

Aus dem zoologisch-vergl. anatomischen Institut der Universität Zürich.

---

## Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Nephridien niederer Oligochaeten.

Von

YVONNE BOVERI-BONER.

(Als Manuskript eingegangen am 1. April 1920.)

Die ausführliche Arbeit, aus welcher hier ein Auszug gegeben werden soll, wurde unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. K. Hescheler im zoologisch-vergleichend anatomischen Institut der Universität Zürich ausgeführt und wird als Dissertation im Verlage von Gustav Fischer in Jena erscheinen.

Es sei mir auch an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, sowie Fräulein Privatdozent Dr. M. Daiber für das anregende Interesse, das sie meiner Arbeit immer entgegenbrachten, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

In diesem kurzen Auszug kann ich unmöglich auf die sehr zahlreichen Literaturnummern eingehen, die sich mit der Morphologie der Oligochaetennephridien befassen. Ich möchte nur zur allgemeinen Orientierung erwähnen, dass das einfachere Nephridium der Limicolen nach den Darstellungen von Vejdovský und Beddard meistens folgendermassen gegliedert ist: Es erstreckt sich über zwei Segmente; der Trichter, aus wenig Zellen aufgebaut, ragt in das vordere Segment hinein; sein Hals tritt durch das Dissepiment in das hintere Segment ein, und auf ihn folgt der grössere Teil des Nephridiums. Dieser besteht aus einem dicht hinter dem Dissepiment liegenden, angeschwollenen, drüsigen Abschnitt, dem sich daran anschliessenden, mehr oder weniger geschlungenen Kanal, und dem Ausführungsgang; der Exkretionsporus liegt meistens unmittelbar vor dem ventralen Borstenbündel. In jedem Segment kommt ein Paar Nephridien vor; in den ersten 5—6 Segmenten sind aber keine Nephridien vorhanden, sie werden zwar dort auch angelegt, degenerieren aber später; ebenso degenerieren sie bei der Geschlechtsreife in den Geschlechtssegmenten.

Über die Physiologie der Exkretionsorgane gehen die Ansichten

noch weit auseinander. Übereinstimmend sind die Autoren nur darin, dass nicht nur durch den Trichter Exkretionsstoffe aus der Cöloflüssigkeit aufgenommen werden, sondern auch durch die phagocytär wirkenden Wandungen des Nephridiums. Nach den meisten modernen Autoren wird vom Trichter allerdings nur Flüssigkeit aus dem Cölo aufgenommen.

Auch über die Entwicklung der Nephridien besteht noch keine allgemein anerkannte Ansicht. Nach den einen sind die Nephridien rein ektodermalen Ursprungs, nach den andern rein mesodermalen, und wieder nach andern entstehen sie aus doppelten Anlagen, aus einer ektodermalen und einer mesodermalen, die sich im Laufe der Entwicklung vereinigen.

In der mehr theoretischen Frage nach der Abstammung der Annelidennephridien und damit der Annelidenorganisation überhaupt stehen sich zwei Ansichten gegenüber: Diejenige Berghs, nach der man das Wassergefäß-System der Plattwürmer nur mit den Urnieren der Anneliden homologisieren darf, die definitiven Nieren der Anneliden hingegen die in den Dienst der Exkretion getretenen Geschlechtsleiter darstellen. Die segmentierte Leibeshöhle der Anneliden ist allerdings auch nach Berghs Meinung den Höhlen der Geschlechtsfollikel der Plattwürmer und Nemertinen homolog. Nach der andern Ansicht, der Einheitstheorie, die hauptsächlich von Lang und Goodrich verfochten wird, bilden die Kopfnieren und die definitiven hinteren Nephridien der Anneliden eine Reihe homologer Organe, die auf das Wassergefäß-System der Platyzoen zurückzuführen ist.

### Eigene Untersuchungen.

Meine Untersuchungen beschränken sich auf die Nephridien folgender limicoler Oligochaeten:

*Aeolosoma quaternarium* Ehrenberg.

*Chaetogaster diaphanus* Gruithuisen.

*Stylaria lacustris* L.

*Tubifex tubifex* Müller.

*Lumbriculus variegatus* Müller.

*Haplotaxis gordioides* Hartmann.

Ich fixierte die Tiere meistens mit Sublimatlösung und färbte die Schnitte mit den gebräuchlichen Farbstoffen: Haemalaun, Haematein I. A. nach Apathy und Eosin, oder mit Boraxkarmin und Blochmannscher Lösung.

Die Nephridien von *Aeolosoma quaternarium* sind wohl infolge der Kleinheit der Tiere dieser Art sehr einfach gebaut; das ganze

Organ scheint aus einer drüsigen Masse zu bestehen, die von einem Kanallumen durchbohrt ist. Nach vorn ist das Nephridium birnförmig angeschwollen und liegt frei im Cölom; dieser Teil besitzt an seinem vorderen Pol eine trichterförmige Oeffnung, an deren Rand Wimpern inserieren; eine Wimperflamme zieht nach dem Lumen des Nephridialkanals, und ein Wimperkranz schlägt frei nach der Cölohmöhle. Eine einfache Schlinge zieht an der Seite des Darmes in die Höhe. Der Kanal besitzt vor seiner Mündung eine kleine Erweiterung. Am Nephridium sieht man nirgends Zellgrenzen, das Protoplasma ist wabig und granuliert, mit unregelmässig eingestreuten Kernen.

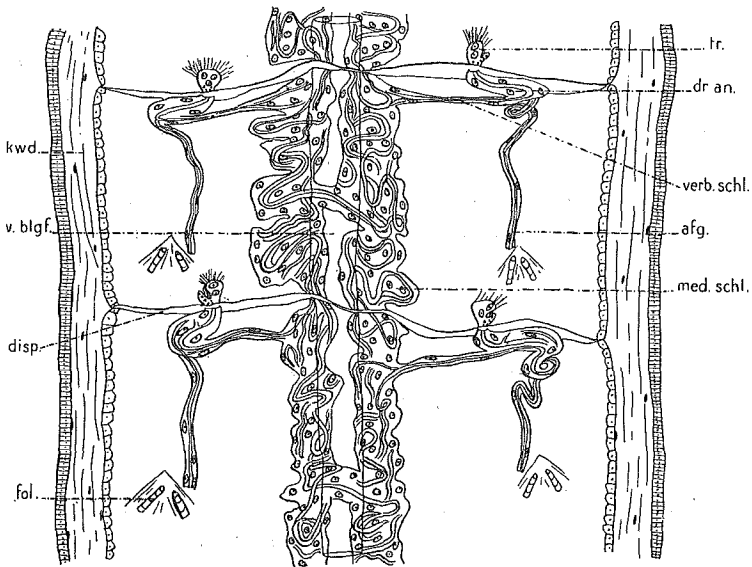
Das Nephridium von *Chaetogaster diaphanus* ist ganz abweichend von demjenigen anderer Oligochaeten gebaut. Jedes Nephridium ist bei *Chaetogaster* ein zweiseitenkliges U-förmiges Organ, das vor dem Borstenbündel des betreffenden Segmentes liegt, und dessen Bogen dorsal gerichtet ist. Das Nephridium ist auf ein Segment beschränkt und besitzt keinen Trichter; es besteht im Ganzen aus einer Gewebsmasse, die von feinen Kanälen in allen Richtungen durchzogen ist. In diesem zusammenhängenden Lacunensystem konnte ich keinen Hauptkanal mit Seitenzweigen, wie ihn Vejdovský beschreibt, unterscheiden. Wimpern waren weder beim Lebenden noch auf Präparaten im Kanallumen zu sehen. Es war mir unmöglich festzustellen, ob das Organ vom Peritoneum überzogen ist; alle Kerne, die ich an ihm beobachtete, schienen mir gleich zu sein und dem Nephridium anzugehören; ebensowenig konnte ich je Zellgrenzen an ihm entdecken.

Das Nephridium von *Stylaria lacustris* ist sehr einfach, fast schematisch in seinem Bau. Es besteht aus einem praeseptalen Trichter, einem angeschwollenen Postseptale, und aus einem von diesem abgehenden Kanal, der stark aufgeknäuel ist. Der Trichter ist sehr einfach, er besteht nur aus zwei oder drei Zellen und trägt an seinem freien Rande protoplasmatische Fortsätze, zwischen denen lange feine Wimperhaare stehen. Nach dem Lumen hin zieht eine Wimperflamme, die bis in den postseptalen Teil hineinreicht. Die Wandung des angeschwollenen Postseptale enthält oft zahlreiche, mehr oder weniger grosse Einschlüsse, wahrscheinlich durch Phagocytose aufgenommene Exkretprodukte. Vom hinteren Pol dieses angeschwollenen Teils geht der Nephridialkanal ab, der als Hauptmasse des Nephridiums in der Cölohmöhle einen grösseren Knäuel bildet; dieser Knäuel besteht aus den Aufwindungen ein und derselben Schlinge, die von zwei parallelen Lumina, welche aber nirgends miteinander kommunizieren, durchbohrt wird. Beim Lebenden kann

man sehr gut beobachten, wie die Wimperung in den zwei parallelen Lumina immer in entgegengesetzter Richtung verläuft. Die Wandung der Nephridialkanäle ist nach aussen gleichmässig dick; zwischen den zwei Lumina ist die Wandung bedeutend dünner. Zellgrenzen konnte ich auch bei diesem Nephridium nirgends entdecken; ebenso wenig konnte ich, entgegen Vejdovskýs Ansicht, an ihm einen peritonealen Überzug bemerken. Die Wimperung im Lumen scheint von Wimperflammen herzuführen, die im Verlauf des Kanals in gewissen Abständen angebracht sind.

Bei *Tubifex tubifex* sind die beidseitigen Nephridien eines Segments zuweilen verschieden stark ausgebildet, oft ist sogar in einem Segment nur ein Nephridium vorhanden, und immer sind gewisse Nephridialschlingen in ihrem Verlauf durch Peritonealzellen eng mit dem ventralen Blutgefäss verbunden. Ferner reichen bei den Nephridien von *Tubifex tubifex* nicht nur die Trichter, sondern auch noch Schlingenteile in das vorhergehende Segment, ohne dass sich dieselben jedoch mit den Schlingen des vorderen Nephridiums verbinden. Der Trichter bildet ein schmal ausgezogenes Rohr mit drei oder vier Kernen und mit einer stark ausgebildeten Wimperflamme. Der Trichterhals geht hinter dem Dissepiment in einen mehrfach auf sich selbst aufgewundenen Kanal über; dieser zieht dann in ziemlich geradem Verlauf im Peritoneum längs dem Ventralgefäss nach hinten bis zur Ampulle, in die er am vorderen Pol einmündet. Diese Ampulle ist eine für das Nephridium von *Tubifex tubifex* besonders charakteristische Bildung; sie enthält immer feinkörnige Konkretionen, wahrscheinlich Exkretprodukte. Der von der Ampulle abführende Kanal entspringt an ihrem hinteren Pol, verläuft noch ein Stück weit nach hinten, biegt dann um, geht nach vorn und durch das Dissepiment hindurch. Im hinteren Drittel des vorderen Segmentes biegt er wieder um, und dieser zurückgehende Kanal nimmt seinen Verlauf immer im Peritoneum, mit dem Blutgefäss eng verbunden, bis zur Ampulle; hinter dieser biegt er um und wendet sich wieder nach vorn; dann geht er seinem ersten Schenkel parallel von neuem durch das Dissepiment. Im vorderen Segment biegt er ungefähr auf der gleichen Höhe, auf der er entspringt, um und verläuft wieder im Peritoneum nach hinten. Im hinteren Segment biegt er im vorderen Drittel lateral ab und wird zum Ausführungsgang; vor dem Porus besitzt er eine unregelmässig ausgesackte Erweiterung. Das Gewebe des Nephridialkanals ist histologisch immer scharf zu scheiden von dem umgebenden Peritonealgewebe; zwischen beiden sind scharfe Zellgrenzen zu sehen. Die Kerne der Nephridialkanäle

sind meistens etwas grösser, mit hellerem Chromatin, als diejenigen des Peritoneums. An den Nephridialschlingen konnte ich nie Zellgrenzen unterscheiden, im Peritoneum sind sie dagegen sehr deutlich. An der Umbiegungsstelle des im Peritoneum verlaufenden Kanals verändert sich die Wandung desselben; ihr Volumen schwillt stark an, und zwischen den Plasmasträngen liegen grössere Granula, wahrscheinlich durch Phagocytose aufgenommene Exkretionsprodukte.



*Lumbricus variegatus*. Nephridien.

- |                                    |                                 |
|------------------------------------|---------------------------------|
| kwd. = Körperwand;                 | v. blgf. = ventrales Blutgefäß; |
| disp. = Dissepiment;               | fol. = Borstenfollikel;         |
| tr. = Trichter;                    | dr. an. = drüsige Anschwellung; |
| verb. schl. = Verbindungsschlinge; | afg. = Ausführungsgang;         |
| med. schl. = mediale Schlingen.    |                                 |

Andere Bildungen, die nicht direkt mit den Nephridien zusammenhängen, waren bei *Tubifex tubifex* immer auffallend. Ich fand solche sonst nur bei höheren Oligochaeten beschrieben und möchte sie als phagocytäre Organe ansprechen. Man findet sie bei *Tubifex tubifex* als traubenförmige Gebilde fast in allen Segmenten auf der dorsalen Seite des Darmes, im Winkel zwischen ihm und dem Dissepiment. Muskelzüge, die aus der Darmmuskulatur sich abzweigen, bilden das Gerüst, an dem sich die vermutlich phagocytären birnförmigen Zellen mit ihren Stielen anheften. Die Zellen besitzen ein wabiges Plasma; in den peripher gelegenen besonders werden verschiedene

homogene Einschlüsse angetroffen, die sich verschieden stark mit dem Plasmafärbstoff färben; auch in den Maschen des Gerüsts findet man oft Häufchen solcher Körner.

An den Nephridien von *Lumbriculus variegatus* ist eine eigentümliche Bildung zu erkennen, die ich mit Hilfe der beigefügten schematischen Textfigur eingehender darzustellen versuche. Die aufeinanderfolgenden Nephridien und die in einem Segment rechts und links liegenden sind nämlich durch besondere medial gelegene Schlingenteile verbunden. Ich unterscheide darum zur leichteren Verständigung an diesen Nephridien (Textfigur) den antesptalen Trichter, im Postseptale einen drüsig angeschwollenen Teil, der unmittelbar hinter dem Dissepiment liegt; von dessen hinterem Pol gehen zwei Schlingen ab; die eine, der Ausführungsgang, verläuft ventralwärts nach hinten zum Exkretionsporus; die andere verläuft ziemlich gerade gestreckt medianwärts und verbindet sich mit dem durch alle Segmente ziehenden medialen Kanalsystem. Dieses Kanalsystem bildet eine an den Seiten des Ventralgefässes gelegene und auf dasselbe übergreifende Zellwucherung; ihr lateraler Rand ist unregelmässig gelappt und flottiert frei in der Cölohmöhle. Innerhalb dieser Zellmasse beobachtet man ein wirres Durcheinander von Kanallumina.

Am Trichter kann man deutlich zwei Lippen unterscheiden, eine dreizellige, grössere, medio-dorsale und eine kleinere, latero-ventrale. Von der mittleren Zelle der dorsalen Lippe geht eine starke Wimperflamme nach dem Lumen ab. Im drüsigen Postseptale bildet das Kanallumen Aussackungen, die sich untereinander zu einem Lacunensystem verbinden. Dieser Teil kann in seinem Plasma ganz verschiedene Einschlüsse enthalten, grosse oder ganz feine, die sich auch verschieden färben; wahrscheinlich werden sie durch Phagozytose aus dem Cölom aufgenommen und in diesem Teil verarbeitet; ihr verschiedenartiges Aussehen entspricht den verschiedenen Stufen des Exkretionsprozesses. Die Verbindungsschlinge zwischen dem drüsigen Teil und den medialen Schlingen enthält zwei nebeneinander parallel verlaufende Lumina. Das eine bildet sich aus dem Lacunensystem des Filters und führt zu dem medialen Kanalsystem; das andere kommt von diesem und geht in den Ausführungsgang über. Die Wandung dieses Verbindungsrohres ist gleichmässig dick mit eingestreuten Zellkernen; das Plasma ist fein granuliert. Bei den medialen Schlingen war es mir wegen der Feinheit der Lumina und ihrer grossen Verworrenheit unmöglich, den genauen Kanalverlauf festzustellen. Das einzige, was sich mit Sicherheit sagen lässt, und was

ich beim Lebenden beobachten konnte, ist, dass die Kanäle von rechts nach links ziehen und ebenfalls durch die Dissepimente von einem Segment zum andern. Die Lumina verlaufen meistens zu zwei oder drei parallel in den verschiedensten Richtungen; nie konnte ich aber eine Verzweigung eines Lumens beobachten, sodass ich kaum glaube, dass man diese Bildungen den Mikronephridien der Terricolen gleichstellen darf, deren Lumina doch ein Netzwerk bilden, oder dem nephridialen Netzwerk von *Pontobdella*. Auch in diesen Teilen ist das Plasma fein granuliert. Zellgrenzen sind niemals wahrnehmbar. Der Ausführungsgang bildet einige spiralförmige Windungen; vor dem Porus besitzt er eine kleine Erweiterung. Beim lebenden *Lumbricus* beobachtet man in allen Kanalteilen, auch in den medialen Schlingen, eine lebhaft wimpernde Bewegung: auf Schnitten kann man aber nur schwer Wimpern mit Sicherheit feststellen. Im normalen Schwanzende reichen die Nephridien, sowie die medialen Schlingen, bis zu den hintersten Segmenten; in einem regenerierenden Hinterende hingegen beobachtete ich nur paarige getrennte Nephridialanlagen; von einem medialen Kanalsystem war noch keine Spur zu sehen.

Das einzelne Nephridium stellt bei *Haplotaxis gordioides* ein ziemlich kompaktes Organ dar, das die Cölohmöhle fast ganz ausfüllt. Man kann daran den Trichter, den Kanal und das umhüllende Peritoneum, das hier sehr stark entwickelt ist und der Masse nach den Hauptbestandteil des Nephridiums darstellt, unterscheiden. Der Trichter öffnet sich im vorderen Segment und ist demjenigen der Lumbriciden sehr ähnlich; seine grössere medio-dorsale Oberlippe besteht aus einem Kranz zylindrischer Randzellen, welche eine grössere Zentralzelle umgeben. Die Randzellen tragen Wimpern, die ins Cölom hineinreichen, und die Zentralzelle eine ins Lumen ziehende Wimperflamme. Die kleinere Unterlippe besitzt zwei oder mehrere Reihen dicht nebeneinanderliegender Kerne. Trichter und Trichterhals sind aussen vom Peritoneum bekleidet. Hinter dem Dissepiment bildet der Nephridialkanal einen Plexus, der sich aber bald wieder in einen einzigen Kanal mit geschlängeltem Verlauf sammelt. Dieser Kanal verläuft zuerst medial nach hinten oben, dann biegt er nach vorne und unten um, und wird ventral verlaufend zum Ausführungsgang. An der Kanalwandung sind keine Zellgrenzen zu sehen. Das Peritoneum umgibt alle Teile des eigentlichen Nephridiums und kann morphologisch und wohl auch funktionell nicht von ihm getrennt werden, indem durch seine starke Ausbildung das kompakte Organ zustande kommt, das wir als Nephridium bezeichnen. Von der Plexusregion des Nephridialrohrs an, bis zum Beginn des Aus-

führungsganges, ist der Kanal von einer Masse grosser, blasig aufgetriebener Peritoneumzellen umgeben; ihr Plasma ist von feinvwabiger Struktur. Die Zellgrenzen sind meistens wahrnehmbar, und sehr oft besitzt eine Zelle zwei Kerne. Muskelfasern, die von der dorsalen Längsmuskulatur ausgehen und fächerförmig sich im Nephridium ausbreiten, befestigen dasselbe in der Leibeshöhle. Ausserdem dient das Peritoneum, das als flache Doppellamelle von der Körperwand zum Nephridialkanal zieht, wo seine Zellen allmählich immer grösser werden, als Aufhängeapparat für das kompakte Organ. Es scheint mir wahrscheinlich, dass den stark ausgebildeten Peritoneumzellen eine phagocytäre Funktion zukommt, dass die aus der Cölomflüssigkeit aufgenommenen Exkretstoffe in ihnen abgebaut, dem Kanal zugeführt und durch den Flüssigkeitsstrom zum Porus geschwemmt werden. So trifft man nämlich als erste sichtbare Spur dieser Tätigkeit im Innern der Nephridien sehr oft in Auflösung begriffene Borsten, oder grosse, verschmolzene Zellterritorien mit granuliertem Plasma, in denen Kerne, die oft Degenerationsmerkmale aufweisen, in ungeordneten Haufen liegen. Als letzte Folge dieser Phagocytose aber, beobachtet man oft, ebenfalls im Innern des Nephridialkörpers, grössere Höhlen.

### Zusammenfassung.

Betrachtet man nun die verschiedenen Nephridien dieser Arten der Limicolen vergleichend-anatomisch, so ist es schwierig, allgemein gültige morphologische Merkmale zu entdecken. Weder in der Trichterbildung, noch im Bau der Schlingen, noch in der Peritonealbekleidung herrscht ein einheitlicher Charakter, und die Veränderungen in diesen Teilen gehen nicht parallel, sodass man eine einzige auf- oder absteigende Reihe bilden könnte.

Einige Punkte geben Anlass zu theoretischen Folgerungen, die aber noch der Bestätigung durch erneute embryologische Studien bedürfen. Kann man wohl die geschlossenen Nephridien der Chaetogastriden mit den primitiv geschlossenen Nephridien der Polychaeten vergleichen, oder stellen sie vielmehr einen stark spezialisierten Abschnitt des gewöhnlichen offenen Oligochaetennephridiums dar?

Die Wimperflammen im Nephridialkanal von *Stylaria* sind nach der Einheitstheorie ein primitives Merkmal, das an die Wimperflammen des Platodenwassergefäss-Systems erinnert.

Das mediale Kanalsystem hingegen von *Lumbriculus* scheint nicht mit dem Wassergefäss-System der Platoden verglichen werden zu dürfen, es ist zu abweichend von diesem gebaut, und scheint eher



eine für *Lumbriculus* charakteristische Bildung zu sein, die durch die Spezialisierung eines bestimmten Nephridialabschnittes entstanden ist.

Besonders aber können die theoretisch wichtigen Fragen, die mit dem verschiedenen Verhalten des peritonealen Überzugs der Oligochaetenephridien und mit der verschiedenen Ausbildung der Nephridialtrichter zusammenhängen, nur durch neue embryologische Untersuchungen gelöst werden, wobei zu berücksichtigen ist, dass nach der Angabe einzelner Autoren ein Teil des Trichters bei den höheren Formen aus einer besonderen Anlage entstehen soll.

---