessant zu konstatieren, daß die Lagebeziehung der Nephridien zu den Perivisceralgefäßen in den vorderen Segmenten anders ist als in den hinteren; bei den vorderen Nephridien (Abb. 24) laufen diese Gefäße centralwärts vom Nephridiumhals im Dissepiment, bei den hinteren hingegen (Abb. 18a) konnten sie das Dissepiment durchwandernd an die Körperwand gelangen und sich hier nach vorn hin falten (zwischen Längsmuskellage und Peritoneum) und somit lateral vom Nephridiumhals zu liegen kommen, eine Verschiedenheit, die lediglich durch eine Verschiebung der relativen Entwicklungszeit (relative Verspätung der hinteren Nephridien) bedingt ist.

### E. Spezielle Entwicklung der Gonaden.

Über das ungewöhnlich frühe Auftreten der Gonadenanlagen, Gonoblasten, wurde oben schon das Nötige gesagt. Auf dem Stadium mit

<sup>1</sup> Dieses Individuum war längere Zeit in detritusarmem, schlammfreiem, aber algenreichem Gefäß gehalten worden und machte im ganzen den Eindruck starker Unterernährung.

<sup>2</sup> Die physiologischen Bezeichnungen Filterkanal, Drüsenkanal sind wohl auf Grund der histologischen Merkmale schon jetzt gerechtfertigt.

etwa 27 Cölomen ist die ♂ Gonade noch einzellig, die ♀ schon zweizellig; es kommt aber mitunter vor, daß auch auf Stadien der Abb. 14 beide Gonaden noch einzellig sind.

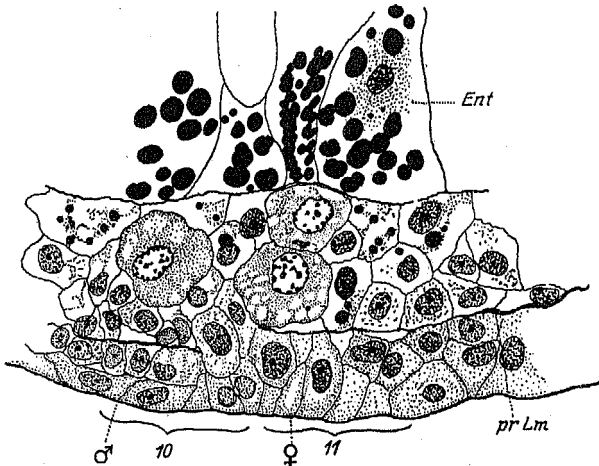


Abb. 25. ♂ und ♀ Gonoblasten (Sagittalschnitt) im 10. und 11. Segment. *Ent* Entoderm, *pr Lm* primäre Längsmuskelfibrillen (Immers.  $\frac{1}{12}$ , Oc. 2).

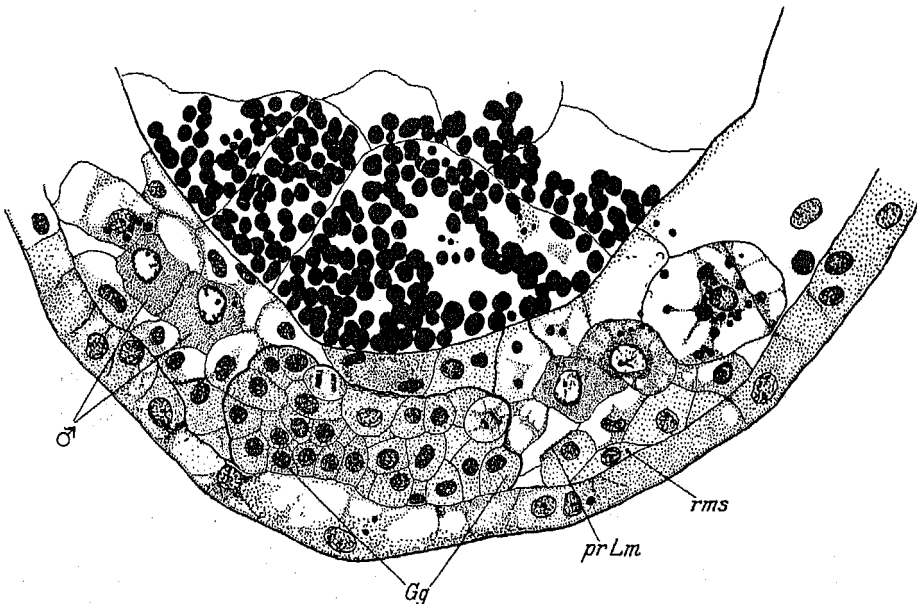


Abb. 26. ♂ Gonoblastenpaar je zweizellig (Querschnitt). *Gg* Ganglion, *rms* Ringmuskelseitenlinie (Immers.  $\frac{1}{12}$ , Oc. 2).

Die spezifischen histologischen Merkmale der Gonoblasten sind: Die Größe des Zelleibes und des Kernes übertrifft die der umgebenden



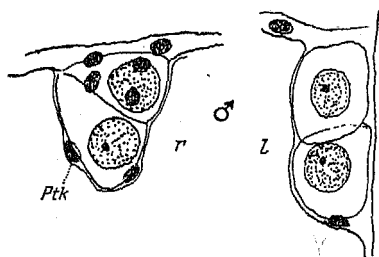


Abb. 27.

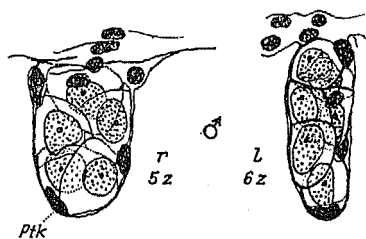


Abb. 28.

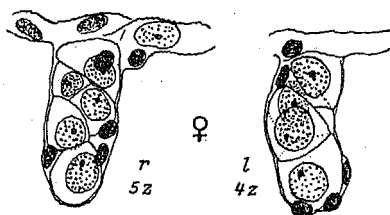
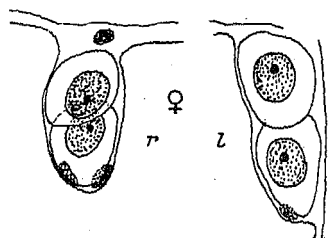


Abb. 27. ♂ und ♀ Gonadenpaar von *Tubifex* auf dem lumbricoiden Entwicklungsstadium (s. Abb. 16), noch je zweizellig. ♂ *r* männliche Gonade der rechten Körperseite von der Fläche, ♂ *l* der linken im Profil, *Ptk* Peritonealkerne (Immers.  $\frac{1}{12}$ , Oc. 2).

Abb. 28. Gonaden von juvenilem *Tubifex* (Haarborsten bis 5. Segment). ♂ *r* fünfzellig, ♂ *l* sechszellig, ♀ *r* fünfzellig, ♀ *l* vierzellig (Immers.  $\frac{1}{12}$ , Oc. 2).

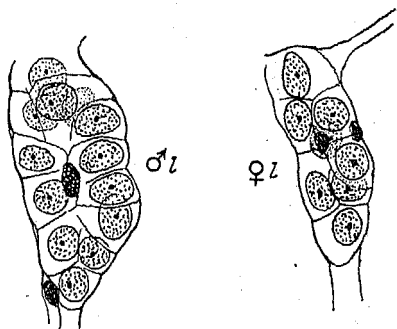


Abb. 29.

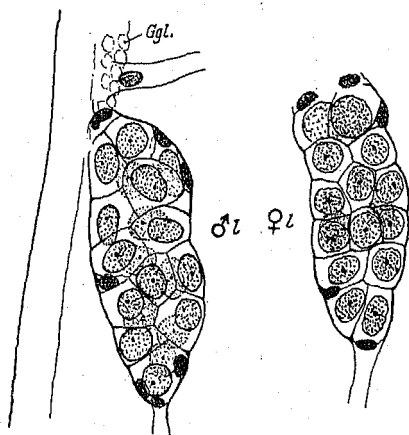


Abb. 30.

Abb. 29. ♂ Linke Gonade, 13-zellig, ♀ linke Gonade, achtzellig (Haarborsten bis 21. Segment). (Immers.  $\frac{1}{12}$ , Oc. 2.)

Abb. 30. ♂ Linke Gonade 20-zellig, ♀ linke Gonade, 16-zellig (Haarborsten bis 23. Segment). (Immers.  $\frac{1}{12}$ , Oc. 2.)

Mesodermzellen auffallend; die größere Plasmadichte und der fast völlige Mangel von Dotter. Die am meisten spezifischen Merkmale aber sind an den Kern gebunden: Dieser ist auffallend hell; das Chromatin ist in feinen Körnchenzügen zerstreut und unter der Membran angesammelt; ferner ist es bei Hämatoxylin-Eosinfärbung nicht blauschwarz wie in allen anderen Kernen, sondern rot, verhält sich also oxychromatisch. In einigen Fällen wurde eine mehr oder weniger scharf umgrenzte Verdichtung im Plasmaleib beobachtet (z. B. in Abb. 25 im oberen ♀ Gonoblasten). Auf Grund dieser Merkmale sind die Gonoblasten auch von den Nephridioblasten so verschieden, daß eine Verwechslung völlig ausgeschlossen ist<sup>1</sup>. Die Lage im Querschnitt ist aus Abb. 26 zu ersehen, welche von einem Embryo zwischen den Stadien der Abb. 11 und 14 genommen ist.

Wenn die Cölome 10 und 11 sich zu höhlen beginnen, bleiben die Gonoblasten von Mesodermzellen gänzlich umhüllt; sie liegen also retroperitoneal und an der Segmentgrenze zwischen den Dissepimenten, jedoch dem Cölo, welchem sie zugehören, etwas näher (siehe Abb. 12).

Das zweizellige Stadium dauert nun unverändert an bis zu dem lumbriculiden Jugendstadium von *Tubifex* (Abb. 16 und 27). Der Kern hat sich insofern verändert als meist ein Nucleolus vorhanden ist.

Die Weiterentwicklung über das zweizellige Stadium hinaus beginnt erst wenn der Dotter im Darmepithel verschwindet und die Haarborsten auftreten, also zur Zeit des Auskriechens aus dem Kokon. Die allgemeinen Merkmale hierbei sind: Es herrschen keine mit Ruhezuständen abwechselnde fixe Teilungsschritte (etwa 2, 4, 8, 16 Zellen), sondern man findet z. B. 2, 4, 5, 6, 8, 13, 16, 20zellige Gonaden. Die Zellenzahl kann in der linken und rechten Gonade verschieden sein. Die weibliche Gonade bleibt ein wenig hinter der männlichen an Zellenzahl zurück (Abb. 29: ♂ 13, ♀ 8; Abb. 30: ♂ 20, ♀ 16). Andere Unterschiede (histologischer Natur etwa) bestehen aber nicht.

Die Abb. 28, 29 und 30 sind von jungen Würmchen mit 34(—38) Segmenten genommen, wo die Haarborsten beziehungsweise bis zum 5., 21. und 26. Segment aufgetreten sind. Wenn die Zellenzahl weiterhin zunimmt und das Verhältnis der (Summe der) Kernräume zu dem restlichen Plasmaraum zuungunsten des letzteren sich immer stärker verändert, schwinden die Zellgrenzen.

<sup>1</sup> In den Abbildungen von PENNERS 1924 sind die auf Taf. XIV, Fig. 27 und 31 mit *neph.* (= Segmentorgan) bezeichneten großen Zellen mit Sicherheit als Gonoblasten erkennbar.

### F. Über den morphologischen Wert der Zellen bei der Nephridienentwicklung von Tubifex.

Die reine Anschauung zeigt, daß die Zellen des sich entwickelnden Nephridiums einen eigentümlichen Charakter haben. Es sind Zellen von besonderem morphologischen Werte. Sie sind weder morphologisch noch physiologisch den meisten gewöhnlichen Zellen gleichwertig, sondern sind Zellen höherer Ordnung, sekundäre Einheiten, welche eine ganze Zahl primärer Einheiten (= gewöhnlicher primärer Zellen) in sich schließen. Das kommt z. B. bei der eigentümlichen intracellulären

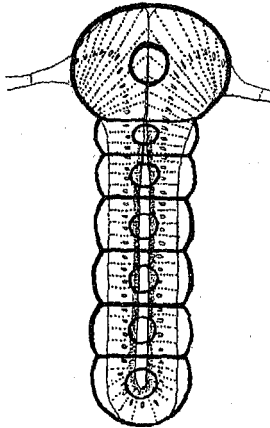


Abb. 31. Schema zur Erläuterung des morphologischen Wertes der Zellen bei der Nephridienentwicklung der Oligochäten.

Lumenbildung zum Ausdruck. Die intracelluläre Lumenbildung und die einreihige Anordnung der »Zellen« kann nicht verglichen werden mit der Vacuolisierung von Mesenchymzellen und dem in bestimmter Richtung verlaufenden Zusammenfließen von Vacuolen in einem Mesenchymgewebe.

Die Untersuchung hat ergeben, daß das Nephridium mesodermal ist, und zwar von einer Cölomepithelzelle seinen Ausgang nimmt. Es ist daher seiner Genese nach ein Cölomoduct, der ursprünglich auch geschlechtsleitende Funktion hatte (primärer Gonoduct) und ein Hinweis darauf, daß ursprünglich alle Cölome fertil waren. Für eine allgemeine Einbürgerung ist die Bezeichnung Cölomoduct für die Oligochätennephridien nur deshalb ungeeignet, weil dieselben durch die enorme Längenzunahme und Differenzierung in Regionen sich weit von dem ursprünglichen Cölomoduct entfernt haben und weil letzterer in ursprünglicher Form bei zahlreichen Polychäten noch existiert.

Als ein Derivat des Cölomepithels muß dem Nephridium (Cölomoduct) der Oligochäten ursprünglich epithelialer Bau zugeschrieben werden.

Wenn wir nun in Betracht ziehen, 1. daß das Oligochätennephridium phylogenetisch aus einem epithelialen Cölomoduct durch enorme Steigerung der Länge entstanden ist, und 2. daß in der gesamten Ontogenese der Oligochäten die vorzeitige Sonderung eine große Bedeutung hat, dann drängt sich die folgende Erklärung für den eigenartigen Charakter der Nephridienentwicklung von *Tubifex* auf:

1. An dem ursprünglichen Cölomoduct trat eine Konzentrierung und Lokalisierung der Wachstumsenergie auf, und zwar an demjenigen Ende, welches durch das Wachstum keine Verschiebung erfährt (d. i. das innere).

2. Gruppen von primären Zellen, welche aufeinanderfolgende Abschnitte des epithelialen röhrenförmigen Cölomoducts aufbauten, traten zu sekundären Einheiten zusammen (sekundäre Zellen oder Zellen höheren Grades).

#### Nachschrift.

Nach Einsendung des Manuskriptes an die Redaktion wurde ich durch Herrn Professor W. SCHLEIP auf eine neuerschienene Arbeit von Professor C. C. IWANOFF, »Die Entwicklung der Larvalsegmente bei den Anneliden«, in Zeitschr. f. Morphol. u. Ökol. d. Tiere, 10. Bd. 1928, aufmerksam gemacht. Ich habe meine Arbeit vom Januar bis Juli l. J. in Oxford, Univers.-Museum, Zool. Departement, ausgeführt, ohne jegliche Kenntnis jener von IWANOFF, da die genannte Zeitschrift in der dortigen Bibliothek fehlte.

Ogleich IWANOFFS Arbeit sowohl in der Fragestellung als auch im Material nur wenig Berührungspunkte hat, so ist darin dennoch ein wichtiges Ergebnis meiner Arbeit, das Vorkommen von Gonoblasten bei *Tubifex*, anticiptiert. — Es ist wohl kein Zweifel darüber, daß die Gonoblasten aus dem Material des X. und XI. Cölomblockes hervorgehen (also nicht aus Blastomeren); sie können daher frühestens auf Stadien mit XI Cölomen nachgewiesen werden, mit Sicherheit aber erst auf etwas weiterentwickelten Stadien. — Vordere Metanephridien entstehen bei *Tubifex* stets nur im 7. und 8. Segment (6., 7., 7., 8. Dissepiment) und nicht wie IWANOFF angibt, »sukzessive von vorn nach hinten im 6., 7. und 8. Segment«. Nach IWANOFF soll in den vordersten Segmenten ein Protonephridium (richtiger Pronephridium) vorhanden sein; ich selbst glaubte vor einigen Jahren durch Lebendbeobachtung ein solches gefunden zu haben, bin aber durch die Untersuchung der

Schnittserien zu der Auffassung gekommen, daß die fraglichen kanalartigen Strukturen in den vordersten Segmenten zum Dorsalgefäß bzw. zu den Perivisceralschlingen, die sich sehr frühzeitig entwickeln und sehr eng sind, gehören. Ich betrachte diesen Punkt nicht als endgültig geklärt, die Existenz eines Pronephridiums jedoch durch IWANOFF auf keinen Fall für erwiesen, zumal derselbe die Blutgefäße (dorsales Halbgefäß und Anlagen der Perivisceralschlingen) gar nicht erwähnt; ebenso scheint IWANOFF die Ringmuskelseitenlinie übersehen zu haben. — Das mesodermale strangförmige Gewebe in der Mediane ventral vom Darm in den vorderen Segmenten halte ich (in Übereinstimmung mit allen früheren Autoren) für die Anlage des Ventralgefäßes, und die bezüglichen Ausführungen IWANOFFS sind mir nicht ganz verständlich. — Auch scheint mir durchaus kein Grund vorzuliegen, an einem Oligochätenembryo eine vordere (bei den einzelnen Familien eine verschiedene! Zahl von Segmenten zählende) Region als »Larvalsegmente« mit »trochophoralem Mesoderm« in Gegensatz zu bringen mit der folgenden Region von »postlarvalen« Segmenten mit »metatrochophoralem« Mesoderm. Daß die Modifikation — es kommt hauptsächlich das ontogenetische Verhalten des Mesoderms in Betracht — der vordersten Segmente nicht als eine Reminiscenz an ein Metatrochophorastadium der Ontogenese der Oligochäten nahen gedeutet werden kann, geht doch wohl daraus hervor, daß bei den einzelnen Familien die Zahl dieser »Larvalsegmente« so verschieden ist. Hinsichtlich der Wege zur Gewinnung konkreter Anhaltspunkte zur Aufhellung der Phylogenese der Oligochätenfamilien und der ganzen Klasse habe ich meinen obigen Ausführungen nichts hinzuzufügen.

### Literaturverzeichnis.

- BAHL, K. N., 1922: On the development of the 'Enteronephric' type of nephridial system found in Indian Earthworms of the genus *Pheretima*. Quart. Journ. Mi. Sc. Vol. LXVI.
- BEDDARD, F. E., 1895: A monograph of the order of Oligochaeta. Oxford.
- BERGH, R. S., 1899: Nochmals über die Entwicklung der Segmentalorgane. Z. f. wiss. Zool. Bd. LXVI.
- BERGSTRÖM, E., 1914: Zur Systematik der Polychätenfamilie der Phyllociden. Zoologiska Bidrag Uppsala Bd. III.
- HATSCHÉK, B., 1878: Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Ein Beitrag zur Morphologie der Bilaterien. Arb. zool. Inst. Wien. Bd. I.
- IWANOFF, C. C., 1928: Die Entwicklung der Larvalsegmente bei den Anneliden. Zeitschr. Morph. u. Oekol. d. Tiere. Bd. X.

- MEISENHEIMER, J., 1909: Die Excretionsorgane der wirbellosen Tiere. *Ergebn. u. Fortschr. d. Zool.* Bd. II.
- MEYER, A. 1926: Die Segmentalorgane von *Tomopteris catharina* (GOSSE) nebst Bemerkungen über das Nervensystem, die rosettenförmigen Organe und die Cölombewimperung. Ein Beitrag zur Theorie der Segmentalorgane. *Z. f. wiss. Zool.* Bd. CXXVII.
- MEYER, FR., 1917: Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Blutgefäßsystems bei *Tubifex tubifex* (MÜLL.). *Jen. Zeitschr. f. Natw.* Bd. LIV.
- MICHAELSEN, W., 1900: *Oligochaeta*. Das Tierreich.
- 1919: Über die Beziehungen der Hirudineen zu den Oligochäten. *Mitt. zool. Mus.* 36, Hamburg.
- 1920: Zur Stammesgeschichte und Systematik der Oligochäten, insbesondere der Lumbriculiden. *Arch. f. Natgesch.* Jg. 86.
- 1927: *Agriodrilus vermivorus* aus dem Baikalsee, ein Mittelglied zwischen typischen Oligochäten und Hirudineen. *Mitt. zool. Staatsinstitut. u. Mus. Hamburg* Bd. XLII.
- PENNERS, A. 1922: Die Furchung von *Tubifex rivulorum*. *Zool. Jb. Anat. u. Ontog.* Bd. XLIII.
- 1924: Die Entwicklung des Keimstreifs und die Organbildung bei *Tubifex rivulorum*. *Ibid.* Bd. XLV.
- 1926: Experimentelle Untersuchungen zum Determinationsproblem am Keim von *Tubifex rivulorum* LAM. II. Die Entwicklung teilweise abgetöteter Keime. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. CXXVII.
- STAFF, F., 1909: Organogenetische Untersuchungen über *Criodrilus lacuum* (HOFFM.). *Arb. zool. Inst. Wien* Bd. XVIII.
- TANNREUTHER, G., 1915: The embryology of *Bdellodrilus philadelphicus*. *Journ. Morph.* Vol. XXVI.
- VEJDOVSKÝ, F., 1888—92: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag.
- 1900: Noch ein Wort über die Entwicklung der Nephridien. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. LXVII.
- WILSON, E. B., 1889: The embryology of the Earthworm. *Journ. Morph.* Vol. III.
- 1892: The cell-lineage of *Nereis*. *Ibid.* Vol. VI.
-