Die Renopericardialverbindung bei den einheimischen Nacktschnecken und anderen Pulmonaten.

Von

Gustav Rolle, Erfurt.

Hierzu Tafel XIV u. XV und 14 Figuren im Text.

Trotz des enormen Anwachsens der zoologischen Literatur kommt es doch noch zuweilen vor, daß man über die Organe häufig vorkommender einheimischer Tiere in der Literatur keine befriedigende Auskunft findet, sei es, daß darüber noch keine genügenden Beobachtungen vorliegen, sei es, daß Angaben nur an versteckten Stellen stehen, wo man sie nicht vermutet und nicht leicht findet.

Herr Professor H. E. Ziegler schlug mir vor, den Pallialkomplex der einheimischen Nacktschnecken Limax und Arion, über welchen nur wenige Angaben vorliegen, durch Rekonstruktion darzustellen und vor allem dem renopericardialen Verbindungsgang besondere Aufmerksamkeit zu schenken. Ich fühle mich verpflichtet, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. Ziegler zu danken für die mannigfachen Anregungen und das Interesse, welches er meinen Untersuchungen entgegenbrachte.

Die Existenz von renopericardialen Verbindungsgängen bei den Gasteropoden wurde wohl zuerst durch Gegenbaur in seinen Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden (1855) nachgewiesen. Die Durchsichtigkeit dieser pelagischen Gasteropodenformen macht es begreiflich, daß bei ihnen die Kommunikation zwischen Herzbeutel und Niere zuerst beobachtet wurde. Durch die Untersuchungen von Hancock, Bütschli u. a. wurde dann auch bei Prosobranchiern und Opisthobranchiern eine solche Verbindung zwischen Nephridien und Pericard nachgewiesen. Bei den

Pulmonaten erfolgte die Auffindung des Renopericardialganges verhältnismäßig spät, was wohl daran liegen mag, daß man zuerst die Stylommatophoren, und zwar als typischen Repräsentanten derselben Helix pomatia zur Untersuchung wählte; der Renopericardialkanal der Stylommatophoren ist aber relativ klein und kann nur auf Schnittserien mit Sicherheit nachgewiesen werden. O. Nüsslin war es, der bei Helix pomatia den Renopericardialkanal beobachtete, und damit zum ersten Male die Existenz dieses Kanales bei einem Repräsentanten der Pulmonaten nachwies. Diese grundlegenden Untersuchungen gaben die Anregung zu zahlreichen weiteren Beobachtungen, welche zu dem Resultat führten, daß bei allen Gasteropodenfamilien der Herzbeutel mit der Niere in Kommunikation steht.

Meine Untersuchungen erstrecken sich auf eine Anzahl einheimischer Stylommatophoren und Basommatophoren; für manche der von mir untersuchten Species ist der Renopericardialkanal vorher noch nicht bekannt gewesen, für einige andere ist er wohl schon von früheren Autoren aufgefunden und beschrieben worden, aber sie haben es meist unterlassen, eine klare Abbildung davon zu geben, und das ist wohl auch der Grund, weshalb man in keinem der gebräuchlichen Lehrbücher eine genaue Darstellung oder eine brauchbare Figur vom Pallialkomplex unserer gemeinen, überall häufig vorkommenden Nacktschnecken findet. Ich habe mir deshalb die Aufgabe gestellt, für die in unserer Gegend häufigen Nacktschnecken Limax und Arion eine genaue Beschreibung des pallialen Organkomplexes und vor allem auch eine brauchbare Abbildung davon zu geben. Bei den Basommatophoren Lymnaeus stagnalis und Planorbis carinatus habe ich ein im Vergleich zu den Stylommatophoren relativ großes Nephrostom gefunden. Ich habe versucht, den Grund der Größendifferenz des Renopericardialkanals bei Stylommatophoren und Basommatophoren zu erkennen und glaube auch eine Erklärungsmöglichkeit dafür gefunden zu haben (vergl. den Abschnitt IV). Am Atrium von Lymnaeus stagnalis habe ich eine Pericardialdrüse beobachtet von ganz ähnlicher Beschaffenheit, wie sie Grobben für manche Prosobranchier beschrieb (Haliotis).

Die Pericardialhöhle der Mollusken wird bekanntlich gegenwärtig von den meisten Zoologen als ein echtes Cölom angesehen; ich will im folgenden Kapitel die Argumente anführen, die für diese Auffassung sprechen.

1. Das Cölom der Mollusken.

Die Gebrüder O. und R. Hertwig haben in ihrer Cölomtheorie (1881) die Mollusken zu den Pseudocöliern gestellt, sie sprechen also diesem Stamme des Tierreiches den Besitz einer echten (sekundären) Leibeshöhle ab. Der große, den Darmtraktus und die Geschlechtsorgane umschließende Hohlraum ist allerdings zweifellos kein echtes Cölom, sondern ein mit Blut erfülltes Schizocöl (primäre Leibeshöhle, Protocöl oder Pseudocöl), ein dauernd bestehender Rest des Blastocöls; auch die Muskulatur hat einen ausgeprägt mesenchymatischen Charakter, wie er sonst für die Schizocölier typisch ist. Dennoch ist wohl zu beachten, daß die Mollusken außer dem Schizocöl auch noch eine echte sekundäre Leibeshöhle besitzen, welche freilich auf einen relativ kleinen Raum, den Herzbeutel, reduziert ist[1]). Die Pericardialhöhle der Mollusken ist auf jeden Fall als ein Cölom zu betrachten, denn sie ist mit einem Epithel ausgekleidet und steht durch einen oder mehrere Kanäle, die mit einem Flimmertrichter beginnen, mit der Außenwelt in Verbindung. Phylogenetisch kann man sie als ein Gonocöl auffassen und sie demgemäß durch Erweiterung der Gonadenhöhle und und Differenzierung derselben in einen sterilen Abschnitt und die eigentliche Gonade sich entstanden denken oder sie im Sinne der von H. E. Ziegler begründeten Nephrocöltheorie als eine Erweiterung des obersten Teiles des Exkretionsorganes ansehen.

Die Gebrüder Hertwig, die sich konsequent auf den Boden ihrer Enterocöltheorie stellen, sind neuerdings nicht abgeneigt, die Pericardialhöhle der Mollusken als Cölom anzuerkennen, möchten sie aber als Enterocöl ansprechen. In der 7. Auflage seines Lehrbuches der Zoologie (1905) sagt Richard Hertwig auf p. 323:

„Wichtig würde es für die Begründung dieser Ansicht sein, wenn es sich bestätigen sollte, was allerdings bestritten wird, daß sich bei Paludina vivipara die Leibeshöhle (Herzbeutel) als Enterocöl durch Divertikelbildung des Darmes anlegt.“

Die Resultate der ontogenetischen Untersuchungen sind indessen für diese Auffassung des Pericards als Enterocöl nicht günstig.

---

1) C. Grobben und H. E. Ziegler sind schon in den 80er Jahren für diese Auffassung eingetreten. Ziegler homologisierte schon in seiner Schrift über die Entwickelung von Cyclas cornea die Pericardialhöhle der Mollusken mit dem Cölom der Chaetopoden (1885, p. 557) und führte diese Ansicht in seinem Vortrage über die Cölomfrage (1898) genauer aus.

Die Angabe v. Erlangers, bei Paludina vivipara gehe das Pericard aus Darmdivertikeln hervor, steht ganz isoliert da, und in der späteren Arbeit von Tönniges wird der Auffassung v. Erlangers widersprochen. Bei den meisten Mollusken, deren Entwickelung bekannt ist, entsteht das Cölom im Innern von Mesodermstreifen, ohne jeden Zusammenhang mit dem Entoderm. Bei manchen Gasteropoden gehen Niere, Pericard und Herz aus einer gemeinsamen ektodermalen Anlage hervor; so verhält sich z. B. Limax maximus (nach J. Meisenheimer) und Planorbis corneus (nach O. Pötzsch).

Die Pericardialhöhle der Mollusken hat eine vorwiegend exkretorische Funktion und steht oft auch in Beziehung zum Genitalapparat.

Auf den letztgenannten Punkt legen die Vertreter der Gonocöltheorie natürlich besonderes Gewicht. Eine direkte Kommunikation der Gonadenhöhle mit dem pericardialen Cölomabschnitt, wie sie in der Tat bei manchen Mollusken vorkommt, ist demnach als das ursprüngliche Verhalten anzusehen. In verschiedenen Klassen des Molluskenstammes finden wir eine solche Kommunikation zwischen Genitalhöhle und Herzbeutel, und zwar namentlich bei solchen Formen, welche auch in ihrer sonstigen Organisation noch primitive Merkmale aufweisen, so bei den Solenogastres und bei den Cephalopoden. Bei Solemya und einigen anderen Lamellibranchiern, ebenso bei manchen primitiven Prosobranchiern (Diotocardier) mündet die Gonade in das Nephridium ganz in der Nähe des renopericardialen Verbindungsganges ein; darin ist wohl die Andeutung einer früheren, innigeren Beziehung zwischen Gonade und Herzbeutel bei der gemeinsamen Stammform aller Mollusken zu sehen. Wahrscheinlich ist auch die benachbarte Lage der Nierenöffnung und Geschlechtsöffnung bei den Chitonen und den meisten Lamellibranchiern im Sinne der Gonocöltheorie zu deuten.

Vom Standpunkt der Nephrocöltheorie sind die erwähnten Beziehungen des pericardialen Cöloms zu den Genitalorganen, insbesondere die Kommunikation des Herzbeutels mit der Gonadenhöhle als sekundär erworben zu betrachten. Wie schon im Namen Nephrocöltheorie liegt, betonen die Vertreter dieser Theorie besonders die exkretorische Funktion des Cöloms; hierin wäre die ursprüngliche Bedeutung der sekundären Leibeshöhle zu sehen. In manchen Fällen hat dieses Nephrocölom ein beträchtliches Volumen erreicht, und es ist denkbar, daß auf diese Weise die Gonade bei einigen Formen in die Cölomwand zu liegen kam. Zu Gunsten

der Auffassung der Pericardialhöhle der Mollusken als Nephrocölom spricht die Existenz eines oder mehrerer flimmernder Verbindungsgänge zwischen Herzbeutel und Nephridien. Solche Renopericardialkanäle sind bei sämtlichen Mollusken, soweit man sie daraufhin untersucht hat, gefunden worden, ausgenommen so aberrante Gruppen wie die Scaphopoden, bei denen ja der ganze Zirkulationsapparat rudimentäre Beschaffenheit aufweist, oder gar Rhodope, jenes winzige, an Turbellarien erinnernde Mollusk, welches wohl in die Nähe der Nudibranchier zu stellen ist, sicher aber keine primitive, sondern eine sekundär stark modifizierte Form darstellt. Auch in dem Vorkommen von Pericardialdrüsen innerhalb verschiedener Molluskenklassen — deren Kenntnis hauptsächlich C. Grobben zu verdanken ist — kann man ein Argument zu Gunsten der Nephrocöltheorie sehen.

II. Das Cölom und die Niere bei den Gasteropoden.

Ehe ich zur Besprechung meiner Untersuchungen übergehe, halte ich es für angebracht, in den folgenden Abschnitten zunächst einen kurzen Ueberblick über die Cölomverhältnisse bei den übrigen Gasteropoden zu geben, da die Pulmonaten einen hochgradig differenzierten Seitenzweig des Molluskenstammes darstellen und ohne Berücksichtigung des phylogenetischen Zusammenhanges mit den übrigen Gasteropoden kaum richtig beurteilt werden können.

Prosobranchier und Heteropoden.

Wir beginnen mit der Besprechung der Prosobranchier, derjenigen Gasteropodengruppe, welche der gemeinsamen Stammform aller Schnecken verwandtschaftlich am nächsten steht. Primitive Merkmale zeigt vor allem auch der Pallialkomplex und zwar besonders bei der Unterordnung der Diotocardier, welche, wie schon im Namen liegt, noch zwei Herzvorkammern besitzen, zum Teil auch noch zwei Nieren, von denen allerdings die eine bald mehr, bald weniger rückgebildet ist. Sind zwei Nieren vorhanden, so stehen sie in der Regel auch beide durch je ein Nephrostom in Verbindung mit dem Pericard.

Am vollkommensten haben sich die ursprünglichen Cölomverhältnisse nach den Untersuchungen von B. Haller (1894) bei Cemoria, einem primitiven Diotocardier, erhalten. Cemoria wird

im System gewöhnlich zu den Fissurelliden gerechnet, weicht aber von Fissurella beträchtlich ab hinsichtlich der Beziehungen zwischen nephropericardialem und genitalem Cölom. Haller fand bei Cemoria die beiden nahezu symmetrischen Nephridien jederseits in ihrem Endabschnitt durch einen Wimpertrichter mit dem Pericard in Verbindung stehend. Nicht weit von diesen renopericardialen Kanälen münden die hier paarigen Geschlechtsorgane in die Ausführgänge der Nephridien, die somit nicht nur als Harngang, sondern gleichzeitig als Gonodukt funktionieren (Textfig. 1); es erinnert dies sehr an das vorhin erwähnte Verhalten mancher primitiver Lamellibranchier (Solemya).

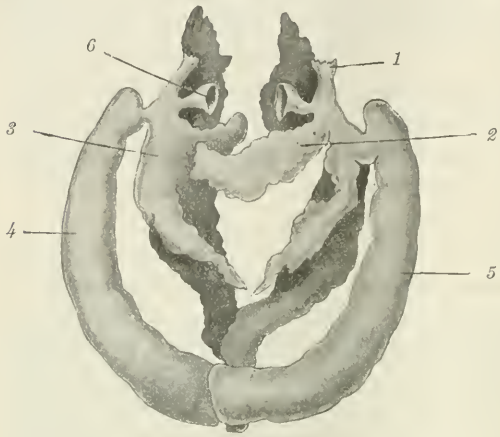


Fig. 1. Ursprüngliches Verhalten des Geschlechts- und Nierensystems bei den Gasteropoden (Cemoria noachina) nach Haller 1894. *1* Nierenpapille mit äußerer Nierenöffnung, *2* rechtes Nephridium, *3* linkes Nephridium, *4* linkes Ovarium, *5* rechtes Ovarium, *6* Nierentrichter mit Renopericardialöffnung.

Die meisten der lebenden Prosobranchier haben sich aber mehr oder weniger von den eben geschilderten, schematisch einfachen Verhältnissen, wie sie Cemoria zeigt, entfernt. Man ist aber wohl berechtigt anzunehmen, daß bei den früheren Erdepochen angehörenden, ausgestorbenen Vorfahren der Prosobranchier ähnliche Beziehungen zwischen Herzbeutel, Nieren und Genitalorganen bestanden haben. Bei Fissurella finden wir wohl zwei Nieren, die rechts und links vom After in die Mantelhöhle einmünden; das linke Nephridium ist aber sehr reduziert und kommuniziert nicht mehr mit dem Pericard (nach Haller). Die unpaare Gonade mündet durch Vermittelung des rechten Nierenausführungsganges in die Mantelhöhle.

Bei Haliotis, Turbo und Trochus sind noch beide Nephridien vorhanden. Das linke Nephridium hat seine exkretorische Funktion fast ganz verloren, steht aber immer noch mit dem

Pericard in Kommunikation und hat eine besondere Mündung in die Mantelhöhle. Für das rechte Nephridium wurde von früheren Autoren eine Kommunikation mit dem Pericard geleugnet; nach den neuesten Untersuchungen ist ein Renopericardialgang auch auf der rechten Seite vorhanden, so daß also beide Nieren mit dem Pericard in Verbindung stehen.

Die Cylobranchier, zu welchen die artenreiche Familie der Patelliden gehört, besitzen ebenfalls zwei Nieren, von denen die linke mehr oder weniger reduziert ist. Beide Nieren stehen mit dem Herzbeutel durch je einen flimmernden Kanal in Kommunikation (E. S. Goodrich, 1898).

Neritina und Verwandte besitzen nur ein als Exkretionsorgan fungierendes Nephridium mit einem gut entwickelten Renopericardialgang. Die Geschlechtsdrüse hat einen besonderen Ausführgang, wie bei den Monotocardiern, zu welchen Neritina überleitet. Neritina unterscheidet sich von den Monotocardiern durch den Besitz einer zweiten rudimentären Vorkammer. Die Monotocardier besitzen nur eine Niere, welche stets durch einen Renopericardialgang mit dem Herzbeutel in Verbindung steht.

An die Prosobranchier schließen sich die Heteropoden an. Diese sind offenbar aufzufassen als echte Prosobranchier, und das abweichende Gepräge in der äußeren Körperform ist als eine Folge der Anpassung an die ausschließlich pelagische Lebensweise zu betrachten. Für die drei Gattungen Atlanta, Carinaria und Pterotrachea hat schon Gegenbaur (1855) die Existenz eines mit Flimmerepithel ausgekleideten Verbindungsganges zwischen Niere und Herzbeutel nachgewiesen.

Wo sich bei den Prosobranchiern und bei den Gasteropoden überhaupt nur eine Niere erhält, entspricht diese der linken Niere der Diotocardier. Auffallend ist nun, daß alle Schnecken mit nur einer Niere einen gesonderten Ausführweg der Geschlechtsprodukte besitzen. Diese Tatsache wird nun von einigen Forschern (Pelseneer, Plate) so interpretiert, daß die zweite Niere (entsprechend der rechten der Diotocardier) sich wenigstens zum Teil als Geschlechtsgang erhält; mit anderen Worten, daß der Geschlechtsgang der mononephridialen Gasteropoden morphologisch dem rechten Nephridium der Diotocardier homolog zu setzen sei. Diese Auffassung wird durch vergleichend-anatomische wie auch ontogenetische Befunde gestützt.

Bei den Monotocardiern mündet der Geschlechtsgang nämlich noch rechts vom After (bei den Opisthobranchiern und Pulmonaten

bekanntlich links), besitzt also die gleiche Lage wie das rechte Nephridium der Diotocardier. Ein Argument aus der Entwickelungsgeschichte stellt die bei Paludina vivipara beobachtete Tatsache dar, daß embryonal zwei Nieren auftreten, die rechts und links vom Enddarm liegen, von denen sich nur eine als bleibende Niere erhält; das andere embryonal auftretende Nephridium wird zum Gonodukt und tritt in Kommunikation mit der Gonade. Letztere entsteht aus einer Ausstülpung der Herzbeutelwand, welche sich bald von dieser ablöst (v. Erlanger).

Schließlich sei noch erwähnt, daß Grobben (1890) bei einer Anzahl von Prosobranchiern (z. B. Haliotis, Fissurella, Parmophorus, Turbo und Trochus) an der vom Herzbeutelepithel gebildeten äußeren Wand der Atrien Pericardialdrüsen gefunden hat; es handelt sich offenbar um Gebilde, die den atrialen Pericardialdrüsen der Lamellibranchier homolog zu setzen sind. Die Pericardialdrüse besteht aus zahlreichen, dendritisch verästelten Ausstülpungen der dorsalen Wand der beiden Vorkammern.

Opisthobranchier und Pteropoden.

Bei den Opisthobranchiern und Pteropoden, ebenso wie bei den später zu besprechenden Pulmonaten ist der nephropericardiale Cölomabschnitt stets völlig von dem genitalen getrennt. Der Geschlechtsgang mündet weit vorn auf der rechten Körperseite dicht hinter dem Kopfe nach außen. Die Nierenöffnung liegt weiter nach hinten, etwas vor dem After, diesem bisweilen dicht angelagert.

Bei den Opisthobranchiern scheint allgemein eine Kommunikation zwischen Niere und Pericard vorzukommen mit Ausnahme so aberranter, sekundär stark veränderter Formen wie Rhodope, bei welcher ja ein eigentliches Herz und damit auch das Pericard gänzlich fehlt.

Bei manchen Nudibranchiern ist der Renopericardialkanal an der pericardialen Mündung blasig aufgetrieben und bildet das sogenannte birnförmige Vesikel (pyriform vesicle nach Hancock) oder das Portalherz früherer Autoren.

Ganz eigenartig verhält sich Elysia (zu den Abranchiern gehörig) hinsichtlich der Beziehungen zwischen renalem und pericardialem Cölom. Während alle anderen Mollusken für eine Niere auch nur ein Nephrostom besitzen, hat Elysia, deren Niere einen großen Teil des Pericards umschließt, solche Kommunikationen in größerer Zahl (11—12).

Auch bei den Opisthobranchiern kommen nach Angaben von Grobben Pericardialdrüsen vor, so bei Aplysia, Pleurobranchus, Doris und anderen. Während sie aber bei den Prosobranchiern sich stets an den Atrien befanden, liegen die Pericardialdrüsen der Opisthobranchier entweder in der dorsalen, der lateralen oder in der ventralen Wand des Herzbeutels. Die Pericardialdrüse besteht auch hier aus zahlreichen Divertikeln der Cölomwand. Das Lumen dieser Divertikel steht mit Blutträumen in Verbindung, welche vom Aortenstamm ausgehen.

Die Pteropoden stehen zu den Opisthobranchiern etwa in demselben Verhältnis wie die Heteropoden zu den Prosobranchiern. Die Pteropoden sind aufzufassen als Opisthobranchier, die infolge der Anpassung an die pelagische Lebensweise in ihrer Organisation, namentlich was die äußere Körperform anbetrifft, vom Opisthobranchiertypus erheblich abweichen. Die Existenz eines flimmernden Renopericardialganges ist sowohl für die Pteropoda thecosomata (Limacina, Cymbulia) wie für die Gymnosomata (Clio) durch die Untersuchungen von Gegenbaur (1855) erwiesen.

Das Cölom der Pulmonaten.

Diese Gruppe müssen wir etwas eingehender behandeln. Die Pulmonaten zeigen hinsichtlich der Topographie des pallialen Organkomplexes und damit auch des nephropericardialen Cöloms ein mannigfach wechselndes Verhalten, welches von manchen älteren Autoren vielfach unrichtig gedeutet wurde und sie zur Aufstellung gänzlich verfehlter Theorien namentlich über den stammesgeschichtlichen Ursprung der Pulmonaten verleitete (H. v. Jherings Nephropneustentheorie). Erst im vergangenen Jahrzehnt sind diese Fragen einigermaßen geklärt worden, nachdem die hervorragendsten Malacozoologen nach verschiedenen Richtungen hin die an Zahl und Formen so reichen Familien der Pulmonaten sorgfältigen Untersuchungen unterzogen haben. Besonders hervorgehoben zu werden verdienen die ausgezeichneten Arbeiten von L. Plate, welcher nach vergleichend-anatomischen und histologischen Gesichtspunkten die einzelnen Organsysteme bei den verschiedensten Pulmonatenfamilien untersuchte und besonders auch aberrante und seltene Formen mit zum Vergleich heranzog.

Bei der Besprechung der Cölomverhältnisse der Pulmonaten wird es angebracht sein, dabei die stammesgeschichtliche Entwickelung dieser Gruppe stets wohl im Auge zu behalten, denn nur unter steter Berücksichtigung der phylogenetischen Beziehungen

wird es möglich sein, die Cölomverhältnisse bei den Lungenschnecken richtig zu deuten und zu beurteilen, ursprüngliche und sekundär erworbene Eigenschaften zu unterscheiden.

Die Pulmonaten halten in mancher Hinsicht zwischen Prosobranchiern und Opisthobranchiern die Mitte. Sie haben ein orthoneures Nervensystem und sind hermaphroditisch wie letztere. Die Lage der Atmungsorgane ist dagegen in der Regel nach vorn, dem Kopfe zu gerichtet; wie bei den Prosobranchiern ist auch die Vorkammer vor der Herzkammer gelegen, die Aorta nach hinten gewandt. Eine Ausnahme davon machen die opisthopneumonen Lungenschnecken wie die Oncidiiden, Testacelliden und Vaginuliden, aberrante Seitenzweige des Pulmonatenstammes, die erst in neuerer Zeit, namentlich von Plate eingehender erforscht sind und auf die ich später noch zu sprechen komme. Wie die Opisthobranchier so sind auch die Pulmonaten phylogenetisch in letzter Linie von Prosobranchiern abzuleiten und zwar höchst wahrscheinlich durch Vermittelung tectibranchierartiger Vorfahren. Man hat sich vorzustellen, daß die Kieme durch Rückbildung schließlich völlig verloren gegangen ist, während an ihrer Stelle ein die Mantelhöhle auskleidendes Gefäßnetz, die sogenannte Lunge, die respiratorische Funktion übernahm. Die Gattung Siphonaria, die von einigen Autoren, wie z. B. Richard Hertwig, zu den basommatophoren Pulmonaten, von anderen zu den Tectibranchiern gerechnet wird, stellt offenbar eine Uebergangsform zwischen beiden dar, denn außer einem als Lunge fungierendem Gefäßnetz, welches sich über den vorderen Teil des Mantelhöhlendaches erstreckt, besitzt Siphonaria noch eine echte Kieme. Nach den neueren Untersuchungen von August Köhler gehört Siphonaria doch mehr in die Gegend der Tectibranchier; diesen steht sie jedenfalls ihrer ganzen Organisation nach näher als den Pulmonaten selbst.

Unter den echten Lungenschnecken sind nach den Untersuchungen von Pelseneer und Plate die Auriculiden der gemeinsamen Stammform aller Pulmonaten am nächsten verwandt. Die Auriculiden zeigen noch sehr primitive Verhältnisse in Bezug auf die Ausleitungswege der Geschlechtsprodukte, die sich ganz an die der Tectibranchier anschließen. (Nach Plate führt bei Pythia scarabeus von der hermaphroditen Geschlechtsöffnung eine auf der rechten Körperseite verlaufende Wimperrinne die männlichen Geschlechtsprodukte zum Penis, der rechts vorn am Kopfe liegt, also ganz wie bei den Tectibranchiern und Pteropoden.)

Die von Plate untersuchte Species Pythia scarabeus zeigt

eine leicht opisthopneumone Stellung des Herzens. Bei anderen Species, wie z. B. bei Auricula myosotis, ist die Vorkammer nach vorn gewandt, hat also die der Mehrzahl der Pulmonaten eigene prosopneumone Stellung. Die Niere der Auriculiden ist ein langgestrecktes, bandförmiges Organ, welches mit dem Herzbeutel durch eine große Renopericardialöffnung kommuniziert. Ein besonderer Ureter, wie wir ihn bei den Stylommatophoren finden, ist nicht vorhanden, sondern die Ausmündung erfolgt durch einen kleinen Porus, der auf der rechtsseitigen Spitze der Niere ein Stück vom Atemloch entfernt liegt.

Auch die Gruppe der Oncidiiden, welche von manchen Autoren wie De Blainville und Brock, früher zu den Nudibranchiern gerechnet wurden, sind nach den neueren Untersuchungen Plates als primitive Pulmonatenformen anzusehen. (Die äußere Aehnlichkeit mit den Nudibranchiern ist eine rein zufällige.) Trotz einzelner sekundärer Modifikationen sind die Oncidiiden als eine der Stammform aller übrigen Pulmonaten sehr nahestehende Seitenlinie aufzufassen. Aus der Oncidiiden-ähnlichen Urform haben sich nach Plate zunächst die Basommatophoren, später durch Uebergang auf das Land auch die Stylommatophoren entwickelt. Jedenfalls stehen die recenten Oncidiiden den Basommatophoren weit näher als den Stylommatophoren; sie sind wie jene Wasserbewohner und besitzen nur ein Paar Fühler, die in einzelnen Fällen die Fähigkeit, sich einzustülpen, noch nicht erworben haben. Der Pallialkomplex ist ausgeprägt opisthopneumon. Die Niere der Oncidiiden ist von ansehnlicher Größe und durchzieht als ein langgestrecktes, schlauchförmiges Organ die ganze Lungenhöhle von rechts vorn nach links hinten. Der Renopericardialkanal der Oncidiiden ist zuerst von Bergh gesehen worden. Plate gibt an, daß bei großen Arten die pericardiale Oeffnung schon mit der Lupe deutlich zu erkennen ist. Die Niere der Oncidiiden hat in den meisten Fällen schon den für die Pulmonatenniere charakteristischen lamellösen Bau.

Ganz eigenartige Verhältnisse zeigt die Gruppe der Vaginuliden. Es sind dies völlig schalenlose und wie die Oncidiiden opisthopneumone Lungenschnecken. Diese sonderbare Pulmonatenform hatte wohl seinerzeit H. v. Jhering zur Aufstellung seiner jetzt völlig aufgegebenen Nephropneustentheorie veranlaßt. v. Jhering teilt die Pulmonaten ein in zwei scharf voneinander zu unterscheidende Gruppen, die Branchiopneusten und die Nephropneusten, welche stammesgeschichtlich ganz verschiedenen Ur-

sprungs sein sollen. Nach dieser diphyletischen Auffassung ist die Lungenhöhle der einen Gruppe der der anderen morphologisch nicht gleichwertig. Die Lungenhöhle der Branchiopneusten (Wasserpulmonaten oder Basommatophoren nach der gebräuchlichen Nomenklatur) ist demnach eine umgewandelte Kiemenhöhle. Die Atemhöhle der Nephropneusten (Landpulmonaten oder Stylommatophoren) dagegen hält v. Jhering für den modifizierten Endabschnitt des Harnleiters. Den Prototyp der Nephropneusten sieht er eben in den Vaginuliden. Tatsächlich scheint auf den ersten Blick die Mantelhöhle der Vaginuliden rückgebildet und die respiratorische Funktion auf den letzten Abschnitt eines eigenartig gestalteten, dreischenkligen Ureters übertragen zu sein.

Plate hat nun neuerdings die Vaginuliden genauer untersucht und gezeigt, daß das Verhalten des Pallialkomplexes keineswegs

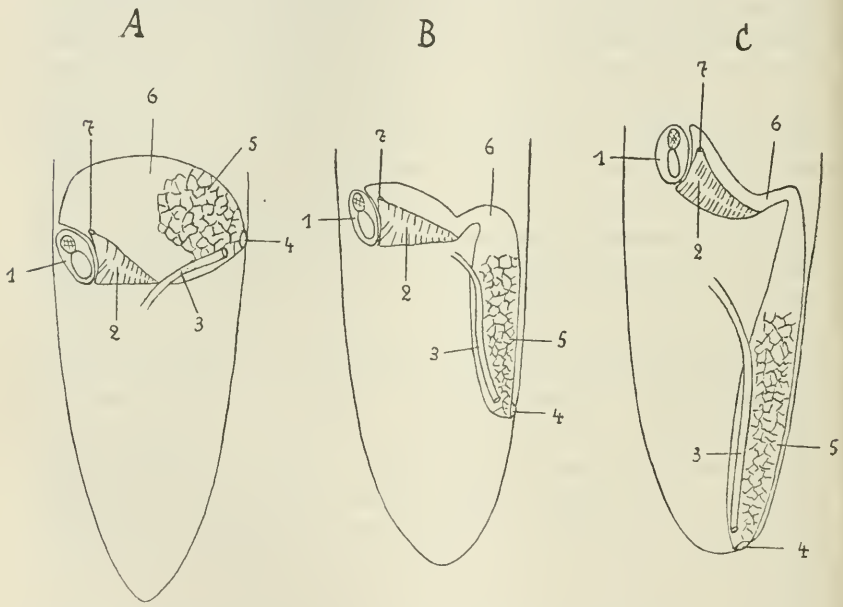


Fig. 2. Schemata zur Erklärung der Entstehung der Topographie des Pallialkomplexes der Vaginuliden, nach Plate, 1897. A Gewöhnliche Lungenschnecke mit leicht opisthopneumoner Stellung des Herzens. B und C Uebergangsstadien zu den Vaginuliden. *1* Pericard mit Herz, *2* Niere, *3* Enddarm, *4* Atemloch, *5* Lunge, *6* Mantelhöhle, in B und C zum Ureter umgewandelter Teil der Mantelhöhle, *7* Mündung der Niere in die Mantelhöhle. In A mündet die Niere durch einen einfachen Porus in die Mantelhöhle; B und C zeigen die Wanderung desjenigen Teiles der Mantelhöhle, der das Lungengefäßnetz trägt, nach hinten, zugleich wird der übrige Abschnitt der Mantelhöhle schmäler und bildet den sogenannten Harnleiter, der sich in 3 Schenkel gliedert, in dem Maße, als Niere und Pericard auf die rechte Körperseite rücken. Vergleiche Textfigur 3.

als ursprünglich, sondern als hochgradig differenziert anzusehen ist und daß sich der „nephropneustische“ Apparat der Vaginuliden auf die Verhältnisse der übrigen Pulmonaten zurückführen läßt. Die Niere der Vaginuliden besitzt überhaupt keinen Ureter im morphologischen Sinne, sondern sie steht auf dem einfachsten Stadium, welches bei dem Harnorgan der Pulmonaten beobachtet wird, d. h. sie mündet wie bei den Auriculiden und vielen Basommatophoren durch einen einfachen Porus in die Mantelhöhle. Jenes dreischenklige Rohr, welches frühere Autoren als Ureter bezeichnen, ist eben der Rest der Mantelhöhle. Die Gliederung derselben in drei Schenkel läßt sich aus der eigenartigen Verlagerung, welche die pallialen Organe erfahren haben, erklären. Die Schemata (Textfig. 2 A, B, C), welche ich der Plateschen Arbeit entlehnt habe, mögen das eben Gesagte erläutern. Plate ist der Meinung, daß die Vaginuliden den Oncidiiden nahe verwandt seien, daß sie als ein weiter entwickelter, völlig an das Landleben angepaßter Seitenzweig der Oncidiiden angesehen werden können. Der Renopericardialkanal ist, wie aus Textfig. 3 ersichtlich, gut entwickelt.

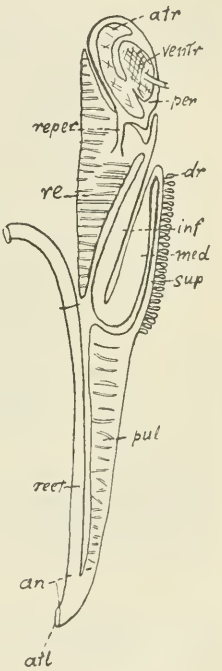


Fig. 3. Palliale Organe einer jungen Vaginula gayi Fischer nach Plate. *an* After, *atl* Atemloch, *atr* Vorkammer, *dr* einzellige Drüsen, *per* Pericard, *re* Niere, *reper* Renopericardialkanal, *rect* Enddarm, *ventr* Herzkammer, *pul* Lunge; *inf, med, sup* die 3 Schenkel der zum Harnleiter umgebildeten Mantelhöhle.

Die übrigen Gruppen der Pulmonaten, die Basommatophoren, und in letzter Linie auch die Stylommatophoren, leitet Plate, wie gesagt, von einer den Oncidiiden nahestehenden Stammform ab. Bei manchen Basommatophoren mündet die Niere direkt durch einen Porus in die Mantelhöhle, bei anderen hat sich ein gerade nach vorn verlaufender Ureter ausgebildet, dessen Epithel zahlreiche in das Lumen vorspringende Falten aufweist; so verhält sich z. B. Lymnaeus stagnalis, wovon ich mich auf Schnittserien durch den Pallialkomplex überzeugt habe. Auf das pericardiale

Cölom und seine Beziehungen zum Exkretionsapparat will ich hier nicht näher eingehen, in einem der folgenden Kapitel soll der Renopericardialkomplex einiger einheimischer Basommatophoren ausführlich besprochen werden.

Nun zu den Stylommatophoren. Unter den Lungenschnecken haben sich die Stylommatophoren zweifellos am weitesten von der Urform der Pulmonaten entfernt. Die Anpassung an das Landleben bewirkte mannigfache Veränderungen in der Organisation, im ganzen Habitus. Diese erreichen ihren Höhepunkt bei den Nacktschnecken. Die Rückbildung des Gehäuses wurde offenbar durch die Lebensweise dieser Tiere bedingt, denn ein großes Gehäuse wäre den Tieren beim Umherkriechen unter Steinen, Laub, faulem Holze oder in Erdspalten nur hinderlich.

Die Stylommatophoren lassen sich scharf in zwei Gruppen sondern. Es sind dies einerseits die Vasopulmonaten, wozu unter anderen die weitverbreiteten Gattungen Helix, Limax, Amalia und Arion gehören, und die Tracheopulmonaten, die durch die eigenartige aberrante Familie der Janelliden repräsentiert werden.

Eine genauere Kenntnis dieser letztgenannten Gruppe verdanken wir den vorzüglichen Untersuchungen L. Plates, des schon öfters genannten, hochverdienten Malacozoologen. Die Janelliden sind nackte Schnecken, die Schale ist bis auf einzelne, unter der Rückenhaut liegende, isolierte Kalkstückchen rückgebildet. Die Mantelhöhle ist stark reduziert und ist nicht von einem Lungengefäßnetz ausgekleidet, sondern die ventrale Wand hat sich in zahlreiche, verästelte, blind endigende Divertikel ausgestülpt. Diese Divertikel sind von einer großen Blutlakune umgeben und haben die respiratorische Funktion übernommen (sogenannte Trachea- oder Büschellunge wegen der Aehnlichkeit mit dem Tracheensystem der Insekten). Die hinter dem Pericard liegende Niere setzt sich in einen langen, mehrfach gewundenen Ureter fort (Textfig. 4). Der Ureter mündet entweder außerhalb der Mantelhöhle vor dem Atemloch (Janella Schauinslandi) oder ins Atemloch (Ancitella, Triboniophorus). Der renopericardiale Verbindungsgang verhält sich wie bei den übrigen Lungenschnecken. Die Stellung des Herzens ist mehr oder weniger opisthopneumon (Ventrikel mit Aorta nach vorn, Vorhof nach hinten gerichtet).

Es bleiben mir nun noch die Vasopulmonaten zu besprechen. Da hierher die meisten unserer einheimischen Lungenschnecken gehören, hat man sie begreiflicherweise zuerst als Unter-

suchungsobjekt benutzt. Schon GEGENBAUR hielt nach den bisherigen Resultaten der vergleichenden Anatomie der Mollusken das Vorhandensein eines Renopericardialkanals bei den Pulmonaten für sehr wahrscheinlich; er war es auch, der O. NÜSSLIN die Anregung gab, die Gattung Helix daraufhin zu untersuchen. In der Tat gelang es NÜSSLIN (1879), durch Farbstoffinjektion vom

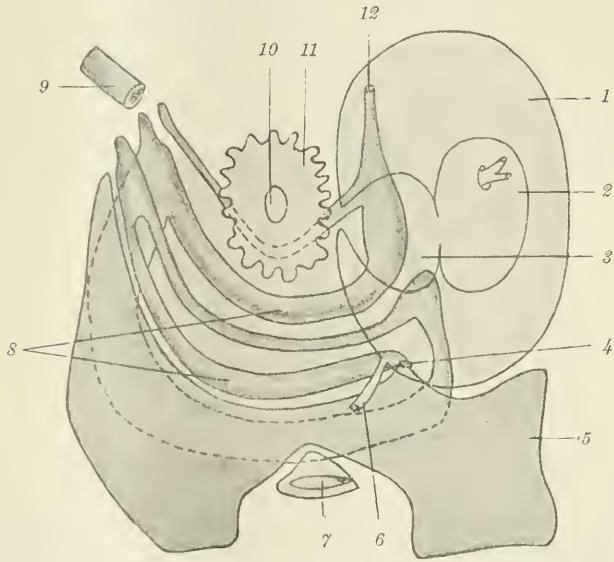


Fig. 4. Pallialorgane von Janella Schauinslandi von der Ventralseite gesehen, nach PLATE, 1898. *1* Pericard, *2* Herzkammer, *3* Vorhof, *4* Oeffnung der Niere in den Ureter, *5* Niere, *6* Renopericardialgang, *7* Sinnesorgan (Osphradium), *8* Ureter, *9* Rectum, *10* Atemgang der Mantelhöhle *11*, *12* äußere Nierenöffnung. (Aus A. LANG, Mollusca.)

Herzbeutel aus, wie auch auf Schnittserien, mit Sicherheit die Existenz einer Herzbeutelnierenspritze bei Helix pomatia und Helix hortensis nachzuweisen. Eine klare, brauchbare Abbildung des Herznierenkomplexes der Weinbergschnecke gab erst vor wenigen Jahren G. STIASNY (vergl. Textfig. 5). Das Nephrostom liegt ein wenig oberhalb des Ueberganges zwischen Herzkammer und Vorkammer. Auch der Verlauf des Harnleiters ist auf dieser Abbildung klar zu ersehen. Bei *c*, in einiger Entfernung von der Nierenspitze, liegt die Uebergangsstelle der Niere in den primären Ureter. Der Primärureter läuft dann, der Niere dicht angeschmiegt und äußerlich schwer von ihr zu unterscheiden, dem Nierenrande entlang bis zur hintersten Nierenecke, biegt dann um und geht in

den sekundären Ureter über, welcher, dicht dem Enddarm angelagert, nach vorn verläuft und neben dem After mündet.

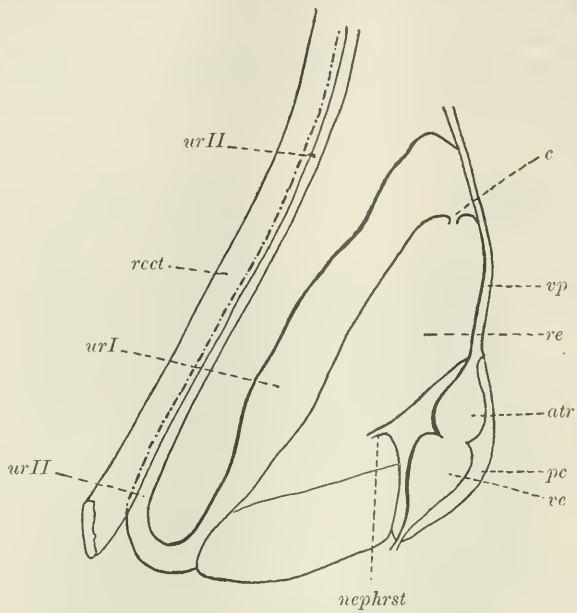


Fig. 5. Schematische Darstellung des Herznierenkomplexes von Helix pomatia, nach G. Stiasny. *atr* Vorhof des Herzens, *c* Uebergang der Niere in den primären Ureter *urI*, *urII* sekundärer Ureter, *rect* Enddarm, *pc* Pericard, *ve* Herzkammer, *vp* Lungenvene, *nephrst* Nephrostom (Renopericardialkanal).

Wenige Jahre nach Nüsslins Entdeckung wies H. Simroth bei Limax maximus und Limax arborum, wie auch bei Amalia marginata die Existenz eines Renopericardialkanals nach, stellte aber für die Gattung Arion das Vorhandensein dieses Kanals in Abrede. Später hat auch Plate die genannten Nacktschnecken einer genauen Untersuchung in dieser Hinsicht unterworfen. Seine Angaben, welche die Beobachtungen Simroths teils erweitern, teils richtig stellen, sind anhangsweise eingeschaltet in seine Abhandlung über die opisthopneumonen Lungenschnecken (Bd. I, Die Anatomie der Gattungen Daudebardia und Testacella), also an einer Stelle, wo man sie kaum erwarten kann und wo sie infolgedessen leicht übersehen werden. Plate hat auch bei Arion empiricorum und bei Arion fuscus das Vorhandensein eines Nephrostoms im vordersten Pericardwinkel nachgewiesen (1891). Eine ausführliche Beschreibung des Pallialkomplexes, insbesondere des renopericardialen Cöloms

unserer einheimischen Nacktschnecken will ich im folgenden Kapitel geben.

Eine merkwürdige Pulmonatenfamilie muß hier noch erwähnt werden. Es sind dies die Testacelliden (Agnatha). Die beiden hierher gehörenden Gattungen Daudebardia und Testacella stellen einen stark modifizierten Seitenzweig der Vasopulmonaten dar. Bei diesen räuberischen, carnivoren Lungenschnecken, die sich nach der übereinstimmenden Ansicht von Simroth und Plate phylogenetisch an Hyalina-ähnliche Formen der Heliciden anschließen, ist die Lagebeziehung der Pallialorgane sekundär verändert. Der Eingeweidesack ist an das Hinterende des Körpers verlagert und stark in Rückbildung begriffen. Bei Testacella und einigen Daudebardien ist der Eingeweidesack völlig verschwunden; die kleine

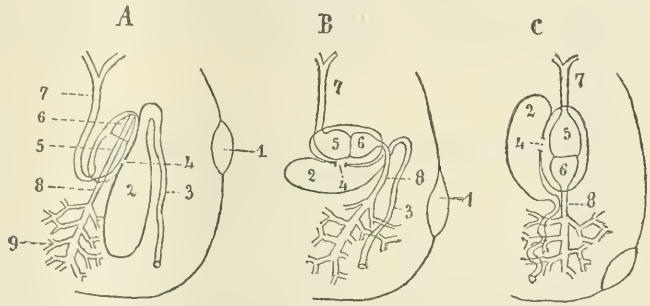
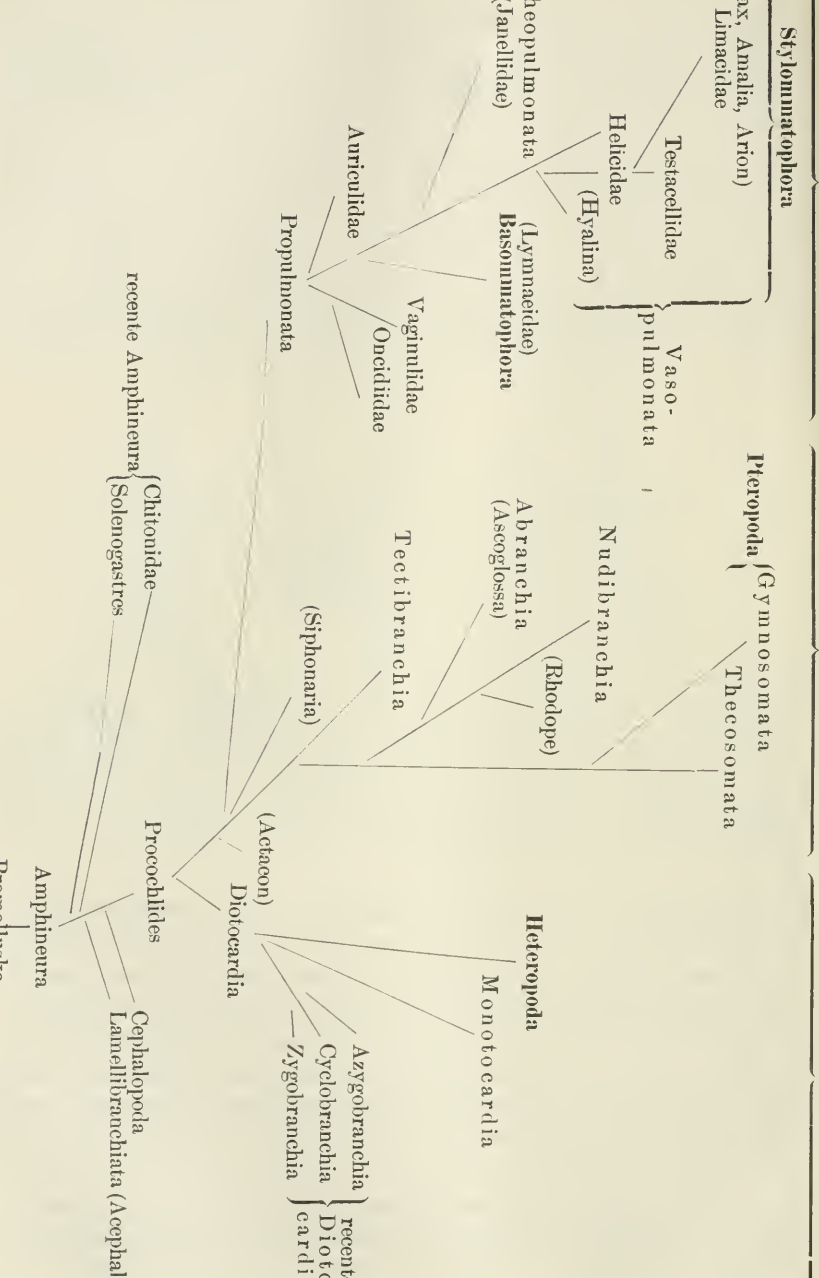


Fig. 6. Schemata zur Demonstration der Lagerungsverhältnisse der Mantelorgane bei Daudebardia und Testacella (unter Benutzung von Figuren von Plate, 1891). A Daudebardia rufa; B Hypothetisches Stadium, Pallialkomplex von A um 90° gedreht; C Testacella. *1* Atemloch, *2* Niere, *3* Harnleiter, *4* Renopericardialöffnung (Nierentrichter), *5* Herzkammer, *6* Vorhof, *7* Aorta, *8* Lungenvene, *9* Lungengefäßnetz. (Aus A. Lang, Mollusca.)

Schale bedeckt nur noch die Lungenhöhle. Die Verlagerung des Eingeweidebruchsackes nach hinten hat schließlich zur Opisthopneumonie geführt. Den ersten Anfang dazu zeigt Daudebardia rufa. Das Pericard liegt hier weit vorn an der Decke der Lungenhöhle, der größte Teil des Lungengefäßnetzes hinter dem Pericard (Textfig. 6 A). Aber dieser erste Anfang der Opisthopneumonie hat die gegenseitige Lage von Herzkammer und Vorkammer noch nicht beeinflußt; die Vorkammer liegt bei Daudebardia rufa also noch wie sonst vor der Herzkammer. Nimmt man nun eine Detorsion um 180° an, so hat der ganze Renopericardialkomplex die gegenüber der typischen Lage dieser Organe bei den Pulmonaten inverse Stellung, wie sie für Testacella charakteristisch ist (Textfig. 6 C).


Pulmonata
Opisthobranchia
Prosobranchia
Stylommatophora
(Limax, Amalia, Arion)
Limacidae
Testacellidae
Helicidae
(Hyalina)
Vaso-pulmonata
Pteropoda
Gymnosomata
Thecosomata
Nudibranchia
(Rhodope)
Tracheopulmonata
(Janellidae)
(Lymnaeidae)
Basommatophora
Abranchia
(Ascoglossa)
Heteropoda
Monotocardia
Vaginulidae
Oncidiidae
Tectibranchia
Auriculidae
Propulmonata
(Siphonaria)
Azygobranchia
Cyclobranchia
Zygobranchia
recente Diotocardia
(Actaeon)
Diotocardia
Chitonidae
recente Amphineura
Solenogastres
Procochlides
Cephalopoda
Lamellibranchiata (Acephala)
Amphineura
Promolluska
Stammbaum der Gasteropoden.

Der Drehung des Herzens ist auch die mit dem Pericard durch den Renopericardialkanal zusammenhängende Niere gefolgt, während die Mündung des Harnleiters an der alten Stelle verblieb. Textfig. 6 B stellt ein hypothetisches Zwischenstadium dar.

Die Opisthopneumonie der Daudebardien und Testacellen ist also sekundär erworben und hat nichts zu tun mit der Opisthopneumonie der Oncidiiden, bei denen die Lagerung der Pallialorgane als ein primitives Verhalten zu deuten ist.

Ich habe die Cölomverhältnisse der Gasteropoden nach phylogenetischen Gesichtspunkten behandelt. Die Verwandtschaftsbeziehungen der Gasteropoden finden ihren kürzesten, prägnantesten Ausdruck in dem nebenstehenden Stammbaum, den ich unter Anlehnung an E. Haeckel (Systematische Phylogenie) und die Arbeiten von H. Simroth und L. Plate zu entwerfen versucht habe.

III. Der Pallialkomplex einiger einheimischer Nacktschnecken.

Material und Methoden.

Meine Untersuchungen erstrecken sich auf die verschiedenen in unserer Gegend vorkommenden Species der Gattungen Limax und Arion. Gern hätte ich auch einen Repräsentanten der Gattung Amalia mit in den Kreis meiner Untersuchungen gezogen. Da aber diese Tiere hier nicht vorkommen und auch sonst selten und schwer zu bekommen sind, war es mir leider nicht möglich, mir das nötige Material zu verschaffen. Ueber die Lage des Renopericardialkanals, die Oeffnung der Niere in den Ureter und den Verlauf des Ureters ist ja bei Amalia kein Zweifel. Ich glaube deshalb auf die schon erwähnten Untersuchungen von H. Simroth und L. Plate über Amalia marginata verweisen zu können, die in den wesentlichen Punkten übereinstimmen und sich ergänzen. Uebrigens besteht eine sehr weitgehende Aehnlichkeit zwischen den Gattungen Amalia und Limax namentlich auch hinsichtlich der Topographie des Herznierenkomplexes, worin sich ihre nahe Verwandtschaft kundgibt.

Größere Exemplare von Limax maximus und Arion empiricorum wurden nach der Methode, wie sie von Hatschek und Cori (Leitfaden der Zootomie) für Helix pomatia angegeben wird, durch Ersticken getötet und in 4-proz. Formol leicht an-

gehärtet. An so behandelten Tieren kann man gut makroskopisch durch Präparation die Lage der Pallialorgane studieren.

Die feineren anatomischen Verhältnisse lassen sich freilich durch Präparation nicht feststellen. Ich versuchte nach der Methode, wie sie Nüsslin bei Helix anwandte, durch Farbstoffinjektion vom Herzbeutel aus den Renopericardialkanal sichtbar zu machen. Diese Versuche gab ich aber bald auf, da sie meist mißlangen oder doch nur zweifelhafte Resultate ergaben. Auch Plate gibt an, daß er sich vergeblich bemühte, die Herzbeutelnierenspritze von Arion empiricorum zu injizieren. Die Kommunikation zwischen Herzbeutel und Niere, der Uebergang von der Niere zum Ureter und die Gliederung des Harnleiters in einen rückläufigen und einen aufsteigenden Schenkel läßt sich nur auf Schnittserien mit Sicherheit nachweisen. Als Objekt benutzte ich hierfür besonders die kleineren Arten Arion hortensis und Arion fuscus, die in Gärten und Wäldern in der Umgebung Jenas überall häufig zu finden sind, und von der Gattung Limax die in Gärten und auf Wiesen ebenfalls häufige Species Limax agrestis.

Die Tiere wurden getötet, indem ich sie in eine ziemlich konzentrierte Lösung von Sublimat brachte, und zwar fand ich kaltes Sublimat geeigneter als heißes; die Tiere namentlich der Gattung Limax waren dann schön gestreckt. Zum Töten erwies sich auch Formol 4-proz. oder Alkohol 70-proz. und darauffolgende Behandlung mit Formol-Essigsäure oder Pikrinessigsäure als sehr geeignet. In der Säuremischung blieben die Tiere 2—3 Tage liegen und wurden dann in fließendem Wasser 24 Stunden ausgewaschen.

Der Zerlegung in lückenlose Schnittserien boten sich anfangs gewisse Schwierigkeiten, die namentlich durch die Schalenrudimente bedingt waren. Bei jungen Tieren von Limax agrestis wurde dies leicht dadurch behoben, daß man die Tiere ca. 3 Tage in 4-proz. Salpetersäure brachte, wenn Sublimat zum Töten verwendet wurde. Die zarte Schale, die hier relativ viel organische Grundsubstanz enthält, wird dann weich und bietet bei dem Schneiden mit dem Mikrotom kein Hindernis. Bei Anwendung von Formol-Essigsäure oder Pikrinessigsäure zum Fixieren ist die Behandlung mit Salpetersäure unnötig, da diese Gemische wegen ihres Säuregehaltes schon genügen, um den in dem Schälchen enthaltenen Kalk zu lösen. Bei größeren Tieren ist es jedenfalls am zweckmäßigsten, die Schale entweder vorsichtig herauszupräparieren oder wenigstens in die darüber liegende Decke des Schildes einen Ein-

schnitt zu machen, der das Eindringen der Säure ermöglicht und den sich entwickelnden Kohlensäureblasen das Entweichen gestattet. Bei Arion ist das Schalenrudiment ganz besonders hinderlich und lästig bei der Herstellung von Schnittpräparaten. Es bildet hier keine zusammenhängende innere Schale wie bei Limax, sondern besteht aus harten, sandartigen Kalkkrümeln. Obwohl sie, wie die chemische Untersuchung zeigt, nur kohlensauren Kalk enthalten, sind sie gegen verdünnte Mineralsäuren und gegen Essigsäure außerordentlich resistent. Am geeignetsten fand ich es, in den hinteren Teil des Schildes einen kleinen Einschnitt zu machen und mit großer Vorsicht die Kalkkörnchen zu entfernen. Etwa zurückgebliebene Reste werden am besten durch Behandlung mit einer gesättigten wässerigen Lösung von schwefliger Säure beseitigt.

Die Tiere oder der herauspräparierte Pallialkomplex wurden in der üblichen Weise in Paraffin eingebettet (es empfiehlt sich vorher den Kopf und das Hinterende abzutrennen, da sonst das Paraffin sehr schwer in den Darm eindringt und infolgedessen Hohlräume im Objekt entstehen) und in lückenlose Schnittserien zerlegt. Für Uebersichtsbilder und die hernach zu besprechenden Rekonstruktionen wählte ich Schnitte von 10 μ, für feinere histologische Zwecke 5 μ.

Beim Aufkleben der Schnitte nach der allgemein üblichen Methode mit Wasser und einer auf dem Objektträger verriebenen Spur Glycerineiweiß habe ich schlechte Erfahrungen gemacht. Namentlich wenn die Schnitte etwas dicker sind, kommt es leicht vor, daß einige Schnitte bei der Färbung schadhaft werden. Lückenhafte Serien sind aber für derartige Untersuchungen gänzlich unbrauchbar. Nach einigen Versuchen ist es mir gelungen, eine durchaus zuverlässige Methode zum Aufkleben von Schnitten zu finden. Ich habe folgende Mischung erprobt und als sehr geeignet gefunden; sie ist stets zu empfehlen, wenn es auf möglichst vollständige Serien ankommt, und erweist sich namentlich auch bei dickeren Schnitten als absolut sicher.

Man löse 1 g Gelatine unter gelindem Erwärmen in 5 ccm Essigsäure. Dazu gebe man 9 ccm Glycerin und 40 ccm destilliertes Wasser.

Von dieser Mischung gibt man mit einem Glasstab ein wenig auf den Objektträger und verteilt sie gut, indem man mit dem Ballen der Hand einigemal in der Richtung der Längskante hin- und herstreicht. Dann werden die Schnitte aufgelegt und mit einer stark verdünnten Lösung von Kaliumbichromat über einer

Flamme gestreckt. Die überschüssige Chromatlösung wird dann mit einer Pipette vorsichtig abgesaugt und der Objektträger zum Trocknen unter eine Glasglocke gebracht. Schon am folgenden Tage kann man die Färbung der Schnitte vornehmen. Auf das Prinzip dieser Methode kam ich durch die Ueberlegung, daß Chromleim bei Belichtung wasserunlöslich wird.

Was die Methoden der Färbung anbetrifft, so verwendete ich als Kernfarbstoff Hämatoxylin nach Delafield oder Hämateïn, und zur Färbung von Plasma und Plasmaprodukten Ammoniumrubinpikrat nach Apáthy. Diese Farbstoffkombinationen geben sehr klare, prächtige Bilder. Gute Resultate gab auch die Färbung mit einem Gemisch von Bleu de Lyon und Ammoniumpikrat nach vorhergehender Blockfärbung mit Boraxkarmin.

Um einen klaren Ueberblick über den Herzbeutelnierenkomplex zu bekommen und namentlich den Verlauf des Ureters, die Lagebeziehungen der Uebergangsstelle der Niere in den Harnleiter und des Renopericardialkanals festzustellen, wandte ich eine Rekonstruktionsmethode an, auf welche ich von meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. H. E. Ziegler hingewiesen wurde. Die Rekonstruktion wurde in der Weise ausgeführt, daß ich zunächst jeden zehnten Schnitt der Serie bei einer bestimmten konstanten Vergrößerung mit dem Abbeschen Zeichenapparat zeichnete. Bisweilen war es nicht genügend, jeden zehnten Schnitt zu zeichnen, namentlich in der Gegend des Renopericardialganges mußte noch eine Anzahl von Schnitten interpoliert werden, so daß dann etwa jeder zweite Schnitt gezeichnet wurde. Die auf einem Schnitte getroffenen Organe wurden dann auf eine Gerade als Basis projiziert. Die Gesamtheit dieser Geraden muß wenigstens annähernd in einer Ebene liegen. Ich wählte als Projektionsbasis die Verbindungslinie der auf den Querschnitten beiderseits getroffenen ventralen Kontur des Schildrandes. Diese Linearprojektionen wurden dann hintereinander abgetragen in Abständen, deren Größe sich ergibt aus der Dicke der Schnitte, aus dem Intervall und aus der angewendeten mikroskopischen Vergrößerung. Verbindet man nun die entsprechenden Projektionsspuren, so erhält man einen genauen Grundriß des betreffenden Organes.

Nur nach einer derartigen Methode ist es möglich, bei so kleinen Schneckenarten die Größenverhältnisse und die Lage des Nephrostoms, den Verlauf des Harnleiters und andere Details der feineren Anatomie genau wiederzugeben.

Der Herzbeutelnierenkomplex bei Limax agrestis (Taf. XIV, Fig. 1).

Ich bevorzugte für meine Untersuchungen die Species Limax agrestis als Repräsentanten der Gattung, da diese kleine Form aus naheliegenden Gründen sich besser zur Herstellung von Schnittpräparaten und vor allem auch besser zur Rekonstruktion eignet als z. B. Limax maximus. Ich habe auch von Limax maximus Querschnittserien angefertigt und mich davon überzeugt, daß beide Species hinsichtlich der Topographie des Pallialkomplexes fast völlig übereinstimmen. Für Limax maximus hat SIMROTH schon eine kleine halbschematische Abbildung (Textfig. 7) gegeben, die auch andere Autoren, z. B. J. MEISENHEIMER, kopiert haben und die ja die wichtigsten Beziehungen richtig erkennen läßt. Meine Rekonstruktion bietet ein genaueres Bild, insbesondere hinsichtlich der Gestalt des Pericardiums und des Verlaufes des Ureters, aber in den Grundzügen stimmt SIMROTHS Darstellung für Limax maximus mit der meinigen von Limax agrestis überein, wie man sich durch Vergleich der beiden Bilder überzeugen kann. [SIMROTHS Figur ist von unten gesehen, meine von oben; eine von beiden ist deshalb spiegelbildlich zu betrachten.] Taf. XIV, Fig. 1 ist das durch Rekonstruktion erhaltene Bild des Herznierenkomplexes von Limax agrestis, zu dessen Erläuterung folgendes zu sagen ist. Die Niere (gelb) hat etwa die Gestalt eines Halbmondes. Der konkaven Seite angelagert liegt der Herzbeutel (*pc*). Davor und zu beiden Seiten des vorderen Teiles der Niere breitet sich die Lungenhöhle (*lgh*) aus, die auf der rechten Seite des Schildes durch das Atemloch nach außen mündet. Taf. XIV, Fig. 3 stellt einen in der Richtung *C—D* geführten Querschnitt dar, auf dem das Atemloch getroffen ist. Im Herzbeutel liegt nach vorn gerichtet rechts oben die Vorkammer (*atr*) dahinter nach links unten gerichtet die sehr muskulöse Herzkammer (*ve*). Das Pericard umgreift die Niere namentlich nach unten um ein beträchtliches Stück und von hier aus führt

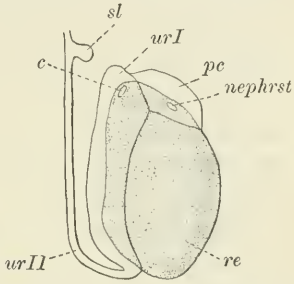


Fig. 7. Pericardialnierenkomplex von Limax maximus, nach SIMROTH. *pc* Pericard, *nephrst* Nephrostom, *c* Uebergang der Niere *re* in den primären Harnleiter *urI*, *urII* sekundärer Ureter, *sl* Ureterblindsack, von SIMROTH irrtümlich als Schleimdrüse bezeichnet.

auf der rechten Seite ein leicht gebogener Kanal, die Herzbeutelnierenspritze (*nephrst*) von unten her aus dem Pericard in die Niere. Das flache Pericardepithel geht über in das Cylinderepithel dieses Kanals, in dem jede Zelle mit wenigen langen, nach der Niere zugekehrten Cilien versehen ist (Taf. XIV, Fig. 2 u. 6). Taf. XV, Fig. 18 stellt die pericardiale Mündung des Nephrostoms bei Limax maximus dar. Der vom Nierenkörper umschlossene Kanal mündet zwischen einigen Drüsenfalten in das Innere der Niere, wie auf einem in der Richtung *A—B* geführten Querschnitt (Taf. XIV, Fig. 2) ersichtlich. Das Niereninnere ist durchzogen von zahlreichen Lamellen, die durch Falten des einschichtigen Drüsenepithels gebildet werden. Die Lamellen werden gestützt durch Mesenchymzellen. Hier und da ist das Faltenwerk der Niere durchzogen von Bluträumen (Nierenvenen). Die Nierenzellen (Taf. XIV, Fig. 4) sind zum größten Teil erfüllt von einer wasserklaren Exkretvakuole. Die Zellkerne liegen meist nahe der Basis der Zelle oder sind der seitlichen Zellwand dicht angelagert. Nie habe ich bei Limax agrestis in die Exkretvakuole eingebettete, kugelige Harnkonkremente wahrgenommen, wie man sie bei anderen Pulmonaten beobachtet.

Rechts ganz am vorderen Ende der Niere liegt die Uebergangsstelle (*c*) zum primären Harnleiter (*UrI*). Das Drüsenepithel geht über in einfaches Cylinderepithel. Der Primärureter oder Ureter descendens, wie ihn Plate bezeichnet, stellt einen flachen, breiten Schlauch dar, der einen großen Teil der Niere überdeckt, seine Wandung zeigt zahlreiche in das Lumen vorspringende Falten. Am linken hinteren Rande der Niere biegt der Ureter um und geht als sekundärer Harnleiter (Ureter ascendens nach Plate) dem rechten Rande der Niere entlang weit nach vorn, ungefähr bis zur Ausgangsstelle des primären Harnleiters. Das Lumen des sekundären Ureters ist bedeutend enger als das des primären. Er überlagert den Enddarm, mit dem er sich schließlich zu der flimmernden Kloake vereinigt, die etwas vor und über dem Atemloch, von diesem völlig getrennt, ausmündet. Der Ureter setzt sich noch ein Stück über die Kloake hinaus nach vorn fort, wendet sich dann plötzlich wieder nach hinten und öffnet sich in die Kloake. Dieser Teil des Ureters ist schon von Simroth bei Limax maximus beobachtet, aber ganz irrtümlich als Schleimdrüse gedeutet worden (Textfig. 7). Plate hat Limax arborum untersucht, bei welchem der Endabschnitt des sekundären Ureters vor seiner Ausmündung dasselbe Verhalten zeigt wie bei den übrigen

Species dieser Gattung; er erklärt die Auffassung SIMROTHS und die Bezeichnung „Schleimdrüse“ für irrig. Der Ureterblindsack ist nach PLATE genau so gebildet wie der letzte Abschnitt des sekundären Ureters. Diese Ansicht kann ich auf Grund meiner Beobachtungen nur bestätigen. Ueberhaupt stimmen die Befunde PLATES bei Limax arborum sehr gut mit den meinigen bei Limax agrestis überein, selbst in manchen histologischen Details.

Die kubischen bis cylindrischen Zellen im Epithel des Primärureters zeigen eine eigenartige Streifung des Protoplasmas, welche die deutliche Unterscheidung der Zellgrenzen an der Berührungsstelle zweier Zellen sehr erschwert[1]). Die streifige Beschaffenheit des Plasmas, die durch die Falten bedingte Vergrößerung der Oberfläche, wie auch die Länge des Ureters rechtfertigen meiner Meinung nach die Annahme, daß der Ureter nicht allein zur Ausleitung des Harns dient, sondern daß er auch exkretorisch wirksam ist. Ich schließe mich der Auffassung PLATES an, welcher die Ansicht vertritt, daß im Ureter der Pulmonaten die Ausscheidung von Wasser und leicht löslichen Salzen (wohl hauptsächlich NaCl) vor sich geht, während in der Niere nur die Urate abgelagert werden. Jedenfalls scheint mir doch diese Annahme weit berechtigter und einleuchtender als SIMROTHS Auffassung, wonach der Ureter die Funktion haben soll, die von der Niere überflüssig ausgeschiedenen Stoffe wieder zu resorbieren. Diese Anschauung ist ganz unphysiologisch und entbehrt auch jeder empirischen Begründung.

Bei sehr starker Vergrößerung (Zeiß; homog. Immersion; Ok. 8) sieht man im Epithel des primären Harnleiters, namentlich

1) Auch L. PLATE erwähnt in seiner Arbeit über die opisthopneumonen Lungenschnecken (Bd. I Anatomie von Daudebardia und Testacella, 1891) die streifige Beschaffenheit des Protoplasmas in den Ureterzellen. In einer späteren Abhandlung (Beiträge zur Anatomie und Systematik der Janelliden, 1898) nimmt er diese Ansicht zurück und hält es für wahrscheinlicher, daß es sich bei den Janelliden und wohl auch bei den übrigen Stylommatophoren nicht um eine eigentliche (intracelluläre) Plasmastreifung, sondern um zahlreiche feine Intercellularspalten handle. Es ist mir leider nicht gelungen, mit Sicherheit zu entscheiden, ob es bei Limax agrestis und Arion hortensis intercelluläre oder intracelluläre Bildungen sind, welche das streifige Aussehen bedingen, da hier die Streifung außerordentlich fein ist. Für die Begründung meiner Auffassung, daß der Harnleiter Anteil an der Exkretion nimmt, ist es übrigens gleichgültig, ob es sich um eine Plasmastreifung oder um intercelluläre spaltförmige Vakuolen handelt.

an vorspringenden Falten, einzelne Zellen, welche vor den anderen Epithelzellen sofort auffallen; sie springen halbkugelig über das Niveau der Nachbarzellen vor und tragen zahlreiche sehr zarte, sonnenförmig ausstrahlende Cilien (siehe Taf. XIV, Fig. 7 *kz*). Das Plasma zeigt auch keine streifige, sondern feinkörnige Struktur und erscheint dunkler. Derartige im Ureter einzeln verstreute Flimmerzellen hat Plate bei den meisten der von ihm untersuchten Pulmonaten gefunden; er bezeichnet sie als Kalottenzellen.

Der Sekundärureter ist mit einer Cuticula ausgekleidet (Taf. XIV, Fig. 8 *cut*), die an vorspringenden Stellen stark verdickt ist und wie aus Stäbchen zusammengesetzt erscheint, wodurch leicht ein niedriger Cilienbesatz vorgetäuscht wird, wie denn auch frühere Autoren angeben, der Ureter der Stylommatophoren sei mit Flimmerepithel ausgekleidet. Die Stäbchenstruktur der Cuticula ist sehr deutlich, und ich halte es für ein Versehen, wenn Plate schreibt, die Cuticula sei bei Limax homogen. Die Grenzen zwischen benachbarten Zellen sind nicht deutlich wahrzunehmen. Auffallend sind die ansehnlichen, wasserklaren Vakuolen; ob diese intercellulär oder intracellulär sind, kann ich mit Sicherheit nicht sagen.

Lungenhöhle und Schalenkammer bei Limax.

Man wird vielleicht erstaunt sein, daß die Lungenhöhle (*lgh*) auf dem Rekonstruktionsbild (Taf. XIV, Fig. 1) so klein erscheint; auch mich hat das anfangs überrascht. Es erklärt sich das jedenfalls daraus, daß ich zu dieser Untersuchung junge, nicht völlig ausgewachsene Exemplare verwendete; dazu kommt noch der Umstand, daß das in Sublimat oder Formol sterbende Tier natürlich die Lungenhöhle auf ihr Minimum zusammenpreßt. Um keine falsche Vorstellung von der Ausdehnung der Atemhöhle zu geben, habe ich in Textfig. 8 eine Abbildung des von unten gesehenen Pallialkomplexes von Limax maximus (cinereo-niger) beigefügt, die nach einem makroskopischen Präparat gemacht wurde. Der Schild mit dem gesamten Komplex der pallialen Organe ist nach der rechten Seite zurückgeklappt und der Boden der Lungenhöhle entfernt, so daß die Atemkammer mit dem fein verästelten Venenplexus freiliegt. Die Lungenhöhle ist ausgekleidet mit einem ganz flachen Plattenepithel, welches ektodermaler Herkunft ist. An die Epithelzellen treten einzelne Gruppen von Mesenchymzellen heran, welche wegen ihrer langgestreckten Gestalt oft schwer von den ersteren zu unterscheiden sind (Taf. XIV, Fig. 5). Nach J. Meisen-

HEIMER (1898) entsteht die Atemhöhle embryonal aus einer Einstülpung des äußeren Epithels. Die Anlage der Lungenhöhle tritt schon sehr früh in innige Beziehung zum Blutgefäßsystem; indem Bluträume sich gegen das abgeplattete Epithel vorwölben und dieses sich in Falten legt, erfolgt die Bildung des Lungengefäßnetzes.

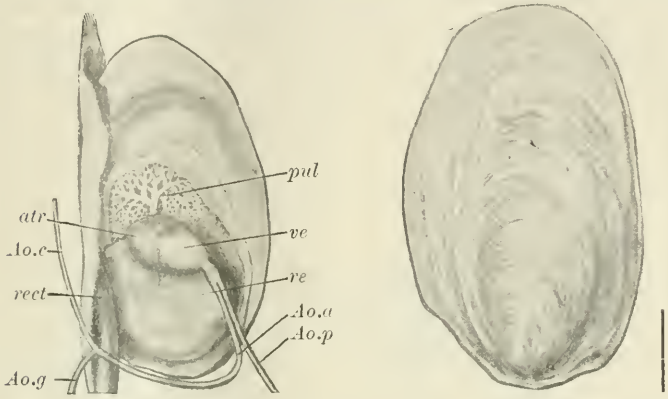


Fig. 8. Fig. 9.

Fig. 8. Pallialorgane von Limax maximus von unten gesehen. Der Schild ist nach rechts zurückgeklappt und der Boden der Lungenhöhle entfernt. *pul* Lungenvenenplexus, *atr* Vorhof, *ve* Herzkammer, *re* Niere, *rect* Enddarm, *Ao.a* Aorta anterior, *Ao.p* Aorta posterior, *Ao.g* Aorta genitalis, *Ao.c* Aorta cephalica.

Fig. 9. Schale von Limax maximus Lupenvergrößerung (5 fach).

Oberhalb der Niere liegt ein völlig abgeschlossener Hohlraum, die Schalenkammer (Taf. XIV, Fig. 2 und 3 *sk*). Sie enthält die innere Schale, eine flache, konzentrisch geschichtete Platte von muschelartigem Aussehen, welche das Rudiment des Schneckenhauses ist (Textfig. 9). Das Schichtungszentrum, der Apex, ist nach hinten gerichtet. In Taf. XV, Fig. 16 ist ein Stück des auf einem Querschnitt getroffenen Schalenraumes bei stärkerer Vergrößerung dargestellt. Die obere Wand der Schalenkammer ist gebildet von einem Plattenepithel, die untere von kubischen Epithel. Die untere Wand zeigt jederseits eine Einfaltung, an welcher das kubische Epithel in hohes, großkerniges Cylinderepithel übergeht. Diese Zellen sind es offenbar, welche die jüngste Schicht am Rande der Schale absondern.

Schon die Ueberlegung, daß die Nacktschnecken abstammen von Gehäuse-tragenden Formen, bei denen sich der Mantel über die Schale hinübergeschlagen und diese umwachsen hat, macht es in hohem Grade wahrscheinlich, daß das Epithel, welches die

Schalenkammer der Nacktschnecken auskleidet, vom Ektoderm abzuleiten ist. Diese Annahme wird bestätigt durch MEISENHEIMERS Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte von Limax maximus. MEISENHEIMER beobachtete, daß die Schalentasche hervorgeht aus einer Einstülpung des Ektoderms, deren Ränder nach Art der Amnionbildung miteinander verwachsen. Es entsteht so eine abgeschlossene, rings von Mesenchym umgebene Blase rein ektodermaler Herkunft (Textfig. 10 und 11). Diese erste

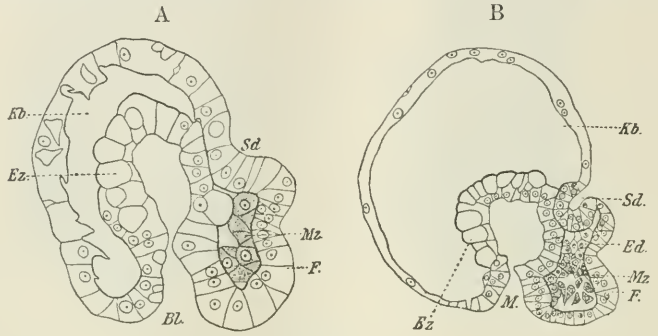


Fig. 10.

Fig. 11.

Fig. 10. Sagittalschnitte durch Embryonalstadien von Limax maximus, nach MEISENHEIMER, 1896. A ganz junger Embryo, B etwas älteres Stadium. *Kb* Kopfblase, *Sd* Schalendrüse, *Ed* Enddarm, *Mz* Mesodermzellen, *F* Fuß, *M* Mund, *Bl* Blastoporus, *Ez* Entodermzellen. (Aus A. LANG, Mollusca.)

Fig. 11. Sagittalschnitt durch einen Embryo von Limax maximus, späteres Stadium, die Schalenkammer hat sich völlig vom Ektoderm losgelöst und ist rings von Mesenchym umgeben, nach MEISENHEIMER, 1898. *Kb* Kopfblase, *eis* Eiweißsack, *w* Wimperwulst, *rt* Radulatasche, *f* Fuß, *pc* Podocyste, *oes* Oesophagus, *mz* Magenzellen, *ed* Enddarm, *sd* Schalendrüse. (Aus A. LANG, Mollusca.)

Anlage des Schalenraumes tritt schon auf sehr frühen Stadien kurz nach der Gastrulation auf. Nachdem sich die Blase vom Ektoderm völlig getrennt hat, nimmt sie mit der fortschreitenden Entwickelung des Embryos an Ausdehnung zu und mit der schließlichen Differenzierung der Zellen zum Plattenepithel im oberen und zum kubisch-cylindrischen Epithel im unteren Teil nähert sich die Anlage der Schalentasche schon sehr der definitiven Beschaffenheit.

Zur Erläuterung der Textfig. 10 und 11, die der Meisenheimerschen Arbeit entlehnt sind, sei nebenbei bemerkt, daß bei Limax wie bei der Mehrzahl der Gasteropoden aus dem Blastoporus der Mund hervorgeht und nicht der After, wie das sonst meist der Fall ist.

An der Oberfläche des Schildes ist die Epidermis durchsetzt mit zahlreichen, außerordentlich großen, einzelligen Drüsen (Taf. XV, Fig. 19). Der Kern liegt in den Drüsenzellen stets dicht an der Wandung, gewöhnlich im basalen Teile der Zelle. Unter der Epidermis sieht man zwischen den Drüsenschläuchen Pigmentzellen von mannigfacher, dendritischer Gestalt. An die Drüsenzellen setzen sich die Muskelfibrillen des faserigen Bindegewebes an, welches von zahlreichen Blutspalten durchzogen ist; die Bindegewebsfasern umspinnen die Drüsen; sie treten bisweilen bis zur Epidermis heran.

Der Herzbeutelnierenkomplex von Arion hortensis (Taf. XIV, Fig. 9).

Wie schon Simroth und Plate hervorheben, ist die Gestalt der Niere bei der Gattung Arion von der Form der Niere bei den übrigen Pulmonaten sehr verschieden. Sie umgibt bei Arion (die drei Species Arion empiricorum, Arion fuscus und Arion hortensis verhalten sich in dieser Hinsicht völlig gleich) den Herzbeutel in Gestalt eines elliptischen Ringes. Ich kann für die von mir untersuchten Species die Angabe Plates bestätigen, daß nicht nur die äußere Gestalt, sondern auch das Lumen der Niere einen vollkommen in sich geschlossenen Ring darstellt. Ich habe niemals weder auf Horizontalschnitten noch auf Querschnitten ein den hinteren Nierenbogen durchziehendes Septum beobachten können, welches der Simrothschen Auffassung entspräche, die Niere von Arion habe die Gestalt eines Hufeisens, dessen freie, nach hinten gerichtete Schenkelenden sich berühren.

Der von der Niere rings umschlossene Pericardialraum verjüngt sich nach vorn und geht in die flimmernde, hier verhältnismäßig enge Herzbeutelnierenspritze über. Plate sagt, daß der Renopericardialkanal bei Arion auf Querschnitten schwer zu finden sei; ich kann das nicht bestätigen. Er ist mir sofort auch auf Querschnitten aufgefallen. Es ist allerdings schwieriger als bei Limax, die renale Mündung des engen, quergetroffenen Kanals auf einem einzelnen Schnitt aus den Drüsenfalten der Niere herauszufinden; wenn man aber auf vollständigen Schnittserien die Wand des Pericardiums verfolgt, so ist das Nephrostom auch auf Querschnitten nicht zu übersehen. Das flache Pericardepithel geht in kubisch-cylindrisches Flimmerepithel über. Histologisch verhält sich das Nephrostom von Arion ganz wie das von Limax. Jede Zelle trägt auch hier wenige lange, der Niere zugekehrte Cilien. Taf. XV, Fig. 17 zeigt die renale Mündung der Nierenspritze von Arion empiricorum auf einem Frontalschnitte. Die Wandung zeigt einige nach innen vorspringende Falten. Die Zellen des Kanals werden wegen ihrer großen Kerne stark mit Hämatoxylin gefärbt, wodurch sich die Nierenspritze ziemlich deutlich aus ihrer Umgebung abhebt.

Uebrigens scheint mir die halbschematische Abbildung des Herznierenkomplexes von Arion empiricorum bei Plate, was die Richtung und den Verlauf des Renopericardialkanals anbetrifft, nicht ganz zutreffend oder wenigstens nicht deutlich genug zu sein, ebenso seine Beschreibung des Nephrostoms im Text. Ich habe bei Arion hortensis durch genaue Rekonstruktion und bei Arion fuscus und Arion empiricorum auf Frontalschnitten gefunden, daß der zunächst nach links oben verlaufende vordere Pericardwinkel, ungefähr da, wo der Cilienbesatz beginnt und das Pericard in das Nephrostom übergeht, als Renopericardialkanal sich nach rechts wendet. Die Mündung in die Niere ist stets deutlich nach rechts gerichtet. Aus Plates Darstellung ist das nicht klar zu ersehen.

Dicht neben dem nach vorn gerichteten, zugespitzten Pericardwinkel liegt auf der Dorsalfläche der Niere die Oeffnung (*c*) in den Ureterkopf, den geräumigen Anfangsteil des primären Harnleiters (vergl. das Rekonstruktionsbild Taf. XIV, Fig. 9 und Fig. 10, welche diese Stelle auf einem Querschnitt zeigt, der in der Richtung *A—B* geführt wurde). Diese Uebergangsstelle ist auf eine kurze Strecke mit Cilien besetzt. Der primäre Harnleiter läuft dem rechten Nierenrand entlang nach hinten und geht schließlich in den hier ziemlich geräumigen sekundären Ureter über, welcher

den primären Harnleiter und einen beträchtlichen Teil des rechten Nierenrandes besonders nach unten umgreift und vorn auf der rechten Seite des Schildes mit dem Enddarm zusammen in das Atemloch mündet. Der Sekundärureter breitet sich nach unten bis zur Berührung mit dem Pericard aus, ja schiebt sich zwischen Niere und Pericard ein, wie auf dem Totalbild (Taf. XIV Fig. 9 die —··—··— Kontur) und noch besser auf dem in Taf. XIV Fig. 11 dargestellten Querschnitt *C—D* ersichtlich. Die gemeinsame Mündung von Enddarm, Ureter und Atemhöhle ist mit dichten niedrigen Cilien ausgekleidet.

Die Lungenhöhle bildet einen länglich ringförmigen Raum, der sich völlig um die Niere herumlegt. Histologisch verhält sich die Lunge von Arion hortensis ganz wie bei Limax agrestis.

Auch die Niere und der Ureter zeigen in ihrer histologischen Beschaffenheit Aehnlichkeit mit Limax und anderen Stylommatophoren. Der Nierenkörper besteht, wie sonst, aus zahlreichen, von Mesenchym gestützten, hier und da von Bluträumen durchzogenen Falten, die von einem einschichtigen Epithel einzelliger Drüsen gebildet werden. Die Nierenzellen erscheinen kleiner und dichter zusammengedrängt als bei Limax agrestis. Bei Arion hortensis habe ich keine Harnkonkremente beobachtet, wohl aber bei Arion empiricorum (Taf. XIV Fig. 14). Den größten Teil einer solchen Nierenzelle nimmt auch hier eine Exkretvakuole ein. Die Kerne liegen gewöhnlich im basalen Teile der Zelle oder seitlich der Zellwand dicht angelagert. Bei Arion empiricorum umschließt die Exkretvakuole in der Regel nur ein einziges, kugeliges, stark lichtbrechendes Harnkonkrement. Dieses liegt fast ausnahmslos im oberen Teil der wasserklaren Vakuolenflüssigkeit oder in deren Zentrum; sehr selten berühren diese Konkremente das in den basalen Teil der Zelle verdrängte Plasma. Aehnliches fand Plate bei den Janelliden; auch hier liegt das Konkrement meist im Zentrum der Exkretvakuole. Plate folgert daraus, daß die Vakuolenflüssigkeit eine zähflüssige, gallertige Masse sein müsse, denn „wäre sie wässerig, so würde das Konkrement der Schwere folgen und zu Boden sinken“.

Das Ureterepithel ist bei Arion hortensis noch reichlicher gefaltet als bei Limax agrestis. Der absteigende und aufsteigende Schenkel des Harnleiters zeigen im wesentlichen die gleiche histologische Beschaffenheit. Taf. XIV Fig. 13 zeigt ein Stück der Wandung des primären Ureters von Arion hortensis bei starker Vergrößerung. Wir sehen die kubischen Ureterzellen, deren Plasma

gestreift erscheint; dazwischen eingekeilt die über das Niveau der Nachbarzellen hervorspringenden, uns schon von Limax her bekannten Kalottenzellen mit den zarten, divergent ausstrahlenden Cilien und dem dunkel gefärbten, feinkörnigen Plasma. Die Kalottenzellen liegen bei Arion in kleineren Abständen als bei Limax; doch stehen sie auch bei Arion durchaus nicht überall so dicht wie gerade auf der abgebildeten Stelle, welche einer vorspringenden Falte des primären Harnleiters angehört.

Kurz vor seiner Mündung ist die Wandung des sekundären Ureters an der nach außen gekehrten Seite abgeplattet, besonders da, wo er der Schilddecke angelagert ist. Das mag H. Simroth zu der Behauptung veranlaßt haben, der sekundäre Harnleiter sei bei Arion ein Halbschlauch, d. h. er sei nur auf der freien, inneren Seite mit eigener Wandung versehen. Diese Behauptung ist nicht richtig. Der sekundäre Ureter besitzt, wie schon Plate bei Arion fuscus fand und wie ich es für Arion hortensis bestätigen kann, allseitig sein eigenes Epithel.

Plate spricht in seiner Abhandlung über die opisthopneumonen Pulmonaten Daudebardia und Testacella die Ansicht aus, daß sowohl der sekundäre wie der primäre Harnleiter der Stylommatophoren aus der Wandung der Atemkammer hervorgegangen sei (also gerade das Gegenteil der sonderbaren, jetzt allgemein aufgegebenen Nephropneustentheorie v. Jherings). Der sekundäre Ureter ist nach Plate nur als ein umgebogener Teil des primären Harnganges zu betrachten. Ein Argument für seine Auffassung, der gesamte Harnleiter sei aus der Wandung der Lungenhöhle entstanden, sieht er darin, daß bei Testacella fischeriana in der Lungenhöhle ebensolche Kalottenzellen vorkommen, wie sie für den Ureter der Stylommatophoren charakteristisch sind. Diese Ansicht gründet sich allein auf den eben erwähnten histologischen Befund und müßte erst entwickelungsgeschichtlich bestätigt werden. Für den sekundären Harnleiter ist Plates Auffassung wohl zutreffend. J. Meisenheimer fand bei Limax maximus (Organogenese einer Lungenschnecke, 1898), daß der sekundäre Ureter ontogenetisch aus einer Rinne der Mantelhöhle entsteht. Der primäre Harnleiter dagegen geht aus einer gesonderten Einstülpung des Ektoderms hervor.

Der Schalenraum nimmt bei Arion dieselbe Lage ein wie bei Limax. Er enthält, wie schon erwähnt, kein zusammenhängendes Schalenrudiment, sondern lose, sich sandartig anfühlende Körnchen aus kohlensaurem Kalk. Die Schalenkammer ist allseitig von

einem Plattenepithel ausgekleidet, in welches nur an den Seiten, wo die untere Wand in die dorsale übergeht, auf eine kleine Strecke cylindrische Zellen eingeschaltet sind. Dieser Streifen cylindrischen Epithels entspricht offenbar den hohen Cylinderzellen, welche bei Limax am Schalenrand zu finden sind (vergl. Taf. XV, Fig. 16).

IV. Die Renopericardialverbindung bei einigen einheimischen Basommatophoren.

Nach meinen Untersuchungen über den Herzbeutelnierenkomplex unserer Nacktschnecken habe ich auch zwei Repräsentanten einheimischer Basommatophoren, Lymnaeus stagnalis und Planorbis carinatus zum Vergleich herangezogen. Zunächst untersuchte ich Lymnaeus stagnalis und fand hier ein gut ausgebildetes Nephrostom, welches mich durch seine Größe überraschte. Der kräftig flimmernde Kanal (Taf. XV, Fig. 20) zeigt einige in das Lumen vorspringende Falten; die pericardiale Mündung ist außerordentlich weit (420 μ). Bei einem erwachsenen Tier mißt das Lumen des Kanals im Mittel ca. 310 μ im Durchmesser.

Es ist interessant, die Maßzahlen des Nephrostomlumens bei den Pulmonaten miteinander zu vergleichen. Ich habe da folgende Werte gefunden:

	mittlerer Durchmesser des Renopericardialkanals		
Limax agrestis	28 μ		
Limax maximus	58 μ		
Helix pomatia	40 μ		
Arion empiricorum	60 μ [1])		
Arion hortensis	28 μ		
Lymnaeus stagnalis	310 μ	renale Mündung	200 μ
		pericardiale Mündung	420 μ
Planorbis carinatus	40 μ		

Aus diesen Zahlenangaben ersieht man, daß die Basommatophoren — wenn man die Gesamtgröße und das Gewicht des Tieres mit in Betracht zieht — ein erheblich weiteres Nephrostom haben als die Stylommato-

1) Diese Zahl bezieht sich nur auf den eigentlichen Kanal, die bedeutend erweiterte renale Mündung (bis 210 μ) ist nicht mit in Berechnung gezogen.

phoren. Für Lymnaeus stagnalis ist das ohne weiteres evident, und der kleine Planorbis carinatus hat einen Renopericardialkanal von demselben Durchmesser wie die unvergleichlich viel größere und schwerere Helix pomatia.

Da das Pericard eine exkretorische Bedeutung hat, so kann man aus der relativen Weite des Renopericardialkanals einen Schluß ziehen auf die relative Menge der Flüssigkeit, welche in dem Pericard abgeschieden wird. Daher ist anzunehmen, daß bei den Basommatophoren, welche ein verhältnismäßig weites Nephrostom haben, sehr viel Flüssigkeit im Herzbeutel abgesondert und durch die Nierenspritze entleert wird, bei den Landschnecken aber relativ wenig. In Uebereinstimmung damit steht das Vorkommen einer Pericardialdrüse bei Lymnaeus stagnalis.

Ueber eine Pericardialdrüse am Atrium von Lymnaeus stagnalis und die exkretorische Funktion des Pericardepithels überhaupt.

Der in Taf. XV, Fig. 20 dargestellte Querschnitt durch den Herznierenkomplex läßt am Vorhof zahlreiche, dünnwandige Divertikel erkennen. Diese Divertikel sind gebildet von der dem Pericardepithel angehörenden Wandung des Atriums. Taf. XV, Fig. 21 stellt ein paar solcher Gebilde bei starker Vergrößerung dar. Das freie, blasig aufgetriebene Ende der Divertikel ist von stark abgeplatteten Zellen begrenzt. Nahe der Basis nehmen die Zellen mehr kubische Gestalt an. Hier setzen sich Muskelfibrillen an, die auch zum Teil in das Innere des Divertikels hineinreichen. Ich halte dieses Gebilde, wie gesagt, für eine Form der Pericardialdrüse, wie sie ja schon durch C. Grobben an den Atrien einiger Prosobranchier und auch bei Opisthobranchiern am Aortenstamm beobachtet wurden. Die von Grobben für Haliotis gegebene Beschreibung und Abbildung der atrialen Pericardialdrüsen zeigt sehr viel Aehnlichkeit mit meinem Befund bei Lymnaeus stagnalis. Ich kann also die Angabe Grobbens, daß bei einer Anzahl von Prosobranchiern und Opisthobranchiern Pericardialdrüsen vorkommen, dahin erweitern, daß auch Lymnaeus stagnalis, also ein Repräsentant der basommatophoren Pulmonaten, eine Atrialdrüse besitzt.

Was Grobben über die Funktion dieser Organe sagt, will ich wörtlich zitieren: „Es ist in hohem Grade wahrscheinlich, daß

diese als Pericardialdrüse gedeuteten Organe eine exkretorische Bedeutung haben wegen der innigen Beziehung zum Blutgefäßsystem. In der Struktur der Zellen kommt freilich diese exkretorische Tätigkeit nicht zum Ausdruck; ihre flache Gestalt ist aber der Abscheidung von Wasser jedenfalls günstig. Es ist die exkretorische Bedeutung auch deshalb wahrscheinlich, weil die Pericardialdrüse überall da gut ausgebildet ist, wo wir ein großes, kräftig flimmerndes Nephrostom finden (z. B. bei den Opisthobranchiern). Aus der bedeutenden Größe des Trichters ist zu schließen auf die Notwendigkeit eines Organs dieses Umfanges, welche durch funktionelle Anpassung erlangt wurde, und damit weiter auf die sehr lebhafte, exkretorische Tätigkeit des Herzbeutelepithels, die durch die Saugwirkung des Flimmertrichters wiederum eine gesteigerte sein mag. Vielleicht besteht auch eine Korrelation zu der mit der Nahrungsaufnahme verknüpften Aufnahme großer Flüssigkeitsmengen."

Grobben sucht so eine kausale Erklärung für das Vorkommen einer Pericardialdrüse in Korrelation mit einem großen Nephrostom bei den Wasserschnecken zu geben. Er ist der Ansicht, daß das exkretorische Pericardepithel hauptsächlich der Ausscheidung von Wasser dient, und ich teile seine Meinung. Wahrscheinlich kommen als Abscheidungsprodukte der Pericardialdrüse nur in Betracht Wasser und leichtlösliche Salze von geringer Molekulargröße (NaCl etc.), jedenfalls nur Kristalloïde und keine Kolloïde, denn nur erstere vermögen durch Diffusion eine semipermeable Membran zu durchdringen. Dabei ist natürlich vorausgesetzt, daß sich die Wandung der Atrialdrüse wie eine semipermeable Membran verhalte [1]).

Um die Abscheidung von Wasser durch die Pericardialdrüse und die Entleerung durch das Nephrostom auch auf direkte Weise zu ermitteln, habe ich auf einen mir von Herrn Prof. Ziegler erteilten Rat folgende Experimente gemacht.

Ein Exemplar von Lymnaeus stagnalis, das ich in einem Aquarium mit Wasserpflanzen, also unter normalen Lebens-

---

1) Ich halte diese Annahme für wahrscheinlich. Allerdings kann ihre Richtigkeit nicht mit absoluter Sicherheit behauptet werden, da sich lebende Zellen in Bezug auf die Diffusionsvorgänge anders verhalten können als leblose Membranen.

bedingungen, eine Zeitlang hielt, wurde, nachdem das der Schale anhaftende Wasser abgetropft und mit Fließpapier entfernt war, zur Wägung gebracht; dann einige Zeit (18—24 Stunden) in einer mit Feuchtigkeit gesättigten Atmosphäre schwebend erhalten und wieder gewogen. Das Tier hat natürlich an Gewicht abgenommen und zwar um ca. 4—6 Proz. je nach der Dauer des Versuches. Wodurch wird nun die Gewichtsabnahme bedingt? Zweifellos in erster Linie durch den Wasserverlust, und zwar einerseits durch die exkretorischen Organe, andererseits durch die Hautoberfläche. Die Verdunstung an der Oberfläche kann aber nur gering gewesen sein, da das Tier sich in einer mit Feuchtigkeit gesättigten Atmosphäre befand. In Betracht zu ziehen ist ferner, daß der Respirationsprozeß gesteigert sein kann, wenn das normalerweise im Wasser lebende Tier dauernd von Luft umgeben ist. Jeder Atmungsprozeß ist aber, chemisch betrachtet, einem Verbrennungsprozeß zu vergleichen, bei dem Kohlendioxyd und Wasser entsteht, und das hat einen Gewichtsverlust zur Folge. Aber bei der geringen Intensität des Lebensprozesses eines in Ruhe befindlichen kaltblütigen Tieres dürfte auch der Gewichtsverlust durch Abgabe von Kohlensäure infolge der Atmung nur unbedeutend sein. Wenn man aber die Größe des Nephrostoms bedenkt, die ja nach meinen Messungen 0,3—0,4 mm beträgt und nun in Erwägung zieht, daß in 18 resp. 24 Stunden eine recht ansehnliche Flüssigkeitsmenge durch den Kanal entleert werden kann, so ist es wohl wahrscheinlich, daß der Gewichtsverlust zum größten Teil durch die auf diesem Wege abgegebene Flüssigkeitsmenge bedingt ist. Es wäre sonst auch nicht einzusehen, welchen Zweck das große Nephrostom haben sollte.

Die Vermutung Grobbens, die Pericardialdrüse in Korrelation mit einem besonders großen Nephrostom sei eine funktionelle Anpassung an die mit der Nahrungsaufnahme verknüpfte Aufnahme großer Flüssigkeitsmengen, habe ich durch meine Experimente jedenfalls bestätigen können. Wenn ich nämlich das Tier, nachdem es längere Zeit außerhalb des Wassers gehalten und dann gewogen wurde, wieder in ein Gefäß brachte, das nur reines Wasser enthielt, so hatte es schon nach Verlauf von $^3/_4$ bis 1 Stunde sein ursprüngliches Gewicht wieder erreicht, ja bisweilen sogar überschritten. Die Schnecke tritt dabei so weit wie möglich aus dem Gehäuse hervor und scheint begierig Wasser einzusaugen. Wie weit die Wiederaufnahme des Wassers durch den Mund, wie weit sie durch die Haut geschieht, läßt sich natürlich nicht sagen.

Einige Resultate meiner Wägungen will ich hier anführen:

Gewicht der Schnecke bei Beginn des Experimentes	Gewicht nach 24-stündigem Aufenthalt in Luft	Gewicht nach darauffolgenden 1-stündigem Aufenthalt in Wasser
2,735 g	2,615 g	2,770 g
	18-stündigem Aufenthalt in Luft	$^3/_4$-stündigem Aufenthalt in Wasser
4,262 g	4,113 g	4,259 g
	24-stündigem Aufenthalt in Luft	1-stündigem Aufenthalt in Wasser
4,845 g	4,562 g	4,832 g

Nach meinen Beobachtungen bei Lymnaeus stagnalis kam ich anfangs auf die Vermutung, daß vielleicht bei den Basommatophoren ganz allgemein eine atriale Pericardialdrüse vorkomme. Ich untersuchte daraufhin Planorbis carinatus auf Schnittserien, habe aber an der vom Pericardepithel gebildeten Vorhofwandung keine durch Divertikelbildung bedingte Oberflächenvergrößerung wahrnehmen können, welche als Pericardialdrüse im Sinne Grobbens zu bezeichnen wäre. Der Vorhof zeigt vielmehr eine einfache glatte Wandung.

Dennoch bin ich fest davon überzeugt, daß auch hier die pericardiale Wandung des Atriums der Exkretion von Wasser und Salzen dient. Dazu berechtigt mich nicht nur die Existenz eines relativ großen Nephrostoms; die Zellen der Wand des Atriums sind nämlich, wie auf Textfig. 12 ersichtlich, außerordentlich stark abgeflacht zu einer ganz dünnen Membran, die zweifellos wasserlösliche Kristalloïde leicht hindurch diffundieren läßt. Die spärlich verteilten, flach scheibenförmigen Kerne wölben sich bisweilen buckelartig nach außen vor. Wenn ich aus den angegebenen Gründen darauf schließe, daß die pericardiale Wand des Atriums auch bei Planorbis carinatus wesentlichen Anteil an der Exkretion

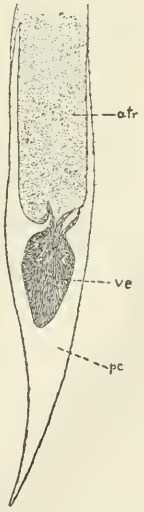
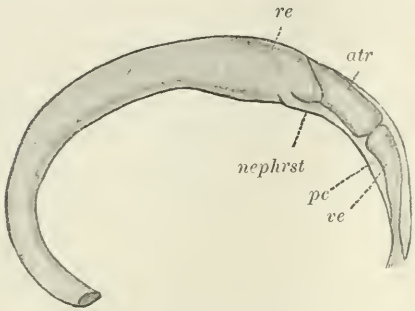


Fig. 12. Schnitt durch den Herzbeutel von Planorbis carinatus. *pc* Pericardialhöhle, *atr* dünnwandige Vorkammer, *ve* muskulöse Herzkammer.

nimmt, so behaupte ich damit keineswegs, daß nur dieser Teil des Pericardepithels exkretorisch wirksam sei; ich halte es im Gegenteil für wahrscheinlich, daß auch die übrigen

Partien der flachen Pericardwand, soweit diese mit Blutlakunen in Berührung stehen, für die Exkretion in Frage kommen.

In Textfig. 13 habe ich eine schematische Darstellung des Herznierenkomplexes von Planorbis carinatus gegeben, der sich außerordentlich einfach verhält. In keinem der gebräuchlichen Lehrbücher, auch nicht in der mir zugänglichen Fachliteratur, habe ich eine klare brauchbare Abbildung des Organkomplexes gefunden, aus der die Lage des Nephrostoms zu ersehen wäre. Die Niere ist ein einfacher, nach vorn gerichteter Schlauch, der keine deutliche Differenzierung in Nierenkörper und Ureter zeigt, wie wir



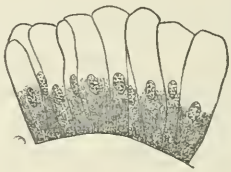


Fig. 13. Fig. 14.

Fig. 13. Schematische Darstellung des Pericardialnierenkomplexes von Planorbis carinatus. *atr* Vorhof, *ve* Herzkammer, *pc* Herzbeutel, *re* Niere, *nephrst* Nephrostom.

Fig. 14. Nierenepithel von Planorbis carinatus.

sie bei den früher besprochenen Stylommatophoren so scharf ausgeprägt gefunden haben. Die Wandung dieses Schlauches ist in Falten gelegt, welche von großen Blutlakunen und Mesenchym ausgefüllt werden. Das Drüsenepithel der Niere besteht aus ungefähr cylindrischen Zellen, deren Kerne etwa im Zentrum der Zelle liegen. Im oberen Teil der Zelle hat sich die Exkretflüssigkeit in einer wasserhellen Vakuole angesammelt (Textfig. 14). Hinter der Niere liegt der Herzbeutel; der Renopericardialkanal befindet sich auf der unteren Seite des hinteren Nierenendes. Der Kanal ist nach links vorn gerichtet und mündet von unten her in den Nierenschlauch. Die kubischen Zellen des Ganges sind mit wenigen sehr langen, nach der Niere zugekehrten Cilien besetzt (Taf. XV, Fig. 22).

Jena, Zoologisches Institut der Universität, Juni 1907.

Literatur.

1) Amaudrut, La structure et la circulation dans l'organe de Bojanus de quelques Mollusques pulmonés. Bull. Soc. Philom., T. X.
2) Behme, Th., Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Harnleiters der Lungenschnecken. Archiv für Naturgesch., Jahrg. LV, 1889.
3) Bergh, R., Ueber die Verwandtschaftsbeziehungen der Onchidien. Morphol. Jahrb., Bd. X.
4) — Report on the Nudibranchiata. Challenger Reports, Vol. X, 1884.
5) Bernard, F., Recherches sur les organes palléaux des gastéropodes prosobranches. Ann. Sc. Nat. Zool., Bd. IX, 1890.
6) De Blainville, Manuel de malacologie, Paris 1825.
7) Böhmig, L., Zur feineren Anatomie von Rhodope Veranii Köllik. Zeitschr. f. w. Zool., Bd. LVI, 1893.
8) Braun, M., Ueber den Harnleiter bei Helix. Nachrichtsblatt d. deutsch. malakozool. Gesellsch., 1888.
9) Brock, J., Entwickelung des Geschlechtsapparates der Stylommatophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLIV, 1886.
10) Bronn, Klassen und Ordnungen. Bd. III. Malakozoa (W. Keferstein), 1862—1866.
11) Bütschli, O., Entwickelungsgeschichtliche Beiträge (Paludina). Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XIX, 1879.
12) Collinge, W. E., On some European slugs of the genus Arion. Reports of the Zool. Soc., 1897.
13) v. Erlanger, R., Zur Entwickelung von Paludina vivipara. Teil I und II. Morph. Jahrb., Bd. XVII, 1891.
14) — Die Bildung des Mesoderms bei Paludina vivipara. Morph. Jahrb., Bd. XXII, 1896.
15) Gegenbaur, Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden, Leipzig 1855.
16) Goette, A., Bemerkungen zur Entwickelungsgeschichte der Mollusken. Verh. d. Deutsch. zool. Gesellsch., Leipzig 1896.
17) Goodrich, E. S., On the renopericardial canals in Patella. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XLI, 1898.
18) Grobben, C., Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat, sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden. Arbeiten aus dem zool. Institut Wien, Bd. V, 1884.
19) — Die Pericardialdrüse der Gasteropoden. Arbeit. a. d. zool. Institut Wien, Bd. IX, 1890.
20) Haeckel, E., Systematische Phylogenie der wirbellosen Tiere, Bd. II, Berlin 1896.
21) Haller, B., Studien über docoglosse und rhipidoglosse Prosobranchier nebst Bemerkungen über die phylogenetischen Beziehungen der Mollusken zueinander, Leipzig 1894.
22) Hancock, On the structure and homologies of the renal organ in the Nudibranchiate Mollusca.

23) Hanitsch, R., Contributions to the anatomy and histology of Limax agrestis. From Proc. Biol. Soc. Liverpool, Vol. II, 1888.
24) Hecht, E., Sur la multiplicité des canaux rénopericardiques chez Elysia viridis. Bull. soc. zool. France, T. XXII, 1897.
25) Hertwig, O. und R., Die Cölomtheorie, Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss , 1881.
26) v. Jhering, H., Ueber den uropneustischen Apparat der Heliceen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XLI, 1885.
27) — Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken, Leipzig 1877.
28) Köhler, A., Beiträge zur Anatomie der Gattung Siphonaria. Zool. Jahrb., Anat. u. Ontog., Bd. VII.
29) Kofoid, C. A., On the early development of Limax. Bull. of the Museum of comparat. Zool. Cambridge, Vol. XXVII, 2.
30) Kollmann, J., Ueber Verbindungen zwischen Cölom und Nephridien. Festschrift zum Würzburger Jubiläum, 1882.
31) Lacaze-Duthiers, H. de, Hist. de la Testacelle. Arch. Zool. expérim., T. V, 1887.
32) — Histoire de l'organisation et du développement du Dentale. Annales d. Sc. nat., Zoologie, 4. sér., T. VI et VII, 1857.
33) Lang, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, I, Mollusca. 2. Aufl., Jena 1900.
34) — Trophocöltheorie, Jena 1903.
35) Meckel, Mikrographie einiger Drüsenapparate der niederen Tiere. Arch. f. Anat. u. wiss. Med., 1846.
36) Meisenheimer, J., Organogenese einer Lungenschnecke (Limax maximus). Von der philosoph. Fakultät zu Marburg gekrönte Preisschrift. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXIII, 1898.
37) — Entwickelungsgeschichte von Limax maximus L. Teil I und II. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXII, 1896.
38) Meuron, P. de, Sur les organes rénaux des embryons d'Helix. Compt. rend., T. XCVIII, 1884.
39) Nalepa, A., Beiträge zur Anatomie der Stylommatophoren. Sitz.-Bericht Akad. Wien, Bd. LXXXVII, 1883.
40) Nüsslin, O., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. Habilitationsschrift. Karlsruhe 1879.
41) Pelseneer, P., Recherches sur divers Opisthobranches. Mém. couronnés de l'Acad. sc. Belgique, T. LIII, 1893.
42) — Sur la morphologie des branchies et des orifices rénaux et génitaux des Chitons. Bull. sc. de France et de Belgique, T. XXXI, 1897.
43) Plate, L., Bemerkungen über die Phylogenie und die Entstehung der Asymmetrie der Mollusken. Zool. Jahrb., Anat. u. Ontog., Bd. IX, 1896.
44) — Ueber primitive und hochgradig differenzierte Lungenschnecken (Pythia scarabeus und Vaginula gayi F.). Verhandl. d. Deutsch. zool. Gesellsch., 1897.
45) — Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. I. Die Anatomie der Gattungen Daudebardia und Testacella. Zool. Jahrb., Anat. u. Ontog., Bd. IV, 1891.

46) Plate, L., Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. II. Die Oncidiiden. Ein Beitrag zur Stammesgeschichte der Pulmonaten. Zool. Jahrb., Anat. u. Ontog., Bd. VII, 1894.
47) — Beiträge zur Anatomie und Systematik der Janelliden. Zool. Jahrb., Anat. u. Ontog., Bd. XI, 1898.
48) — Mitteilungen über zoologische Studien an der chilenischen Küste. Sitz.-Ber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, Bd. XL, 1894.
49) — Das Herz der Dentalien. Zool. Anz., Jahrg. XIV, 1890.
50) Pötzsch, O., Ueber die Entwickelung von Niere, Pericard und Herz bei Planorbis corneus. Zool. Jahrb., Anat. u. Ontog., Bd. XX, 1904.
51) Rabl, C., Die Ontogenie der Süßwasserpulmonaten. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch., Bd. IX, 1875.
52) Ray Lankester, E., Observations on the development of the pondsnail (Lymnaeus stagnalis) and on the early stages of other Mollusca. Micr. Sc., Vol. XIV, 1874.
53) Sarasin, P. und F., Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon, 1884—1886.
54) Semper, C., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. VIII, 1857.
55) Schneider, K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie, Jena 1902.
56) Schmidt, F., Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte der Stylommatophoren. Zool. Jahrb., Anat. u. Ontog., Bd. VIII, 1895.
57) Schmidt, O., Handbuch der vergleichenden Anatomie, 1876.
58) Simroth, H., Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten. Zeitschrift für wiss. Zool., Bd. XLII, 1885.
59) — Ueber einige Vaginula-Arten. Zool. Jahrb., Anat. u. Ontog., Bd. V, 1890.
60) Stiasny, G., Die Niere der Weinbergschnecke. Zool. Anz., 1903.
61) Tönniges, C., Die Bildung des Mesoderms bei Paludina vivipara. Zeitsch. f. wiss. Zool., Bd. LXI, 1896.
62) v. Wissel, K., Beiträge zur Anatomie der Gattung Oncidiella. Inaug.-Dissert., Berlin 1898.
63) Ziegler, H. E., Entwickelung von Cyclas cornea. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. XLI, 1885.
64) — Ueber den derzeitigen Stand der Cölomfrage. Verhandl. d. Deutsch. zool. Gesellsch., 8. Vers., 1898.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen.

an After
atl Atemloch
atr Vorhof des Herzens
c Uebergang der Niere in den primären Ureter
cl Kloake
cut Cuticula
dr Drüsen
epdsk Epithel der Schalenkammer
epk Epithelkern
epz Epidermiszellen
exkrva Exkretvakuole
hkcr Harnkonkremente
kz Kalottenzellen
lgh Lungenhöhle
mf Muskelfibrillen
mz Mesenchymzellen
n Kern
nephrst Nephrostom
pc Pericardium
pcdr Pericardialdrüsen
pz abgeplattete Zellen
re Niere
rect Enddarm
s innere Schale (Limax)
sch Schild
sk Schalenkammer
sr Schalenrudimente
urI Primärer Ureter
urII Sekundärer Ureter
va Vakuole
ve Ventrikel des Herzens

Tafel XIV.

Fig. 1. Durch Rekonstruktion aus Querschnittserien erhaltene, genaue Darstellung des Herzbeutelnierenkomplexes von Limax agrestis. Niere gelb. Ureter schraffiert.

Fig. 2. Querschnitt durch den Pericardialnierenkomplex von Limax agrestis, auf welchem das Nephrostom (*nephrst*) und die Mündung des Afters (*an*) getroffen sind. Der Schnitt ist in der Richtung *A—B* durch das Rekonstruktionsbild Fig. 1 gelegt zu denken.

Fig. 3. Querschnitt durch den Pallialkomplex von Limax agrestis; in der Richtung *C—D* durch das Rekonstruktionsbild gelegt zu denken. Auf dem Schnitt ist das Atemloch (*atl*) getroffen.

Fig. 4. Nierenepithel von Limax agrestis. Hämatoxylin-Rubin., Homog. Imm. Ok. 4, Zeiß.

Fig. 5. Lungengewebe von Limax agrestis. Die Lungenhöhle ist von einem ganz flachen Plattenepithel ausgekleidet, welches ektodermaler Herkunft ist. An die Epithelzellen treten einzelne Gruppen von langgestreckten Mesenchymzellen (*mz*) heran. Hämatox.-Ammon.-Rubinpikrat. Homog. Imm., Ok. 8, Zeiß.

Fig. 6. Flimmerzellen des Nephrostoms mit anstoßenden Zellen der Niere von Limax agrestis. Hämatoxylin-Rubin. Homog. Imm., Ok. 4, Zeiß.

Fig. 7. Limax agrestis. Epithel des primären Ureters. Das Plasma der kubischen Zellen erscheint gestreift. Zwischen den Epithelzellen liegt eine halbkugelig über das Niveau der Nachbarzellen vorspringende Kalottenzelle (*kz*) mit zarten, sonnenartig ausstrahlenden Cilien. Hämatox.-Ammon-Rubinpikrat. Homog. Imm., Ok. 8, Zeiß.

Fig. 8. Limax agrestis. Epithel des sekundären Ureters mit anstoßenden Mesenchymzellen (*mz*). *va* Vakuolen. Die Cuticula (gelb) erscheint wie aus Stäbchen zusammengesetzt. Hämatox.-Ammon-Rubinpikrat. Homog. Imm., Ok. 8, Zeiß.

Fig. 9. Durch Rekonstruktion aus Querschnittserien gewonnene Darstellung des Herzbeutelnierenkomplexes von Arion hortensis. Die den Herzbeutel (*pc*) in Gestalt eines elliptischen Ringes umschließende Niere gelb; Ureter schraffiert.. ·—·—·—·—· bedeutet die Kontur des primären Harnleiters (*urI*) dort, wo er vom sekundären Harnleiter überlagert ist. ··—··—··—·· bedeutet die Kontur des sekundären Ureters, wenn er von der Niere oder anderen Organen überdeckt ist. ..... Kontur des überdeckten Enddarmes.

Fig. 10. Arion hortensis. Querschnitt durch den Pallialkomplex, auf welchem der Uebergang der Niere zum primären Harnleiter getroffen ist (*c*). Der Schnitt ist in der Richtung *A—B* durch das Rekonstruktionsbild Fig. 9 gelegt zu denken. Ueber der Niere liegt die Schalenkammer *sk*, die hier aber keine zusammenhängende Schale wie bei Limax, sondern lose, isolierte Kalkstückchen als Schalenrudimente (*sr*) enthält.

Fig. 11. Arion hortensis. Querschnitt durch den Pallialkomplex, auf welchem das Herz getroffen ist. Dieses Bild zeigt die mächtige Ausbreitung des sekundären Ureters, welcher die Niere und den primären Harnleiter umgreift und sich zwischen Niere und Pericard einschiebt. Dieser Schnitt ist in der Richtung *C—D* durch das Rekonstruktionsbild (Fig. 9) gelegt zu denken.

Fig. 12. Halbschematische Darstellung des Herzbeutelnierenkomplexes von Arion empiricorum nach L. Plate.

Fig. 13. Arion hortensis. Epithel aus dem primären Harnleiter mit drei Kalottenzellen (*kz*). Hämatox.-Ammon.-Rubinpikrat. Homog. Imm., Ok. 8, Zeiß.

Fig. 14. Arion empiricorum. Nierenepithel. Die Nierenzellen enthalten in der Regel ein kugeliges stark lichtbrechendes Harnkonkrement (gelb). Das Konkrement ist umgeben von einer wasserklaren Exkretvakuole (*exkrva*). Der Zellkern (*n*) liegt gewöhnlich

im basalen Teil der Zelle oder er ist der seitlichen Wand angeschmiegt, er ist stets von Plasma umgeben. Boraxkarmin, Bleu de Lyon-Ammonpikrat, Apochromat 4,0 mm, Ok. 8, Zeiß.

Fig. 15. Lymnaeus stagnalis. Nierenepithel. Die Harnkonkremente (*hkcr*) sind hier besonders groß. Hämatoxylin-Ammon.-Rubinpikrat, Apochromat 4,0 mm, Ok. 4, Zeiß.

Tafel XV.

Fig. 16. Limax agrestis. Schnitt durch die Schalenkammer (*sk*). *s* ist die entkalkte innere Schale. Die hohen, großkernigen Cylinderzellen in der ventralen Wandung der Schalenkammer sondern die jüngste Schicht der Schale ab. Hämatox.-Ammon.-Rubinpikrat, Apochromat 4,0 mm., Ok. 4, Zeiß.

Fig. 17. Arion empiricorum. Renale Mündung des Nephrostoms auf einem Frontalschnitt. Boraxkarmin, Bleu de Lyon-Ammonpikrat, Obj. A, Ok. 4, Zeiß.

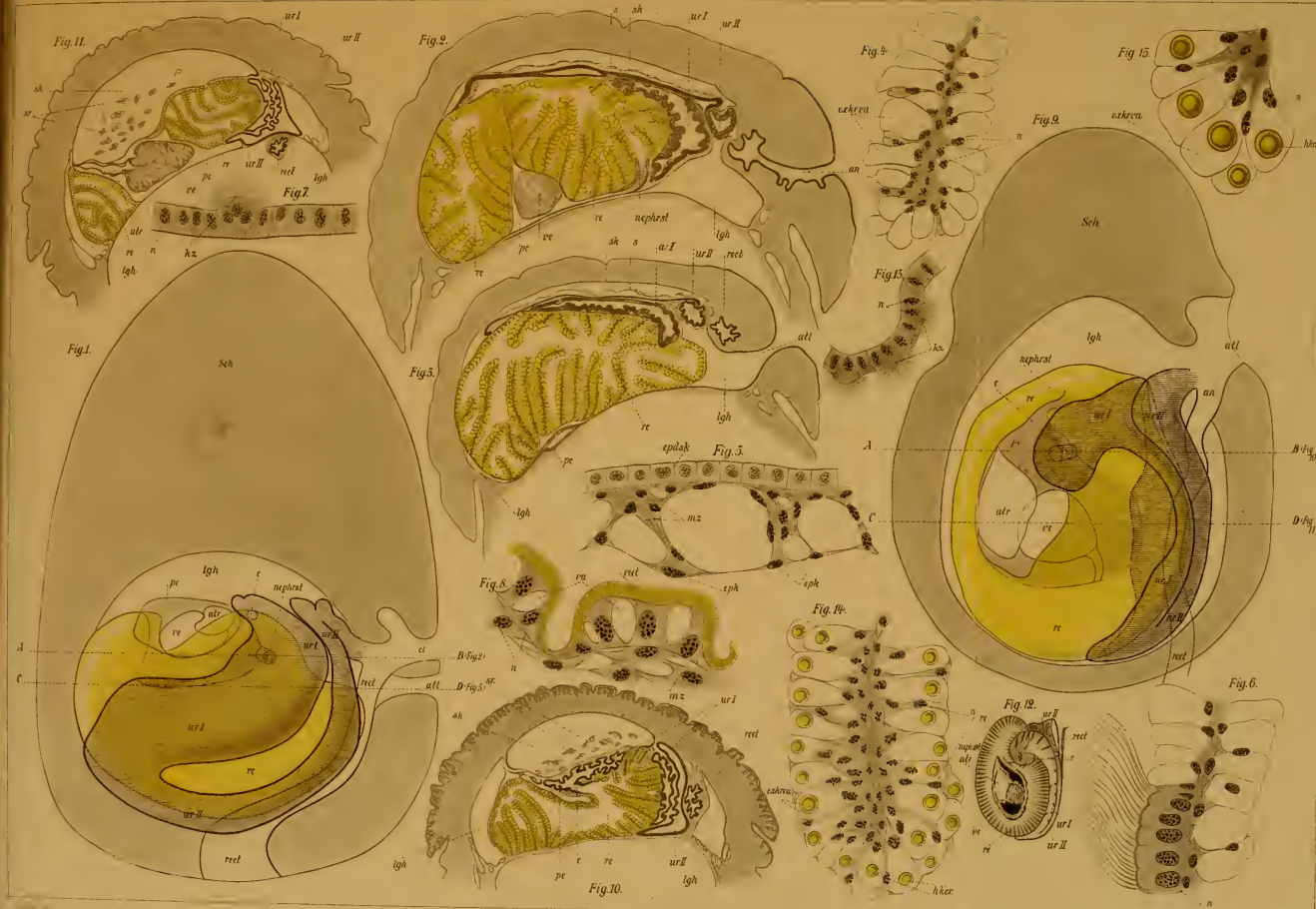
Fig. 18. Limax maximus. Pericardiale Mündung des Nephrostoms auf einem Querschnitt durch den Pallialkomplex. Hämatox.-Ammon.-Rubinpikrat, Obj. A, Ok. 4, Zeiß.

Fig. 19. Limax maximus. Drüsenzellen auf der Dorsalseite des Schildes. Hämatoxylin-Ammon-Rubinpikrat, Obj. D, Ok. 4, Zeiß.

Fig. 20. Lymnaeus stagnalis. Schnitt durch den Herzbeutelnierenkomplex, auf welchem das Nephrostom getroffen ist. Am Vorhof des Herzens (*atr*) sieht man zahlreiche, vom Pericardepithel gebildete Divertikel (*pcdr*), welche als Pericardialdrüsen im Sinne Grobbens aufzufassen sind. Hämatoxylin-Ammon.-Rubinpikrat, Obj. a, Ok. 2, Zeiß.

Fig. 21. Lymnaeus stagnalis. Atriale Pericardialdrüse (vgl. Fig. 20 *pcdr*) bei starker Vergrößerung. Die Zellen am freien, blasig aufgetriebenen Ende der vom Herzbeutelepithel gebildeten Divertikel sind stark abgeflacht (*pz*), nahe der Basis nehmen sie mehr kubische Gestalt an. Hier setzen sich Muskelfibrillen an (*mf*), die auch in das Innere des Divertikels hineinreichen. Hämatoxylin-Ammon.-Rubinpikrat, Homog. Imm., Ok. 4, Zeiß.

Fig. 22. Planorbis carinatus. Flimmerzellen des Nephrostoms. Hämatoxylin-Ammon.-Rubinpikrat, Apochromat 4,0 mm, Ok. 4, Zeiß.



Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Fig. 16.

Fig. 20.

Fig. 22.

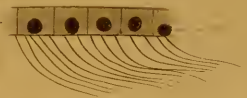


Fig. 19.

Fig. 21.

Fig. 17.

Fig. 18.

Gustav Fischer in Jena

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: NF_36

Autor(en)/Author(s): Rolle Gustav

Artikel/Article: Die Renopericardialverbindung bei den einheimischen Nacktschnecken und anderen Pulmonaten. 373-416