

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Die Entwicklung der Kiementaschen und Nephridien beim larvalen und metamorphosierenden Lanzettfischchen.

Von

**Dr. Adolf Naef.**

(Professor der Zoologie an der Universität Fouad I., Cairo).

Mit 8 Abbildungen im Text.

## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
I. Einleitung . . . . .	470
II. Darstellung der wesentlichen Tatsachen . . . . .	475
Kiementaschen und K.spalten . . . . .	476
Eröffnung durch Nephridien <sup>1)</sup> . . . . .	480
Gliederung der N. . . . .	481
Das vorderste (orale) Paar von K.taschen . . . . .	481
Zu Goodrichs Darstellung desselben . . . . .	483
Entwicklung der larvalen K.taschenreihe . . . . .	486
Segmentale Zuordnung . . . . .	489
Anlage der sekundären K.taschenreihe . . . . .	490
Nephrostomata . . . . .	496
III. Vergleichende Ausblicke . . . . .	497
Vornierenkanälchen und Protonephridien . . . . .	497
Solenocytenfeld und Nephrostom . . . . .	498
Nephridien und Genitaltrichter . . . . .	499
Homologa des Vornierenganges . . . . .	501
Ausgleich rechter und linker K.taschen . . . . .	504
Zungenbögen . . . . .	505
Anlage der Synaptikel . . . . .	511
K.taschen und Nephridien bei anderen Pharyngotremen . . . . .	512
IV. Thesen . . . . .	513
V. Literaturverzeichnis . . . . .	515

1) Zur Akkürzung werden die zahllos wiederkehrenden Worte „Kiemen“ und „Nephridien“, auch in ihren Verbindungen, weiterhin mit K. und N. wiedergegeben. Also K.taschen und N.kanälchen usw.

## I. Einleitung.

Seit mehr als einem halben Jahrhundert gehört das Lanzettfischechen überall zum Grundstock des zoologischen Lehrmaterials, und man wird kaum viel Widerspruch erfahren, wenn man behauptet, daß kein anderes Lebewesen zur Einführung in die vergleichende Morphologie der höheren Tiere geeigneter sei als dieses. Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Wirbeltieren und Wirbellosen werden von ihm aus in maßgebender Weise beleuchtet und das Verhältnis der großen Gruppen des Tierreiches zueinander mit ganz einzigartiger Klarheit bestimmt. Um so auffallender ist es, daß sehr Vieles am *Amphioxus* (und seinen nächsten Verwandten) bis heute unklar geblieben ist, nicht nur hinsichtlich der Bedeutung gegebener Tatsachen (die ja vielleicht immer etwas umstritten bleiben mag), sondern auch hinsichtlich der Tatsachen selber. Nicht einmal das erwachsene Tier hat jemals eine angemessene Darstellung erfahren und der akademische Lehrer sucht umsonst nach guten (instruktiven und zuverlässigen) Abbildungen, welche er zum Ausgangspunkt umfassender Vergleichung (wie sie ihm doch vorschwebt) machen könnte. Nicht einmal ein anständiger Querschnitt wird geboten und auch die neuesten Lehrbuchschreiber begnügen sich meist damit, die alten, niemals gut gewordenen Bilder weiter zu reproduzieren.

Noch viel unbefriedigender ist die heute vorliegende Kenntnis der Entwicklung. Da muß man allerdings zugeben, daß außerordentliche Schwierigkeiten zu überwinden sind, um über den toten Punkt hinweg zu kommen. Die Beschaffung eines ausreichenden Untersuchungsmaterials kann nur einem erfahrenen Zoologen, der unendlich viel Mühe und Zeit daran zu wenden bereit ist, gelingen; auch gestehe ich gern, daß ich keine Ahnung von den technischen Schwierigkeiten des Objektes hatte, als ich vor etwa 15 Jahren den Plan einer monographischen Untersuchung und Darstellung desselben faßte. Trotzdem ist es mir allmählich gelungen:

1. Zunächst die embryonalen Stadien des 1. Entwicklungstages durch eigenen Augenschein kennen zu lernen, wobei freilich im großen Ganzen nur eine Bestätigung der klassischen Untersuchung von HATSCHKE (1881) und der seitherigen Korrekturen einzelner Punkte herauskam.

2. Die von HATSCHKE weit weniger vollständig untersuchten frühlarvalen Stadien genauer zu studieren. (2.—5. Tag, von der

Bildung des 5. Somiten bis zur beginnenden Erweiterung des Mundes und der Eröffnung der 1. K.tasche.)

3. Heranwachsende planktonische Larven bis zum Beginn der Metamorphose (Abb. 1) zu untersuchen (1. Lebensmonat).

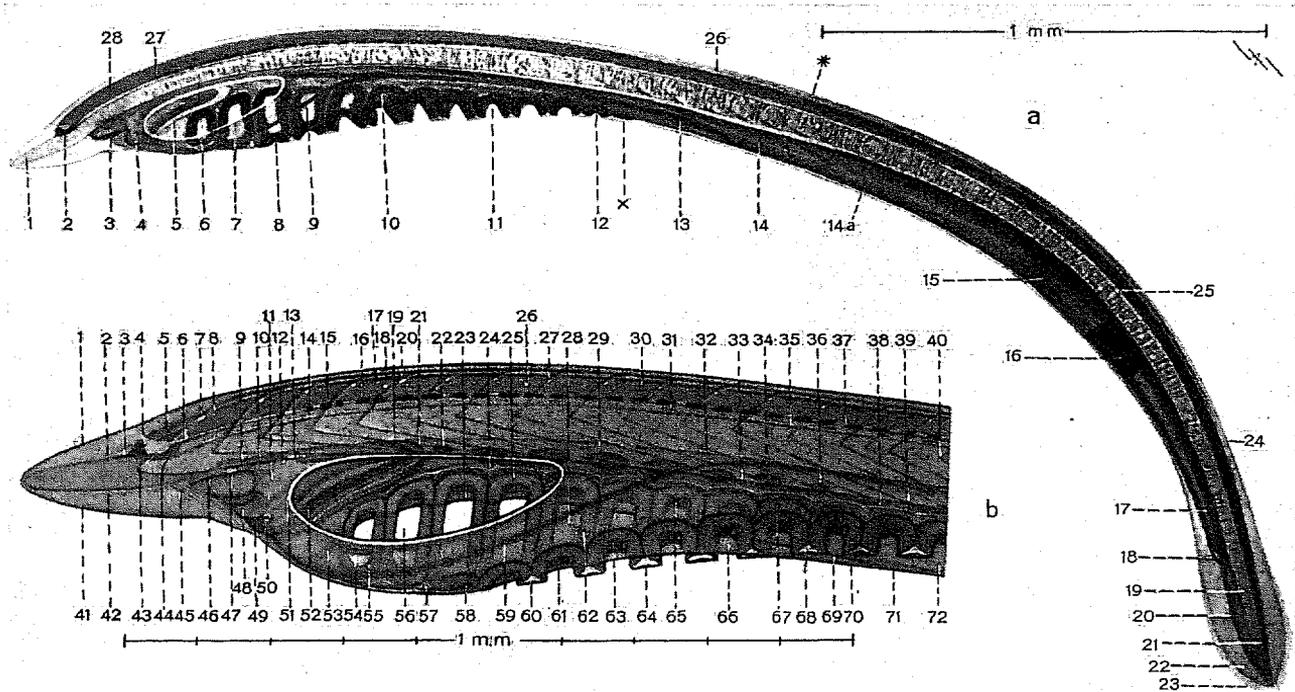
4. Die benthonischen Stadien der Metamorphose, bis zum Ausgleich rechts- und linksseitiger K.taschen neu darzustellen (2. Lebensmonat, annähernd), was besonders interessant und dringlich war.

5. Die Veränderung anatomischer Verhältnisse im Verlauf des Heranwachsens von etwa 5—35 mm Länge (8—80 K.taschenpaare) bis zum Ablauf des 1. Lebensjahres zu analysieren.

6. Die Entstehung und das 1. Heranreifen der Gonaden während dieser Zeit, sowie deren Entleerung und Regeneration im Verlauf des 2. Lebensjahres zu studieren, womit der Kreis der Entwicklungsgeschichte sich schließt.

An dieser Stelle kann nicht versucht werden, auch nur die knappste Zusammenfassung der Resultate dieser langen Arbeit zu bieten, die sich um so mehr ausdehnte, als nebenher auch die Ontogenese der Neunaugen und Selachier, sowie zahlreiche Daten aus der Entwicklung der höheren Wirbeltiere vergleichend nachuntersucht wurden, in der Absicht, eine breite, solide Grundlage und neue Gesamtorientierung für die Morphologie der Chordaten und Vertebraten zu gewinnen, was in mancher Hinsicht gelungen sein dürfte. Wir müssen uns vielmehr darauf beschränken, einige Tatsachen mitzuteilen und zu illustrieren, die bereits in kurzen Mitteilungen erwähnt oder formuliert worden sind, aber noch keine zureichende Darstellung erfahren haben, obwohl sie sehr wohl auch außerhalb der angedeuteten Zusammenhänge einiges Interesse beanspruchen und entsprechendes Verständnis finden dürften.

Auch dabei wird freilich eine Unzuträglichkeit in den Kauf genommen werden müssen: Man kennt allgemein ganz leidlich die Entwicklung des Lanzettfischchens während der ersten 18 Std., etwa bis zum Ausschlüpfen der 5segmentigen jungen Larve. Die darauf folgende lange und höchst komplexe Entwicklung hat aber nie eine auch nur von ferne befriedigende zusammenhängende und übersichtliche Darstellung erfahren; es gibt da viel ungenaue Bilder und Angaben, aber keinerlei brauchbare Normentafel, auf die man sich bei Kennzeichnung der Stadien zur allgemeinen Orientierung beziehen könnte. Darunter leidet natürlich die Anschaulichkeit und Präzision jeder morphologischen Diskussion in sehr bedauerlicher Weise, was wir auch hier noch nicht ganz vermeiden können.



472 **Abb. 1.** Übergang vom Larvenzustand zur Metamorphose (Mein Stadium  $L_{10}$  u.  $M_2$ ). Weitere Erklärungen S. 473—474.

a Zur Metamorphose bereites Larvenstadium, im Leben etwa 4 mm lang, noch ohne Andeutung rechtsseitiger K.taschen, noch ohne deutliche Atrialfalten, noch mit Resten der larvalen Schwanzflosse (23), aber bereits mit voller Segmentzahl und auch sonst dem frühen Metamorphosestadium (b) ähnlich, dessen übrige Merkmale man ohne wesentliche Einschränkung ins Bild eintragen könnte. Leicht retouchierte Photographie nach dem Dauerpräparat. Das Tierchen zeigt 12 offene K.taschen und eine 13. in der Anlage bei X. Dieselbe liegt unter dem unteren Ende des andeutungsweise erkennbaren 14. Myoseptums, nach allgemeinem Gesetz (S. 489). Von diesem Stadium ab findet man den jungen Amphioxus benthonisch lebend, nämlich normalerweise auf dem sandigen Grunde auf der Seite (vorzugsweise der rechten) liegend, manchmal in geeignete Spalten versenkt, aber noch nicht eingegraben. — Man vergleiche mit diesem Bilde das mehrfach reproduzierte von FRANZ (1927, p. 593), das seltsam unähnlich ist, und mich veranlaßt hat, die Photographie eines wirklichen Präparates hier mitzuteilen.

1 Rostralende der Chorda. 2 Hirnbläschen, dem Vorderhirn der Vertebraten homolog. 3 Präoralgrube, aus dem 1. linken Mesoblastsomiten hervorgegangen, der nun in ganzer Länge und Breite offen liegt. Das spätere Räderorgan. 4 Öffnung der Kolbendrüse (5). 6 1. K.spalte mit dem aus der K.tasche hervorgegangenen Rahmen. 7 Larvenmund. 8 3. K.spalte, unten auf der linken Seite verblieben. 9 Wimperband der linken Seite. 10 Der rechts hochgeschobene Rahmen der 6. K.spalte. 11 9. K.spalte, wie alle folgenden medioventral geblieben, nicht nach rechts hochgerückt. 12 12. K.spalte, eng, rundlich, mit breitem Rahmen; dahinter bei X, die Anlage der 13. K.tasche. 13 Epibranchialfalte, den K.darm von der in den Ösophagus (14) übergehenden Epibranchialrinne trennend. 14a Stelle der späteren Leber, bzw. Anfang des Mitteldarmes. 15 Stelle des sogenannten Pankreas. 16 Ilocolonring, wo die Nahrung durch starke Geißeln festgehalten und einige Zeit spiralförmig herumgewirbelt wird; zwischen Mittel- und Enddarm. 17 Ventrale Muskelgrenze neben dem Enddarm. 18 After. 19 Schwanzchorda. 20 Schwanzmyotome. 21 Schwanzmark. 22 Schwanzflosse. 23 Larvaler Flossensaum, in Degeneration begriffen. 24 Rückenflosse. 25 Lage des Canalis centralis, über dem hellen, faserigen Teil des Rückenmarkes. 26 Obere Muskelgrenze. 27 Vorderster Rückenmarkocellus. 28 Dunkel erscheinender, weil kernreicher, gangliöser Teil des Rückenmarkes.

b Frühes Metamorphosestadium (Stad. I WILLEYS), nach dem Leben skizziert und nach dem Dauerpräparat zu Ende gezeichnet. Lebend sieht auch die Larve fast genau so aus, doch sind unterdessen die Atrialfalten ausgebildet und im hinteren Teil vernäht worden, und vor allem wurden die 8 sekundären, rechtsseitigen K.taschen (22, 36) angelegt. Die Präoralgrube (46) hat sich unter Zurückdrängung der Präoralpapille (48) vergrößert und die Gesamtlänge hat sich — lebend gemessen — auf fast 5 mm erhöht. Dieses Stadium ist bereits benthonisch, d. h. es schwimmt nicht mehr dauernd, sondern ruht vorwiegend auf dem Grunde, wobei es sich etwas sichelartig zusammenbiegt und gewöhnlich die Mundseite nach oben kehrt. (Bei der Fixierung verstärkt sich bei Larven wie jungen Tieren diese Biegung, auch bei der vorsichtigsten Betäubung, so daß man die Narkose bis zur beginnenden Maceration fortsetzen muß, wenn man die natürliche Form des Ganzen bewahren will.

1 obere Rostralflosse. 2 1. dorsaler Spinalnerv, dem Ophthalmicus profundus der Vertebraten homolog. 3 Wurzel des N. terminalis. 4 Neuroporus; darunter der becherförmige vordere Augenfleck, die paarigen Augen der Wirbeltiere vertretend. 5 Dach des Vorderhirns, woselbst man ventrikelartige Spalträume findet, die von der unvollständigen Verschmelzung der Seitenteile des Medullarrohres herrühren. Darunter der Anfang des Canalis centralis (6). 7 u. 8 Wurzeln des 1. dorsalen Spinalnervenpaares links und rechts. 9 Vorderende des Mundnephridiums (10). 11 Vorderer Mundmuskel. 12 Öffnung des Mundnephridiums in den Pharynx (bzw. in einen diesem angeschlossenen Raum, über dessen Bedeutung man S. 485 vergleiche!). 13 Oberer (rechter) Endostylschenkel. 14 1. linker Rückenmarkocellus. 15 1. rechter Ocellus. 16 Auf das vorderste Doppelpaar folgende Gruppe von Rückenmarkocellen. 17 4. dorsale Spinalnervwurzel rechts (dem Glossopharyngeus der Verte-

braten homolog). 18 Dieser benachbarte 1. Riesenzelle im Rückenmark. 19 Innere Öffnung der Kolbendrüse. 20 5. linker dorsaler Spinalnerv, dem Vagus der Vertebraten homolog. 21 Kolbendrüse. 22 1. rechte K.taschenanlage, eine leichte Verdickung des Pharynxepithels. 23 Rechte Atrialfalte, die r. K.taschen erst ganz wenig überhängend. 24 Truncus arteriosus, von dem hier ein zuführendes K.gefäß abgeht. 25 Oberer, künftig medioventraler Teil des Rahmens der 4. K.spalte. 26 7., wieder fast maximale Riesenzelle. 27 8. linke dorsale Spinalnervenwurzel. 28 5., nach rechts heraufgezogene K.spalte. 29 Hinterer Mundmuskel. 30 11. und letzte hier noch erkennbare Riesenzelle. 31 10. ventrale Spinalnervenwurzel. 32 9. Myoseptum. 33 Ventrale Myotomgrenze. 34 Auslaufendes Flimmerband in der Epibranchialrinne. 35 Chordascheide (Elastica prim.). 36 Letzte (8.) K.tasche der rechten Reihe. 37 Canalis centralis. 38 Truncus arteriosus. 39 Morphologischer Ort der noch nicht deutlich gewordenen Gonadenanlage, am unteren Ende eines Myoseptums. 40 Vordere Spitze des 16. Myotoms (des letzten in der Regel der Kopfregion angehörenden, dem die 15. K.tasche entspricht). 41 Ventrale Rostralflosse. 42 Obere Wand des Rostralcöloms. 43 Vordere Spitze des 1. Myotoms (des 2. Somiten!). 44 Infundibulum. 45 Präoralmuskel. 46 Oberrand der Präoralgrube. 47 HATSCHEK'sche Grube. 48 Präoralpapille. 49 Vorderende des Pharynx und Endostyls. 50 Mündungsteil der Kolbendrüse. 51 Vorderer Mundrand (primäre Stelle des Larvenmundes!). 52 Seitenstreifen des Endostyls. 53 Drüsenstreifen der Epidermis, von dem aus die Entwicklung der rechten Atrialfalte begonnen hat. 54 1. Anlage des Cirrenskelettes, vom Mundcölo aus. 55 Nephridium der 1. K.tasche. 56 2. K.spalte, nach rechts offen. 57 Cölo des 2. K.bogens, ins allgemeine Cölo offen. 58 Nephridium der 3. K.tasche, das von Anfang links-ventral liegen geblieben ist. 59 Flimmerband. 60 4. K.bogen, das Cölo im optischen Querschnitt zeigend. 61 Linke Atrialfalte, die 5. K.spalte überhängend, vorn und hinten an den K.bögen ansetzend. 62 Ausstrahlung des K.bogenmuskels in der linken Somatopleura. 63 Grenze zwischen Rahmen- und Fundusteil der K.tasche (S. 477). Am letzteren das N.kanalchen. 64 Freier Rand der linken Atrialfalte, unter den die K.taschen nun links aufwärts zu rücken beginnen. 65 Fundusteil der 7. K.tasche im rechts übergreifenden Abschnitt. 66 Unter der linken Atrialfalte liegender Teil der 8. K.spalte. 67 Rechts emporgreifender Teil des 9. K.rahmens. 68 Der folgende K.bogen im optischen Schnitt. 69 Rand der rechten Atrialfalte, mit dem der linken (70) bei 71 verschmolzen. 72 Geschlossener, röhrenförmiger Teil des Atriums, der noch etwa 1 mm weiter rückwärts reicht, dann noch knapp  $\frac{2}{5}$  der Körperlänge freilassend (Maße des Balsampräparates!).

Das Verhältnis von K.taschen und Nephridien bei den Akraniern hat seit seiner Entdeckung beim erwachsenen Tier (1890) die vergleichende Morphologie aufs Lebhafteste beschäftigt, wenn auch bis in die jüngste Zeit nichts Abklärendes darüber gesagt werden konnte. Wie es kommt, daß jeder K.tasche (wie immer sie auch modifiziert sein mag) ein Nephridium zugeordnet ist und bleibt, ist unverständlich geblieben und mir immer als ein ungelöstes Problem erschienen. Doch ist schon der Durchbruch der K.taschen durch die Leibeswand (bzw. die Bildung der K.spalten an sich) als ein höchst problematisches Verhalten hoch organisierter Tierkörper zu betrachten und keineswegs als eine naheliegende Einrichtung, als welche sie dem Wirbeltiermorphologen nur vermöge langer Gewöhnung erscheinen konnte. Sie stellt insbesondere dem Phylogeneten vielmehr eine zweite, keineswegs weniger bedeutsame Frage, wie mir seit langer Zeit bewußt war.

Ich habe aber keineswegs vorausgesehen, wie schließlich beide Probleme sich im Zusammenhang lösen würden, sondern bin auf diese Lösung vielmehr schrittweise durch die oben erwähnten umfassenden und eindringlichen Untersuchungen und anschließende Überlegungen hingeführt worden. Der kritische Leser vermag das durch den Vergleich meiner Äußerungen 1926 (p. 48), 1931 (p. 63) und 1933 (p. 72) leicht selber festzustellen. Schon 1925 war mir die Einsicht gekommen, daß die Nephridien, trotz ihrer Kleinheit und Geringfügigkeit, das ältere Organ sein müssen, und war ich dadurch zu der Hypothese geführt worden, daß sie für den Durchbruch der K.poren irgendwie verantwortlich sein dürften (da damit eine ja auch den Anneliden nicht fremde Erweiterung der Funktion zu erreichen war). Vorerst (1931) wußte ich aber noch nicht, obwohl mir bereits die entscheidenden Präparate vorlagen, daß dies wirklich in der Ontogenese noch heute der Fall ist, und war außerordentlich überrascht, als mir das im Verlauf weiterer genauerer Analyse der Vorgänge klar wurde.

Zum kritischen Verständnis der vorliegenden Abhandlung wird es nötig sein, die beiden von E. S. GOODRICH 1934 (Qu. J. M. Sc. Vol. 76) veröffentlichten vor Augen zu haben, die viel reicher illustriert sind. Während sich im Tatsächlichen zahlreiche Berührungspunkte ergeben haben, so daß die meisten Bilder ohne weiteres übernommen werden könnten, ist die Interpretation derselben hier eine stark verschiedene, was sich teils aus neueren eigenen Beobachtungen, teils aus verschiedener Betrachtungsweise ergibt. — In geringerem Grade gilt das auch von R. LÉGROS Untersuchung (1909, Anat. Anz., Vol. 34), der ersten zum Gegenstand dieser Abhandlung.

Ich bedaure lebhaft, beiden Autoren sachlich widersprechen zu müssen, was keineswegs unter Verkennung ihrer Verdienste um die Abklärung der hier erörterten Zusammenhänge geschieht, die ich sehr wohl zu schätzen weiß.

## II. Darstellung der wesentlichen Tatsachen.

Wenn wir zunächst die K.taschen für sich ins Auge fassen wollen, so ist im Voraus die Berechtigung des Ausdrucks zu betonen. Wir sprechen von „Taschen“ im bewußten Gegensatz zu der auch bei führenden Morphologen verbreiteten Neigung, hier bloß „Spalten“, nämlich einfache Durchbrechungen der Leibeswand, vom Vorderdarm aus, zu sehen. Es handelt sich aber dabei um höchst wesentliche Organe des Chordatenkörpers, um geradezu fundamentale

Bestandteile ihres Bauplanes, deren richtige Auffassung für das Verständnis vieler anderer und damit des Ganzen unumgänglich nötig ist. Darum muß hier hervorgehoben werden, daß auch (ja gerade) bei Akraniern (ähnlich wie bei Tunikaten und Enteropneusten) wirklich Taschen spezifischer Art, nämlich eigenwandige Ausstülpungen des Vorderdarmes mit höchst bestimmter Abgrenzung vom Rest des Pharynx und mit besonderer Differenzierung des Epithels, sowie charakteristischen Korrelationen zu benachbarten Teilen gebildet werden. Diesem Vorgang gegenüber ist die Eröffnung nach außen (durch K.spalten) ein gewiß bedeutsames, aber doch sekundäres Verhalten. Selbst beim erwachsenen Tiere noch, viel deutlicher bei den Jugendstadien (Abb. 7 und 8), ist besonders zu beachten, daß ein beträchtlicher dorsaler Abschnitt jeder einzelnen K.tasche nach außen hin blind geschlossen bleibt.

Die erste Anlage jeder Tasche ist eine einfache, sehr früh scharf abgegrenzte Verdickung des Vorderdarmepithels, wohl gesondert vor allem von den vorangehenden und nachfolgenden Gliedern einer Reihe. Die bekannten Bilder WILLEYS (1891) vom Anfang der Metamorphose, seither vielfach bei der Reproduktion vergrößert, geben hier eine falsche Vorstellung: Der Anschein einer zusammenhängenden Anlage aufeinanderfolgender K.taschen wird bei der sekundären (postlarvalen, rechtsseitigen) Reihe nur dadurch hervorgerufen, daß die Verdickungen bei der linken Seitenansicht der Präparate hinter die rechte Epibranchialfalte (welche den K.darm gegen die Epibranchialrinne abgrenzt) zu liegen kommen, was mit dem Vorgang selber nichts zu tun hat und leicht korrigiert werden kann, indem man die Präparate leicht quetscht.

Jede einzelne Anlage wird zur Tasche (Abb. 5) indem sie sich in der Mitte auswärts biegt und dabei dünner wird (Abb. 4). Schließlich tritt hier ein Auseinanderweichen der etwas schrumpfenden Zellen ein (Abb. 2d), freilich erst, nachdem eine Verbindung des Epithels nach außen hin stattgefunden hat. (Man vergleiche an dieser Stelle vorläufig die Abbildungen: 1 (bei 12×), 2d (bei I), 2c (bei II), 2b (bei III), 2d (bei IV), 2c (bei V) und anschließende, der Reihenfolge dieser Aufzählung nach!)

Die einmal eröffnete K.tasche gleicht einem dickwandigen Schüsselchen, mit durchbohrtem Boden. Die Wandung desselben ist mindestens ebenso bedeutsam wie die Öffnung und aufs genaueste ins Auge zu fassen, wenn man die „K.spalten“ morphologisch

begreifen will. Anfangs einfach, zeigt sie weiterhin typische Differenzierung von Abschnitten, die nicht übersehen werden darf: Natürlich läuft sie relativ dünn zu gegen den Rand der Öffnung hin, während sie wulstig verstärkt erscheint gegen den Umriß des Ganzen zu. Ich bezeichne hier diesen verdickten als den Rahmenteil, den zulaufenden dagegen als Fundusteil. Die beiden sind gegeneinander freilich nicht absolut scharf abgegrenzt, doch tritt ihre Verschiedenheit sowohl auf Schnitten als auf Totalpräparaten vielfach sehr deutlich hervor, insbesondere auch in ihren Beziehungen zu benachbarten Teilen und bei der Bildung der K.bögen, an der sie in ausgesprochen verschiedener Weise teilnehmen (Abb. 2).

Die typische Entstehung und der morphologische Aufbau der K.bögen wird ebenfalls durch Abb. 2 veranschaulicht. Offenbar stellen dieselben grundsätzlich die zwischen je 2 K.spalten einer Reihe befindlichen Teile der Leibeswand dar, sind also aus Darmepithel innen, Epidermis außen und Splanchnocöl mit Somatopleura, Splanchnopleura und deren Differenzierungen dazwischen, aufgebaut. Unter den letzteren sind die Gefäße wesentlich, die von der Splanchnopleura aus, zwischen ihr und dem Darmepithel gebildet werden und ursprünglich einfach sind. Später spaltet sich der einfache Gefäßbogen in ein Innen- und Außengefäß (und letzteres schließlich, aber erst beim heranwachsenden Tier, nach der Metamorphose, nochmals in ein sekundäres äußeres und ein mittleres). — Eine vollständige Beschreibung der K.bögen setzt immer die obigen Begriffe (K.tasche, Rahmenteil, Fundusteil) voraus. Man wird dann sagen, der K.bogen sei wesentlich aus der Hinterwand einer K.tasche und der Vorderwand der nächstfolgenden aufgebaut, deren Rahmenteile fast dicht aneinanderliegen und die K.gefäße einklemmen, während die Fundusteile auseinanderweichen, das Branchialcölom umschließend. Ein besonders differenzierter Epithelstreifen des Pharynx verbindet die beiden K.taschenwände innen, während außen die Epidermis den Abschluß herstellt. Die ihr anliegende Somatopleura zeigt leistenartig ins Lumen vorspringende glatte Muskelzellen, die viscerele Muskulatur des Pharynx darstellend. Sie geht im Verlauf der Metamorphose zugrunde (mit Ausnahme eines Teiles der Mundmuskulatur), wobei zugleich die K.bögen durch die wohlbekannten Skelettspangen versteift werden, welche im Wesentlichen als verstärkte Basalmembranen der Fundusteile aufzufassen sind.

Anscheinend ist an jedem K.bogen die K.taschenwand direkt mit der Epidermis verbunden; das ist aber keine genaue

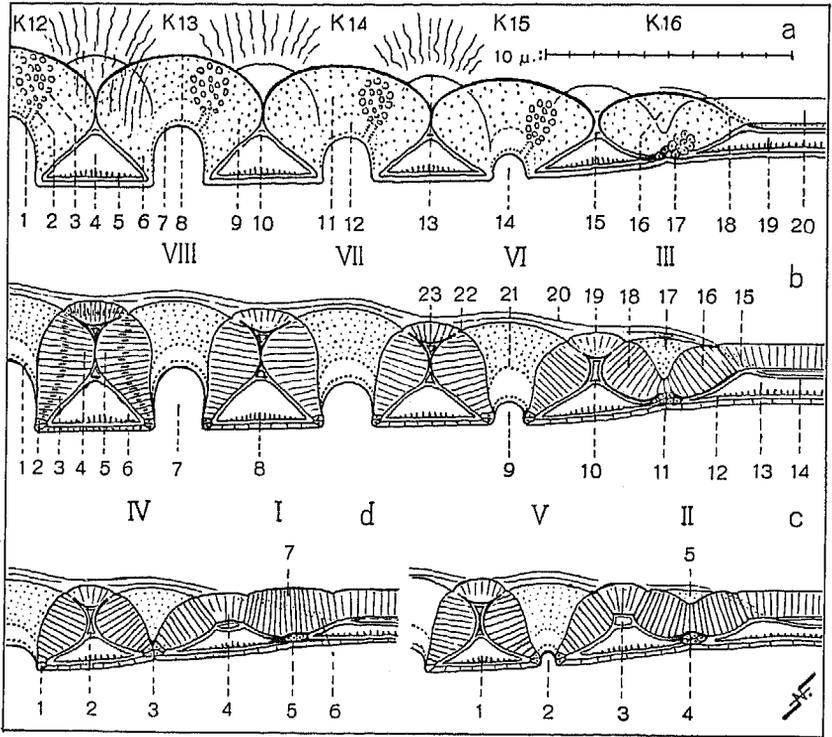


Abb. 2. Halbschematische Zeichnungen zur Veranschaulichung der Differenzierung von K.taschen, K.bögen und Nephridien bei fortgeschrittenen Larvenstadien des Lanzettfischchens. Nach Totalpräparaten, unter Verwertung von Schnitten und Skizzen nach dem lebenden Tier, entworfen (Stad. M<sub>1</sub>).

Die Gesamterscheinung ist bei allen 3 Stadien (a—b, c, d) dieselbe (zwischen Abb. 1a u. b). Die Atrialfalten sind angelegt, aber noch unverbunden. Die letzte angelegte K.tasche (K 16) ist die 16., dem 17. Myoseptum zugeordnete; doch ist sie auf verschiedenen Zuständen der Anlage (oder Hemmung derselben) angetroffen. Weitere werden nach meiner Erfahrung (S. 489) nicht angelegt. Die lateinischen Zahlen I—VIII bezeichnen aufeinanderfolgende typische Zustände der einzelnen K.taschen, wie sie auch auf früheren larvalen Stadien auftreten. Davor ist je der entsprechende Zustand eines K.bogens gezeigt.

a Hinterer Teil der ventralen Pharynxwand, in Profilsansicht von links gezeichnet.

1 Ausgang des N.kanälchens der 12. K.tasche, in einen äußerst geringfügigen Vorraum, vergleichbar dem von einem Türrahmen umschlossenen, dessen morphologische Bedeutung aus Abb. b erhellt, und den wir als Vestibulum bezeichnen. 2 Inneres, blindes Ende des N.kanälchens. 3 Das daran anschließende Solenocytenfeld. 4 Branchialcölom, nämlich der von 2 zusammenstoßenden K.rahmen abgequetschte Teil des Splanchnocöls. 5 Muskelschicht der Somatopleura (Kiemenbogenmuskel), aus leistenartig ins Cölom vorspringenden glatten, bandförmigen Fasern gebildet, deren Ausstrahlung in der linken Körperwand über dem K.bogen angedeutet ist. 6 Der gegen die Öffnung dünn zulaufende „Fundus“teil der K.taschenwand. 7 Vestibulum der 13. K.tasche. 8 Rand (Übergang ins normale Pharynx-

epithel) derselben. **9** Hinterer „Rahmen“teil derselben. **10** Splanchnopleura des Branchialcöloms, ans äußere K.gefäß anstoßend. **11** Linksseitiger K.rahmen. **12** Zugehöriger Fundusteil derselben K.tasche, dem außen das N.kanalchen anliegt, wie dem Rahmen das Solenocytenfeld. **13** Der zwischen 2 K.taschen liegende Teil der Pharynxwand, die Innenschicht eines K.bogens liefernd. **14** Die noch enge 15. K.öffnung. **15** Das zwischen 2 K.taschen eingequetschte, noch einfache K.gefäß. **16** Trichterförmiger Hohlraum der noch blinden letzten K.tasche. **17** Die zugehörige N.anlage, eine zwischen Epidermis und K.tasche eingeklemmte und an dieser links hinaufgreifende Zellgruppe, die an der bezeichneten Stelle aus verklebter Somatopleura und Splanchnopleura, weiterhin aus der letzteren allein besteht und blasse, z. T. vergrößerte Kerne aufweist. **18** Die durch Entwicklung der letzten K.tasche nach rechts abgedrängte Vena subintestinalis. **19** Splanchnocöl hinter dem K.darm, noch mit deutlicher Visceralmuskulatur, also einem letzten K.bogen ähnlich. **20** Ventralwand des larvalen Ösophagus.

**b** Optischer Medianschnitt durch dasselbe Präparat, morphologisch natürlich ein Frontalschnitt quer durch die später linksseitigen K.bögen gehend. Man beachte den Zusammenhang mit der normalen Leibeswand am Hinterende!

**1** Rand (Vestibulum) der 12. K.öffnung auf der nach rechts verschobenen Hälfte. **2** Derselbe am K.bogen. **3** Fundusteil der K.tasche. **4, 5** Rahmenteile; dazwischen eine doppelte Basalmembran, von der die beiden nun gesonderten K.gefäße eingeschlossen sind. **6** K.cölom. **7** Rechtsliegende Hälfte der 13. K.spalte. **8** K.bogenmuskel. **9** Noch enge, rundliche 15. K.öffnung. **10** Noch ungeteiltes primäres K.gefäß. **11** Anlage eines N., mit Epidermis und K.taschen an dieser kritischen Stelle bereits fest verschmolzen (vgl. Abb. 4c). **12** Muskulöse Somatopleura. **13** Postbranchiales Cölom. **14** Splanchnopleura unter der V. subint., die bei **15** auf die rechte Seite des Pharynx rückt. **16** Hinterer, **17** rechtsseitiger, **18** vorderer Teil der K.tasche. **19** Pharynxepithel, das hier zur Innenwand eines K.bogens wird. **20** Truncus arteriosus. **21** Übergang vom verdickten Rahmen- zum zulaufenden Fundusteil der K.tasche. **22** Sich scharf abzeichnende Grenze zwischen K.tasche und K.bogen. **23** Das gesonderte Innengefäß des K.bogens.

**c** Ein etwas früherer bzw. gehemmter Zustand der auf Abb. b dargestellten Teile am Hinterende des Pharynx, bei einem sonst ähnlichen Stadium. Die letzte K.tasche (**5**) ist noch wenig vertieft, doch bereits von der N.anlage (**4**) eingedrückt. Am letzten K.bogen (**3**) ist das Gefäß noch einfach und die Innenwand noch wenig von dem Epithel der K.taschen abgesetzt. Die vorletzte K.öffnung (**2**) ist noch ein enger runder Porus und auch der davor liegende K.bogen (**1**) ist noch unfertig.

**d** Ein noch früherer oder stärker gehemmter Zustand bei einem in den übrigen Teilen völlig ähnlichen Stadium. Das N. (**5**) der letzten K.taschenanlage (**6**) ist durch eine starke Basalmembran noch völlig scharf von dieser abgesetzt (vgl. Abb. 4a). Die Tasche selbst stellt erst eine bloße Epithelverdickung dar, welche die V. subintest. noch nicht völlig nach rechts abzurängen vermocht hat und sich in die innere Begrenzung des davorliegenden unfertigen K.bogens ganz direkt fortsetzt. Auch die vorletzte K.öffnung ist noch nicht durchgebrochen, aber offenbar im Begriff dazu; die K.tasche ist gegen die N.anlage eröffnet.

**1** N.zellen. **2** Splanchnopleura. **3** Stelle des aufbrechenden N.porus. **4** Pharynxepithel, sich zum Innenstreifen eines K.bogens differenzierend. **5** N.anlage, eine einfache Anhäufung vergrößerter Zellen der verklebten Cölothelien, die hier wohl nur zufällig einschichtig erscheint. **6** K.taschenanlage. **7** Stelle der noch nicht erkennbaren Einsenkung.

Feststellung, jedenfalls nicht bei den jungen hier darzustellenden Stadien. Das wird sofort klar, wenn wir den Verlauf der Eröffnung bei ursprünglich blindgeschlossenen K.taschen schärfer ins Auge fassen. Es handelt sich dabei um einen morphologisch höchst interessanten, bedeutsamen und keineswegs einfachen Vorgang, dessen Klarlegung bis ins einzelne erst das Verständnis der weiteren Aus-

fürungen ermöglicht. Diese Verbindung findet nämlich bei *Amphioxus* (und ebenso bei *Asymmetron*, wie ich an anderer Stelle zeigen will) niemals direkt statt wie bei den Vertebraten, sondern (wie vermutlich bei anderen niederen Pharyngotremen) stets indirekt. Sie geschieht nämlich durch Vermittlung eines vom Cölom, also vom Mesoblast her, hinzukommenden Gebildes, das durch seine weitere Entwicklung sich als ein Nephridium ausweist. Jede K.tasche wird durch ein Nephridium eröffnet, mit dem sich die tiefste Stelle derselben epithelial verbindet und in das dann ein Durchbruch stattfindet (Abb. 2). Dieses Nephridium verbindet sich seinerseits mit der Epidermis, zunächst durch Verlötung der Epithelien, dann ebenfalls durch eine Perforierung der Lötstelle.

Dabei ist es der meist sehr deutlich spezialisierte Endteil des Nephridiums, der die Eröffnung der K.tasche vermittelt (und den wir im folgenden allgemein als Vestibulum bezeichnen wollen, welches immer seine Beschaffenheit im einzelnen sei). Natürlich ist die indirekte Mündung nach außen, welche die K.tasche auf diese Weise erlangt, morphologisch ein Nephridialporus, was auf den ersten Blick recht seltsam klingen mag. Man hat sich ja mit einiger Überraschung daran gewöhnt, daß jede K.öffnung mit einem Nephridium verbunden ist, selbst die so sehr veränderte, die den Chordatenmund darstellt. Daß sich aber das Verhältnis beider schließlich in dem obigen Sinne umkehre, war mir selber mehr als unerwartet. Bei vergleichender Betrachtung aller davon berührten Tatbestände findet man jedoch, daß der wirkliche Vorgang nicht nur höchst natürlich erscheint, sondern eine lange Reihe von Problemen in ein neues Licht rückt und der Lösung näher führt (vgl. darüber zunächst NAEF 1933 u. 1934).

Auch die bloße Betrachtung der nackten Tatsachen ergibt, daß Manches, was bisher nicht recht verständlich war, sich aufklärt. Die bisher nur als „K.spalten“ bekannten Löcher oder Schlitze zeigen ja in ihrer Entstehung Eigentümlichkeiten, die nicht ohne weiteres natürlich erscheinen. Daß sie den Segmentgrenzen zugeordnet sind, wenigstens bei ihrer Entstehung und z. T. beim jungen Tier, soll später näher besprochen werden. Auffallen mußte aber vor allem ihre außerordentliche Enge beim ersten Auftreten. Sie sind dann keineswegs Spalten, wie bei Vertebraten, sondern Poren von der Größe eines Zellkernes (oder wenig mehr) und erlangen den Charakter von Spalten erst (wenn überhaupt) durch eine lange Umbildung der umgebenden Teile.

Kurz nachdem das Nephridium die Verbindung einer K.tasche mit der Außenwelt vermittelt hat, nähert es sich selber dem funktionellen Zustand. Man unterscheidet dann an jedem drei höchst charakteristische Teile: 1. Die bereits erwähnte, an die K.tasche anschließende Enderweiterung, das „Vestibulum“. 2. Das daran anschließende, anfangs sehr kurze, enge, einfache „N.kanälchen“, das vom Oberrand des Vestibulums gegen die Epibranchialrinne hinzieht. Es ist vom Cölom durch eine dünne Splanchnopleuraschicht getrennt und stets mehr oder weniger in den Fundusteil der K.taschenwand eingedrückt, diesem ausgesprochen und dauernd zugeordnet. 3. Das in gleicher Richtung sich anschließende, aber dem dicken Rahmenteil der K.taschenwand außen anliegende „Soleno-cytenfeld“, das eine zwar modifizierte, verdickte, aber immer noch einschichtige Splanchnopleura darstellt (vgl. Abb. 6). Zwischen 2. und 3. sollte man ein Nephrostoma vermuten (darüber später); diese Abschnitte sind jedenfalls die spezifisch exkretorischen, wenngleich damit dem Vestibulum ähnliche Funktionen durchaus nicht abgesprochen werden sollen. Das ganze Gebilde ist, wenigstens in der Anlage, aus einschichtigem, etwa kubischem Epithel aufgebaut.

Die Eröffnung der K.taschen durch Nephridien ist für *Amphioxus* und seine näheren Verwandten eine durchgängige Tatsache und deren hier ausgesprochene Formulierung hat wohl durchaus allgemeine Gültigkeit, insbesondere auch hinsichtlich des vordersten, späterhin stark abnorm ausgebildeten K.taschenpaares, das wir als das „orale“ bezeichnen wollen. Es gehört dem 2. Segment an (wie der Mund der Vertebraten) und erscheint vor allen anderen, nämlich bei einem noch ziemlich kurz wurstförmigen Stadium, gegen 30 Std. nach der Befruchtung, im Leben etwa  $\frac{1}{2}$  mm lang. Zu dieser Zeit sind erst 13 Somiten scharf gesondert und wie bei einem jungen Aneliden noch völlig und deutlich durch Querlinien gegeneinander abgegrenzt. Obwohl man die Grenzlinien histologisch noch nicht eigentlich als Dissepimente bezeichnen kann, sind sie doch wie solche durch aneinanderstoßende Epithelien zweier Mesoblastosomiten gebildet, deren Basalmembranen sich berühren. Das macht die genaue Lokalisierung aller Anlagen möglich, die den rechts und links bereits in der bekannten Weise etwas asymmetrisch entwickelten Segmenten zugeordnet sind.

Dem oralen geht hier ein als solches noch sehr deutlich erkennbares präorales Segment voraus, in dem aber keine K.taschen noch Nephridien gebildet werden. Sein linker Somit wird zum Prä-

oralorgan, aus dem sich später das Räderorgan entwickelt. Es hat zwar einen Cölo Ausgang angelegt, durch einfache Verbindung mit der Epidermis, den wir aber als ein Gebilde morphologisch weniger spezialisierter Natur (s. S. 499) ansehen und mit Vorbehalt den Kopf-

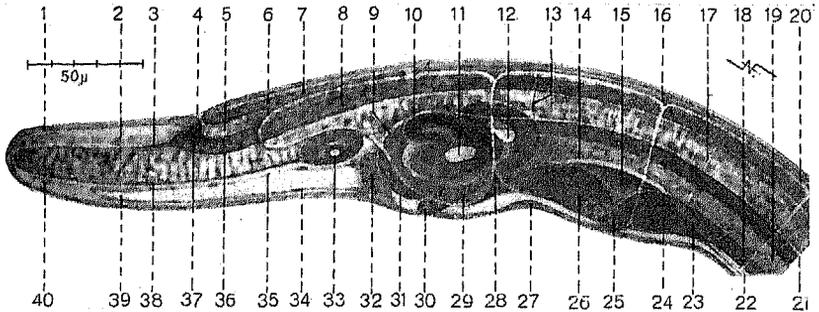


Abb. 3. Kopfende einer *Amphioxus*-Larve, 2  $\frac{1}{4}$  Tage nach der Befruchtung (Stad. L<sub>5</sub>).

Im Leben ist diese Larve etwa 1 mm lang, konserviert etwa  $\frac{3}{4}$  mm. Nur etwa das vordere Drittel einer retouchierten Photographie ist hier wiedergegeben. Man beachte, daß die Mundöffnung (11) sich bereits zu erweitern beginnt, während die 1. Kspalte (bei 25) noch nicht durchgebrochen ist. Auch der After ist noch geschlossen, dagegen sind Neuroporus (4) und Präoralporus (33) offen, vielleicht auch, was man nicht deutlich sehen kann, die Keulendrüse (30). Dieses Stadium zeigt 16 noch völlig gesonderte Segmente.

1 Epidermis des verlängerten Rostrums. 2 Mesenchymzellen darin. 3 Nervus terminalis, die Chorda begleitend. 4 Neuroporus. 5 Vorderhirnbläschen. 6 Rostralfortsatz des 2. Somiten. 7 Dorsalnaht des Medullarrohres an Stelle des 1. dorsalen linken Spinalnervens. 8 Bodenplatte des Medullarrohres. 9 Vorderende des Pharynx. 10 Mundnephridium (blindes inneres Ende). 11 Mundöffnung, genetisch der Ausgang von 10, nach innen mit dem Pharynx verbunden. 12 Innere Öffnung der Keulendrüse. 13 1. rechtsseitiges, zur Keulendrüse ziehendes Myoseptum. 14 Vena subintestinalis, nach rechts abgedrängt. 15 Trichterförmiger, längsgestreckter Hohlraum der 1. K.tasche. 16 Wurzel des 3. dorsalen, linken Spinalnervens, am oberen Ende des 2. Myoseptums (das wie die übrigen auch noch das Splanchnotom völlig teilt). 17 Rechtsseitiges Myoseptum. 18 Stelle, wo das nächste Nephridium (zum Durchbruch der nächsten K.tasche) sich anlegen wird. 19 Darmlumen, hier noch nicht zum Pharynx differenziert und weiterhin durch 8 Segmente eine fast gleichmäßige Röhre bildend. 20 Obere Grenze des 3. Myotoms. 21 Stelle der (paarigen) Aorta. 22 V. subintestinalis. 23 Ablenkung derselben nach rechts. 24 Hinterwand der K.tasche. 25 N.anlage, die K.tasche mit der Epidermis verbindend. 26 Vorderwand der K.tasche. 27 Epidermisverdickung von drüsigem Charakter, von der später die Anlage der rechten Atrialfalte ihren Anfang nimmt. 28 Ventralwand des Pharynx, zwischen 2. und 3. Somiten freiliegend. 29 Mündungsteil der Kolbendrüse. 30 N.anlage, die Drüse mit der Epidermis verbindend. 31 Vorderende des Pharynx. 32 Präoralpapille, eine drüsige Epidermisverdickung mit langen Geißeln, die vorläufig die Funktion des Räderorgans erfüllt (vgl. auch Abb. 1). 33 Präoralorgan, der 1. Somit der linken Seite. 34 Somatopleura. 35 Splanchnopleura des Rostralcöloms, des 1. Somiten rechts. 36 Infundibulum, die Chorda in typischer Weise eindrückend. 37 Vorderer Augenfleck, bereits deutlich pigmentiert. 38 Primäre Chordascheide, nämlich die Basalmembran der Chorda. 39 Vorderende des Rostralcöloms. 40 Vorderende der Chorda.

nieren der Trochophoralarven vergleichen. Sein Antimer rechts ist die Anlage des Rostralcölooms, von dem bisher überhaupt keine Öffnung bekannt ist. — Ein derartiges Stadium hat HATSCHER (Fig. 55) leidlich abgebildet. (Man vergleiche die Fig. 1165, p. 1145 in der neuen Ausgabe von KORSCHULT u. HEIDER, 1936, Vol. 2. Alte: p. 1439.)

Das K.taschenpaar des Mundsegmentes ist in mehr als einer Hinsicht atypisch. (Man vergleiche dazu den Querschnitt durch ein ganz wenig älteres Stadium, den GOODRICH 1934 auf Taf. 30, Fig. 13 wiedergibt!) Nur der linke Partner ist als eigentliche „Mundtasche“ (oral pouch) zu bezeichnen. Diese ist rundlich und deutlich (besonders im Leben) aber doch etwas unbestimmter als andere umrissen. Soweit die unscharfe Begrenzung festzustellen erlaubt, ist sie auf den 2. Somiten beschränkt und reicht nicht, wie alle folgenden, in den nächsthinteren hinüber. Schon der Partner rechts liegt fast  $\frac{1}{2}$  Segmentlänge weiter hinten, also mehr als sein Mesoblastsomit, ist durchaus scharf umrissen und gleicht auch darin weit mehr einer normalen K.tasche. Er liefert die „Kolbendrüse“ (deren schwerfälligen Namen ich hier bewußt abkürze), die sehr bald eine eigenartige Entwicklung einschlägt, welche GOODRICH 1930 ausführlich und zutreffend dargestellt hat, wenn wir vom Eröffnungsvorgang absehen.

Beide Gebilde werden nämlich, wie echte K.taschen durch Nephridien eröffnet, und zwar erhalten sich ihre Nephridien bis zum erwachsenen Zustand. Hinsichtlich des Mundnephridiums („HATSCHER'sches N.“) ist das wohl bekannt. Dagegen scheint das Keulennephridium auf frühen Larvenstadien bisher gänzlich übersehen worden zu sein. Auf späteren hat es VAN WILHE zuerst beobachtet und als „Lippenkanälchen“ bezeichnet. Seine wirkliche Entstehung konnte er dort natürlich nicht mehr beobachten. Was er (1914, p. 54) beschreibt, sind Veränderungen, die sich im Zusammenhang mit der Verkümmerng der Kolbendrüse bei der Metamorphose ergeben, wenn das Gebilde mit dem Larvenmund zusammen in die Mundhöhle eingeschlossen wird. (Vgl. darüber zunächst NAER, 1936; eine ausführliche Darstellung der Mundentwicklung ist in Vorbereitung.)

Über die Anlage und Entwicklung des Mundnephridiums hat GOODRICH 1934 mit höchst aner kennenswerter Genauigkeit berichtet. Seine Schnittbilder sind so gut, als man sie bei diesem schwierigen Objekt beim heutigen Stande der Mikrotechnik überhaupt zu erhalten vermag, wenn man nicht besonderes Glück hat. Trotzdem kann ich hinsichtlich der Deutung nicht mit ihm über-

einstimmen. Zunächst ist zu sagen, daß es keinerlei Grund dafür gibt, anzunehmen, daß die Anlage des Mundnephridiums anders entstehe, als man wirklich beobachtet (nämlich durch Differenzierung aus dem der Tasche zugeordneten Mesoblast). „Nephroblasten“ ektodermaler Herkunft sind auf vorangehenden Stadien durchaus nicht nachzuweisen. Die Vermutung ihrer Existenz ist lediglich eine Konzession an eine liebgewordene Hypothese, von deren Richtigkeit ich selbst bis vor kurzem ebenfalls noch überzeugt war (vgl. S. 475), die aber angesichts der Tatsachen nicht mehr gehalten werden kann. — Sie war übrigens nie genügend gestützt, sondern mehr ein Hilfsmittel, um vorläufige Übersicht über die sogenannten Segmentalorgane zu gewinnen und die an sich berechnete Unterscheidung von „Nephridien“ und „Genitaltrichtern“ um so deutlicher zu betonen.

Darüber hinaus aber erlaubt ein genauerer Vergleich der Mundentwicklung mit der einer gewöhnlichen K.spalte wohl eine Korrektur sachlicher Art: Während nämlich kein Zweifel darüber bestehen kann, daß im letzteren Falle das Nephridium sich zwischen Entoderm und Ektoderm einschleibt, besagt die Darstellung G.s, daß im Falle des Mundes das Nephridium schon von Anfang ins Entoderm geht, wie es auch bei den älteren Stadien der Fall zu sein scheint. Bei diesen öffnet es sich in unmittelbarer Nähe des Mundes in den Pharynx (Abb. 1 b, bei 12), wobei es jedenfalls, soweit man sehen kann, den Lippenrand (wo der Übergang von Ektoderm und Entoderm zunächst angenommen wird) nicht erreicht. Nun ist freilich die Mundtasche eine sich sehr stark von der Norm entfernende Variante einer K.tasche und das Mundnephridium ein stark abgeändertes Nephridium. Es würde sich also sehr wohl denken lassen, daß hier schon im frühesten Anlagezustand eine Verschiebung stattgefunden hätte, durch die das Nephridium vom Mundrande abrückte. Diese könnte allerdings anfangs nur ganz gering sein; denn die Stelle des primären Mundporus ist auf G.s Bildern (Taf. 29, Fig. 8 A) nur durch 2 Zellen (bd—o) von der Verbindung zwischen Pharynx und N.kanälchen entfernt.

Diese Bilder entsprechen durchaus dem Augenschein, wie ich ihn selber kenne; ja, noch mehr: Sie entsprechen auch weitgehend denen, die man beim Studium der Verbindung zwischen gewöhnlichen K.taschen und ihren Nephridien erhält. Man vergleiche hier meine Abb. 4 d, die das typische Verhalten sehr deutlich illustriert! Nun ist aber auch dieses von GOODRICH mißverstanden worden. Er

hat nämlich, LEGROS folgend, auch bei den gewöhnlichen K.taschen das Vestibulum nicht als Teil des Nephridiums erkannt, sondern als eine sekundäre Ausstülpung der K.taschen<sup>1)</sup> angesehen, wie man durch Vergleich seiner Fig. S. 657 feststellen kann. Nach G.'s Auffassung mündet also auch bei den gewöhnlichen K.taschen das N.kanälchen ins Entoderm, sei es der Tasche selber, sei es einer Aussackung derselben, was zweifellos irrig ist. — Indem ich nochmals (vorgreifend) auf meine Abb. 4 d verweise, möchte ich darum hier die Vermutung aussprechen, daß G. auch beim Mundnephridium die Bildung des Vestibulums als Teil desselben entgangen sei. Wenn dem so ist, wie ich bestimmt glaube, dann gehören auf der oben zitierten maßgebenden Abbildung (Taf. 29, Fig. 8 A) die 2 Zellen, welche die Anlage des N.kanälchens von der im Durchbruch befindlichen Mundöffnung trennen und die eine, sich weiter unterhalb anschließende mit zum Nephridium und stellen dessen offenbar nur geringfügiges Vestibulum dar. — Damit wäre dann die Bildung von Mundtasche und Mundnephridium dem allgemeinen Schema eingefügt.

Daß meine Vermutung den wirklichen Tatsachen genau entspreche, läßt sich zur Zeit nicht durch direkte Beobachtung erweisen, weder auf Grund meiner eigenen Schnittbilder, noch auf Grund der von GOODRICH mitgeteilten (durchaus ähnlichen). Es wird sich das auch nicht leicht tun lassen, es sei denn auf Grund einiger ganz besonders glücklich gelungener Präparate, auf denen die Anlagen gerade im Moment der Verbindung zwischen Nephridium und Mundtasche getroffen sind. Später kann ja die Unterscheidung der Anteile keinesfalls mehr sicher genug durchgeführt werden. Diesen Moment, nämlich den der Verbindung zwischen Nephridium und Mundtasche einerseits und zwischen Nephridium und Epidermis (nach meiner Auffassung) oder Mundtasche und Epidermis (nach G.'s Auffassung) andererseits, hat bisher noch Niemand auf einem Schnittbild zu fassen vermocht. Die erstere ist auf G.'s Stadium (das ich übrigens für älter als meine 30-stündigen halten würde) längst hergestellt, und die letztere bereits im Durchbruch begriffen (mp). Beide entstehen wohl etwa gleichzeitig, indem sich die N.anlage zwischen Mundtasche und Epidermis einklemmt.

Vielleicht sollte man allerdings auch den von G. auf Taf. 30, Fig. 11 u. 12 dargestellten Verhältnissen hier Beachtung schenken.

1) Ich übergehe hier die morphologisch falsche Bezeichnung, die G. anwendet. Er nennt überall das Vestibulum selbst K.tasche (gill pouch), was mir ganz unverständlich ist. (Vgl. auch seine Taf. 37, Fig. 3 A.)

G. sieht hier die anscheinend in Wucherung begriffene, jedenfalls seltensam unscharf begrenzte Mundtasche sich der Epidermis nähern, jedenfalls liegen da Zellen (mit *bd* bezeichnet) außen am Pharynxepithel, innen an der Epidermis und ebenso dicht an der Anlage des Mundnephridiums, die man mit einigem guten Willen ebensowohl für Teile des letzteren ansehen könnte. Ich bin geneigt anzunehmen, daß hier die Phase der Verschmelzung von Pharynxtasche und Vestibulumteil des N. vorliegt (vgl. meine Abb. 4c). Leider habe ich ähnliche Schnitte nicht erhalten können.

Wenn wir hier die Analogie mit dem Verlauf der Kiemen-nephridien-Entwicklung vielleicht etwas weitgehend ausgenutzt haben, so soll das gerade eine Einladung für einen geschickten Mikrotechniker sein, diese nicht allzuschwer zu erlangenden Stadien (24—36 Std.) erneut zu untersuchen. Vor allem aber soll damit die Bedeutung der folgenden Beobachtungen einleitend beleuchtet sein. Ich habe die Anlage der N. und die Verbindung zwischen K.tasche und Epidermis bei einer ganzen Anzahl larvaler und postlarvaler Stadien beobachtet und genau untersucht, und zwar sowohl am lebenden Tier als auf guten Total- und Schnittpräparaten. Auch wurden unter Zuhilfenahme zahlreicher Photographien die genauen Lageverhältnisse sorgfältig studiert, was technisch sehr mühsam ist.

Dieselben sind im Anfang des Larvenlebens, nämlich bei Anlage der ersten normalen postoralen K.taschen, noch höchst klar, bleiben im Prinzip aber auch während der folgenden Periode, bis weit in die Metamorphose hinein, wohl erkennbar: Die K.taschen entstehen in streng segmentaler Folge, in Abständen von je einer Myotomlänge, wobei man sich natürlich an das nächstliegende Myotom und zwar an dessen benachbarte untere Kante zu halten hat. — Bei der Anlage der ersten post-oralen, dem 3. Segment angehörnden, aber stark ins folgende hineinreichenden Tasche ist die Segmentgrenze (Abb. 3) noch völlig scharf und die relativen Lageverhältnisse aller Teile sind dementsprechend aufs genaueste bestimmbar und durchaus typisch. Man kann also feststellen, daß diese K.tasche an der Segmentgrenze (vergleichend-anatomisch interpretiert: am Dissepiment) angelegt wird.

Hier liegt auch die Anlage des zugehörigen Nephridiums, eine geringe Zellanhäufung im Mesoblast, Somatopleura und Splanchnopleura verbindend, dicht am unteren Rande beider. Diese Anlage schiebt sich, wie ein zwischen Rock und Futter geratener

Knopf, zwischen Epidermis und die Mitte der K.tasche. Die Stelle liegt anfangs noch deutlich links-ventral, weiterhin medio-ventral. Das Gebilde selbst, dem Mundnephridium durchaus ähnlich, ist bisher übersehen, oder doch nicht seinem Wesen nach richtig erkannt worden. CONKLIN (1932, Taf. 11, Fig. 113 bei 1g) bildet es sogar ab, ohne seine Bedeutung festzustellen oder auch nur zu erwägen. Abgesehen von seinen morphologisch besonders durchsichtigen Lagebeziehungen verhält es sich so, wie wir für das Mundnephridium angenommen haben und jedenfalls wie alle folgenden larvalen N.: Es drückt sich in die K.tasche etwas ein und verschmilzt in der Mitte mit ihr. Zugleich oder unmittelbar darauf verschmilzt es auch mit der Epidermis, so daß 3 heterogene Gebilde damit aneinandergeheftet erscheinen. Die doppelte Verlötung, die besonders bei krankhaft oder künstlich etwas aufgetriebenen Larven deutlich erkennbar ist, wird schließlich von dem anfangs äußerst engen N.porus (bzw. der 1. K.spalte) durchbohrt. HATSCHÉKS bekannte Bilder der 1. K.spalte sind also keineswegs allzu genau, jedenfalls nicht für die neapolitanische Form des Amphioxus. Auch hinsichtlich des Zeitpunktes ist hier eine bestimmte Korrektur anzubringen: Die erste postorale K.tasche eröffnet sich erst Stunden nach der oralen, wenn der Larvenmund bereits begonnen hat, sich zu erweitern (Abb. 3).

Da der Vorgang im wesentlichen bei allen larvalen K.taschen derselbe ist, kann hier wieder auf Abb. 2 verwiesen werden, insbesondere auf die mit den lateinischen Zahlen I—VIII bezeichnete Stadienreihe. Man kann an Hand dieser etwas schematisierten Bilder den Vorgang der Eröffnung aufs genaueste rekonstruieren und sich vor allem klar machen, daß dabei der K.tasche der epitheliale begrenzte, wenn auch sehr geringe Vorraum, den wir oben (S. 481) als Vestibulum bezeichnet haben (Abb. 2 c, bei 2), vorgeschaltet wird. Dieser zum Nephridium gehörige (aber natürlich nicht das ganze Lumen desselben darstellende) Raum dehnt sich bei der folgenden Erweiterung dermaßen flach aus, daß man es buchstäblich als Haarspalterei empfinden könnte, davon überhaupt noch besonders zu reden. Auch seine epitheliale Begrenzung muß entsprechend gestreckt werden und ich möchte nicht allzu hartnäckig behaupten, daß auch bei den ausgebildeten K.spalten (vgl. Abb. 1) noch ein ununterbrochener Rand von N.zellen zwischen Entoderm und Ektoderm eingeschaltet sei; trotzdem halte ich das für wahrscheinlich (und zwar bis zum voll erwachsenen Zustand).

Bis zum erwachsenen Zustand ist wenigstens grundsätzlich daran festzuhalten, daß die K.spalten nicht direkt nach außen gehen, sondern in einen stellenweise minimalen, stellenweise aber, wie wir sehen werden, doch auch in voller Deutlichkeit erkennbaren und unterscheidbaren vestibularen Raum (vgl. Abb. 6d). Dieser liegt bei den Larven zwischen K.tasche und Außenwelt, bei den metamorphosierten Stadien dagegen zwischen K.tasche und Atrium, wobei er dann auch viel augenscheinlicher hervortritt.

Die weitere Differenzierung der spezifisch exkretorischen Teile habe ich an den larvalen Nephridien auf Schnitten noch nicht so genau verfolgen können, wie es wünschbar wäre. Doch nehme ich auf Grund des Gesehenen an, daß die Bildung des N.kanälchens und des Solenocytenfeldes fast genau wie bei den postlarvalen (Abb. 4 u. 5) stattfindet (vgl. unten S. 494). So ist auch hier das N.kanälchen dem Fundusteil, das Solenocytenfeld dem Rahmenteil der K.tasche zugeordnet, eine Bindung, die wieder bis zum erwachsenen Zustand festgehalten wird.

In dieser Hinsicht ist hier eine Ungenauigkeit der bekannten Abbildung GOODRICHS (vgl. bei MACBRIDE, Textbook of Embryology, 1914, p. 601, fig. 439 B!) zu korrigieren. Danach würden die Solenocytenbündel sich bei den Larven bis zur Chorda hinauf auf der Außenseite des Pharynx und der Epibranchialrinne ausbreiten, was eine falsche Interpretation von Bildern, die mir wohlbekannt sind, darstellt. Was man hier wirklich sieht, sind nämlich die glatten (bzw. gekräuselten) Fasern der visceralen, in der Somatopleura liegenden, von den K.bögen ausstrahlenden Muskulatur, viel gröber und länger als Solenocyten, deren Zellkörper nur durch gewöhnliche Kerne des Cölothels vorgetäuscht sind. Auch die Nephridialkanälchen sind auf dieser Figur viel zu groß gezeichnet; sie nehmen fast den Raum der Solenocytenfelder (vgl. meine Abb. 26) ein.

Die larvalen K.taschen und Nephridien werden nach dem Schema des ersten (wohl in regelmäßigen Abständen von ein paar Tagen) angelegt, jedenfalls einzeln, eins nach dem anderen, im Gegensatz zu den postlarvalen (Abb. 1b), die als ganze Reihe erscheinen. Abgesehen von den Abweichungen in der Größe bleibt der Vorgang dabei immer derselbe.

Auch auf dem Querschnitt sind die Verhältnisse des Durchbruchs stets die oben S. 487 erwähnten. Nur die ersten 8–9 primären K.taschen rücken nachträglich in der bekannten Weise weiter

nach rechts. Doch geschieht auch dies in rasch abnehmendem Grade: Schon von der 3. an bleibt ein Teil der Tasche auf der linken Seite liegen und mit ihm natürlich das N.kanalchen (Abb. 1). Die hinteren larvalen K.taschen liegen dauernd etwa medioventral, bis zu ihrer Rückbildung im Verlauf der Metamorphose. Bekanntlich persistieren dabei normalerweise nur die 2.—9. K.tasche, während auch die erste, der Spritzlochtasche eines Gnathostomen homologe, verkümmert.

Schon bei Anlage der 2. normalen K.tasche (der 1. persistierenden), die erst nach dem 5. Tage erfolgt, nämlich erst nach Ablauf der noch leicht züchtbaren Phase der Larvalentwicklung, sind die Segmentgrenzen im ventralen Teil verschwunden; der Mesoblast ist in Myotome und unsegmentierte Seitenplatten zerfallen. Trotzdem ist die Stelle, der segmentalen Zuordnung nach, genau bestimmbar: Sie liegt genau unter dem 3. Myoseptum, also der früheren Anlage durchaus entsprechend. Insbesondere gilt diese Lagebestimmung für den frisch aufgetretenen K.porus, also für das zugehörige Nephridium.

Ähnliches gilt weiter für alle larvalen K.taschen, bis zur normalerweise letzten, nämlich der 16., die unter dem 17. Myoseptum angelegt wird. Wo eine 17. Tasche entsteht, geschieht das unter dem 18. Myoseptum. Nach VAN WIJHE sollen bis zu 19 K.taschen gebildet werden, was für die von mir untersuchte Form jedenfalls nicht gilt. Vielmehr zeigt diese häufig Varianten, bei denen die Reihe mit der 15. oder 14. abschließt. Die letzte liegt dann unter dem 16. oder 15. Myoseptum. Diese Feststellungen sind hier das Resultat einer mühseligen Untersuchung; sie bestätigen die vielfach bezweifelte, jedenfalls noch unbewiesene These, daß ursprünglich Branchiomerie und Myomerie der Chordaten streng übereinstimmen und erst sekundär unabhängig werden. Dies geschieht allerdings in leichterem Grade schon im Verlauf des Larvenlebens: Die bereits gebildeten K.taschen halten ihre Lage nicht fest, sondern verschieben sich in hier nicht genauer darzustellender Weise. (Das wird im Zusammenhang mit der Homologisierung der Kopfnerven genauer zu betrachten sein.) Darüber noch an anderer Stelle Näheres (vgl. oben Abb. 1).

Hier soll noch das Lageverhältnis zwischen den „primären“ und „sekundären“ (d. h. den 8 während der Metamorphose angelegten und ausgebildeten) K.taschen unter dem Gesichtspunkt der allgemeinen Körpermetamerie ins Auge gefaßt werden (Abb. 1 b u. 7). Dieselben sind bekanntlich mit den linksseitigen nach allgemeinem

Gesetz alternierend, nämlich wie die Myotome etwa eine halbe Segmentlänge weiter nach hinten verlegt als ihre Antimeren links. Sie zeigen also zu den Myomeren dasselbe Verhältnis wie diese, ob dasselbe nun mehr oder weniger gestört sei. Bei der Anlage (Abb. 1 b) ist dies nur in geringstem Grade der Fall. Doch ist schon dann sehr augenscheinlich, daß vor der 1. rechten K.tasche links 2 liegen, daß also eine rechts zu erwartende vorderste fehlt. Da auch links die 1. im Verlauf der Metamorphose verkümmert, also eine Art Larvenorgan darstellt, könnte man sich damit leicht abfinden. Es scheint aber auf dem dargestellten Stadium und später anschließenden (Abb. 8), daß an Stelle der vermißten 1. rechten K.taschenanlage die innere Öffnung der Kolbendrüse steht. Da diese ebenfalls als Eingang einer K.tasche anzusehen ist (S. 483) scheint sich hier ein Widerspruch aufzutun, der die eben neu bestätigte Übereinstimmung von Myomerie und Branchiomerie in Frage stellt.

Eine genaue Untersuchung der vorangehenden Larvenstadien und ihrer Segmentgrenzen ergibt jedoch, daß die innere Öffnung der Kolbendrüse erst durch fortgesetzte Rückwärtsschiebung an diese Stelle gelangt ist. Ursprünglich liegt sie durchaus hinten im 2. (oralen) Segment (unter dem 1. Myoseptum) und gelangt erst bei älteren Larven in den Bereich des 3. hinein (nämlich unter das 2. Myoseptum). Statt das Gesetz zu stören, wird durch diese erst sekundär irregulären Lagebeziehungen der Kolbendrüse dasselbe vielmehr in sehr deutlicher Weise gestützt und bestätigt.<sup>1)</sup>

Segmental-anatomisch sind hier auch noch folgende Überlegungen zu machen: Die K.taschen müssen, um nach außen zu gelangen, wie bei Vertebraten beide Lagen der Seitenplatten durchbrechen. Das geschieht hier, wie wir sehen, durch Vermittlung der Nephridien, welche Splanchnopleura und Somatopleura verbinden. Diese Verbindung steht entweder mit dem Rest eines Dissepimentes direkt im Zusammenhang, wie bei der 1. (oralen) und 2. (postoralen) Tasche oder aber sie muß als die Wiederherstellung eines solchen Restes (unter neuerlicher Verbindung von Splanchno-

1) Unter den vorkommenden Varianten sind im besonderen die zu beachten, bei denen die Zahl der sekundären K.taschen ebenfalls um eine oder zwei verringert ist, wobei sich ein vollständiger Parallelismus ergibt. Die metamorphosierenden jungen *Amphioxus* mit nur 14 linken bzw. 6 rechten K.taschen sind auch sonst sehr deutlich von anderen verschieden, vor allem wesentlich kleiner, z. T. im Leben nicht ganz 3 mm statt 4—5 mm lang. Ob sie eine besondere biologische Bedeutung haben, als Spätlinge oder als erste Nachkommen eben noch reif gewordener, erst halbwüchsiger Tiere, ist mir noch nicht klar geworden.

pleura und Somatopleura, vgl. Abb. 2) aufgefaßt werden. — Bei der Enge des Cöloms an dieser Stelle ist es schwer (und nicht immer möglich) festzustellen, ob die beiden Blätter an der fraglichen Stelle je gesondert waren oder nicht. Soweit ich urteilen kann, ist dies erst bei den spätlarvalen K.taschen, etwa nach der 10., ganz sicher; ebenso aber auch bei den 8 sekundären, rechtsseitigen, während der Metamorphose gebildeten K.taschen. Bei den letzteren (Abb. 4) bildet sich die Verbindung von Somatopleura und Splanchnopleura stets mit starker Verzögerung. — Immer aber ist die Splanchnopleura in erster Linie an der Bildung der N.anlagen beteiligt, und mit aller Deutlichkeit kann überall gezeigt werden, daß sie allein die Solenocyten liefert.

Das ist zuerst von LEGROS (1909) gesehen worden, allerdings nur bei der sekundären K.taschenreihe (vgl. Abb. 3—5). Auch die Herkunft des eigentlichen N.kanälchens aus dem Mesoblast, und zwar aus angrenzenden Teilen der Splanchnopleura, hat er zuerst richtig nachgewiesen. Völlig mißlungen ist ihm dagegen die Aufklärung des Vorganges, durch den K.taschen und Nephridien in Verbindung treten (woran sich weiterhin auch die Eröffnung nach außen schließt), obwohl für die Klärung dieser Verhältnisse gerade die sekundären K.taschen besonders geeignet sind, weil hier die Anlagen bereits umfangreicher und die topographischen Verhältnisse auf dem Querschnitt besonders günstig sind. Die Verbindung der N.anlage mit der K.tasche geht nämlich der mit der Epidermis bzw. dem Atrialepithel lange voraus, so daß jeder Vorgang einzeln erwogen und beobachtet werden kann. Das ist bei den larvalen K.taschen (Abb. 2) nicht der Fall. Auch sind die N.anlagen an den sekundären K.taschen, wie überhaupt bei den fortgeschrittenen Stadien, zellenreicher, und das genaue Lageverhältnis der einzelnen Teile und Vorgänge ist weit besser festzustellen. (Ich war z. B. lange im Zweifel, ob die K.öffnung bei den larvalen Stadien die doppelte Verlötung wirklich durchbohrt oder dicht daneben liegt. Beim Durchbruch der sekundären K.öffnungen kann eine solche Unsicherheit nicht aufkommen.)

Vor allem ist hier, nämlich bei den postlarvalen K.taschen auch der genaue Vorgang der Verschmelzung zwischen Nephridialanlage und Entoderm ins Auge zu fassen (man vergleiche hier Abb. 2d, bei 5, 2c, bei 4, 2b, bei 11; dann auch Abb. 4c, bei 5). Stets findet man an der fraglichen Stelle zunächst völlig scharfe Epithelgrenzen, nämlich intakte Basalmembranen, wie man auch auf

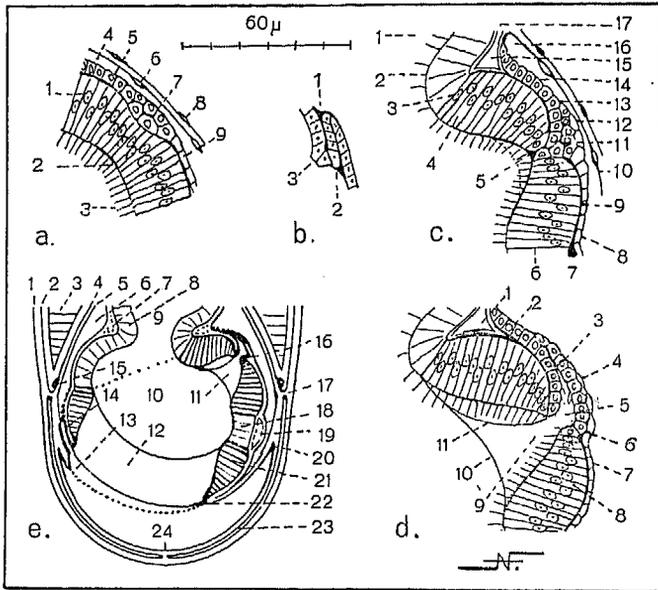


Abb. 4. Zur Anlage der rechtsseitigen K.taschen und Nephridien während der Metamorphose (Mein Stadium  $M_0$ ).

Querschnitte durch ein Stadium, bei dem die 3.—5. K.tasche rechts den auf Abb. 5f dargestellten Zustand erreicht haben, während die davor und dahinter liegenden mehr oder minder weit zurückgeblieben sind, was die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung stark erleichtert. — Mehr oder weniger stark schematisierte Schnittbilder.

a Die 1. K.tasche, etwa dem Stadium der Abb. 5b—c entsprechend.

1 Verdickung des Pharynxepithels. 2 Beginnende Einsenkung. 3 Geißeln. 4 Epibranchiales Cölom. 5 Splanchnopleura, künftiges Solenocytenfeld. 6 Somatopleura. 7 Anlage von N.kanälchen und Vestibulum. 8 Untere Begrenzung des Myocöls (Muskelfascie!). 9 Normale Splanchnopleura.

b Schema zur Erläuterung meiner Auffassung der N.anlage bei c, die zwar eine bloße Zellwucherung darstellt, in der man aber sehr wohl die Verundeutlichung einer epithelialen Ausstülpung (an einem Dissepiment zu lokalisieren) sehen kann.

1 Stelle des Nephrostoms. 2 Die der späteren Verbindung nach außen. 3 Verbindung mit der K.tasche.

c Die 2. K.tasche, weiter fortgeschritten und etwa dem Stadium der Abb. 5d—e entsprechend. Der mittlere Teil der N.anlage ist tief in die K.tasche eingesenkt, und in der Tiefe hat eine Verschmelzung der Epithelien stattgefunden, die sich im Verschwinden der trennenden Basalmembranen kundgibt. Am Grund der K.tasche ist eine schwache Stelle (5) erkennbar, woselbst der Durchbruch in die noch zu bildende Höhlung der N.anlage sich vorbereitet.

1 Epibranchialrinne. 2 Epibranchialfalten, deren Verlauf in der linken Seitenansicht vielfach (S. 476) eine Kontinuität in der Anlage aufeinanderfolgender K.taschen vortäuscht. 3 Übergang des Epithels derselben in das der K.tasche (4). 5 Spätere Durchbruchstelle. 6 Übergang der K.tasche in das Epithel der Hypobranchialrinne (Hier ist noch kein Endostyl). 7 Truncus arteriosus. 8 Splanchnopleura. 9 Basalmembran der K.tasche. 10 Somatopleura. 11 Stelle der späteren Aushöhlung der

N.anlagen. 12 Cölothelüberzug derselben. 13 Stelle des zu vermutenden, aber in Wirklichkeit nicht eröffneten Nephrostoms. 14 Spätere Solenocyten. 15 Epibranchiales Längsgefäß. 16 Epibranchiales Cölom. 17 Abführendes Gefäß des späteren Zungenbogens.

d Die 4. K.tasche (ähnlich der 3. und 5.). (Vgl. Abb. 5f!)

1 Epibranchiales Längsgefäß. 2 Solenocytenfeld. 3 N.kanälchen. 4 Cölothel, dasselbe außen bedeckend. 5 Vestibulum. 6 Stelle der späteren Verbindung mit dem Atrialepithel. 7 Splanchnopleura. 8 Untere Wand der K.tasche. 9 Grund derselben, mit dem N. verbunden. 10 Innere Grenze des vor der Tasche liegenden K.bogens. (Man denke an einen dicken Schnitt!) 11 Beginnende Einfaltung der oberen Wand zum Zungenbogen. (Vgl. Abb. 5f.)

e Schnitt durch den Körperabschnitt, stärker schematisiert, zur allgemeinen Orientierung. Auch die 5. linke K.tasche ist voll getroffen gedacht; in Wirklichkeit würde man hier den K.bogen dahinter treffen. Der obere Teil des Schnittes würde mehr oder minder wohl bekannte Verhältnisse zeigen.

1 Epidermis. 2 Sogenanntes „Cutisblatt“, in Wirklichkeit die Außenfascie des Myotoms. 3 Untere Myotomkante, ins Myocöl hineinhängend, von dessen Wandung sie allerdings nur im untersten Teile freibleibt; sonst gibt es hier kein Myocöl mehr. 4 Innere Muskelfascie des Myotoms. 5 Somatopleura. 6 Epibranchiales Cölom. 7 Epibranchiales Gefäß. 8 Epibranchialfalte. 9 Epibranchialrinne. 10 Pharynx. 11 4. rechte K.tasche. 12 Linke, an ihre Stelle rückende 5. K.tasche. 13 Vestibulum des zugehörigen N., die K.tasche mit dem Atrium verbindend. 14 N.kanälchen. 15 Genitalzelle an typischer Stelle; doch verkümmert die G.anlage in diesem Segment weiterhin stets. 16 Stelle des Vestibulums, die sich später mit dem Atrium (20) verbindet. 17 Verbindung zwischen unterer Myotomkante und Metapleuralcölom. 18 Hypobranchialrinne (der Endostyl erscheint hier erst später). 19 Truncus arteriosus. 20 Vgl. 16! 21 Ventralwand der linken K.tasche. 22 Verbindung derselben mit dem Atrialepithel (unteres Ende des Vestibulums). 23 Metapleuralcölom in der Atrialwand, die hier noch keine deutliche Metapleuralfalte erzeugt hat. 24 Suture der Atrialfalten.

Mit Abb. 4a sind folgende Figuren GOODRICH'S (1934) zu vergleichen: 12, 15 bis 23, 29—30! Mit Abb. 4c: 8—10, 13—14, 24—28! Mit Abb. 4d: 5—7!

den Bildern von GOODRICH sehen kann. Das ist auch dann noch der Fall, wenn die Anlage des Nephridiums ein deutlich mehrschichtiger Knoten geworden ist (Abb. 4a). Dann tritt aber ein Moment ein, in dem die Epithelgrenzen sich verwischen, die Basalmembranen undeutlich werden, wie immer, wenn heterogene Epithelien sich ontogenetisch verbinden. Daß hier eine Veränderung stattfindet, konnte weder LEGROS noch GOODRICH entgehen. Da aber wohl keinem von ihnen eine vollständige Serie von Stadien zur Verfügung stand, deuteten sie die sich ergebenden Bilder auf ihre Weise, anscheinend ohne an der Richtigkeit dieser Deutung irgendwie zu zweifeln: Sie sahen außen an den Grund der eben eingesenkten K.tasche angegliedert ein geringes epitheliales Gebilde auftauchen, das bald mit derselben in offene Verbindung trat und auch mit der N.anlage zusammenhing. Statt aber zu berücksichtigen, daß diese Anlage schon vorher selber ebenda eingesenkt gewesen war. was beide Autoren auch abbilden, betrachten sie das Gebilde als neu, nämlich als eine Ausstülpung des K.taschengrundes (die dann die Stelle des tiefsten

Teiles der N.anlage eingenommen haben müßte). Das erscheint schon nach den mitgeteilten Schnitten sehr wenig wahrscheinlich und entspricht durchaus nicht dem wirklichen Vorgang. Auch wenn man mit mir annimmt, daß jedes einzelne Bild so genau wie möglich gezeichnet sei, so ist doch jedes ohne weiteres und viel natürlicher auf meine Weise zu interpretieren (man vergleiche die Anmerkungen zu Abb. 4 und 6!). — Die Verbindung von N.anlage und K.tasche hat demnach keiner der Autoren beachtet und beschrieben. — Eine allerdings viel weniger begreifliche, höchst seltsame Darstellung dieser Vorgänge „nach LEGROS 1909“ hat FRANZ 1927 (p. 606) gegeben. Sie verdient wohl keine Kritik, ebensowenig wie seine übrige entwicklungsgeschichtliche Darstellung und die daran angeschlossenen theoretischen Erörterungen. Merkwürdigerweise hat sie ihren Weg aber sogar in die neue Bearbeitung von KORSCHULT und HEIDERS Handbuch (p. 1158) gefunden.

Im Interesse der Anschaulichkeit soll hier auf Abb. 5 verwiesen werden, die eine rechtsseitige K.tasche (die 4., nämlich die dem 7. Segment angehörende) auf den früheren Metamorphosestadien darstellt und zwar von innen gesehen, wie man sie auf guten Totalpräparaten bei starken Vergrößerungen studieren kann. Im Einzelnen sind freilich auch die erst an Schnitten beobachteten Verhältnisse mitverwertet und zum Ausdruck gebracht. Man beachte vor allem folgendes: Bei a ist mein Stadium  $M_1$ , etwas jünger als Abb. 1 b, dargestellt, bei dem erst 5—6 sekundäre K.taschen wohl erkennbar sind. Die Verschmelzung der Atrialfalten hat noch nicht begonnen; doch sind diese in voller Länge angedeutet. Die einzelne K.tasche ist noch wenig scharf umrissen, eine bloße Epithelverdickung, der außen eine entsprechende Verdickung der Splanchnopleura anliegt. Bei b (Stadium der Abb. 1 b) hat sich diese zum Knoten verdickt (vgl. Abb. 4 a) und in die Mitte der K.tasche eingedrückt, was bei c noch deutlicher wird. Hier wird auch unverkennbar, daß die N.anlage sich von dem eingedrückten Knoten aus, einschichtig werdend, nach hinten oben verlängert, das N.kanalchen und Solenocytenfeld andeutend; auch hat die K.tasche eine geringe Einsenkung als erste Anlage einer Höhlung erhalten.

Das folgende Stadium (d) zeigt die Verlötung von K.taschengrund und Vestibularteil der N.anlage, auf die bei e bereits die beginnende offene Verbindung folgt (bei 13). Hier wird auch schon die Zusammenschiebung der oberen Wand der K.tasche, die weiterhin zur Bildung des Zungenbogens führt, erkennbar, was sich bei f ver-

**Abb. 5.** Entwicklung der 4. rechten (sekundären) K.tasche, die der 5. der linken Seite entspricht und, wie sie, dem 7. Segment angehört; von innen gesehen. Die wirkliche Länge ist am Ende (bei g) genau  $\frac{1}{10}$  mm. Zur Orientierung vergleiche man Abb. 1b und 4e (Meine Stadien M<sub>1</sub>—M<sub>7</sub>).

a Erste Andeutung der K.tasche, mit noch etwas unbestimmten Grenzen. Man vergleiche damit Abb. 2d, wo auch die letzte primäre K.tasche ähnliche Verhältnisse zeigt!

1 Anlage des N. auf der Außenseite (durchscheinend gedacht); eine bloße Verdickung der Splanchnopleura. 2 Umriß der K.tasche.

b Stadium der Abb. 1b. Die K.tasche ist schärfer umrissen; am N. unterscheidet man einen in die Mitte der K.tasche eingesenkten (4), knotenartigen (Abb. 4a), und einen sich gegen hinten oben ausbreitenden Teil (3), der auf Schnitten einfach als verdickte, einschichtige Splanchnopleura erscheint.

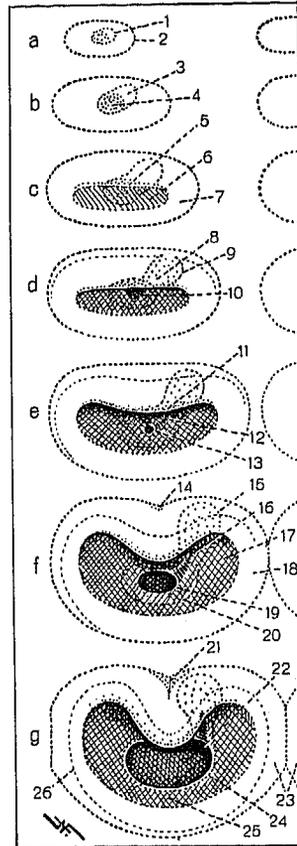
c Die Tasche beginnt ihren Namen zu verdienen: Sie zeigt eine allerdings noch ganz flache Einsenkung (6) mit etwas überhängendem Rand (5). Diese ist von dem verdickten Rahmen (7) umgeben. Das N. ist in der Mitte stärker eingesenkt und zellenreicher, aber noch völlig scharf von der K.tasche gesondert.

d In der Mitte der K.tasche (10) ist nun eine Verlötung mit dem N. eingetreten (vgl. Abb. 4c), die scharfen Epithelgrenzen sind verschwunden. Am aufsteigenden Teil der N.anlage unterscheidet man den noch mehrschichtigen Abschnitt 8, der das N.kanalchen bilden wird, von dem einschichtigen Solenocytenfeld (9).

e Die Einsenkung der K.tasche ist vertieft, der überhängende obere Rahmen (11) erscheint verdickt und beginnt, sich zur Anlage des Zungenbogens zusammenschieben. Der Grund der Tasche zeigt eine schwache Stelle oder einen feinen Porus (13), der sich weiterhin in die sich spaltende N.anlage hinein fortsetzt, zur Anlage des N.kanalchens (12) und Vestibulums.

f Der obere K.rahmen ist zur Anlage des Z.bogens zusammengknickt (14), den man als eine Falte der gestauten Wand der ganzen Tasche anzusehen hat, an der Rahmen und Fundus (17) teilnehmen. Die Öffnung (19) ins N. hat sich erweitert und ist natürlich nicht immer so glatt wie hier angedeutet. Sie führt in das nun wohl abgesetzte Vestibulum (20) und durch dieses ins N.kanalchen (16), gegen das Solenocytenfeld (15) hin (vgl. Abb. 4d). Der K.rahmen (18) ist mit dem der folgenden Tasche zur Anlage eines K.bogens zusammengestoßen.

g Diese Anlage hat sich (23) deutlicher ausgeprägt. (Man vgl. als Frontalschnitt Abb. 2b!) Dabei hat sich jede K.tasche auswärts unter das normale Pharynxepithel geschoben, das ja die Innenwand der Bögen zu bilden hat. Der Knick am Oberrand (21) hat sich vertieft, wobei eine Falte entsteht, in die nicht nur die Basalmembran, sondern auch etwas Mesenchym einbezogen wird. Der Hohlraum des Vestibulums (24) hat sich flach ausgedehnt und erscheint nun als eine bloße Vertiefung im Fundus (25) der K.tasche, die natürlich (bei 22) das N.kanalchen aufnimmt. Das Vestibulum zeigt aber noch keinerlei Verbindung nach außen, das Atrium ist noch nicht erreicht (vgl. aber Abb. 6a!), wenn auch schon beträchtlich näher gertickt.



stärkt; dabei muß man sich klarmachen, daß es sich um eine einwärts gerichtete Wandfalte handelt, in die außen ein zwar geringes aber nicht bedeutungsloses Material eingezogen wird (S. 477). Die Verbindung mit dem Lumen des Nephridiums ist stark erweitert und bei g erscheint das Vestibulum bereits wie eine vertiefte Auskehlung der K.tasche selber. Durch die weitere Zusammenfaltung der Zungenbogenanlage ist das N.kanälchen und Solenocytenfeld gegen die Mitte der K.tasche herangezogen worden, und die definitiven Lagebeziehungen sind damit im Wesentlichen hergestellt. Zwar ist noch keinerlei Verbindung mit der Außenwelt in Sicht (vgl. Abb. 4e), aber die drei oben (S. 481) erwähnten typischen Abschnitte des Nephridiums sind wohl unterscheidbar und den Teilen der K.tasche in bestimmter Weise (S. 488) zugeordnet. Die Schnittbilder lassen keinen Zweifel darüber, wie sich die Anlage aufbaut. Das Solenocytenfeld ist noch immer durch einschichtige Splanchnopleura repräsentiert, während man am N.kanälchen bereits 3 Schichten erkennt: 1. die der K.tasche (Fundusteil) anliegende Innenschicht, die ins Solenocytenfeld übergeht, 2. die ähnliche, anscheinend ebenfalls mit dem Solenocytenfeld kontinuierliche Außenschicht, 3. die weniger deutliche aber niemals fehlende Cölothelschicht, die das Kanälchen als eine retroperitoneale Bildung kennzeichnet. Innen- und Außenschicht sind früh mit Geißeln versehen, während ich die Ausbildung der Solenocyten, nämlich ihre Aushöhlung und Geißelbildung nicht zu sehen vermochte. Sie dürfte sich auch am frischen Material nur äußerst schwierig (wenn überhaupt) beobachten lassen, da es schon am Erwachsenen nicht ganz leicht ist, sie zu sehen.

Die beschriebene Anordnung der Schichten suggeriert natürlich eine Deutung der Anlage nach dem auf Abb. 4b zum Ausdruck gebrachten Schema, wobei die Bildung eines echten Nephrostoms, die Kontinuität von Cölothel und Außenschicht und die Aushöhlung der Anlage vom Cölom aus die morphologisch bedeutsamen Momente wären. Eine solche Anlageform, wie sie LEGROS (S. 145, Fig. 9) beschreibt, habe ich ebensowenig wie GOODRICH zu finden vermocht; vielmehr erfolgt die Aushöhlung stets vom Grund der K.tasche aus; eine besondere Kontinuität zwischen Außenschicht und Cölothel ist nicht zu erkennen und damit auch kein eigentliches, primäres Nephrostom. Jedenfalls gilt das für die larvale und unmittelbar postlarvale Periode der Entwicklung. — (Ziemlich deutlich fand ich allerdings vorübergehend offene Nephrostome an den später im Verlauf des Heranwachsens gebildeten K.taschen (etwa der 50sten), die

ich aber hier von der Behandlung ausschließen möchte. Man vergleiche hierzu schon NAEF 1934!)

Während der hier in Betracht gezogenen Entwicklungsperiode erscheint die Anlage des Nephridiums stets zuerst als eine bloße Verdickung des Cölothels durch Zusammendrängung und Vergrößerung der Zellen, dann als eine teilweise mehrschichtige Wucherung, die man allerdings, wie dies schon LÆGROS (seine Fig. 2) getan hatte, mit gutem Willen im Sinne des Schemas meiner Abb. 4b interpretieren kann. Diesem entspricht jedenfalls die Anordnung der Zellschichten und ich bin durchaus geneigt, anzunehmen, daß damit auf die ursprüngliche Form der Anlage hingewiesen und daß die heute vorliegende durch deren Verundentlichung im Verlauf der Stammesgeschichte entstanden sei.

### III. Vergleichende Ausblicke.

Die eben formulierte Annahme würde natürlich die Homologisierung der *Amphioxus*-Nephridien mit den Vornierenkanälchen der Vertebraten stark erleichtern, die sich (wie ich an anderer Stelle zeigen will) auch von den Verhältnissen der Kranioten ans, unabweislich aufdrängt. Auch bei diesen schwankt ja die Anlageform der Vornierenkanälchen in verschiedenen Abstufungen zwischen soliden Wucherungen des Cölothels und hohlen Aussackungen desselben.

Herkömmlichen (von GOODRICH seit 1895 begründeten) Anschauungen zufolge wird man nach obigen Feststellungen geneigt sein, die Nephridien des *Amphioxus* als „Protonephridien“ zu kennzeichnen. Doch vermag ich heute nicht mehr einzusehen, daß damit eine fundamentale Unterscheidung getroffen sei; auch die Bezeichnung scheint mir irreführend. Wir haben ja in den Nephridien Gebilde cölomatischen Ursprungs erkannt, was sie, soweit genaue und überzeugende Angaben vorliegen, wohl bei allen Bilaterien sind. Selbst die „Urnieren“ der Anneliden und Mollusken, nämlich die „Kopfnephridien“ der Trochophoralarven, sind wohl als Rudimente des vordersten Mesoblast- (bzw. Cölom-)Abschnittes zu deuten, eine Auffassung, die sich mir vor mehr als 30 Jahren bei Untersuchung der Entwicklungsstadien von *Paludina* aufdrängte, die ich aber damals nicht gegen meine Lehrer zu verteidigen wagte und später selber fallen ließ. Die ektodermale Herkunft der Nephridien galt damals als Tatsache und ich habe theoretisch daran bis 1931 (p. 70) festgehalten.

Physiologisch ist es ja freilich durchaus nicht unwesentlich, ob die Cöloflüssigkeit direkt nach außen geleitet werden kann oder ob dies bloß auf osmotischem Wege, nämlich durch die selektive Vermittlung feinsten lebender Membranen und ganz besonders dafür spezialisierte Zellen geschieht. Doch lassen sich zwischen diesen beiden Möglichkeiten auch Übergänge denken und gerade das Verhalten des *Amphioxus* ist in diesem Punkte nicht umsonst ein ewig umstrittenes gewesen. Noch in jüngster Zeit hat FRANZ (1934) sich mit der Frage beschäftigt und festgestellt, daß beim erwachsenen Tier sich an Stelle der von BOVERI 1890 beschriebenen Nephrostomata „Epithelunterbrechungen, die von einem Solenocytenbündel völlig ausgefüllt sind“, befinden, „so auch am HATSCHÉKschen Nephridium“. Das ist ja unbestreitbar eine ganz sachgemäße Formulierung, die aber die Frage offenbar nicht eigentlich löst: Stecken die Solenocytenenden im Nephrostom bloß gedrängt, wie die Haare eines Malpinsels in der Metallhülse, oder sind sie modifizierte Zellen der anscheinend fehlenden in Wirklichkeit aber geschlossenen Epithelstrecke selber? Nach meinen entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen müßte man eher das erstere annehmen, doch gibt es meiner Ansicht nach keine Möglichkeit, hier einen wirklichen Unterschied noch mikroskopisch festzustellen.

Für die morphologische Auffassung ergibt sich trotzdem eine alle Betrachtungsweisen und sachlichen Angaben verbindende Formulierung: Das einheitliche Solenocytenfeld des larvalen K.nephridiums (das sich später aufteilt) nimmt die Stelle eines Nephrostomrandes ein; topographisch (und auch funktionell) läßt es sich sehr wohl als ein histologisch stark modifiziertes Nephrostoma auffassen und ich möchte hier die Hypothese zum Ausdruck bringen, daß das Solenocytenfeld phylogenetisch durch Funktions- und Strukturänderung aus einem typischen Nephrostomfeld, d. h. dem Kreis der ein offenes Nephrostom umstellenden begeißelten Cölothelzellen hervorgegangen sei. Diese Hypothese wird man auch hinsichtlich ihrer Anwendbarkeit auf andere Bilaterien prüfen müssen, was hier nicht versucht werden kann. Man wird dabei zwar auf tiefwurzelnde Vorurteile stoßen, was aber keineswegs als ein Unglück zu betrachten ist.

Auch die fundamentale Gegenüberstellung von Nephridien und Genitaltrichtern, welche GOODRICH zweifellos mit viel Umsicht und Scharfsinn in die Morphologie der Bilaterien eingeführt hat, ist durch die Annahme rein cölomatischer Herkunft der Nephridien in Frage gestellt. Ich möchte sie jedoch keineswegs fallen lassen,

sondern ihr nur eine andere theoretische Unterlage geben. Obwohl nämlich auch die Nephridien wohl von Haus aus „Cöloprodukte“ darstellen, ist doch wohl daran festzuhalten, daß es solcher Cöloausgänge bei Bilaterien allgemein zweierlei gibt, nämlich: a) ursprünglich wesentlich exkretorische und b) ursprünglich wesentlich geschlechtsleitende, die man weiter mit GOODRICH als Nephridien und Genitalgänge gegenüberstellen kann. Die geringere Betonung des morphologischen Gegensatzes und das allenthalben zutage tretende Schwanken in der physiologischen Bedeutung dieser Gebilde soll auch an dieser Stelle durch die Hypothese beleuchtet werden, die ich 1933 (p. 70) zuerst zum Ausdruck brachte: Es seien die Nephridien und Genitalgänge phylogenetisch durch Differenzierung und Arbeitsteilung aus verschiedenen Abschnitten ursprünglich einheitlicher Protocöloprodukte hervorgegangen und zwar schon in sehr früher Zeit, nämlich bei den gemeinsamen Vorfahren aller Cölomaten. Das macht jedenfalls die Einheitlichkeit des Mutterbodens, die engen topographischen Beziehungen und die funktionellen Schwankungen in verschiedenen Gruppen viel verständlicher.

Um die volle Berechtigung dieser Hypothese zu erweisen und sie am Ende zur gültigen Theorie zu erheben, müßten wir freilich viel weiter ausholen, als es hier geschehen kann. Zunächst wäre für *Amphioxus* noch der Nachweis zu führen, daß er eigentliche Genitaltrichter hat, nämlich in den „Narben“ der Gonaden, deren Entwicklung allerdings ebenfalls erneut zu diskutieren sein wird. Auch müßte noch gezeigt werden, daß diese Genitaltrichter den Tubuli contorti im Mesonephros der Wirbeltiere entsprechen, wie die Nephridien den Vornierenkanälchen homolog sind.

Was wir schon hier bieten können, ist die Illustrierung der Tatsache, daß auch bei *Amphioxus* am Ende der Metamorphose ein Homologon des Vornierenganges vorhanden ist. Als solches hatte schon BOVERI bekanntlich die Atriahöhle (als Ganzes) bezeichnet, wofür sich mancherlei sagen ließ, insbesondere, wenn man die zweifellos enge primäre Beziehung zwischen Epidermis und Vornierengang auch bei Vertebraten (Selachiern) in Betracht zog. Ob der Vornierengang Material aus der Epidermis bezieht, ist allerdings nach meiner Erfahrung mehr als zweifelhaft; daß er sich aber mit ihr verlötet und erst sekundär wieder von ihr ablöst, ist offenbare Tatsache und bei einem später tief im Innern liegenden und vom Mesoblast aus entstehenden Primitivorgan höchst merkwürdig, also einer Erklärung bedürftig.

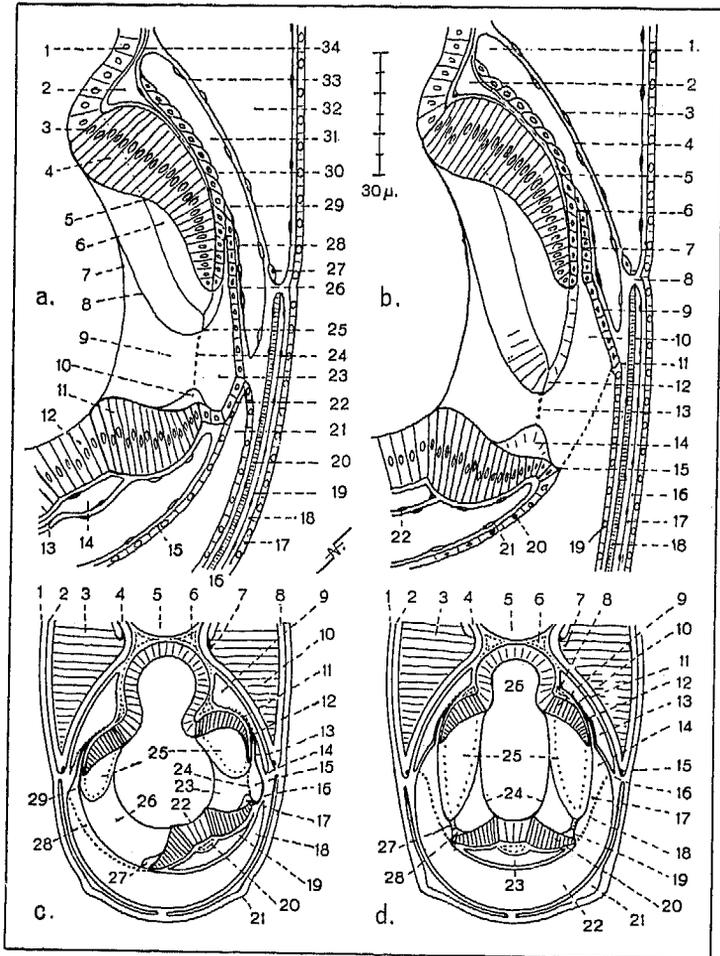


Abb. 6. Verbindung der 4. rechten K.tasche und des zugehörigen N.s mit dem Atrium und Ausgleich der asymmetrisch entwickelten Organe beider Seiten. Querschnitte durch meine Stadien  $M_8$ — $M_{10}$ .

a Stadium der Abb. 7h, an Stelle des Pfeiles (man vergleiche auch Abb. 8b). Halbschematisch, aber unter möglichst natürlicher Wiedergabe der histologischen und Lageverhältnisse, unter Verwertung zahlreicher Präparate gezeichnet.

1 Epibranchialrinne. 2 Epibranchiales Längsgefäß. 3 Verbindung mit der K.tasche. 4 Rahmenteil derselben. 5 Übergang in den Fundusteil. 6 Eingefaltete Basalmembranen in der Zungenbogenanlage; natürlich vor der Schnittfläche zu denken. 7 Innere Begrenzung des K.bogens. 8 Zungenbogen. 9 K.tasche, ins Vestibulum (23) offen. 10 Zungenhöcker. 11 Ventraler Teil des Krahmens. 12 Hypobranchialrinne. 13 Zuführendes K.gefäß links. 14 Truncus arteriosus. 15 Primäre ventrale Leibeswand, aus Epidermis und Somatopleura. 16 Atriumwand. 17 Epidermis. 18 Cutis. 19 Außenwand des Metapleuralcöloms. 20 Muskelschicht desselben. 21 Atrium. 22 N.membran. 23 Vestibulum. 24 Durchbruchstelle, später

z. T. wieder verschlossen (d). 25 Ende der Zungenbogenanlage, innen von Darmepithel, außen von N.epithel überzogen. 26 Mündung des N.kanälchens (ins Vestibulum, später anscheinend ins Atrium). 27 Genitalzelle. 28 Splanchnopleura. 29 Stelle des zu vermutenden, aber nicht wirklich offenen Nephrostoms (vgl. Abb. 4 b). 30 Spätere Solenocyten, noch nicht ausgebildet. 31 Epibranchiales Cölo. 32 Myocöl, aus dem man sich die Muskelfalte herausgehoben denke. 33 Septum intermedium. 34 Stelle des (in Wirklichkeit etwas weiter vorn liegenden) abführenden K.gefäßes.

b Stadium der Abb. 7 i (vgl. auch 8 c). Die Zungenbogenanlage (12) ist dem Zungenhöcker (14) entgegengewachsen; die N.membran (11—15) durchgerissen. Die ganze K.tasche hat sich gesenkt, so daß sie sich beinahe symmetrisch zur linken verhält (Abb. c). Das Vestibulum (10) erscheint schon hier fast wie ein bloßer aufsteigender Winkel des Atriums.

1 Epibranchiales Cölo. 2 Epibranchiales Längsgefäß. 3 Untere Schicht des Septum intermed. 4 Dessen obere Schicht. 5 Gefäßspalte zur Bildung des Glomus. 6 Inneres blindes Ende des N.kanälchens (7). 8 Verbindung zwischen Myocöl- und Metapleurocölwand (Insertion des Atrialmuskels). 9 Die ans Cölo stoßende Wand des Vestibulums (Teil des sogenannten Lig. denticulatum). 10 Vestibulum. 11 Dessen Verbindung mit dem Atrialepithel. 12 Dessen Verbindung mit dem Darmepithel am Zungenende. 13 Durchbruchstelle zwischen K.tasche und Vestibulum; Stelle der späteren Verbindung von Zunge und Zungenhöcker (Abb. d). 15 Verbindung zwischen Vestibulum und innerem Atrialepithel. 16 Cutisschicht; faszig, äußerst zellenarm. 17 Außenschicht des Metapleuralcöloms. 18 Muskelschicht. 19 Äußeres, 20 Inneres Atrialepithel. 21 Somatopleura. 22 Gefäßwand des Truncus art.

c Übersichtsbild zu a, stärker schematisiert.

1 Epidermis. 2 Außenfascie (die Cutis liegt dazwischen!). 3 Muskulatur. 4 Sclerotomfalte. 5 Chorda. 6 Dorsale Aorta. 7 Übergang der Muskelplatte in die Innenfascie. 8 Cutis. 9 Epibranchialcölo. 10 Muskelfalte, ins Myocöl hineinhängend und an dessen äußerer und innerer Wandung adhärierend. 11 Solenocytenfeld. 12 Stelle des (nicht offenen) Nephrostoms. 13 N.kanälchen. 14 Bei der Verbindung von Vestibulum (15) und Atrium (18) abgequetschte Stelle des Cöloms. 16 N.membran. 17 Zungenhöcker. 18 Atrium. 19 Hypobranchiales Cölo. 20 Truncus arteriosus. 21 Erste Andeutung der Metapleuralfalte. 22 Hypobranchialrinne. 23 Rechte 5. K.tasche. 24 Durchbruch ins Vestibulum. 25 Zungenbogenanlage. 26 Linke 5. K.tasche, zum Vergleich mit der rechten vierten um  $\frac{1}{2}$  Segmentlänge zurückgenommen. 27 Zungenhöcker. 28 Vestibulum.

d Übersichtsbild, den Zustand derselben Teile am Ende der Metamorphose veranschaulichend. 1—7 wie bei c. 8 Epibranchiales Längsgefäß. 9 Obere Wand der K.tasche. 10 Solenocytenfeld. 11 Septum intermedium. 12 Stelle des nicht offenen Nephrostoms. 13 Epibranchiales Cölo. 14 Sinus vestibuli. 15 Genitalzelle. 16 Insertion des sogenannten Lig. denticulatum. 17 Seitlicher Teil des Vestibulums, außerhalb des Zungenbogens. 18 Morphologische Grenze zwischen N. und Atrium; durchgebrochene N.membran. 19 Zungenhöcker. 20 Ventralwand der K.tasche. 21 Cölo der Metapleuralfalte (Der ventrale Teil des Metapleuralcöloms obliteriert immer!) 22 Atrium. 23 Hypobranchiales Cölo. 24 Innere Grenze der K.bögen. 25 Zungenbögen. 26 Epibranchialrinne. 27 Bändchen („Primärsynaptikel“) von der Zunge zum Zungenhöcker (28).

Mit Abb. 6 a vergleiche man GOODRICH, 1934, Fig. 1 u. 3; mit 6 b, Fig. 2!

Wenn wir beim *Amphioxus* von Homologa dieses Gebildes sprechen wollen, müssen wir vor allem den Vorgang ins Auge fassen, durch den die Nephridien der primären und sekundären Reihe (Abb. 6) mit dem Atrium in Verbindung treten. Die zu verbindenden Teile liegen ja rechts ursprünglich (Abb. 4) weit auseinander und nähern sich erst im späteren Verlauf der Metamorphose, wenn die rechtsseitigen K.taschen sich zunehmend senken, während das Atrium ihnen

entgegen noch etwas höher rückt. Beim Zusammenstoßen (Abb. 6 a, c) wird je aus dem Nephridialepithel des Vestibulums und der Epidermis des Atriums eine doppelte Membran gebildet, die kurze Zeit bestehen bleibt und dann durchreißt. (Man vgl. hier auch GOODRICH 1934, p. 657, sowie Tafelfig. 1—3 mit meiner Abb. 7 f—k und 8 b—c.) Da das, wie die Bilder zeigen, nicht auf einmal geschieht, kann man den Vorgang in verschiedenen Abstufungen und Varianten studieren, auch auf guten Totalpräparaten, nicht nur auf Schnitten.

Auch die Öffnung eines rechtsseitigen Nephridiums ins Atrium ist anfangs ziemlich eng (Abb. 7 h, i), der Form nach ein kleiner Längsschlitz, entsprechend der hier vorher gebildeten N.membran. Morphologisch ist sie natürlich wie bei den linksseitigen (larvalen) Nephridien als N.porus aufzufassen, trotz der verschiedenen Form (vgl. S. 480). Durch die Entstehung dieser Öffnungen werden die 8 postlarvalen Vestibula nacheinander an das Atrium angeschlossen, wie kleine Aussackungen desselben, als welche sie umso mehr erscheinen, sobald die Verbindung etwas weiter geworden ist. Das geschieht durch weitere Vergrößerung und Senkung der rechten K.taschen (Abb. 6 b) und am Ende der Metamorphose (Abb. 6 d) könnte man geneigt sein, die Sondernatur der Vestibula ganz zu übersehen; wenn man nicht um ihre Geschichte wüßte. Die im Schema eingezeichnete punktierte Linie (18) hat natürlich auf den durch die Mitte der K.taschen gehenden Schnitten keine reale Existenz noch irgendein deutliches Äquivalent. Wenn man aber eine Schnittserie durchmustert und dicke oder schräge Schnitte in Betracht zieht, verhält es sich freilich etwas anders:

Man wird dann finden, daß der Raum, der in der Mitte einer K.tasche als Vestibulum erscheint, gegen Anfang oder Ende derselben verstreicht und daß dann der K.bogen ungefähr soweit reicht, wie die punktierte Linie. Durch diesen äußeren Teil des K.bogens läuft das Branchialcölon vom epibranchialen zum hypobranchialen Teil der Leibeshöhle. Dieses topographische Verhältnis ist die direkte Auswirkung der ursprünglichen Einsenkung der N.anlage in die K.tasche; es erhält sich bis zum erwachsenen Zustand, wie weiter unten im Zusammenhang mit der Betrachtung der Zungenbögen noch näher zu erläutern ist. Die doppelte Membran, die das Vestibulum vom epibranchialen Cölon trennt, ist eine aufsteigende Lamelle des sogenannten „Ligamentum denticulatum“, während die absteigenden durch ähnliche Membranen zwischen Branchialcölon und Atrium dargestellt sind. Natürlich ist das „Lig. dent.“ gar kein

Ligament, sondern ein anatomisch komplexes Gebilde, das erst durch die ganze vorstehende Entwicklungsgeschichte verständlich geworden ist. Erst in letzter Linie ist es zu dem bekannten Aufhängeband für den K.darm geworden, die denselben an der Stammmuskulatur befestigt. Näheres darüber noch an anderer Stelle!

Offenbar (Abb. 7 u. 8) sind die einzelnen aufeinanderfolgenden Vestibula ursprünglich je durch die Breite eines K.bogens getrennt, bilden also keine ununterbrochene Reihe. Kontinuierlich verbunden sind sie dagegen durch das Atrium, durchaus ähnlich wie die segmentalen Beiträge zum Vornierengang zunächst durch die Epidermis, der sie sich anschmiegen, verbunden werden. — Auch bei Selachierembryonen ist die betreffende Epidermisstrecke unter der unteren Myotomkante vorübergehend etwas rinnenförmig eingesenkt und damit ein Homologon des Atriums angedeutet. Auch bei ihnen sind diese Myotomkanten vorübergehend zur Andeutung von Genitalcöloinen erweitert. Andererseits nimmt auch bei *Amphioxus* am Ende der Metamorphose der obere Winkel des Vestibulums (Abb. 6 d, bei 14) nicht nur die N.kanälchen, d. h. die Homologa der Vornierenkanälchen auf, sondern es liegen ihm auch die eben erscheinenden Anlagen der Gonaden unmittelbar an. (Später verschoben sich die Beziehungen in hier nicht zu analysierender Weise; auch soll zunächst darauf verzichtet werden, die Frage zu untersuchen, wie weit man etwa hinter der K.region bei *Amphioxus* von Homologa der Vorniere sprechen darf.) Wenn keine weiteren Verschiebungen stattfänden, müßten also auch die Gonaden sich in die Hohlräume öffnen, die hier den Anlagen des Vornierenganges homolog gesetzt werden. — Vielleicht muß hier ferner darauf hingewiesen werden, daß auch bei Cyklostomen noch der ganze Vornierengang, vom K.darm bis zur Kloake, aus segmentalen Beiträgen, d. h. aus den Mündungsteilen der einzelnen Vornierenkanälchen aufgebaut wird, was ich mindestens für *Petromyzon* bestätigen kann (vgl. HATTA, 1901); ferner: daß bei diesen primitiven Vertebraten auch die Vorniere noch beträchtlich in die K.region hineinragt, nämlich in Zuordnung zu den hinteren K.taschen, was ich ebenfalls selber nachgeprüft habe.

Aus dem früher Gesagten ist hervorgegangen, daß, wie ja allgemein bekannt, eine beträchtliche Ungleichheit zwischen rechts- und linksseitigen K.taschen und Nephridien besteht und zwar bis gegen Ende der Metamorphose. Doch haben wir auch gesehen, daß diese Verschiedenheit keine grundsätzliche ist. Am Ende der Metamorphose ist sie sogar in erstaunlich vollständiger Weise aufgehoben

und man sieht zwischen rechts und links eine auffällige Übereinstimmung, insbesondere auch hinsichtlich der hier besonders betonten morphologischen Tatsachen, wobei wir auf die Abb. 6 d u. 7 e, k verweisen können. Auf verschiedenen Wegen ist also ein durchaus gleichartiges Resultat erzielt worden, was nicht nur spezielles, sondern auch prinzipielles Interesse hat. Die links ursprünglich so geringen vestibularen Räume sind nachträglich vor allem dadurch vergrößert worden, daß die linken K.taschen chordawärts emporrückten, unter proportioneller Verringerung der epibranchialen Bildungen, die eine starke Zusammenziehung erfahren. Dabei hat das sogenannte Lig. denticulatum dieselbe Beschaffenheit erlangt wie auf der rechten Seite.

Dieser Ausgleich beschränkt sich nicht nur auf den mittleren Querschnitt in der Pharynxregion, sondern trifft das Tier als Ganzes und man kann sich fragen, was an seiner Entwicklung seltsamer ist, die im Anfang des Larvenlebens einsetzende Asymmetrie oder deren am Ende der Metamorphose durchgeführte Korrektur (vgl. darüber NAEF 1926, II). — Auf beiden Seiten fehlt nachher die erste postorale K.tasche, nämlich die dem Spiraculum der Vertebraten entsprechende, genetisch dem 3. Segment angehörende; links ist sie im Verlauf der Metamorphose wieder verkümmert, rechts war sie von Anfang unterdrückt (S. 490). Die folgende ist auf beiden Seiten vorhanden und (Abb. 7) erscheint nur insofern abnorm, als sie auf beiden Seiten ungeteilt bleibt, bis zum erwachsenen Zustand. Die rechte Tasche liegt um  $\frac{1}{2}$  Branchiomerlänge weiter hinten, nach allgemeinem Gesetz. Die folgenden 5 K.taschen sind normal geteilt; doch kann gelegentlich eine Verzögerung darin vorkommen (Abb. 8 e) oder die Zahl reduziert sein (S. 489), während die letzten 2 erst auf verschiedenen Stufen der Teilung begriffen sind. Auf beiden Seiten sind die K.taschen beim Abschluß der Metamorphose noch auffallend niedrig, die K.bögen sehr kurz; Synaptikel fehlen noch vollkommen. Die letzte, dem 11. Segment entsprungene K.tasche des jungen *Amphioxus* liegt unter dem Unterrand des 15., bzw. unter der Spitze des 19. Myotoms.

Zur weiteren Illustration des verschiedenen Weges, den die Entwicklung auf beiden Seiten zurücklegt, ist auf Abb. 7 eine einzelne K.tasche, nämlich die des 7. Segments, rechts und links auf entsprechenden Stadien dargestellt; beide von links, also die linke von außen, die rechte von innen gesehen. Dieselben sind richtige Antimeren, obwohl sie in der Reihe, der sie angehören verschiedene

Nummern tragen, solange die vorderste linke K.tasche noch vorhanden ist.

Das erste hier in Betracht gezogene Stadium ist das der Abb. 5 g, bei dem die Bildung der Zungenbögen rechts schon deutliche Fortschritte gemacht hat, während sie links noch nicht erkennbar geworden sind. Daher fällt bei denselben der Vergleich mit Abb. 1 b noch leicht, obgleich sich seither nicht nur das Atrium geschlossen und erweitert hat, sondern auch eine beträchtliche Lageverschiebung der linken K.taschen zu beobachten ist. Der auf die linke Seite hinüberreichende (bzw. auf diese zurückkehrende) Teil der Tasche ist nun der weitaus größere geworden, und die K.öffnung hat dabei die Insertion der Atrialfalte mit sich genommen, die ursprünglich fast medioventral lag. Sie hat sogar begonnen unter diese Insertion emporzurücken, wobei sich notwendig das ursprünglich so geringe Vestibulum vergrößert und sich anschickt, eine ähnliche Form und Beschaffenheit wie auf der rechten Seite anzunehmen (vgl. Abb. 6 c bei 29!).

Beim folgenden Stadium (Abb. 7 b) tritt bereits die Anlage des Zungenbogens auf. Man bezeichnet diesen aber offenbar zu Unrecht als einen bloßen Fortsatz vom Oberrand der K.spalte aus. Die Anlage besteht vielmehr in einer Faltung der K.taschenwand, an welcher nicht nur der Rahmenteil, sondern auch der Fundusteil teilnimmt. Dabei wird das Solenocytenfeld gegen vorn mitgerissen, wodurch man den Eindruck einer mechanischen Zusammenschiebung erhält. Auch werden die Basalmembranen der Epithelien hineingezogen, eine doppelte Stützlamelle liefernd. Auch ein spärliches Mesenchym erstreckt sich von Anfang in die Falte hinein, um späterhin die besonderen Gefäße des Zungenbogens zu liefern. Dieselben bilden am Ende der Metamorphose eine Schlinge aus Innen- und primärem Außengefäß, vom epibranchialen Längsgefäß ausgehend und dahin zurückkehrend. Aus den Basalmembranen des Fundusanteils gehen auch hier unmittelbar nach der Metamorphose die Skelettspangen hervor (vgl. S. 496).

Auf dem folgenden Stadium (Abb. 7 c) tritt auf der unteren Wand der K.tasche der „Zungenhöcker“ hervor. Er ist bei *Amphioxus* wohl ein Rudiment, das kaum noch den Faltencharakter des Zungenbogens selber erkennen läßt. Doch habe ich bestimmte Gründe, anzunehmen, daß er ursprünglich gleicher Art wie der Z.bogen gewesen sein muß. Durch die beginnende Zusammenfaltung am oberen K.taschenrand wird auch hier das Nephridium gegen

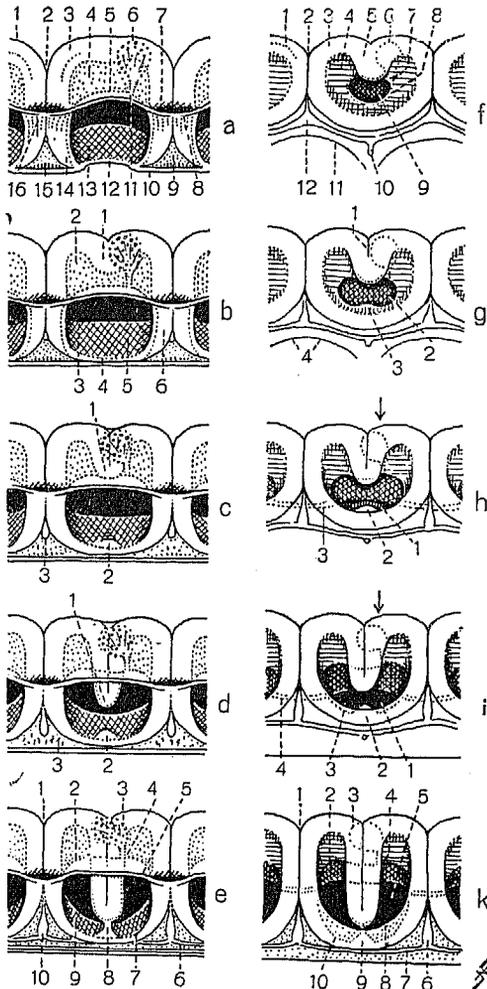


Abb. 7. Entwicklung der 4. persistierenden, dem 9. Segment angehörigenden K.tasche im späteren Verlauf der Metamorphose. Links (a—e) ist die linke, rechts (f—k) die rechte Tasche, je auf entsprechendem Stadium, dargestellt, alles von der linken Seite her gesehen (also links von der Seite des Atriums her, rechts von der Seite des Pharynx her). Die Verbindung des Pharynx mit der Leibeswand, also das sogenannte Lig. denticulatum (vgl. Abb. 6 d, bei 16) ist durch einen einfachen Schnitt gelöst gedacht (a, bei 7 u. 8). Die obere Partie des Pharynx und seine Verbindungen sind weggelassen; über dem Lig. denticulatum sieht man links ins epibranchiale Cölon, bzw. auf die Splanchnopleura und die daran und dadurch sichtbaren Teile. Darunter liegen die direkt ans Atrium stoßenden Gebilde. — Man beachte, wie langsam rechts und links genau dieselben Zustände sich ausbilden, so daß am Ende der Metamorphose (bei e und k) Form und Größe aller Teile sich spiegelbildlich entsprechen. Nur in der Lage besteht die bekannte Verschiebung der rechten K.tasche um  $\frac{1}{3}$  Segmentlänge weiter. — Als Maßstab nehme man die Längsausdehnung der einzelnen K.taschen:  $\frac{1}{10}$  mm (Stad. M<sub>7</sub>—M<sub>10</sub>).

links ist im Gegensatz zur rechten noch ungeteilt, die Anlage des Zungenbogens ist noch nicht deutlich erkennbar. Die K.tasche reicht noch stark auf die rechte Seite hinüber; doch ist der größte Teil derselben auf die linke zurückgekehrt. Stadium M<sub>7</sub>, meiner Bezeichnung.

1 Umriß der Tasche; Übergang ins normale Pharynxepithel. Man vergleiche zur Orientierung die Abb. 4e! — 2 Zusammenstoßen zweier K.taschen zur Bildung eines K.bogens, in den das ursprünglich einfache K.gefäß eingequetscht und dabei in ein inneres und äußeres geteilt wird. 3 Rahmenteil. 4 Fundusteil der K.tasche. 5 Verbindungsrand zwischen K.tasche und Atrialepithel, genetisch dem Nephridium (Vestibulum) angehörig. 6 Solenocytenfeld, dem K.rahmen außen anliegend. 7 Cölöthel (Somatopleura), dem Atrialepithel als Teil des „Lig. denticulatum“ anliegend. Das epibranchiale Cölon geht hier nach unten ins branchiale (9) über. 8 Obere Grenze des Atriums. 9 Branchialecölon. 10 Epidermis (Atrialepithel)

a Mittleres Metamorphosestadium. Die K.tasche

am K.bogen. **11** Öffnung des N.kanälchens in das Vestibulum, indirekt ins Atrium. **12** Freier Randsaum (ebenfalls dem Vestibulum des N. entsprungen) der K.öffnung. **13** Rechtsliegender Teil des Krahmens. Die K.öffnung ist hier immer noch ein allerdings kurzes Rechteck mit abgerundeten Ecken, nach links-unten gerichtet. **14** Übergang des ventralen in den linken Teil der K.taschenwand. **15** Muskelfasern des K.bogens, deren Ausstrahlung am sogenannten Lig. denticulatum man bei **16** erkennt. Sie verkümmern im späteren Verlauf (Abb. d) der Metamorphose und zerfallen.

**b** Beginnende Bildung des Zungenbogens (1), der als eine Falte der oberen K.taschenwand aufzufassen ist und nicht als ein einfacher Fortsatz. Die Basalmembran zur Bildung der Skelettspange und etwas Bindegewebe zur Bildung der Gefäße werden in sie hineingezogen. **2** Fundus des oberen Teiles der K.tasche, an das epibranchiale Cölom stoßend und dauernd blind nach außen hin geschlossen. — Das Nephridium erscheint gegenüber Abb. a an die Zungenbogenanlage herangezogen, wohl durch Zusammenrücken des Materials an dieser Stelle. — **3** Ventraler Innenrand der K.tasche. **4** Außenrand nun wirklich ventral gesenkt und nach links gerichtet. **5** Innenfläche der K.tasche (vgl. Abb. 6c!) (Stad. M<sub>7-s</sub>).

**c** Die Zungenbogenfalte (1) reicht nun deutlich an das Vestibulum heran und wird darum außen von dessen (d. h. nephridialem) Epithel überzogen, nicht von gewöhnlicher Splanchnopleura. Gegenüber ist der Zungenhöcker (2) auf der ventralen Innenwand der K.taschen erschienen (Abb. 6a!) und zwar ganz außen, so daß er auf der Außenseite ebenfalls vom Epithel des Vestibulums überzogen wird (Abb. 4d, 6a). Bis zum erwachsenen Zustand ist ja überhaupt der allerdings sehr geringe aber stets deutliche Raum außerhalb des Zungenbogens (der ja nie das Niveau der primären K.bögen erreicht: Abb. 6d, bei 17) als Rest des Vestibulums anzusprechen. Die zuführenden K.gefäße beginnen jetzt zu eigentlichen Bulbillen (3) anzuschwellen.

**d** Der Zungenfortsatz (1) hat den Zungenhöcker (2) beinahe erreicht und kann ihn bei kontrahiertem Pharynx sogar berühren. Dadurch ist die Verbindung beider Elemente (die so ungleichartig erscheinen, aber wohl doch gleichen Ursprunges sind, wie der Vergleich mit anderen Pharyngotremen zeigt) vorbereitet. Die K.muskeln (3) sind im Zerfall begriffen.

**e** Der Zungenbogen ist gebildet, doch ist nicht etwa eine breite Verschmelzung seiner Bestandteile eingetreten, sondern eine Art Bändchen (8), an dem nur wenige Zellen beteiligt sind, verbindet dieselben, ein Zustand, der sich bis zum erwachsenen nur wenig ändert. Das N. ist am Zungenbogen noch weiter nach vorn gezogen worden, eine Bewegung einleitend, die sich auch nach der Metamorphose weiter fortsetzt, bis der bekannte Zustand erreicht ist. — Bemerkenswert erscheint, daß auch hier, also am Ende der Metamorphose noch, die äußere Öffnung der K.tasche (5) relativ eng ist und nur etwa die untere Hälfte des Organs einnimmt, während die innere viel weiter nach oben reicht. Diese Verhältnisse sind noch besser in der Innenansicht (k) zu erkennen, die deutlich machen dürfte, wie unzureichend die übliche Beschreibung der K.spalten war —, bei der nämlich ungefähr das Wesentlichste und Bedeutsamste übersehen wurde.

**1** Zusammenstoßen der K.taschen. **2** Grenze zwischen K.tasche und Vestibulum. **3** Solenocytenfeld. **4** Öffnung des N.kanälchens ins Vestibulum. **5** „Lig. denticulatum“. **6** Truncus arteriosus. **7** Außenrand der K.öffnung. **8** Bändchen vom Zungenfortsatz zum Zungenhöcker („Primärsynaptikel“). **9** Boden der K.tasche, nach außen geneigt. **10** Bulbillus.

**f** Innenansicht der 4. K.tasche rechts beim Stadium (M<sub>7</sub>) der Abb. a (vgl. auch Abb. 8a).

**1** Insertion des normalen Pharynxepithels am K.rahmen, der etwas darunter geschoben erscheint. **2** Zusammenstoßen zweier K.taschen, durch das das K.gefäß in ein äußeres und inneres gelegt wird. **3** Rahmenteil. **4** Fundusteil. **5** Zungenbogenanlage. **6** Solenocytenfeld. **7** N.kanälchen. **8** Vestibulum, nun weit in die K.tasche geöffnet (9). **10** Zuführendes K.gefäß zu einem linken K.bogen. **11** Linke K.tasche. **12** Truncus arteriosus.

**g** Stadium der Abb. b. Die Einfaltung der Z.bogenanlage (1) hat zugenommen; das Vestibulum (2) ist erweitert und ausgeflacht, so daß es als eine bloße Erweite-

zung der K.tasche imponiert. Zwischen beiden erscheint die erste Andeutung des Zungenhöckers (3). Noch ist keine Verbindung mit dem Atrium hergestellt, das rechts nicht ans Vestibulum heraufreicht.

h Diese beiden Gebilde sind nun zusammengestoßen (Abb. 6a) und eine dünne Membran (1) ist zwischen ihnen gebildet worden, die vom Zungenhöcker (2) z. T. verdeckt wird. Der Grund der K.tasche hat sich tiefer nach rechts-unten gedehnt, während das Atrium (3) sich noch etwas weiter nach oben erweitert hat.

i Diese Verschiebung der Teile hat sich noch verstärkt; vor allem aber ist die erwähnte Membran durchgerissen (1) und bis auf geringe Reste (am Rand) verschwunden. Damit ist der Grund des Vestibulums (3) ins Atrium eröffnet. Man beachte die leicht versenkte Lage des Zungenhöckers (2). Der Ausgleich rechter und linker Taschen hat damit beträchtliche Fortschritte gemacht, wenn auch die Größenverhältnisse der Teile und des Ganzen noch deutlich verschieden sind.

k Fast völlig ausgeglichen sind dieselben am Ende der Metamorphose (vgl. Abb. 6d), so daß sich die nebeneinander gestellten Bilder (i u. k) als typische Ansichten der fertig angelegten K.taschen von außen und innen ergänzen. Man beachte aber, daß im Vergleich mit der besser bekannten Erscheinung etwas älterer *Amphioxus*-Stadien der K.darm noch auffallend niedrig ist und die K.spalten noch immer ihren Namen durchaus nicht verdienen wollen. Es sind seltsame Gebilde, die man nicht verstehen kann ohne ihre komplexe Geschichte zu kennen und die man besser mit einem Bild als mit Worten beschreibt.

1 Spalte zwischen 2 K.taschen, in der die beiden K.gefäße verlaufen (vgl. Abb. 2). 2 Übergang vom Fundus der K.tasche ins Vestibulum, das nun als eine halbmondförmige Aussackung des Atriums nach oben, ohne Begrenzung nach innen, mit Ausnahme des Zungenbogens, erscheint. 4 Mündung des N.kanälchens in dasselbe, halbverborgen hinter dem Z.bogen. 5 Hinterer Teil der K.öffnung. 6 Bulbillus. 7 Truncus arteriosus. 8 Unterer Rand des Eingangs zur K.tasche. 9 Der versenkte Zungenhöcker. 10 Unterrand der äußeren K.öffnung, bzw. des Vestibulums, dessen Reste dieselbe einfassen müssen. Man denke sich die Punkte als Zellkerne einer z. T. einfachen Zellreihe und vergleiche nochmals Abb. 6. 3 Solenocytenfeld.

die Mitte hingezogen (vgl. S. 505). Diese Zusammenfaltung hat nun den als Sinus vestibuli bezeichneten Teil des Nephridiums, der ja der K.tasche anliegt, erreicht. Daraus ergibt sich weiterhin (vgl. Abb. 6), daß der Zungenbogen außen von Nephridialepithel überzogen werden muß, was wieder ein bis zum fertigen Zustand persistierendes bemerkenswertes Verhalten ist, das auch für den Zungenhöcker gilt. (Vgl. dazu auch schon WIESS 1890, S. 493!)

Auf dem folgenden Stadium (Abb. 7d) haben sich die beiden Gebilde stark genähert, so daß sie sich bei Kontraktion der K.bögen sogar berühren können. Doch ist hier noch keine wirkliche Verschmelzung eingetreten. Dagegen sind Veränderungen am Solenocytenfeld, das sich weiter am Grunde des Zungenbogens nach vorn zieht, eingetreten; auch hat die pulsierende Erweiterung am Grunde des zuführenden K.gefäßes den bekannten Charakter eines K.herzchens (Bulbillus) angenommen.

Erst am Ende der Metamorphose, wenn rechts- und linksseitige K.taschen der Form und Größe nach fast völlig ausgeglichen sind (Abb. 7e), findet die Verschmelzung der Spitzen von Zungen-

höcker und Zungenbogen statt, durch ein schmales Epithelbändchen (Abb. 6d), das sich nun, nur wenig verändert, bis zum erwachsenen Zustand erhält. Nie verschmelzen also die soliden Teile der beiden Komponenten direkt. Damit ist das typische Bild einer K.tasche am Ende der Metamorphose erreicht. Man mache sich klar, daß die etwa querovale Öffnung, welche dieselbe unterhalb des „Ligamentum denticulatum“ mit dem Atrium verbindet, auch jetzt als ein N.porus aufzufassen ist, und daß innerhalb derselben zunächst ein sehr flacher Raum, das Vestibulum, liegt. Dieses ist von N.epithel umrandet, das auch den Zungenbogen und Zungenhöcker, die innerhalb davon liegen, außen überzieht und am Sinus vestibuli bis zur Ausmündung des N.kanälchens aufwärts reicht. Nur die Verbindung dieses Raumes mit der K.tasche, sowie diese selbst, ist durch den Zungenbogen geteilt, nicht die äußere Mündung. Der obere Teil der K.tasche hat keine direkte Verbindung nach außen erhalten.

Die entsprechenden Entwicklungsstadien der rechten K.taschen zeigen die bekannte Heterochronie der einzelnen Entwicklungsschritte, die nicht nur das Gesamtbild stark verändert, sondern auch die Natur der einzelnen Vorgänge merklich verschiebt. Abb. 7f zeigt zunächst das Vorgehen der Zungenbogenbildung (wie schon Abb. 5), während die Erweiterung der Verbindung mit dem Vestibulum (bzw. die Angliederung desselben an die K.tasche) noch unvollendet ist. Bei Abb. 7g erscheint dieses fast nur noch als eine sekundäre Vertiefung der K.tasche, unterhalb welcher der Zungenhöcker sich andeutet. Dabei ist wieder besonders zu beachten, daß Zungenbogen und Zungenhöcker direkt ans Vestibulum angrenzen (vgl. Abb. 6) und daher weiterhin außen von dessen Epithel überzogen werden (vgl. auch Abb. 8). Noch ist keine Verbindung des Vestibulums mit dem Atrium eingetreten. Diese tritt als N.membran erst beim Stad. h auf (1), um dann beim Stad. i einzureißen. Damit sind schon recht ähnliche Zustände wie auf der linken Seite erreicht, wenn auch die Proportionen der Teile noch sehr wesentlich verschieden sind.

Das Vestibulum ist rechts schon viel deutlicher, sein Beitrag zum „Lig. denticulatum“ beträchtlicher, während die äußere Öffnung zunächst sehr wenig ausgedehnt ist, wenigstens in der Richtung der späteren K.spalten. — Mit der Verbindung zwischen Zungenhöcker und Zungenbogen, die rechts nur wenig später als links eintritt, gleichen sich auch diese Unterschiede rasch aus, und bald darauf sind rechte und linke K.taschen, samt ihren Korrelaten, spiegelbild-

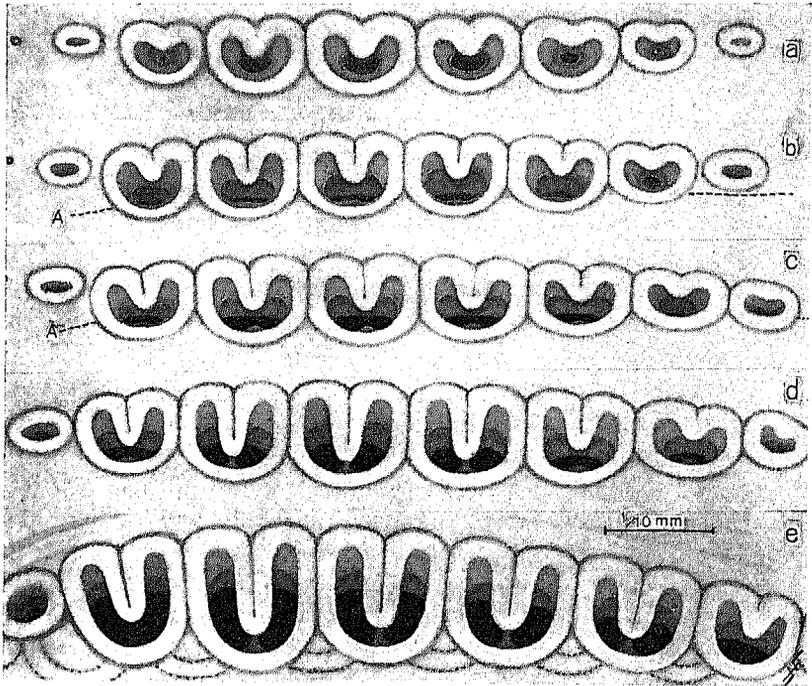


Abb. 8. Rechtsseitige Reihe („sekundärer“) K.taschen und ihre Veränderung im späteren Verlauf der Metamorphose. Man vergleiche die Abb. 7 und stelle die Einordnung der dort dargestellten (4.) Tasche im Gesamtbild fest. Stadium g und h sind hier durch einen mittleren Zustand vertreten; dagegen ist zwischen i und k noch ein weiteres Stadium (e) eingeschoben. Man beachte das Zurückbleiben (dauernd) der 1. und, in geringerem Grade, der 2. K.tasche, sowie der hinteren Glieder der Reihe (vorübergehend, in verschiedenen Abstufungen), welche die Untersuchung stark zu erleichtern geeignet sind. (Stad.  $M_7$ — $M_{10}$ .)

a Die Verbindung der K.tasche mit dem N. ist bei der 2. durch einen engen Porus, bei der 3.—5. durch weite Öffnungen hergestellt. Das Atrium liegt noch wesentlich tiefer.

b Die obere Grenze desselben (A) reicht an die Vestibula der 2.—6. K.tasche heran, und ist bei der 3.—5. nur noch durch dünne Membranen (dunkel) davon getrennt.

c Diese Nephridialmembranen sind teilweise durchgebrochen (schwarz), die K.taschen also durch die Vestibula mit dem Atrium verbunden.

d Die entstandenen, noch engen Öffnungen („K.spalten“) sind bereits wieder durch die Verbindung von Zungenbögen und Zungenhöcker verengt und geteilt (Stad.  $M_9$ — $M_{10}$ ).

e Sie erweitern sich langsam durch Streckung der Bögen, an deren unteren Enden besondere Wachstumszentren zur Ausbildung kommen. In bloßen Umrissen ist hier auch die relative Lage des Unterrandes der linken K.taschen angedeutet, wie sie bei veränderter Einstellung etwa im Totalpräparat erkennbar wäre.

lich ausgeglichen. Damit ist das Endstadium der Metamorphose erreicht (Abb. 7 k).

Vollständiger als auf Abb. 7 kommen einige Verhältnisse zum Ausdruck, wenn man die ganzen K.taschenreihen darstellt (Abb. 8). Man sieht dann nicht nur, wie jede einzelne K.tasche durch das Vestibulum einen Zuschuß zum Atrium liefert, sondern erkennt auch, wie diese Zuschüsse in ihrer Gesamtheit eine Reihe bilden, eine allerdings erst unvollständig konstituierte Einheit. Man fasse insbesondere die halbdunklen Halbmonde über den schwarzen K.mündungen bei Abb. 8 e ins Auge, eine Längsreihe von segmentalen Hohlräumen cölomatischen Ursprunges, nämlich der Sinus vestibulorum (vgl. Abb. 6 d), darstellend, welche erst durch das Atrium verbunden erscheinen.

Diese Reihe, die sich später rückwärts fortsetzt, in dem Maße, als neue K.taschen differenziert werden, läßt sich auch bildhaft sehr wohl mit dem Vornierengang der Cyklostomen und Selachier vergleichen. Daß er, wie dieser, eine Art Urinogenitalgang darstellt, nach Ursprung und topographischen Beziehungen deutlich übereinstimmend, wurde oben S. 501 an Hand der Querschnitte erläutert und wird noch unter anderen Gesichtspunkten näher zu erörtern sein.

Auffallen muß, daß ein wesentlicher Bestandteil des K.korbes am Ende der Metamorphose noch gänzlich fehlt, nämlich die Synaptikel. Ihre Entstehung ist noch nie deutlich und richtig dargestellt worden und soll hier nur zur Ergänzung der Bilder kurz erwähnt werden: Alle Synaptikel werden paarweise von den Zungenhöckern bzw. ihrer Verbindung mit den Zungenbögen abgespalten (genauer: von den den K.bögen zugekehrten Kanten dieser Gebilde, welche in die unteren Ränder der K.spalten auslaufen). Durch das überragende Wachstum der Bögen am unteren Ende gedrängt, rücken sie weiterhin dorsalwärts. Die erste Serie entsteht schon sehr bald nach der Metamorphose, noch bevor eine neue Vermehrung der K.taschen (über die normalen 8 postlarvalen Paare hinaus) eingesetzt hat. — Ich bezeichne das Zungenbogen und Zungenhöcker verbindende Bändchen (Abb. 6 d, bei 27; Abb. 7 e, bei 8) im Hinblick auf diese Entwicklung weiterhin als „Primärsynaptikel“.

Wie schon SPENGLER (1890) richtig gesehen hatte (die Vorgeschichte war ihm allerdings nicht bekannt) laufen dann die jungen Synaptikel ganz unten über die K.spalten, die Zungenbögen kreuzend. Von der Entstehung sekundärer K.öffnungen unter den primären, diesen

irgendwie vergleichbar, kann aber keine Rede sein, und ich vermag auch VAN WIJHE (1914) und seinen anschließenden theoretischen Bemerkungen (p. 62) nicht ganz beizupflichten. K.taschen und K.bögen sind auf dem Stad. der Abb. 7 e u. k Einheiten von sehr bestimmter Prägung und, wie wir gesehen haben, sehr eigenartiger Vorgeschichte. Die Tatsache, daß unterhalb der sich anlegenden Synaptikel (bei deren Ablösung) Durchbrüche von der K.tasche ins Vestibulum auf-treten, ist nicht als Anlage neuer K.poren zu beschreiben, noch kann die fertige K.spalte danach als eine Doppelreihe von solchen angesehen werden. Viel natürlicher ist es vielmehr, zu sagen, daß die neu angelegten Synaptikel langsam an den K.bögen hochrücken, die obersten schließlich bis in den Bereich der Sinus vestibulorum hinein (vgl. Abb. 6 d). Dabei scheint allerdings das Unterende jedes primären und sekundären K.bogens als eine Art neuen Wachstumspunktes zu funktionieren und damit wesentlich an der Verschiebung beteiligt zu sein. Natürlich bleibt aber das ganze System der Synaptikel je innerhalb eines K.rahmens bzw. einer K.tasche. Es entstehen auch keine neuen K.bogenstücke, sondern die alten wachsen bloß in ungleichem Grade, weit vorwiegend am untersten Ende.

Natürlich schiebt sich das ganze System der Synaptikel zwischen die eigentlichen K.taschen und das Vestibulum und ihr Material ist wohl, wie das der Zungenbögen und Zungenhöcker, mindestens außen nephridialen Ursprungs. Sie setzen daher auch bis zum erwachsenen Zustand in verschiedener Weise an primäre und sekundäre K.bögen an, nämlich an die vorderen bzw. hinteren Außenkanten der ersteren, und an die Außenflächen der letzteren. Auch die Synaptikel beziehen sich also mindestens indirekt auf die genetische Verbindung von K.taschen und Nephridien.

Wie es sich damit im Einzelnen bei anderen Pharyngotremen verhält, ist im Vorstehenden unerörtert geblieben und geht jedenfalls über den Rahmen dieser Abhandlung hinaus. Ich zweifle aber nicht daran, daß die hier für *Amphioxus* gemachten Feststellungen sehr allgemeine Bedeutung haben. Daß sich *Asymmetron* bis ins einzelne ähnlich verhält, habe ich bereits selber feststellen können. Darüber an anderer Stelle! Doch vermute ich, daß auch die Entero-pneusten sich grundsätzlich entsprechend verhalten, daß insbesondere echte N.anlagen bei ihnen gebildet werden und die K.taschen eröffnen. Wer die Schwierigkeit dieser Untersuchungen kennt, wird sich nicht darüber wundern, daß sie bisher übersehen wurden. Nach den vor-

liegenden Beobachtungen wird aber die Feststellung beträchtlich erleichtert sein. —

Natürlich habe ich bei primitiven Vertebraten, nämlich Cyklostomen und Selachiern, sorgfältig nach Anklängen an die hier geschilderten Vorgänge gesucht. Im allgemeinen ist mir aber heute klar, daß der Durchbruch der K.taschen völlig unabhängig geworden ist von der Bindung an die Vorniere. Auch da, wo, wie bei Petromyzon, Vornierenrudimente im Bereich der Kopfregion noch nachzuweisen sind, kann eine andere als engste Lagebeziehung zum oberen Ende der durchbrechenden K.taschen nicht nachgewiesen werden; allerdings ist gerade hier die K.öffnung selber bereits in atypischer Weise reduziert worden.

Bei Selachiern ist das anfangs nicht der Fall. Aber wie bei anderen Gnathostomen, ist hier die Vorniere bereits weiter abgebaut und auf die Zone hinter dem Ductus Cuvieri beschränkt. Was auffallen mag, ist, daß der Mesoblast dem Oberrand der durchbrechenden K.spalten stets sehr innig anliegt, dafür ein anscheinend völlig unmotiviertes Interesse bekundend. Die Verbindung zwischen dem Darmepithel der K.taschen und der Epidermis dürfte aber bei allen Vertebraten eine direkte geworden sein.

Eine Zusammenfassung der tatsächlichen Feststellungen erübrigt sich. Um einen Überblick zu gewinnen, durchgehe man der Reihe nach (a) die 8 Abbildungen und ihre Erklärungen, sowie (b) die unterstrichenen (gesperrt gedruckten) Stellen des Textes. — Eine anschaulichere und vollständigere Darstellung vieler Einzelheiten wird sich erst an Hand einer neuen Illustrierung der ganzen Entwicklungsstadien durchführen lassen.

#### IV. 10 Thesen zur theoretischen Verknüpfung.

1. Die K.taschen sind ursprünglich einfach segmentale Darmaussackungen, wie sie auch bei anderen Cölomaten (Aneliden, Arthropoden) vorkommen. Bei den Vorfahren der Pharyngotremen haben sie aber durch die Eröffnung nach außen eine neue Bedeutung erlangt.

2. Die Nephridien sind ein uraltes gemeinsames Erbe aller Cölomaten; sie sind, ebenso wie die Genitalgänge, cölothelialen Ursprunges.

3. Beiderlei Cölomausgänge sind phylogenetisch aus einerlei „Protocölomodukten“ herzuleiten, durch Gliederung und Sonderung

derselben in physiologisch verschiedene, schließlich getrennte Organe. Aus solcher Vorgeschichte hat sich ihre vielfach heute noch enge strukturelle und funktionelle Verbindung ergeben.

4. Bei den Vorfahren der Pharyngotremen haben die engen physiologischen und topographischen Beziehungen zwischen K.taschen und Nephridien zum Durchbruch der ersteren in die Ausgangsteile der letzteren geführt, wodurch die K.taschen eine zunächst indirekte Verbindung nach außen erlangt haben. Ihre „K.spalten“ sind also morphologisch [nämlich dem Ursprung nach] N.poren, und behalten diesen Charakter bei Akraniern ontogenetisch bei.

5. Bei den Vorfahren der Vertebraten ist die Verbindung der K.taschen mit der Epidermis eine direkte geworden, durch Verkümmern der diese Verbindung bei Akraniern vermittelnden Teile der Nephridien im Bereich des Kiemendarmes.

6. Bei den Vorfahren aller Chordaten hat das vorderste, nämlich das dem 2. Segment angehörende K.spaltenpaar die Funktion des verkümmerten alten Cölomatenmundes (Palaeostoma) übernommen. Dasselbe wird im Verlauf der Ontogenese in eine von seitlichen Falten eingefasste „Mundhöhle“ einbezogen. Doch ist wenigstens bei Akraniern die ursprüngliche Natur dieses „Neostoma“ ontogenetisch noch völlig deutlich geblieben.

7. Jedem Nephridium der Chordaten sind von Haus aus 3 Hauptabschnitte zuzuschreiben, nämlich a) der erweiterte Ausgangsteil (Vestibulum), der vor allem die Verbindung zwischen K.taschen und Epidermis vermittelt, b) das darein mündende N.kanälchen, c) der daran innen anschließende Nephrostomteil, der sich bei Akraniern und Vertebraten verschieden verhält. — Er dürfte ursprünglich trichterförmig ins Cölom gemündet haben und die Zellen der oberen Lippe dürften zu Solenocyten spezialisiert gewesen sein. Bei den Akraniern ist aber die Öffnung ins Cölom, bei den Vertebraten sind die Solenocyten anscheinend vollständig verkümmert.

8. Die aufeinanderfolgenden Vestibula einer Seite werden bei Akraniern ontogenetisch an die obere Kante des Atriums angeschlossen, wodurch sie ein längsverbundenes System bilden. Dieser Atriumkante, die phylogenetisch auf eine epibranchiale Epidermisrinne zurückgeführt werden muß, sind ursprünglich auch die Gonadenanlagen, bzw. die der Genitalgänge, angeschlossen. Wir dürfen darum eine solche Epidermisrinne als die ursprüngliche Form des Urinogenitalganges der Chordaten ansehen.

9. Bei den Vertebraten haben sich postbranchiale N.kanälchen [genauer: deren den Vestibula homologe Außenteile] zur Bildung des Vornierenganges verbunden und von der Epidermis [die allerdings auch noch rinnenförmig eingesenkt sein kann, und zu der sie noch immer eine scheinbar unmotivierte Affinität zeigen] abgelöst. Der Vornierengang ist also der Reihe der Vestibula homolog und hat die Epidermisrinne funktionell ersetzt, während dieselbe bei den Atriozoen (Tunikaten und Akraniern) sich zum Atrium ergängt hat.

10. Wie bei den Akraniern auch die Gonaden sich ursprünglich an die obere Atriumkante anschließen, so schließen sich bei den Vertebraten auch die Urnierenkanälchen [ursprünglich ebenfalls streng segmentale Gebilde] an den Vornierengang, der damit zum Urnierengang wird, an. Die Ausgangsteile derselben, nämlich die „Tubuli contorti“, sind den Genitalgängen („Narben“), die „Urnierenbläschen“ den „Gonadenhöhlen“ des *Amphioxus* gleichzusetzen, wie schon BOVERI (1892) im wesentlichen richtig gesehen hat. Die Gonadencölome, in die bei *Amphioxus* die Keimdrüsen eingebettet werden, sind den Vertebraten beim Rückzug der Keimzellen in die Genitalfalte verlorengegangen; in der Anlage sind sie freilich bei allen Selachiern noch aufs Deutlichste zu erkennen. (Darüber noch an anderer Stelle Genaueres!)

## V. Literaturverzeichnis.

- BOVERI, TH., 1890, Über die Niere des *Amphioxus*. Sitzber. Ges. Morph. u. Physiol. München 6.
- , 1892, Über die Bildungsstätte der Geschlechtsdrüsen und die Entstehung der Genitalkammern beim *Amphioxus*. Anat. Anz. 7.
- , 1892, Die Nierenkanälchen des *Amphioxus*. Ein Beitrag zur Phylogenie des Urogenitalsystems der Wirbelthiere. Zool. Jb. (Anat.) 5.
- , 1904, Bemerkungen über den Bau der Nierenkanälchen des *Amphioxus*. Anat. Anz. 25.
- CONKLIN, E. G., 1932, The Embryology of *Amphioxus*. J. Morph. 54.
- FRANZ, V., 1927, Morphologie der Akranier. Erg. Anat. 27.
- , 1935, Einige Einzelheiten an den Nephridien von *Branchiostoma*. Z. mikrosk.-anat. Forschg. 35.
- GOODRICH, E. S., 1895, On the Coelom, Genital Ducts and Nephridia. Quart. J. microsc. Sci. 37 (vgl. auch 40, 41, 43).
- , 1902 u. 1909, On the Structure of the Excretory Organs of *Amphioxus*. Ibid. 45 u. 54.

- GOODBICH, E. S., 1930, The Development of the Clubshaped Gland in Amphioxus. *Ibid.* 74.
- , 1934, The Early Development of the Nephridia in Amphioxus. *Ibid.* 76.
- HATSCHKEK, B., 1881, Studien über die Entwicklung des Amphioxus. *Arb. zool. Inst. Wien* 4.
- HATTA, S., 1901, The Development of Pronephros and Segmental Duct in Petromyzon. *J. Coll. Sci. Imp. Univ. Japan* 13.
- KORSCHÉLT u. HEIDER, 1936, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere. Neubearbeitet v. E. KORSCHÉLT, Jena, 2.
- LANKESTER, E. R., 1889, Contributions to the knowledge of Amphioxus lanceolatus. *Quart. J. microsc. Sci.* 29.
- , 1898, Note on the Development of the Atrial Chamber in Amphioxus. *Ibid.* 40.
- LANKESTER, E. R. & WILLEY, A., 1890, The Development of the Atrial Chamber of Amphioxus. *Ibid.* 31.
- LEGROS, R., 1909 (Anonym), Sur le developpement des fentes branchiales et des canalicules de WEISS-BOVERI chez l'Amphioxus. *Anat. Anz.* 34.
- MACBRIDE, E. W., 1914, Textbook of Embryology. 1. Invertebrata. London.
- NÆF, AD., 1926, Das Verhältnis der Chordaten zu niederen Tierformen und der typische Verlauf ihrer frühen Entwicklung. *Biol. Zbl.* 46.
- , 1926, Zur Deutung des Kopfendes vom Amphioxus lanceolatus und der Chordaten überhaupt. *Pubbl. Staz. zool. Napoli* 7.
- , 1931, Phylogenie der Tiere. *Handb. d. Vererb.wiss. Berlin* 3.
- , 1933, Die Vorstufen der Menschwerdung. Jena.
- , 1934, Zur Entwicklung der Nephridien beim Amphioxus. *Verh. Schweiz. Naturf. Ges. Zürich.*
- , 1936, Kurze Mitteilungen zur Entwicklung von Akraniern und Selachiern. *Ibid. Solothurn.*
- , 1938, Zur Entwicklung der Kiementaschen und Nephridien beim Amphioxus. *Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich* 83 (Beiblatt).
- SPENGLER, J. W., 1890, Beiträge zur Kenntnis der Kiemen des Amphioxus. *Zool. Jb. (Anat.)* 4.
- WEISS, F. E., 1890, Excretory Tubules in Amphioxus. *Quart. J. microsc. Sci.* 31.
- WIJHE, J. VAN, 1914, On the Metamorphosis of Amphioxus lanceolatus. *Proc. K. Akad. Wetensch. Amsterdam* 16.
- WILLEY, A., 1891, The Later Larval Development of Amphioxus. *Quart. J. microsc. Sci.* 32.