

# Ueber den Einfluss der Winterruhe auf den histologischen Bau einiger Landpulmonaten.

Von

Marie Krahelska, Mazurki (Lithauen).

Hierzu Kurventafel I—III, Tafel 15—17 und 1 Figur im Text.

## Einleitung.

Ich begann mich mit der Schneckenhistologie zu beschäftigen zu dem Zwecke, an diesem Material die Veränderungen, welche im inneren Bau der wichtigsten Organe durch den Einfluß der langdauernden Winterruhe hervorgerufen werden, zu untersuchen. Daß unsere Schnecken Winterschlaf halten, ist seit langem bekannt. BARKOW (1) gibt an, daß sämtliche europäischen Landschnecken zu den Winterschläfern gehören. Sogar unter den wasserbewohnenden Gastropoden sollen nach ihm *Paludina vivipara* und die *Lymnaeen* eine Ruheperiode durchmachen, wenn die Flüsse oder Teiche eingefroren sind. Die Dauer des Schlafes soll für verschiedene Arten ziemlich verschieden sein. So bemerkt BARKOW, daß sich die nackten Schnecken bedeutend früher im Herbst verkriechen als die beschalten. Bei Individuen einer und derselben Art hängt wiederum die Länge der Ruheperiode von den klimatischen Verhältnissen der Gegend, in welcher die Tiere wohnen, ab. YUNG (9) hat festgestellt, daß die Unterschiede schon für zwei ganz nahe, aber verschieden hoch gelegene Ortschaften beträchtlich sein können. In Genf, bei 330 m Höhe, fand das Verkriechen 3—6 Wochen später, das Erwachen 2—4 Wochen früher statt als in Souzier, welches in der Nähe von Genf, nur 250 m höher, gelegen ist.

Zahlreiche Beobachtungen, so vor allem diejenigen BARKOWS und die viel späteren YUNGS beweisen, daß der Schlaf sehr tief, anders gesagt, die Herabsetzung des Stoffwechsels und damit die Resistenz der Schnecken während dieser Periode gegen alle Ungunst äußerer Verhältnisse — wenigstens bei *Helix pomatia* — sehr bedeutend sind. BARKOW bemerkt, daß eine Temperatur von 30° R die im Winterschlaf versunkenen Schnecken nicht aus ihren

Gehäusen herauszulocken vermochte. YUNG unterwarf die ebenfalls schlafenden *Helices pomatia* der 4-stündigen Einwirkung einer künstlich unter  $-100^{\circ}\text{C}$  herabgesetzten Temperatur und sah die scheinbar fest eingefrorenen Tiere doch wieder ins Leben zurückkehren. Ebenso konnten sie eine Temperatursteigerung bis auf  $50^{\circ}\text{C}$  gut ertragen.

Daß wir trotzdem beim Winterschlaf nur mit einer gewissen Herabsetzung des Stoffwechsels, nicht aber mit einer Periode latenten Lebens im engeren Sinne zu tun haben, davon kann man sich leicht überzeugen, die Herztätigkeit einer schlafenden Schnecke beobachtend. Man kann einer gedeckelten Weinbergschnecke bequem ein Stück der Schale an der untersten Windung entfernen, ohne daß sich das Tier irgendwie gereizt zeigt, und durch die halb durchsichtige Mantelfalte die Herzschläge zählen. Es pulsiert nach meinen Beobachtungen das Herz gut gefütterter Weinbergschnecken im Sommer durchschnittlich 10—13-, bei schlafenden am 22. November beobachteten Tieren immer noch 5—6-, am 10. Januar 4mal pro Minute<sup>1)</sup>. Die Intensität der Herztätigkeit wird demnach nur auf die Hälfte des Normalen herabgesetzt; bei den kleinen *Helix arbustorum* und *Helix fruticum* auch nicht dies einmal.

Die Tiere bleiben während der Ruheperiode auch regenerationsfähig. PARAVICINI (6) machte die Beobachtung, daß die Ausbesserung der durchbrochenen Schale, zwar bedeutend langsamer als im Sommer verlaufend, doch hier auch vollständig durchgeführt werden kann. Im allgemeinen darf hier also nicht von einem Stillstand der Lebensprozesse gesprochen werden. Da keine Nahrung während des Winters, wenigstens bei den Arten wo, wie bei *Helix pomatia*, kein Erwachen im Laufe der Ruheperiode stattfindet, eingenommen wird, muß sich die Funktionsfähigkeit auf Kosten der im Organismus vorzeitig aufgespeicherten Vorräte erhalten. Es wäre eben auf Grund histologischer Untersuchungen zu bestimmen, ob und welche Organe hier die Rolle der Nahrungs-

1) Ich habe das Verhalten der Schnecken in dieser Beziehung nicht näher beobachtet. Eingehende Untersuchungen, welche Herr Prof. A. LANG über die Herztätigkeit der Schnecken durchgeführt hat und deren Resultate er die Güte gehabt hat mir mitzuteilen, beweisen, daß auch während der Winterruhe die Intensität der Blutzirkulation erheblichen Schwankungen unterworfen ist, in unmittelbarer Abhängigkeit von den Temperaturschwankungen.

Es darf also in keinem Falle von einer dauernden Herabsetzung des Herzschlages auf das Minimum, wie sie etwa bei echten Winterschläfern unter den Säugern stattfindet, gesprochen werden.

speicher übernehmen, ob und an welchen Organen im Laufe des Winters Reduktionserscheinungen auftreten und ob sich endlich diese Reduktionen, dürften sie wahrnehmbar sein, mit denjenigen, welche durch akute Hungerinanition hervorgerufen werden, gleichsinnig gestalten.

Mit einer ererbten und „angewöhnten“ Fähigkeit einer periodischen Herabsetzung des Stoffwechsels ist wahrscheinlich in Zusammenhang zu bringen die große Resistenz der Schnecken gegen zu beliebiger Zeit künstlich herbeigeführten Wasser- und Nahrungsmangel. Der Verlauf der Hungerinanition ist bei diesen Tieren noch nicht eingehender untersucht worden; es fehlt aber nicht an gelegentlich gemachten Beobachtungen, welche für eine außerordentlich lange Dauer der Karenz sprechen. TREITEL (8) gibt an, daß *Helix hortensis* 3—4 $\frac{1}{2}$  Monate hungern kann. Von HARTWIG (3) wurden Versuche angestellt, um zu prüfen, wie lange Schnecken der Trockenheit Widerstand leisten. *Helix undata* starben dabei nach 3—4 Monaten, *H. nemoralis* nach 7 $\frac{1}{2}$  Monaten, *H. polymorpha* vertrugen noch einen 7 $\frac{3}{4}$  Monate lang dauernden Wassermangel und *H. lactea* (Teneriffa) kehrte noch nach 16 Monaten ins Leben zurück.

Eine interessante Beobachtung über die Resistenz dieser Tiere sowohl gegen den Nahrungs- als den O<sub>2</sub>-Mangel wurde zufälligerweise von LACAZE DUTHIERS gemacht. In seiner Arbeit über den Geschlechtsapparat von *Ancylus fluviatilis* erzählt dieser Forscher, daß er 2 Exemplare davon in ein Gefäß gebracht hat, welches mit an Kalksalzen reichem und jeglicher organischen Teile, die als Nahrung dienen könnten, entbehrendem Wasser gefüllt war. Die Tiere sind in diesem Gefäß vergessen stehen geblieben. Nach 10 Monaten entdeckte LACAZE das Gefäß und fand zu seiner Ueerraschung, daß die Tiere noch am Leben waren: in reines Wasser gebracht und gefüttert lebten sie glücklich weiter. Neuerdings wird von SABRAZÈS (7) mitgeteilt, daß die von ihm beobachteten *Helix*-arten mehrere Monate — die Zeit ist nicht bestimmter angegeben — hungern können und einen bis über 50 Proz. des Ausgangsgewichts betragenden Gewichtsverlust noch gut ertragen.

Im allgemeinen sprechen diese Beobachtungen dafür, daß hier der Hungertod erst nach einer sehr langdauernden Inanitionsperiode eintritt, somit war zu erwarten, daß hier der Inanitionsverlauf in allen seinen sukzessiven Stadien zu beobachten wird. Mir galt es beim Beginn meiner Arbeit vor allem, den Unterschied zu bestimmen, welcher im Verlauf der histologischen Reduktionen bei einer akuten Hungerinanition einer- und während der Winter-

ruhe andererseits vorauszusehen war. Diesbezügliche, an winterschlafenden Säugern gemachte Beobachtungen beweisen, daß die Wirkung der Ruheperiode in ganz anderer Weise den Organismus angreift als diejenige der Karenz. So büßt z. B. das Fett der winterschlafenden Murmeltiere verhältnismäßig mehr von seiner Masse ein, als bei den hungernden Tieren, die Körpermuskeln verhalten sich gerade umgekehrt. Die hungernde Taube büßt auch durchschnittlich 40mal so viel Muskelmasse und nur 11mal so viel Fett als das winterschlafende Murmeltier täglich ein (MERZBACHER).

Diese Unterschiede zwischen Winterruhe und Karenz müssen sich auch in histologischen Reduktionen abspiegeln. Um sie herauszubekommen, habe ich mir vorgenommen, den Verlauf der histologischen Reduktionen möglichst aller Organe — mit Ausnahme des ganzen Nervensystems, welches, wie bekannt, von den inantiliellen Veränderungen am längsten verschont bleibt — zu untersuchen. Aus oben besprochenen Gründen wählte ich mir die Schnecken als Untersuchungsmaterial.

Eine derartige Arbeit muß die ganz genaue Kenntnis der normalen Histologie des betreffenden Organismus voraussetzen. Wenn man sich aber mit der Schneckenhistologie bekannt machen will, erkennt man bald, daß hier überhaupt nur sehr Weniges eingehende und den modernen Forderungen der Histologie entsprechende Bearbeitung gefunden hat. Man darf wohl sagen, daß nur die Leber, welche neuerdings von ENRIQUES für alle Gastropoden, und die Speicheldrüsen, die von PACAUT und VIGIER bei *Helix pomatia* untersucht wurden, histologisch hinreichend bekannt sind.

Für meine Arbeit waren diese Lücken in der Schneckenhistologie recht störend, da ich nun beinahe bei jedem Schritte mit der Untersuchung der normalen histologischen Verhältnisse an eigenen Präparaten beginnen mußte. Dadurch wuchs die Aufgabe, welche ich mir gestellt habe, zu einer bedenklichen Größe heran.

Bevor ich nun damit zu Ende komme, möchte ich einiges über die histologischen Vorgänge mitteilen, welche sich innerhalb dieser Organe, die mir am tiefsten von dem Einfluß der Winterruhe wie der Karenz ergriffen zu werden scheinen, nämlich in der Niere, der Leber und der Eiweißdrüse abspielen. Dem histologischen Teil schicke ich voraus eine Zusammenstellung einiger Gewichtsbestimmungen, die sowohl für schlafende als für hungernde Schnecken durchgeführt wurden und vielleicht auch etwas über

den Unterschied im Reduktionsverlaufe in beiden Fällen aussagen können<sup>1)</sup>).

Der Gewichtsverlust beim Winterschlaf wurde im Laufe des Winters 1907/08 für einige Schneckenarten untersucht, und zwar für *Helix pomatia*, *H. arbustorum*, *H. fruticum* und die dem Mittelmeergebiet gehörende Gattung *Leucochroa candidissima*. Die Individuen der beiden Laubwaldarten *Helix arbustorum* und *fruticum* habe ich in den letzten Oktobertagen noch im Freien herumkriechend gesammelt. Sie wurden in ein geräumiges, feuchtes Glasgefäß gebracht und mit welken Laubblättern, die sie sonst gern genießen, versehen. Nach einigen Tagen verkrochen sich sämtliche Schnecken (ich habe von jeder Art 10 Individuen genommen) in ihre Gehäuse. Am 6. November fand ich bei den meisten die zarten membranösen Deckel, mit welchen sie für den Winter ihre Schalenöffnungen unweit der Schalenmündung schließen, schon gebildet. Die erste Wägung fand an demselben Tag nachmittags statt. Sie fällt hier also ziemlich genau mit dem Eintritt des Winterschlafes zusammen. Für *Helix pomatia* und *Leucochroa candidissima* kann ich leider nicht das Gleiche behaupten. Die Weinbergschnecken wurden mir von einem Gärtner am 4. November schon zugedeckelt geliefert und erst am 6. gewogen — die Gewichtsbestimmung fand also wenigstens eine Woche nach dem Beginn der Winterruhe statt. Meine *Leucochroa* endlich habe ich in demselben Herbst, gegen Ende Oktober, in der felsigen Gegend des Cap Creuz in Katalonien gesammelt. Die Tiere waren in ihre Gehäuse verkrochen und in diesem Zustand, ohne einen membranösen Deckel zu bilden, verharrten sie den ganzen Winter. Am Ende März, als die meisten *Helix pomatia* ihre Deckel seit

1) Ich möchte hier ausdrücklich betonen, daß dieser Teil meiner Arbeit den Charakter einer vorläufigen Mitteilung tragen muß. Meine Gewichtsbestimmungen, schon an Zahl ungenügend, um als Material für eine Darstellung der Gewichtsreduktion zu dienen, waren auch nicht zu diesem Zwecke unternommen. Sie sollten mir nur ermöglichen, in jedem untersuchten Falle zu bestimmen, ob die histologische Reduktion einzelner Organe mit der Abnahme der gesamten Körpergröße (die sich ja für die Gehäuseschnecken nur an der Hand der Gewichtsbestimmungen bestimmen läßt) annähernd parallel verläuft.

Bei der Zusammenstellung fielen mir die Unterschiede auf, welche der Verlauf der Gewichtsreduktion bei verschiedenen Schneckenarten zeigt. Da mir die Sache von lebhaftem Interesse schien, suchte ich nach einer nächstliegenden Erklärung. Dieselbe kann allerdings nur vermutungsweise ausgedrückt werden.

langem abgeworfen haben, brachte ich die immer noch schlafenden Kataloniern in eine Zimmertemperatur von 18° R und in ein feuchtes Glasgefäß mit frischen Blättern. Die Tiere sind ausgekrochen, nahmen aber keine Nahrung zu sich und starben bald. Da mir keine Beobachtungen über die normalen Lebensverhältnisse dieser Tiere bekannt sind, kann ich natürlich nicht bestimmt sagen, daß die Ruheperiode, welche sie hier durchgemacht haben, tatsächlich dem Winterschlaf entspricht — die ungewöhnlich geringe Gewichtsabnahme macht es unwahrscheinlich, daß es sich nur um einen Hungerschlaf handeln sollte.

Während der Winterruhe waren alle Schnecken in gleiche Bedingungen gebracht, nämlich in Holzkisten in einem trockenen Keller aufbewahrt, in welchem die Temperatur wenig über 0° R stand. Jeden achten Tag wurden sie gewogen; die erste Wägung fand am 6. November statt, die weiteren in 7-tägigen Zeiträumen aufeinanderfolgenden Gewichtsbestimmungen sind in den Tabellen stets mit Ordnungsnummern bezeichnet. Das Gewicht ist überall in Gramm angegeben, es wurde mit einer Genauigkeit bis 0.001 g bestimmt. Bei der Zusammenstellung der für *Helix pomatia* erhaltenen Gewichtsbestimmungen habe ich das Material in 2 Gruppen eingeteilt, von welchen die erstere größere (20—25 g) wahrscheinlich ältere, die zweite kleinere, jüngere Individuen (15—20 g) umfaßt (Tabelle IV und V).

Tabelle I.  
*Leucochroa candidissima.*

Laufende No. der Gewichtsbestimmung	Ind.-No. 1	Ind.-No. 2	Ind.-No. 3	Ind.-No. 4	Ind.-No. 5	durchschnittlich
1.	2.135	1.315	1.652	1.193	2.029	1.665
2.	2.125	1.295	1.635	1.184	2.000	1.647
3.	2.115	1.275	1.620	1.156	1.980	1.629
4.	2.105	1.272	1.618	1.148	1.978	1.624
5.	2.095	1.270	1.612	1.132	1.987	1.619
6.	2.088	1.270	1.592	1.112	1.980	1.608
7.	2.080	1.265	1.595	1.110	1.970	1.604
8.	2.080	1.267	1.595	1.110	1.970	1.604
9.	2.075	1.260	1.595	1.107	1.965	1.600
10.	2.060	1.255	1.582	1.098	1.955	1.590
11.	2.055	1.240	1.575	1.090	1.946	1.581
12.	2.035	1.240	1.575	1.085	1.946	1.572

Laufende No. der Gewichts- bestimmung	Ind.- No. 1	Ind.- No. 2	Ind.- No. 3	Ind.- No. 4	Ind.- No. 5	durch- schnitt- lich
13.	2.305	1.238	1.570	1.075	1.940	1.571
14.	2.030	1.230	1.560	1.070	1.930	1.564
15.	2.040	1.230	1.565	1.065	1.935	1.567
Gewichts- verlust in 15 Wochen absol.	0.095 g	0.085 g	0.087 g	0.128 g	0.094 g	0.098 g
Derselbe in Proz.	4.44	6.46	5.26	10.76	4.63	5.88

Tabelle II.

Helix (Fruticicola) Fruticum (Kurve 2, Taf. II).

Laufende No. der Gewichts- bestimmung	Ind.- No. 1	Ind.- No. 2	Ind.- No. 3	Ind.- No. 4	durch- schnittlich
1.	2.055	2.048	1.333	2.400	1.959
2.	1.925	1.948	1.290	2.142	1.824
3.	1.852	1.868	1.242	2.005	1.741
4.	1.767	1.860	1.202	1.892	1.680
5.	1.680	1.855	1.155	1.772	1.615
6.	1.615	1.795	1.082	1.660	1.538
7.	1.610	1.785	1.070	1.620	1.521
8.	1.595	1.795	1.070	1.600	1.515
9.	1.552	1.748	1.060	1.555	1.478
10.	1.537	1.730	1.050	1.535	1.463
11.	1.525	1.722	1.040	1.520	1.451
12.	1.480	1.700	1.015	1.450	1.411
13.	1.465	1.645	1.020	1.425	1.388
14.	1.435	1.600	1.000	1.405	1.360
15.	1.410	1.540	1.000	1.375	1.331
16.	1.360	1.525	0.960	1.360	1.311
17.	1.340	1.520	0.960	1.340	1.290
18.	1.300	1.470	0.940	1.270	1.240
Gewichts- verlust nach 18 Wochen absol.	0.755 g	0.578 g	0.393 g	1.130 g	0.719 g
Derselbe in Proz.	36.78	28.22	29.48	47.08	36.70

Tabelle III.  
*Helix arbustorum* (Kurve 3, Taf. III).

Laufende No. der Gewichts- bestimmung	Ind.- No. 1	Ind.- No. 2	Ind.- No. 3	Ind.- No. 4	durch- schnitt- lich
1.	1.548	2.185	2.110	1.017	1.715
2.	1.504	2.145	2.054	0.937	1.660
3.	1.502	2.115	2.051	0.932	1.650
4.	1.417	2.070	2.006	0.927	1.605
5.	1.412	1.990	1.966	0.892	1.565
6.	1.362	1.960	1.906	0.852	1.510
7.	1.355	1.940	1.898	0.842	1.509
8.	1.325	1.865	1.838	0.812	1.460
9.	1.300	1.805	1.830	0.800	1.433
10.	1.275	1.680	1.800	0.760	1.379
11.	1.270	1.625	1.790	0.760	1.361
12.	1.260	1.610	1.775	0.750	1.348
13.	1.225	1.550	1.720	0.730	1.306
Gewichts- verlust in 13 Wochen absol.	0.323 g	0.635 g	0.390 g	0.287 g	0.409 g
Derselbe in Proz.	20.83	28.99	18.48	28.22	23.84

Tabelle IV.  
*Helix pomatia*. Winterschlaf. I. Gruppe (20—25 g).

Laufende No. der Gewichts- bestimmung	Ind.- No. 1	Ind.- No. 2	Ind.- No. 3	Ind.- No. 4	Ind.- No. 5	durch- schnitt- lich
1.	28.810	22.605	24.922	21.382	23.120	24.168
2.	28.600	22.540	24.815	21.310	23.015	24.056
3.	28.475	22.365	24.780	21.200	22.930	23.970
4.	28.380	22.180	24.752	21.165	22.715	23.838
5.	28.260	22.060	24.575	21.045	22.600	23.708
6.	28.090	21.930	24.440	20.955	22.435	23.570
7.	27.955	21.820	24.315	20.780	22.235	23.431
8.	27.820	21.700	24.220	20.630	22.205	23.315
9.	27.765	21.596	24.140	20.535	22.045	23.216
10.	27.620	21.442	24.000	20.482	21.826	23.074
11.	27.500	21.300	23.860	20.370	21.610	22.928
12.	27.300	21.150	23.670	20.170	21.330	22.724
13.	27.180	21.040	23.550	20.050	21.200	22.604
14.	26.690	20.190	23.340	19.540	20.960	22.144
15.	26.460	19.900	23.220	19.370	20.780	21.944
16.	26.105	19.220	23.040	18.525	20.130	21.404

Tabelle IV a.

Helix pomatia. Winterschlaf. I. Gruppe (20—25 g).

Gewichts- abnahme pro Woche	Ind.- No. 1	Ind.- No. 2	Ind.- No. 3	Ind.- No. 4	Ind.- No. 5	durch- schnitt- lich
1.	0.210	0.065	0.107	0.072	0.105	0.112
2.	0.125	0.075	0.085	0.110	0.085	0.086
3.	0.095	0.185	0.028	0.035	0.215	0.132
4.	0.120	0.120	0.177	0.120	0.115	0.130
5.	0.170	0.130	0.135	0.090	0.165	0.138
6.	0.135	0.110	0.125	0.170	0.150	0.139
7.	0.135	0.120	0.095	0.150	0.080	0.116
8.	0.055	0.104	0.080	0.095	0.160	0.099
9.	0.145	0.154	0.140	0.043	0.219	0.142
10.	0.120	0.142	0.140	0.112	0.216	0.146
11.	0.200	0.150	0.190	0.200	0.280	0.204
12.	0.120	0.110	0.120	0.120	0.130	0.120
13.	0.490	0.850	0.210	0.510	0.240	0.460
14.	0.230	0.290	0.120	0.170	0.180	0.200
15.	0.355	0.680	0.180	0.845	0.650	0.540
Gesamte Ge- wichts- abnahme	2.705 g	3.385 g	1.882 g	2.857 g	2.990 g	2.764 g
Dieselbe in Proz.	9	14.9	7.5	13.3	12.9	10.6

Tabelle V.

Helix pomatia. Winterschlaf. II. Gruppe (15—20 g).

Laufende No. der Gewichts- bestimmung	Ind.- No. 1	Ind.- No. 2	Ind.- No. 3	Ind.- No. 4	Ind.- No. 5	durch- schnitt- lich
1.	18.165	19.810	16.730	19.900	18.920	18.705
2.	17.840	19.440	16.542	19.524	18.235	18.316
3.	17.750	19.305	16.420	19.332	18.165	18.194
4.	17.610	19.120	16.310	19.200	18.040	18.056
5.	17.500	18.975	16.156	19.028	17.955	17.821
6.	17.295	18.795	15.980	18.870	17.780	17.744
7.	16.950	18.500	15.785	18.694	17.535	17.493
8.	16.730	18.240	16.650	18.540	17.370	17.306
9.	16.620	18.120	15.440	18.286	17.170	17.123
10.	16.360	17.440	15.234	18.125	17.050	16.842

Laufende No. der Gewichts- bestimmung	Ind.- No. 1	Ind.- No. 2	Ind.- No. 3	Ind.- No. 4	Ind.- No. 5	durch- schnitt- lich
11.	16.180	17.300	15.120	18.040	16.840	16.696
12.	16.044	17.242	14.988	17.880	16.675	16.566
13.	15.982	17.015	14.594	17.745	16.390	16.345
Gewichts- abnahme absol.	2.183 g	2.795 g	2.136 g	2.155 g	2.530 g	2.360 g
Dieselbe in Proz.	1.176	14.10	12.76	10.82	13.36	12.61

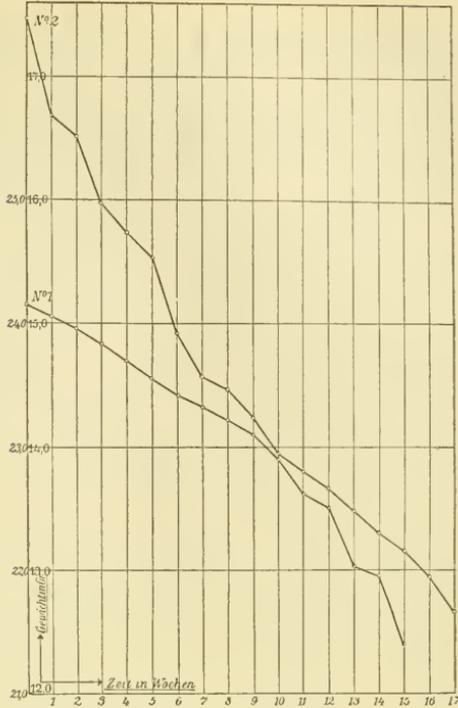
An der Hand der in diesen Tabellen verzeichneten Zahlen wurden die Kurven der Gewichtsabnahme konstruiert, welche wir in den Taf. I und II sehen<sup>1)</sup>. Die mit No. 1 bezeichnete Kurve der Taf. I stellt den Verlauf der Gewichtsabnahme für die Gruppe der größeren Weinbergschnecken dar, in der Taf. II sind die Kurven für *Leucochroa candidissima* (No. 1), *Helix fruticum* (No. 2) und *Helix arbustorum* (No. 3) zusammengestellt. Wenn wir den Verlauf dieser Kurven betrachten, so fällt vor allem auf die beinahe horizontale Richtung, welche von der Kurve der Gewichtsreduktion bei *Leucochroa* genommen wird. Die Zahlen der entsprechenden Tabelle zeigen, daß hier beim geringsten Ausgangsgewicht der Gewichtsverlust doch auch der geringste ist — durchschnittlich nur 5.88 Proz. des Ausgangsgewichts beträgt, während er bei *Helix fruticum* bis auf 36 Proz. steigt.

Ich kann mir die ungewöhnliche Resistenzkraft dieser Schneckenart nur dadurch erklären, daß sie aus Verhältnissen stammt, wo ein hoher Anpassungsgrad an Trockenheitsperioden und somit an Nahrungsmangel notwendigerweise vorliegen muß. Es ist wahrscheinlich, daß in den trockenen Gegenden, in welchen ich sie gefunden habe, bei sehr karger Vegetation und starken Sommerhitzen die Schnecken gezwungen sind, die Ruheperiode mehrmals im Jahre durchzumachen.

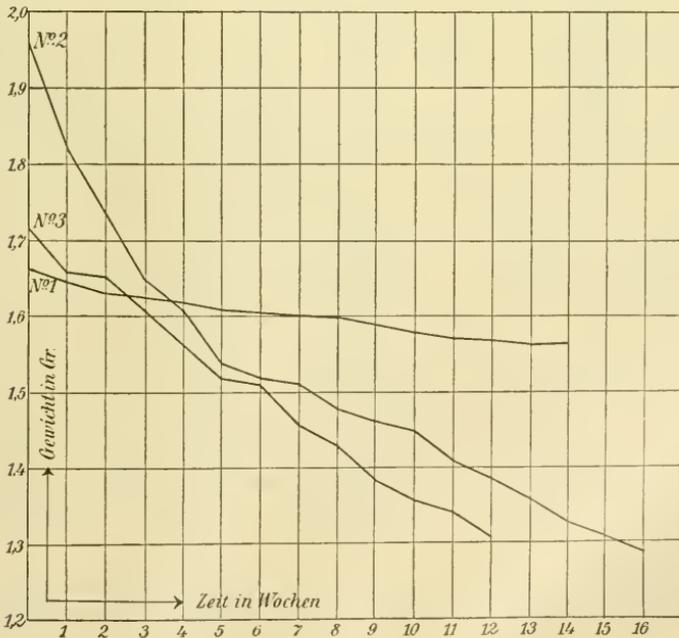
Wenn man, von diesem Falle abgesehen, nur das Verhalten der *Helices pomatia* mit demjenigen der beiden kleinen Arten ver-

1) Die Abszisse bezeichnet überall die Zeit, wobei die aufeinanderfolgenden Ordnungszahlen durch 7-tägige Zeiträume getrennt sind, auf der Ordinate wurden die Resultate der Gewichtsbestimmungen, in Gramm ausgedrückt, eingetragen.

gleich, könnte man die Ueberzeugung gewinnen, daß größere Arten resistenter sind als die kleinen. Die Gewichtsverlustkurven zeigen einen viel steileren Verlauf für die Helix arbustorum und fruticum als für die pomatia; besonders auffallend sind die Unterschiede am Beginn der Ruheperiode. Der ganze Gewichtsverlust betrug für die großen Weinbergsschnecken nur 10 Proz. des Ausgangsgewichts, während er bei Helix arbustorum auf die gleiche Zeit berechnet 23 Proz., bei Helix fruticum 29 Proz. beträgt. Für eine Steigerung



Taf. I.



Taf. II.

der Resistenzkraft mit der Größe der winterschlafenden Schnecken scheint ferner ein Vergleich des Verhaltens beider Gruppen der *Hel. pomatia* zu sprechen. Bei der zweiten, die kleineren Individuen umfassenden Gruppe dauerte der Winterschlaf kürzer, trotzdem betrug die Abnahme durchschnittlich 12.61 Proz. des Ausgangsgewichts — also bedeutend mehr als in der ersten Gruppe.

Angesichts der für *Leucochroa* gemachten Beobachtungen können wir aber diese Unterschiede — wenigstens was das verschiedene Verhalten der beobachteten Arten anbetrifft — nicht von der ungleichen Größe abhängig machen. Es würde vielleicht damit vor allem zu rechnen sein, aus welchen Bedingungen das Untersuchungsmaterial stammt. Bei den Schnecken, welche normalerweise in trockenen Gegenden leben, würde der Organismus besser angepaßt an den Nahrungs- und Wassermangel und damit resistenter sein. Wir wissen daß die Weinbergschnecken vorwiegend in offenen Stellen, in sonnigen Gärten, Weinbergen usw., unter Mauern und Hecken hausen; die *Helix arbustorum*, besonders aber die *fruticosa*, sind viel mehr auf schattige, feuchte Aufenthaltsorte angewiesen — man findet sie am zahlreichsten in dichten Gebüsch an immerfeuchten Ufern der kleinen Bäche und Gräber unserer Laubwälder. Hier liegt offenbar die Erklärung dafür, daß sich die Weinbergschnecken bedeutend resistenter gegen die schädliche Wirkung der Winterruhe erweisen, anders ausgedrückt, daß bei ihnen die Herabsetzung des Stoffwechsels tiefer und die Gewichtsabnahme geringer ist. Es ist auch nur bei diesen Schnecken zur Ausbildung der kalkigen Schutzdeckel und einer zum Instinkt gewordenen Gewohnheit, sich beim Eintritt der kalten Jahreszeit in die Erde einzugraben, gekommen.

Die geringe Zahl meiner Beobachtungen berechtigt mich nicht, irgendwelche Schlüsse hier bestimmt auszudrücken. Ich möchte nur bemerken, daß mir die Erklärung der Unterschiede, welche sich im Verlauf der Gewichtsreduktion bei verschiedenen Arten beobachten lassen, durch ungleiche „Gewöhnung“ an Wasser- und Nahrungsmangel die nächstliegende und einfachste zu sein scheint. Wenn wir die allgemeine quantitative Herabsetzung des Stoffwechsels, welche ja der Erscheinung der Winterruhe zugrunde liegt, als regulatorische Einrichtung bezeichnen, können wir hier von einer Verbesserung der Regulation durch öfter stattgehabten Verlauf sprechen.

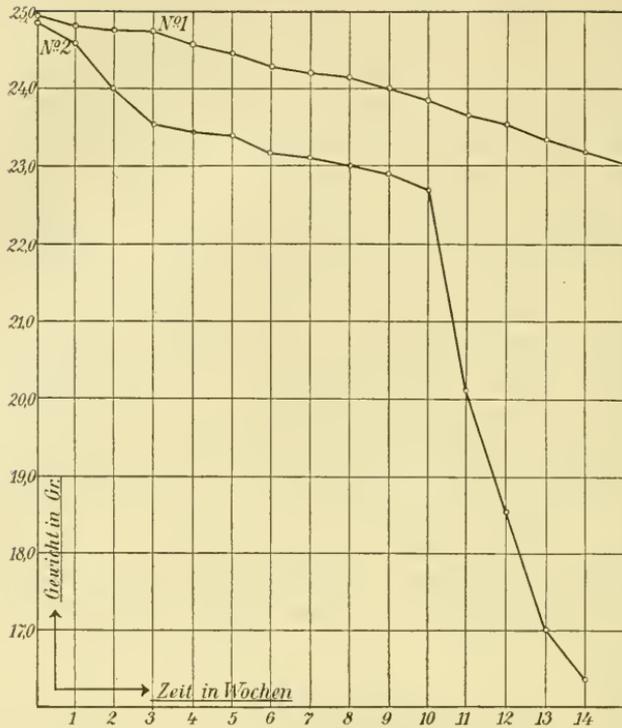
Die für meine Beobachtungen gebrauchte Individuenzahl war ursprünglich viel größer als es die in den Tabellen angegebene

ist. Abgesehen aber davon, daß schon im Laufe des Winterschlafes mehrere Individuen starben (die Sterblichkeit betrug bei *Hel. pomatia* nur 4 Proz., bei *Hel. arbustorum*, wo sie die größte war, 20 Proz.), mußte ich weiter die Zahl der angegebenen Exemplare noch dadurch bedeutend verringern, daß ich nur solche Tiere in Betracht nahm, die, noch nach dem Erwachen 1—2 Wochen lang beobachtet, sich ganz normal und gesund erwiesen. Ich habe mich nämlich überzeugt, daß schon lange vor dem Tode ein Einfluß der Krankheit im Verlauf der Gewichtsabnahme zutage tritt. Da mir die Sterblichkeit in den ersten Wochen nach dem Erwachen wesentlich gesteigert zu sein scheint, könnte hier dieser Einfluß den Verlauf der Gewichtskurven aus der letzten Periode des Schlafes verändern. Dieser Bemerkung füge ich die Tabelle VI und die auf Grund ihrer Zahlen konstruierten Kurven der Taf. III bei. Es wird hier das Verhalten zweier Weinbergschnecken verglichen, von welchen die eine (Ind. A, Kurve 1) nach dem Erwachen sich bald erholte und weiterlebte, die andere (Ind. B, Kurve 2) kurz vor dem Erwacheneintritt starb. Die Linien sprechen hier für sich, sie bedürfen keiner weiteren Erläuterung.

Tabelle VI.

*Helix pomatia*. Winterschlaf (No. 1 u. 2, Taf. III).

Laufende No. der Gewichts- bestimmung	Festgestelltes Gewicht		Gewichtsabnahme pro Woche	
	A (No. 1)	B (No. 2)	A	B
1.	24.922	24.840	—	—
2.	24.815	24.000	0.107	0.325
3.	24.780	23.567	0.035	0.515
4.	24.752	23.470	0.028	0.433
5.	24.575	23.395	0.177	0.097
6.	24.440	23.265	0.135	0.075
7.	24.315	23.130	0.125	0.130
8.	24.220	23.010	0.095	0.135
9.	24.140	22.915	0.080	0.120
10.	24.000	22.700	0.140	0.085
11.	23.860	20.130	0.140	0.215
12.	23.670	18.550	0.190	0.570
13.	23.550	17.020	0.120	0.580
14.	23.340	16.420	0.210	0.530
15.	23.220	—	0.120	0.600
16.	23.040	—	0.180	—



Taf. III.

Tabelle VII.

*Helix pomatia*. Karenz. I. Gruppe (20—15 g Ausgangsgewicht).

Laufende No. der Gewichtsbestimmung	Ind.-No. 1	Ind.-No. 2	Ind.-No. 3	Ind.-No. 4	Ind.-No. 5	durchschnittlich
1.	17.730	17.440	17.820	17.710	16.720	17.484
2.	16.620	16.600	17.090	16.830	16.300	16.688
3.	16.310	16.520	16.910	16.790	16.105	16.523
4.	16.182	15.920	16.410	16.217	15.180	15.981
5.	15.666	15.760	16.215	16.065	15.004	15.742
6.	15.532	15.590	15.950	15.896	14.726	15.538
7.	15.068	15.126	15.197	15.246	14.020	14.930
8.	14.840	14.854	14.805	15.074	13.785	14.571
9.	14.685	14.715	14.504	14.879	13.552	14.467
10.	14.520	14.406	14.182	14.720	13.385	14.242

Laufende No. der Gewichts- bestimmung	Ind.- No. 1	Ind.- No. 2	Ind.- No. 3	Ind.- No. 4	Ind.- No. 5	durch- schnitt- lich
11.	14.153	14.217	13.778	14.458	13.122	13.945
12.	14.025	14.106	13.596	14.322	13.010	13.841
13.	13.888	13.958	13.390	14.192	12.912	13.668
14.	13.595	13.852	13.182	14.066	12.798	13.498
15.	13.452	13.710	12.880	13.885	12.610	13.317
16.	13.327	13.602	12.650	13.745	12.478	13.160
17.	13.128	13.398	12.368	13.595	12.265	12.950
18.	12.848	13.130	11.900	13.375	12.102	12.670
19.	12.290	12.740	9.945	12.400	11.720	11.813
20.	12.140	12.600	9.445	11.600	11.610	11.479
21.	12.010	12.490	9.050	10.880	11.445	11.375

Tabelle VIIa.

Helix pomatia. Karenz. I. Gruppe (20—15 g).

Gewichts- abnahme pro Woche	Ind.- No. 1	Ind.- No. 2	Ind.- No. 3	Ind.- No. 4	Ind.- No. 5	durch- schnitt- lich
1.	1.110	0.840	0.730	0.880	0.420	0.796
2.	0.310	0.080	0.180	0.040	0.195	0.165
3.	0.128	0.600	0.500	0.573	0.925	0.542
4.	0.516	0.160	0.195	0.152	0.176	0.239
5.	0.134	0.170	0.265	0.169	0.278	0.204
6.	0.464	0.464	0.753	0.650	0.706	0.608
7.	0.228	0.272	0.392	0.172	0.235	0.359
8.	0.155	0.139	0.301	0.195	0.233	0.104
9.	0.165	0.309	0.322	0.159	0.167	0.225
10.	0.367	0.189	0.404	0.262	0.263	0.297
11.	0.128	0.111	0.182	0.136	0.112	0.104
12.	0.137	0.148	0.206	0.130	0.098	0.173
13.	0.293	0.106	0.208	0.126	0.114	0.170
14.	0.143	0.142	0.302	0.181	0.188	0.181
15.	0.125	0.108	0.230	0.140	0.132	0.157
16.	0.199	0.204	0.282	0.150	0.213	0.210
17.	0.280	0.268	0.468	0.220	0.163	0.280
18.	0.558	0.390	0.955	0.975	0.382	0.857
19.	0.150	0.140	0.500	0.800	0.110	0.334
20.	0.130	0.110	0.395	0.720	0.165	0.104

Tabelle VIII.

Helix pomatia. Karenz. II. Gruppe (25—20 g Ausgangsgewicht).

Laufende No. der Gewichts- bestimmung	Ind.- No. 1	Ind.- No. 2	Ind.- No. 3	Ind.- No. 4	Ind.- No. 5	durch- schnitt- lich
1.	20.130	20.056	22.810	20.620	20.900	20.903
2.	19.240	19.634	21.850	19.810	20.040	20.115
3.	18.530	18.820	21.600	19.640	19.810	19.680
4.	18.235	18.345	20.790	19.142	19.227	19.148
5.	18.020	18.310	19.305	18.895	18.226	18.551
6.	16.830	17.020	19.200	18.530	17.982	17.912
7.	16.475	16.834	18.940	18.227	17.430	17.581
8.	16.120	16.242	18.700	17.839	17.025	17.185
9.	15.982	16.023	18.415	17.600	17.000	17.004
10.	15.750	15.712	18.225	17.467	16.544	16.739
11.	15.310	15.673	17.895	17.205	16.430	16.520
12.	15.090	15.490	17.756	17.198	16.125	15.331
13.	14.980	15.310	17.524	17.060	16.000	16.175
14.	14.900	15.210	17.292	16.954	15.830	16.037
15.	14.572	15.090	17.135	16.792	15.474	15.812
16.	14.200	14.995	16.857	16.670	15.250	15.594
17.	13.855	14.845	16.610	16.515	15.120	15.389
18.	13.497	14.800	16.100	16.225	15.015	15.127
19.	13.143	14.645	15.910	15.670	14.920	14.857
20.	12.914	14.565	15.820	15.515	14.370	14.636
21.	12.700	13.980	15.400	15.325	14.112	14.301

Tabelle VIIIa.

Helix pomatia. Karenz. II. Gruppe (25—20 g).

Gewichts- abnahme pro Woche	Ind.- No. 1	Ind.- No. 2	Ind.- No. 3	Ind.- No. 4	Ind.- No. 5	durch- schnitt- lich
1.	0.890	0.422	0.960	0.810	0.860	0.788
2.	0.710	0.814	0.250	0.170	0.230	0.435
3.	0.295	0.475	0.810	0.498	0.583	0.532
4.	0.215	0.035	0.485	0.247	1.001	0.599
5.	0.190	0.290	0.105	0.365	0.244	0.639
6.	0.355	0.186	0.260	0.303	0.552	0.331
7.	0.355	0.592	0.240	0.388	0.405	0.396
8.	0.138	0.219	0.285	0.239	0.025	0.181
9.	0.232	0.311	0.190	0.133	0.456	0.265
10.	0.440	0.039	0.330	0.172	0.114	0.219
11.	0.229	0.183	0.139	0.097	0.305	0.189
12.	0.110	0.180	0.232	0.138	0.125	0.156

Gewichts- abnahme pro Woche	Ind.- No. 1	Ind.- No. 2	Ind.- No. 3	Ind.- No. 4	Ind.- No. 5	durch- schnitt- lich
13.	0.080	0.100	0.232	0.106	0.170	0.138
14.	0.328	0.120	0.157	0.162	0.356	0.225
15.	0.372	0.095	0.278	0.122	0.224	0.218
16.	0.345	0.150	0.247	0.155	0.130	0.205
17.	0.358	0.045	0.510	0.290	0.105	0.262
18.	0.354	0.155	0.190	0.555	0.095	0.270
19.	0.229	0.080	0.090	0.155	0.550	0.221
20.	0.214	0.585	0.420	0.190	0.258	0.335

Meine Beobachtungen über den Verlauf der Gewichtsabnahme bei einer akuten Hungerinanition erstrecken sich nur auf *Helix pomatia* und datieren vom Frühling und Sommer des Jahres 1907. Bei dem Vergleich der Hungerinanition handelte es sich hauptsächlich darum, den Einfluß der vor dem Eintritt des Winterschlafes im Organismus eingetroffenen Einrichtungen auf den Verlauf der Reduktion zu bestimmen. Es mußte mir also daran liegen, daß sich alle übrigen Bedingungen in beiden Fällen möglichst gleich gestalten. Aus diesem Grunde ziehe ich hier das Material in Betracht, welches einer mit Wassermangel verbundenen Karenz unterworfen war, und dieselbe im Zustand eines Hungerschlafes, wenn man sich so ausdrücken darf, verlebte. Die Tiere wurden in den ersten Maitagen, also zu einer Zeit, wo der Organismus nach der Ruheperiode schon erholt war, gesammelt und, ähnlich wie es mit den winterschlafenden Schnecken war, in hölzernen Kisten in einem trockenen Keller aufbewahrt. Die erste Wägung fand am 10. Mai, als sich die Tiere schon in ihre Gehäuse zurückgezogen haben, statt. Die Hungerperiode dauerte zwar für 2 Individuen von den 40, mit welchen ich die Untersuchung begann, bis Ende Juli des nächsten Sommers (1908), schon im Herbst blieben mir aber nur 6 Schnecken am Leben. Deswegen werden in den hier gegebenen Tabellen nur die ersten 6 Monate der Karenz berücksichtigt. Die Kurve der Gewichtsabnahme hungernder Schnecken ist, um den Vergleich zu erleichtern, mit der besprochenen Gewichtskurve der winterschlafenden *Helix pomatia* in der Taf. I zusammengebracht. Verfolgen wir diese beiden Linien, so fällt vor allem auf, daß die Kurve 2 einen nicht nur bedeutend steileren, sondern auch unregelmäßigeren Verlauf hat. Die Linie ist vielfach wellenartig gebogen: nach einer Periode eines beschleunigten Sinkens des Gewichtes folgt eine Verzögerung

Tabelle IX.

Material	Dauer der Ruhezeit in Wochen	Ausgangsgewicht in Gramm			Gewichtsverlust total in Gramm			Gewichtsverlust in Proz.		
		minimal	durchschn.	maximal	minimal	durchschn.	maximal	minimal	durchschn.	maximal
H. pomatia Winterschlaf I. Gruppe	14	21.382	24.168	28.810	1.882	2.764	3.385	7.5	10.6	14.9
H. pomatia Winterschlaf II. Gruppe	12	16.730	18.705	19.900	2.155	2.360	2.795	10.82	12.61	14.05
H. pomatia Karenz I. Gruppe	20	20.056	20.903	22.810	5.295	6.602	7.430	25.67	31.58	36.91
H. pomatia Karenz II. Gruppe	20	16.720	17.484	17.820	4.950	6.109	8.770	28.38	34.94	49.10
H. arbustorum Winterschlaf	12	1.017	1.715	2.185	0.287	0.409	0.635	18.48	23.84	47.08
H. fruticum Winterschlaf	17	1.333	1.959	2.400	0.393	0.719	1.130	28.22	36.70	28.99
Leucochroa Winterschlaf	15	1.193	1.665	2.135	0.085	0.098	0.128	4.44	5.88	10.76

Tabelle X.

Material	Ausgangsgewicht in Gramm			Gewichtsverlust in Gramm			Gewichtsverlust in Proz.		
	minimal	durchschn.	maximal	minimal	durchschn.	maximal	minimal	durchschn.	maximal
H. pomatia Winterschlaf I. Gruppe	21.382	24.168	28.810	1.332	1.564	1.920	5.5	6.47	7.61
H. pomatia Winterschlaf II. Gruppe	16.730	18.705	19.900	2.136	2.360	2.795	10.82	12.61	14.05
H. pomatia Karenz I. Gruppe	20.056	20.093	22.810	3.560	4.728	6.150	17.26	22.61	30.55
H. pomatia Karenz II. Gruppe	16.720	17.484	17.820	3.518	3.816	4.430	19.86	21.82	24.78
H. arbustorum Winterschlaf	1.017	1.715	2.185	0.287	0.409	0.635	18.48	23.84	28.99
H. fruticum Winterschlaf	1.333	1.959	2.400	0.303	0.571	0.975	19.67	29.10	40.62
Leucochroa Winterschlaf	1.315	1.665	2.135	0.077	0.094	0.118	4.38	5.64	9.89

der Reduktion usw. Erst von der 10. Woche an wird diese Erscheinung undeutlich, die Linie nimmt von nun an einen ähnlichen Verlauf wie ihn die Gewichtskurve 1 für die ersten Wochen der Winterruhe zeigte. Man könnte vermuten, daß eben ungefähr zu dieser Zeit ein echter „Schlafzustand“ eintritt.

Gerade das Umgekehrte läßt sich bei der Kurve 1 beobachten. Dem Erwachen geht eine Periode voraus, in welcher die Gewichtsreduktion dieselbe merkwürdige Periodizität zeigt, wie wir sie beim Beginn des Fastens sehen: rasches Sinken, Verzögerung der Gewichtsabnahme, wiederum Sinken usf. Wie diese Periodizität des näheren zu erklären wäre, vermag ich nicht zu sagen. Jedenfalls ist es wahrscheinlich, daß sie sich während der Winterruhe von der Zeit an bemerkbar macht, zu welcher der Stoffwechsel an Intensität zunimmt, das Erwachen vorbereitend.

Um die Unterschiede, welche der Verlauf der Gewichtsreduktionen in allen beschriebenen Fällen zeigte, klar vor Augen zu führen, stelle ich die Hauptergebnisse der Gewichtsbestimmungen in den Tabellen IX und X zusammen, wobei in der Tabelle IX die absolute Dauer jeder Versuchsreihe angegeben wird, in der Tabelle X sämtliche Resultate auf die minimale Dauer (eine 12-wöchentliche Periode) zurückgeführt sind.

Es ließe sich eine Fülle von Vermutungen und Schlüssen an diese Zahlen knüpfen, ich halte mich aber nicht für berechtigt, angesichts der noch sehr geringen Zahl meiner Beobachtungen, sie hier auszusprechen. Vorläufig kann ich das Gesagte dahin formulieren, daß:

1) die Gewichtsabnahme während des Winterschlafes eine viel geringere ist als während einer Hungerperiode von gleicher Dauer, und

2) daß sich während der Winterruhe der Verlauf der Gewichtsreduktion für verschiedene Schneckenarten ziemlich verschieden gestaltet. Die Unterschiede lassen sich mit größter Wahrscheinlichkeit auf einen ungleichen Anpassungsgrad an die Ungunst äußerer Verhältnisse, vor allem an den Wassermangel, zurückführen.

### Literaturverzeichnis zu der Einleitung.

- 1) BARKOW, Der Winterschlaf nach seinen Erscheinungen im Tierreich. Berlin 1846.
- 2) DUBOIS, R., Physiologie comparée de la marmotte. Paris 1896.
- 3) HARTWIG, Lange Lethargie der Schnecken. Zool. Garten, 30. Jahrg.
- 4) LACAZE-DUTHIERS, H. DE, Des org. de la repr. de l'Ancylus fluviatilis. Arch. zool. exp. (3), T. VII.
- 5) MERZBACHER, Allgemeine Physiologie des Winterschlafes. Ergebn. d. Physiol., 3. Jahrg., II. Abt., 1904.
- 6) PARAVICINI, G., Nota sulla rigen. d. chonchiglia di alcuni Gaster. polmonati. Atti Soc. ital. Sc. N., Milano Vol. XXXVIII, 1899.
- 7) SARBAZÈS, J., Perte de poids considérable subie par diverses espèces du genre *Helix* mises à jeuner. Act. Soc. Linn., Vol. LVII, Bordeaux, LXXXVII.
- 8) TREITEL, Lebensfähigkeit der Gartenschnecke. Arch. f. Anat. u. Phys., Phys. Abt., 192.
- 9) YUNG, E., Contributions à l'histoire physiologique de l'ésargot. Genf 1887.

### Die Niere.

#### 1. Anatomische Orientierung und Besprechung der Literaturangaben über den Bau des Nephridialkomplexes.

Wie bekannt, unterscheidet man in dem Nephridialkomplexe drei Teile: den Nierensack, den primären Ureter (JACOBIS „Nierenharnleiter“, NÜSSLINSche „Nebenniere“) und den sekundären Ureter (JACOBIS Darmharnleiter). Eine Orientierung über die topographischen Verhältnisse dieser Teile wurde schon 1879 von NÜSSLIN (23) gegeben, der als erster die Lagebeziehungen der Niere zu dem primären Harnleiter — von ihm Nebenniere genannt — näher besprochen hat. „Das Lumen der Niere“, sagt er, „besteht aus zweien, der Länge nach nebeneinander gelegenen Hohlräumen, die an der vordersten Spitze der Niere kommunizieren. Der größere, an das Pericardium grenzende Hohlraum (eigentliche Niere) hat die Gestalt eines Trichters und stößt mit dem weiten Ende an die Leber, während das schmale Ende, an der vordersten Ecke der Niere umbiegend, in den engen, röhrenförmigen zweiten Hohlraum übergeht. Dieser läuft bis zur hintersten Nierenecke, wo

der eigentliche Harnleiter beginnt; er stellt gewissermaßen einen mit dem Körper der Niere verwachsenen Teil des Ausführungsganges derselben dar.“ Dieser rückläufige Ureterschenkel ist in der Tat mit dem Drüsensack so eng verbunden, daß es wohl scheinen mag, als entspringe der Harnleiter erst an dem breiten hinteren Teil der Niere. Bezüglich der Verbindung dieser Teile trifft die NÜSSLINSche Schilderung nicht ganz das Richtige; sie hat neuerdings Ergänzung, zum Teil auch Korrektur in der Arbeit von STIASNY (38) gefunden. NÜSSLIN läßt den Drüsensack an seinem vorderen Ende sich allmählich verjüngend in den „röhrenförmigen, zweiten Hohlraum der Niere“ übergehen. Von STIASNY wurde hervorgehoben, daß die Uebergangsstelle nicht eigentlich an der Nierenspitze liegt. „Der primäre Ureter nimmt die ganze Spitze ein und die Uebergangsstelle liegt ca. 2—3 mm, bei größeren Tieren bis 4 mm von der Spitze entfernt. Ein kurzes Kanälchen von sehr geringer Weite stellt die Verbindung her.“ Es ist leicht, sowohl an frischen als in Alkohol gehärteten *Helix-pomatia*-Nieren, welche man vorsichtig in der Längsrichtung geöffnet hat, die Richtigkeit dieser Angabe zu bestätigen. Es wurde aber von STIASNY in der Schilderung wie auch in seinen Textfiguren (1 und 2) nicht berücksichtigt, daß der primäre Ureter in seinem Anfangsteil, d. h. direkt vor der untersten Nierenspitze, stark erweitert erscheint — sozusagen mit einer breiten Tasche beginnt. Wie ich es weiter unten noch zu besprechen habe, unterscheidet sich diese Anfangstasche von dem aufsteigenden Unterteil auch in dem mikroskopischen Bau ihrer Wandung.

Nach den Angaben von BRAUN (2) und BEHME (1) würde der primäre Ureter auch entwickelungsgeschichtlich mit dem Nierensack eine Einheit bilden<sup>1)</sup>. Der absteigende Schenkel soll sich erst in zweiter Linie anlegen (als Differenzierung eines Teils der

1) Die Frage nach der ontogenetischen Abstammung des Nephridialkomplexes der Pulmonaten, d. h. nach seiner Zugehörigkeit zu einem der embryonalen Keimblätter, wird noch stets verschieden beantwortet. Eine ektodermale Entstehung, und zwar durch Ektodermwucherung, wurde von JOYEUX-LAFFUIE (15) angenommen, der bei *Oncidium celticum* die Nierenanlage aus einer Verdickung des Mantelrandes sich differenzieren sah. FOL (6) läßt sie in analoger Weise bei den Wasserpulmonaten entstehen. BRAUN (2) und BEHME (1) finden, daß die Nierenanlage bei den Heliciden ebenfalls im Ektoderm, aber durch Einstülpung desselben gebildet wird. RABL (32) leitet die Niere des Planorbis vom hinteren Teil des Mesodermstreifens ab, ähnliches wird von IHERING (13) für die Land-

Lungenhöhle) und erst sekundär mit dem aufsteigenden in Verbindung setzen. In Gestalt und Größe unterliegt er auch schon innerhalb einzelner Familien erheblichen Variationen. So lassen sich in der Helicidenfamilie von dem vollständigen Mangel des sekundären Ureters, wie in BEHME bei *Helix pulchatella* schildert, bis zu seinem vollständigen Verschuß und der bedeutenden Länge, die er bei *Helix pomatia* erreicht, alle Stadien seiner sukzessiven Ausbildung aufstellen. Ich habe den anatomischen Bau des Nierenkomplexes bei *Helix pomatia*, *H. hortensis*, *H. fruticum* und *H. arbustorum* untersucht. Die drei ersten Arten besitzen einen vollständig geschlossenen sekundären Ureter; bei *Helix arbustorum* bleibt der unterste, etwa ein Drittel der gesamten Länge betragende Teil offen. Es kommen übrigens im Größenverhältnisse des offen gebliebenen zum geschlossenen Teil bedeutende individuelle Unterschiede vor: man kann *Helix arbustorum*-Individuen mit nahezu vollständigem Verschuß des sekundären Ureters finden.

Der dreieckige Nierensack liegt ganz im Grunde der Mantelhöhle wie alle Organe des zirkumanalen Komplexes in das spärliche Bindegewebe der Decke derselben eingebettet. Er entbehrt

pulmonaten behauptet. MEURON (19) ist endlich der Meinung, daß sich bei *Helix*-Embryonen sowohl das Ekto- als das Mesoderm an der Anlage der Nierendrüse beteiligen. Diese Ansicht wird durch die neueren Angaben von PÖTSCH gerechtfertigt, nach welchem ein strenges Unterscheiden von Ekto- und Mesoderm bei den Pulmonaten undurchführbar sein soll. Die Mesodermstreifen liefern nicht das ganze Mesodermmaterial; das äußere Keimblatt bildet noch längere Zeit, nachdem sich die Mesodermstreifen differenziert haben, Sitz der Auswanderung von Zellelementen, welche sich an der Ausbildung sonst für typisch mesodermal geltender Organe beteiligen. Zu diesen Organen undeutlichen Ursprungs soll eben die bleibende Niere gehören.

Was den primären Harnleiter anbetrifft, so lassen ihn die meisten Anhänger einer rein mesodermalen Entstehung der Niere durch Ektodermeinstülpung entstehen und mit der bereits aus einer gemeinsamen Renopericardialanlage differenzierten Niere sekundär in Verbindung zu treten. Die Angaben von RABL für *Planorbis*, SCHALFFEW (nach SCHYMKIEWITSCH 39) für *Landpulmonaten*, MEISENHEIMER für *Limax agr.* stimmen in dieser Beziehung überein. JOYEUX-LAFFUË und FOL dagegen, welche die Niere sich durch Ektodermwucherung anlegen lassen, behaupten, daß sich der primäre Ureter aus derselben Anlage differenziert. Eine Gemeinsamkeit der Anlage dieser beiden Teile scheint für die *Helix*-arten durch die erwähnten Untersuchungen von BRAUN und BEHME festgestellt zu sein.

vollständig einer spezialisierten Nephropleura im engeren Sinne. Die breite, basale Fläche der Drüse ist gegen die nächstliegenden Organe des Eingeweidetasches (Leber und vordere Darmschlinge) durch eine ansehnliche Anhäufung LEYDIGScher Zellen getrennt. Es wurde wiederholt an dieser Stelle eine Harnblase beschrieben und gezeichnet, die man an der Umbiegungsstelle des Ureters als Ausbuchtung desselben entstehen ließ. NÜSSLIN spricht von einer „aus 2 Epithellagen und dazwischen befindlichen bindegewebigen Platte zusammengesetzten Haut“, die von hier ausgehend auch den weiteren Nierensack bedecken soll. STIASNY stellt zwar fest, daß hier keine von der Niere getrennte Harnblase existiert, er beschreibt aber auch eine Membran, welche, der Basalfläche des Drüsenteils angeschmiegt, gewissermaßen seinen Deckel bildet — also doch wenigstens an einem Teil der Niere gut individualisierte Nephropleura. „Der Nierensack“, finden wir bei ihm, „beginnt mit einer durchsichtigen, sehr dünnen Membran, durch welche die Niere von der Leber, dem Darm und dem Receptaculum seminis abgegrenzt wird.“ „Histologisch besteht diese Membran aus dem drüsigen Epithel der Niere und einer dünnen bindegewebigen Lage.“

Daß das sekretorische Epithel selbst, welches hier meistens in einer einfachen Schicht das Drüsenlumen auskleidet, nicht zu einer Drüsenhülle gezählt werden darf, ist klar genug; wo bliebe denn sonst das zu Umhüllende? Es bleibt die bindegewebige Schicht — dieselbe besteht, wie gesagt, in einer beträchtlichen aber ungeordneten Anhäufung LEYDIGScher Zellen und setzt sich unmittelbar fort in das dicke Polster derselben Zellen, welche hier den Darm und die Leber umgeben. Weiter unten rückt der Nierensack an das Pericard an seiner linken, an den primären Ureter an der rechten Seite. Zwischen dem Pericardepithel und dem exkretorischen Nierengewebe findet man nur zerstreute bindegewebige Zellelemente (vorwiegend ebenfalls LEYDIGSche Zellen) und Muskelfasern, die das Pericard, in verschiedener Richtung verlaufend, umspinnen. Der primäre Harnleiter ist von dem Drüsengewebe stellenweise durch ein spärliches Bindegewebsgeflecht getrennt, — stellenweise stoßen aber, wie man es an Querschnitten deutlich zu sehen bekommt, die beiden Epithelien des primären Ureters und der Niere unmittelbar mit ihren Basalmembranen aneinander. Die nach vorn-unten gerichtete Nierenspitze liegt zwischen dem vorderen Zipfel des Pericards resp. der Ausgangsstelle der Lungenvene und der breiten Anfangstasche des primären

Ureters. Von diesem Teil des Harnleiters wird die ganze ventrale (untere) Fläche der Nierenspitze bedeckt und durch ihn abgegrenzt, dorsal geht aber das Drüsengewebe ganz allmählich in das Bindegewebe der Mantelfalte über. Einzelne Nierenkanälchen, richtiger Lakunen im Bindegewebe mit noch funktionierenden Harnkügelchen enthaltenden Nephrocyten ausgekleidet, findet man noch in der Nähe der Lungenverästelungen. Das spongiöse Gewebe des Nierensackes ist durch dicht beieinander stehende, von der peripherischen Epithelschicht in das Innere der Drüse weit herabhängende Falten gebildet, welche man an einer in der Längsrichtung geöffneten Niere von *Helix pomatia* schon mit bloßem Auge gut sehen kann. Durch starke Entwicklung dieser Falten, besonders von der dorsalen Oberfläche her, wird das Drüsenlumen auf einen flachen Spaltraum reduziert, nur gegen die vordere Spitze oberhalb der Ausgangsstelle des zum primären Ureter führenden Kanälchens bleibt es geräumiger. Das perinephridiale Bindegewebe dringt bei Bildung der Drüsenfalten in das Innere derselben ein, ihre Stützeleisten bildend. Zum größten Teil wird aber die Stützeleiste einer ausgewachsenen Drüsenfalte von Bluträumen eingenommen. Größere Blutlakunen bilden sich gewöhnlich in den dann keulenförmig angeschwollenen Faltenscheiteln. Mit dem Bindegewebe dringen auch oft die dasselbe in verschiedenen Richtungen durchziehenden Muskelfasern tief in die Drüse herein. Bei der oft vorkommenden Verwachsung der Drüsenfalten können dann auf schräg geführten Querschnitten die verwachsene Muskelfasern führenden Stützeleisten das Bild einer muskulösen Scheidewand geben. Es wurde von HANITSCH das Vorkommen echter Scheidewände im Drüsensack bei *Limax agrestis* erwähnt; GARNAULT<sup>1)</sup> meint sogar, daß sich der Nierensack bei *Valvata piscinalis* aus zweien, durch ein schräg-transversales Interstitium voneinander getrennter Kammern zusammensetzen soll. Es scheinen mir nun diese Angaben in der stellenweise erfolgenden Verwachsung von Muskelfasern führenden Falten ihre Erklärung zu finden: Bildung richtiger Scheidewände habe ich nie bei den genannten Schneckenarten gefunden.

Zur Untersuchung der mikroskopischen Verhältnisse im Bau des Drüsenteils der Niere übergehend, war ich hauptsächlich auf meine Präparate angewiesen. Was diese Verhältnisse anbelangt,

---

1) GARNAULT, P., Note sur l'organisation de la *Valvata piscinalis*. Compt. r. Soc. Linn., Bordeaux 1888.

so hat das Pulmonatennephridium keine eingehende Schilderung gefunden. Da die Frage über seine funktionelle Bedeutung und die chemische Natur seiner Excreta längere Zeit sehr verschieden beantwortet wurde und auch heute kaum als erledigt betrachtet werden kann<sup>1)</sup>, wurde die Aufmerksamkeit der Beobachter hauptsächlich in dieser Richtung gelenkt, wobei höchstens die Art und Weise der Ausscheidung mit in Betracht gezogen worden war. Ich möchte versuchen, diese spärlichen Literaturangaben kurz zu besprechen, um so mehr als ihre Zusammenstellung meines Wissens nirgends vorgenommen wurde.

Schon im Jahre 1816 gibt MECKEL in seiner „Mikrographie einiger Drüsenapparate“, wo er die Helicidenniere für ein harnsaureres Ammon ausscheidendes Organ erklärt, auch kurzen Bescheid über den histologischen Bau derselben. Die Vermehrung der sezernierenden Oberfläche wird durch Faltenbildung erzielt, das spongiose Balkenwerk trägt einen Belag von kubischen oder zylindrischen Zellen mit runden Kernen und großen Vakuolen.

1) Daß dieses, früher von SWAMMERDAM und CUVIER als Kalkdrüse beschriebene Organ Harnsäure ausscheidet, ist von dem dänischen Naturforscher JACOBSON 1820 nachgewiesen worden und wurde später wiederholt (so für die Pulmonaten von MECKEL, MYLIUS, SICARD) bestätigt, wobei man hauptsächlich nur mittels der Murexidreaktion die Anwesenheit von Harnsäureverbindungen konstatierte. Nähere Untersuchungen (NALEPA, KRUKENBERG) haben ferner erwiesen, daß in der Niere verschiedener Helixarten (pomatia und hortensis) neben der Harnsäure auch Guanin, welches die Harnsäure sogar gänzlich vertreten kann, vorkommt. BARFURTH findet bei *Arion empiricorum* Xanthin, CUÉNOT (3) bei verschiedenen Pulmonaten eine Purinverbindung, welche er als „léucomaine xantique“ bezeichnet — kurz, es ergibt sich, daß neben der Harnsäure hier auch andere Verbindungen der Puringruppe vertreten sein können. Trotzdem bleibt aber immer noch des näheren unbestimmt, welche Verbindungen nämlich und worin wohl das Schwergewicht diesbezüglicher Untersuchungen zu liegen habe: ob sich die hier auftretenden Unterschiede auf Einflüsse verschiedener Ernährungsbedingungen zurückführen lassen.

Es bleibt ferner noch unentschieden, ob hier die Harnsäure frei oder nur in Form von harnsauren Salzen vorkomme. C. K. SCHNEIDER (35) versucht, der von KOWALEWSKY ausgesprochenen Meinung folgend, die Nieren verschiedener Tiere nach ihrem Verhalten gegen die injizierten Farbstoffe in zwei Typen einzuteilen: neutrale, Indigkarmin aufspeichernde Nieren und saure, welche karminsaures Ammoniak aufspeichern. Die zahlreichen von CUÉNOT durchgeführten Untersuchungen beweisen, daß die Schnecken-, überhaupt die Molluskenniere dem ersten Typus angehört.

MECKEL hat schon bemerkt, daß die Nierenzellen — je nach ihrem Entwicklungsstadium — ein verschiedenes Aussehen besitzen können. Er sucht diese verschiedenen Stadien in eine kontinuierliche Reihe zusammenzubringen. Von seinen Abbildungen (Fig. 7 a—e, Taf. 1) entspricht diejenige einer vollständig entwickelten Zelle ganz genau einer normalen, sezernierenden Nephrocyte; dagegen lassen die Bilder der „kleinsten, noch nicht ausgewachsenen“ Zellen vermuten, daß er es mit den bei der Untersuchung frischer Nierenepithelien äußerst leicht sich abschnürenden Exkretbläschen zu tun hatte. Sehr richtig schildert er die Entstehungsweise der Exkretkörnchen: „Anfangs bilden sich Niederschläge in der Zellsubstanz, später in dem Sekretbläschen, vorzugsweise oder allein, und durch dessen Wachstum wird die Zellsubstanz verdrängt und verschwindet allmählich, so daß zuletzt die ganze Zelle wie bei den Pflanzen vom Exkretbläschen erfüllt ist.“ Ueber die Ausscheidungsweise äußert er folgende Vermutung: „Bei den Harnzellen der Schnecken ist es übrigens denkbar, daß nur das Sekretbläschen ausgestoßen wird und die Zelle ein neues bilde.“ KEFERSTEIN (in BRONNS Klassen u. Ordnungen des Tierreichs, Bd. 3, Taf. 2, 1862) trägt zu dieser Schilderung wenig Neues bei. Von seinen cytologischen Angaben ist zu betonen, daß die Oberfläche der Nierenzellen, sowohl bei Protobranchien als auch bei den Pulmonaten, ein Cilienkleid tragen soll. In den ausgebildeten Nierenzellen sollen am häufigsten Kügelchen mit harnsaurem Ammoniak zu finden sein. Die Ausscheidung führt zum Untergang ganzer Zellen, die mit ihren Exkretbläschen abgestoßen und durch Bildung neuer Zellelemente ersetzt werden. Dieser ausgesprochen holocrine Charakter wird der Nierendrüse der Pulmonaten von VOGT und YUNG (43) und weiter speziell derjenigen von *Helix pomatia* von GIROD (10) zugeschrieben.

GIROD fand in der Flüssigkeit, welche er durch Einstich (!) in die Niere eines lebenden Individuums bekommen hat, neben Harnkügelchen auch zahlreiche Zelltrümmer. Er schließt darauf, daß auch normalerweise bei Entleerung der geformten Exkrete die Drüsenzellen zugrunde gehen müssen. In dem primären Ureter dagegen sind weder Zellreste noch Harnkügelchen zu finden. GIROD meint, daß sie, in den Ureter gelangt, gelöst werden; dem primären Ureter käme neben der Bedeutung eines Ausführungsganges noch diejenige einer „glande alcaline spéciale“ zu. Die hier ausgeschiedene, alkalisch reagierende Flüssigkeit soll die Fähigkeit besitzen, alle festen Harnbestandteile zu lösen, die Harnsäure in harnsaurer Natron umwandelnd.

Durch die bereits erwähnten physiologischen Untersuchungen von CUÉNOT (3 und 4) wurde die Uuzulänglichkeit der GIRODSchen Angaben bewiesen. Man kann sich — bemerkt CUÉNOT — leicht überzeugen, daß sogar der nach außen entleerte Harn einer Weinbergsschnecke noch massenhaft feste Exkrete enthält. Es sind die typischen Harnkügelchen, welche sich von den, noch in den Drüsenzellen eingeschlossenen nicht unterscheiden und keine Spur einer korrodierenden Einwirkung erkennen lassen. Auch hat CUÉNOT durch Injektion von Lackmuslösungen festgestellt, daß sich der flüssige Inhalt der Drüse neutral verhält, daß somit eine alkalische Sekretion seitens der Ureterepithelien in Abrede gestellt werden muß.

Von weiteren Arbeiten, welche einiges über die histologischen Verhältnisse mitbringen, mögen noch die von HANITSCH und von L. PLATE (28) erwähnt werden. HANITSCH findet bei *Limax agrestis* die exkretorischen Zellen von jedem Cilienbesatz frei, das gleiche wird von PLATE für die *Oncidienniere* bestätigt. Somit ist die KEFERSTEINSche Angabe über einen zu den allgemeinen Charakteren einer Schneckenephrocyte gehörenden Cilienbesatz nicht zu halten, wenigstens nicht für alle Schneckenarten. PLATES Untersuchungen über die Nephridialorgane der Janelliden und Testacelliden (28) beziehen sich hauptsächlich auf die cytologischen Verhältnisse im primären Ureter. Im exkretorischen Epithel der eigentlichen Niere findet er bei Janelliden niedrige Zellen mit grobkörnigem Plasma und terminalen Vakuolen, welche je ein rundes Harnkonkrement enthalten. Kleinere Konkreme sind oft peripher geschichtet, meist enthalten sie ein dunkles, zentrales Korn. Diese Konkreme zeigen ein verschiedenes tinktorielles Verhalten bei verschiedenen Gattungen: bei Testacellaarten färbten sie sich intensiv mit Hämatoxylin, während sie bei *Daudebardia* ungefärbt blieben.

Nicht viel mehr finden wir bei JACOBI (14). Jede Nierenzelle der Heliciden besitzt einen basalständigen Kern und ein oder zwei Harnkonkremente, meistens in einer geräumigen Vakuole eingeschlossen. Er bemerkt, was auch MECKEL schon gesehen hat, daß die Exkretkörnchen auch außerhalb der Vakuole, basal unmittelbar in das Protoplasma eingebettet liegen können. Eingehender wurden die Harnkonkremente an demselben Material von SCHOPPE untersucht (36). Er findet, daß die von ihm so genannten Harnkügelchen innen radiär gestreift, am Rande konzentrisch geschichtet, aus einer gelben doppelbrechenden Substanz gebaut sind. In der Niere sieht man sie entweder noch in den Zellen, oder frei im

Drüsenlumen liegen. Neben den viel zahlreicheren kristallinen Harnkügelchen findet SCHOPPE auch amorphe, von unregelmäßigem Bau, geht aber nicht darauf ein, welches Verhältnis zwischen diesen beiden Formen existiert. Im allgemeinen sind die Harnkügelchen nicht Produkte des Zellkerns, sondern werden vom Protoplasma und in diesem gebildet. Es treten am freien Ende der Zelle (?) zuerst kleine Kügelchen auf, welche dann von einer gemeinsamen Uratschale umgeben werden, die sich zwiebelartig aus konzentrischen Schichten zusammensetzt. Die Nierenzellen werden bei der Ausscheidung nicht abgestoßen; die Entleerung erfolgt durch Dehizensz der Vakuolenwand. PLATES Beobachtung über die verschiedene Natur der Harnkügelchen bei verschiedenen Schneckenarten wurde von BEHME (1) für einige Heliciden bestätigt. Die Unterschiede beziehen sich hier auf die Größe und den Bau der Konkreme. So sind sie in der Niere von *Helix pomatia* bis 0,035 mm groß; vom Zentrum gegen die Peripherie verlaufen in annähernd gleicher Entfernung 6, seltener 8 dunklere Streifen. In den Exkretvakuolen der einem jungen, eben ausgekrochenen Individuum entnommenen Niere, fand BEHME kleinere, kettenförmig aneinander gereihte oder in Haufen liegende Konkretionen. Außerdem enthielten die Nephrocyten noch viele kleine Körnchen — der Autor nimmt an, daß sie wahrscheinlich direkt mit den größeren verschmelzen, ein Wachstum derselben durch Apposition bedingend. Bei *Helix hortensis* sollen die größten Harnkügelchen die bedeutende Größe von 0,068 mm erreichen, und zwar dadurch, daß zwanzig oder mehr kleinere Exkretkörnchen untereinander verschmelzen, das Exkretbläschen vollständig ausfüllend. Die Harnkügelchen von *Helix fruticum* sind oft bis 0,030 mm groß, ovoid, einzeln oder zu größeren Drüsen vereinigt. Bei *Helix arbustorum* endlich sollen die nur 0,009 mm großen Harnkügelchen eine ganz unregelmäßige und wechselnde Gestalt besitzen.

In der neuerdings erschienenen Arbeit ROLLES (33) über die Renopericardialverbindung bei den Nacktschnecken findet auch die Histologie des Drüsenabschnittes der Niere eine kurze Berücksichtigung. Die Drüsenlamellen sollen von Mesenchymzellen gestützt sein, hie und da ist das Faltenwerk der Niere von Bluträumen durchzogen. Bemerkenswert ist, daß sich die Nephrocyten bei *Limax agrestis* ganz anders als bei *Arion empiricorum* verhalten. Beim ersten sind in den exkretorischen Vakuolen keine Harnkonkremente vorhanden — es sollen hier nur flüssige Exkretstoffe ausgeschieden werden, während bei *Arion* in der Regel jede Zelle

ein kugeliges, stark lichtbrechendes Harnkügelchen enthalten soll. Die Konkreme liegen, wo sie vorhanden sind, in den geräumigen Exkretvakuolen zentral. ROLLE schließt aus dieser ihren Lage auf eine zähflüssige, gallertige Beschaffenheit der Vakuolenflüssigkeit, „denn wäre sie wässerig, so würde das Konkrement zu Boden sinken“. (!)

In den histologischen Handbüchern ist nicht vieles über die Gastropoden-, überhaupt über die Molluskennephrocyte zu finden. SCHNEIDER (35) sagt nur, daß sie bei den Pulmonaten (*Helix pomatia*) einen basalständigen Kern und große Exkretvakuole besitzt, in welcher man gewöhnlich ein geschichtetes Harnkonkrement sieht. Die dieser knappen Schilderung beigegefügte, ziemlich schematisch gehaltene Abbildung zeigt scharf gegeneinander abgegrenzte Zellen mit einer deutlichen Basalmembran und, auf der äußeren Oberfläche, einen differenzierten, extracytären Saum. Bei PRÉNANT, BOUIN et MAILLARD (31) finden wir eine ausgezeichnete Abbildung des Nierenepithels einer Weinbergschnecke — mit stark entwickelten Exkretbläschen und verwischten Zellgrenzen, wie man sie stets in der Periode intensiver Tätigkeit werden sieht. Die Niere der Pulmonaten wird von diesen Autoren den echten Nephridien (grüne Drüse der Dekapoden, Segmentalorgane der Anneliden, Nieren der Mollusken und Vertebraten) zugerechnet, somit fallen ihre exkretorischen Elemente unter die allgemeine, für alle Nephrocyten gegebene Charakteristik. Als konstante spezifische Merkmale jeder Nephrocyte werden daselbst eine ergastoplasmatische faserige Differenzierung im basalen Zellteil und ein Bürstenbesatz an der Oberfläche genannt (beides Merkmale, die sich gerade bei der Pulmonaten-Nephrocyte nicht, oder nur zeitweise beobachten lassen). Ueber die Ausscheidung finden wir nur die wenig aussagende Angabe: „Les cellules rénales de l'Escargot réjettent leur concrétion de guanine tout d'un bloc.“

Erhebliche Unterschiede, welche im Bau der Niere zwischen verschiedenen Ordnungen der Gastropoden existieren, erlauben nicht, die Literaturangaben über die Prosobranchierniere (diejenige der Opistobranchier ist meines Wissens noch nicht histologisch untersucht gewesen) ohne weiteres für die Pulmonaten zu verwenden. Ich möchte hier nur die Arbeit von R. PERRIER erwähnen (27), da mir seine Anschauung über die Ausscheidungsweise wichtig gewesen ist. Bei der *Littorina littorea* L., deren Niere einen für alle Monotocardien charakteristischen Bau besitzt, ist das Nierenepithel einschichtig, aber, im Gegensatz zu den Pulmo-

naten, heterocellulär. Neben exkretorischen cilienlosen Zellen kommen cilientragende Zellelemente vor, welche an der Exkretion keinen Anteil zu nehmen scheinen. Die Verteilung dieser beiden Zellarten zeigt gewisse Regelmäßigkeit: die cilientragenden sind auf die Scheitel der Drüsenfalten beschränkt, während die exkretorischen in einheitlicher Schicht die basalen Faltelemente auskleiden. Daß sich die flimmernden Zellen an der Ausscheidung nicht beteiligen, läßt sich an dem homogenen Aussehen ihres Zellplasma erkennen. PERRIER schreibt ihnen gewisse Bedeutung bei der Beförderung der ausgeschiedenen Exkrete gegen das Ureterlumen zu. Seine Schilderung dieser Zellen entspricht vollständig den flimmernden Zellen des primären Ureters (s. unten). Die eigentlichen Nephrocyten würden somit nur durch die cilienlosen Zellen dargestellt, und diese sind den Nierenzellen der Pulmonaten im wesentlichen analog, indem sie ebenfalls basale bläschenförmige Zellkerne und feste Exkrete einschließende Vakuolen (hier gewöhnlich mehrere in einer Zelle) enthalten. Das Nierenepithel der Diotocardien besteht aus nur einer Zellart, welche gewissermaßen die Charaktere der beiden für die Monotocardien beschriebenen vereinigt. Die Nierenzellen enthalten hier auch basalständige, ähnlich gestaltete Kerne und ihr von Exkretkörnchen erfülltes Protoplasma (exkretorische Vakuolen werden nicht gebildet) läßt an ihrer exkretorischen Funktion nicht zweifeln; die Oberfläche trägt aber zugleich lange Cilien.

Was die Ausscheidungsweise anbetrifft, so äußert sich PERRIER entschieden gegen die Annahme einer Abstoßung ganzer Zellen mit ihren Exkreten (holocrine Ausscheidung). Wo es, wie bei den Diotocardien, zur Bildung einer exkretorischen Vakuole nicht kommt und der intakt gebliebene Cilienbesatz beweist, daß eine Ausscheidung durch Dehiszenz nicht stattfinden konnte, muß die Entleerung auf osmotischem Wege sich abspielen oder die gebildeten Granuli müssen in der Zelle bis zum Tode des Individuums oder der Zelle aufgespeichert bleiben. Bei den Monotocardien scheint eine Abschnürung von Exkretbläschen vorzuherrschen. PERRIER gibt von diesem Prozesse eine Schilderung, die meinen weiter zu besprechenden Helicidenpräparaten aufs genaueste entspricht; der ganze Prozeß fällt unter den VAN GEUCHTENSCHEN Begriff einer vesikulären Ausscheidung.

Die besprochenen Literaturangaben zusammenfassend, bekommen wir folgendes Bild des normalen histologischen Baues einer Pulmonateneniere: Das Drüsenepithel ist im Bereich der ganzen Drüse

tief gefaltet, wodurch bedeutende Vergrößerung der sezernierenden Oberfläche erzielt wird. Der epitheliale Ueberzug der Falten ist durchweg homocellulär, d. h. er besteht nur aus gleichartigen exkretorischen Zellelementen (Indigkarmin ausscheidenden Nephrocyten). Dieselben sind zylindrisch oder kubisch mit basalständigem bläschenförmigen Zellkern und großer, den Hauptteil des Zellraumes ausfüllender Vakuole. Die Vakuole enthält in der Regel (von abweichendem Verhalten bei einigen Nacktschnecken abgesehen) geformte Exkrete, entweder in Gestalt einiger kleinen Körnchen oder eines großen kristallinischen Harnkonkrementes. Die Harnkonkremente zeigen bei verschiedenen Schneckenarten erhebliche Unterschiede in ihrer Größe, Gestaltung und chemischen Natur (tinktorielles Verhalten, s. PLATE). Am häufigsten, typisch bei *Helix pomatia*, erscheinen sie stark lichtbrechend, natürlich gelb gefärbt, mit radiärer, von einem dichten zentralen Kern ausgehender Streifung. Gegen die Peripherie sind sie konzentrisch geschichtet. Es wird wiederholt bemerkt, daß man kleine Exkretkörnchen zuerst basal im Protoplasma auftreten sieht und vermutet, daß die großen Harnkonkremente der terminalen Vakuole durch Verschmelzung dieser kleinen Körnchen entstehen müssen. Näheres über die Herleitung der geformten Exkrete in der Nephrocyte im allgemeinen sowohl als über ihre Ausbildung zu der typischen Form eines kristallinischen Harnkonkrementes ist aber nirgends gegeben.

Die äußere Oberfläche der Zelle sollte nach den Angaben von KEFERSTEIN einen Cilienbesatz tragen; neuere Schilderungen und Abbildungen der Pulmonatennephrocyte sprechen dafür, daß den funktionierenden Zellen (es wurden ja überhaupt nur solche berücksichtigt) eine derartige Differenzierung durchaus fehlt. Die Angaben über den Exkretionsverlauf sind wenig übereinstimmend und im allgemeinen ziemlich unklar; seitdem durch CUÉNOT die Unrichtigkeit der GIRODSchen Angaben über eine holocrine Ausscheidung in der *Helix-pomatia*-Niere nachgewiesen wurde, wird für diese Schnecken meistens angenommen (SCHNEIDER und PRENANT, MAILLARD, BOUIN), daß die Entleerung durch Dehiszenz der äußeren Zellwand (Defäkation) stattfindet.

## 2. Der histologische Bau einer Helicidenniere unter normalen Verhältnissen.

### a) Material und Technik.

Die Nierenepithelien bieten in verschiedenen Jahreszeiten ein sehr verschiedenes Aussehen dar. Um mich über die normalen

histologischen Verhältnisse zu orientieren, schien es mir am ratsamsten, von den Bildern einer im Herbst fixierten Niere auszugehen<sup>1)</sup>. Die Nierentätigkeit ist in der dem Winterschlaf vorausgehenden Periode stark herabgesetzt und infolgedessen läßt sich in den Herbstpräparaten der Verlauf der Ausscheidung in allen seinen Phasen studieren.

Ich nahm zur Untersuchung 3 Helicidenarten: *Helix* (*Helicogena*) *pomatia* L., *Helix* (*Arionta*) *arbustorum* L. und *H.* (*Fruticola*) *fruticum* M. Die folgende Beschreibung bezieht sich auf Nierenpräparate eines am 21. Oktober getöteten *H.*-*arbustorum*-Individuum, welches 2 Tage früher noch im Freien gefunden worden war. Die Unterschiede im feineren Bau der Niere von *H.* *arbustorum* und *pomatia* sind so gering, daß meine Schilderung auch wohl für *H.* *pomatia* gelten kann. Etwas abweichender stellen sich diese Verhältnisse bei *Helix fruticum* dar.

Das Drüsengewebe der Niere wird leicht gut fixiert. Ich habe hier stets die einfachsten Fixierungsmittel gebraucht: FLEMINGSche und PERENNYische Flüssigkeit und konzentrierte (wässrige) Sublimatlösung mit 5 Proz. Eisessig. Die besten Resultate werden bei der Sublimatfixierung erhalten; PERENNYische Flüssigkeit, die mir sonst für die meisten Molluskengewebe gute Dienste leistete, erwies sich hier als sehr unvorteilhaft.

Mit der einfachen Hämatoxylin DELAFIELDS-, Eosin-, Orange-G.-Färbung bekommt man schöne Präparate, an welchen sich alle Einzelheiten der histologischen Struktur gut sehen lassen. Gute Resultate hat mir auch Gentianaviolett mit Orange gegeben. Die mit HEIDENHAINschem Eisenhämatoxylin gefärbten Präparate können nur neben anders gefärbten Verwendung finden, da hier während der Beizung in alkalischen Lösungen die Harnkügelchen bis auf kleine Reste aufgelöst werden und die Vakuolenwände gewöhnlich stark zusammenschrumpfen. Sind bei Fixierung und Färbung leicht zufriedenstellende Resultate zu bekommen, so stößt man dagegen bei Herstellung der Mikrotomschnitte gewöhnlich auf bedeutende Schwierigkeiten, infolge der festen Konsistenz der Exkretkügelchen. Meine Schnitte betragen deswegen 6—9  $\mu$ ; unter 6  $\mu$  ist es besonders bei den exkretüberfüllten Nieren der Schlaf-tiere beinahe unmöglich, gute Schnitte zu bekommen.

---

1) Der Kürze wegen will ich fortan die betreffenden Präparate „Herbstpräparate“ nennen.

## b) Bau des Nierenepithels.

Wie bereits gesagt, ist der Nierensack von einschichtigem Epithel ausgekleidet. Dasselbe bildet im ganzen Bereiche der Drüse Falten, in welche das perinephridiale Bindegewebe mit reichlichen Blutlakunen hineindringt, Stützleisten bildend. Das Epithel ist homocellulär: es enthält nur die dem Typus der vakuolären Nephrocyte angehörenden Zellen. In den Herbstpräparaten zeigen die Zellen überall ein annähernd gleiches Aussehen. Es läßt sich nur bemerken, daß peripherewärts, zwischen den dicht beieinander stehenden Falten, wohl infolge der ungünstigen Raumverhältnisse (Fig. 6, Taf. 15) das Drüsenepithel im Vergleich zu den hohen Epithelien der frei in das Drüsenlumen herabhängenden Falten-scheitel stark abgeplattet erscheint. Deswegen berücksichtige ich, zur Schilderung der cytologischen Verhältnisse übergehend, Bilder, welche diese wohlentwickelten Epithelien aus den Faltscheiteln vorstellen. Es sind (Fig. 4, Taf. 15) zylindrische Zellen mit gut markierten Seitenplatten. Gegen die Stützleiste, somit meistens gegen die Blutlakune, sind sie von einer Basalmembran abgegrenzt, die sich hier bei Hämatoxylin-D.-Eosin-Orange-Färbung schwach rosa färbt und einen leicht wellenförmigen Verlauf besitzt. Das Zellplasma ist ausgesprochen eosinophil, grobkörnig; die Zellkerne liegen basal, sind rund oder oval, mit chromatophiler (karyogener) Membran. Ihr Chromatin zeigt in den Herbstpräparaten eine für Ruheperioden der Drüsenzellkerne typische Anordnung in kleine Körnchen oder Bläschen, die durch schwach färbbare Lininfädchen untereinander verbunden sind. In jedem Kerne liegt ein, seltener zwei Kernkörperchen, dem tinktoriellen Verhalten nach echte Plasmosomen. Bei der Häm.-Eos.-Or.-Färbung tingieren sie sich nämlich tief rotbraun, bei Gent.-Viol.-Orange hellgelb. Immer läßt sich an ihnen aber eine deutlich basophile Membran erkennen. In allen drei Zellen der Fig. 4 (Taf. 15) sieht man außerhalb der großen exkretorischen Vakuole mehr basal liegende, entweder direkt in das Protoplasma eingebettete oder von kleinen Vakuolen eingeschlossene Exkretkörnchen. Auf Grund ihres Aussehens und des Verhaltens den Farbstoffen gegenüber kann man zwei Arten von Exkretkörnchen unterscheiden: 1) die in den Herbstpräparaten in weitaus überwiegender Mehrzahl vorhandenen Körnchen einer gelbbraunen, stark lichtbrechenden Substanz, welche sich mit keinen von den von mir angewandten Farbstoffen tingiert, und 2) die viel selteneren, matten, hämatophilen, also aus organischer Substanz bestehenden Körnchen (in der mittleren Zelle der Fig. 4 heller

gezeichnet). In den terminalen exkretorischen Vakuolen sind kleinere und größere, sich blau färbende Exkretklumpen eingeschlossen, welche der Färbung nach den hämatophilen Körnchen im basalen Plasma ganz analog sind und wahrscheinlich direkt durch Verschmelzung derselben entstehen. Die braunen lichtbrechenden Körnchen dagegen findet man gewöhnlich nur basal; in den großen Vakuolen kommen sie nicht vor; der Exkretstoff, aus welchem sie bestehen, muß an der Stelle im basalen Plasma umgearbeitet werden. Sowohl in den hier berücksichtigten Präparaten der Niere von *Helix arbustorum* als auch in den gleichzeitigen von *H. pomatia* enthalten die terminalen Exkretbläschen beinahe nur Harnkörperchen der zweiten Art. Unter diesen lassen sich hier und da Kügelchen finden, welche von einem Ring glänzender schwach-gelber, oft ganz farbloser Substanz umgeben sind. In einer nur 2 Wochen später fixierten Niere von *Hel. pomatia* sind diese schon häufiger; es kommen auch Harnkörperchen vor, welche in dem Bau der von SCHOPPE gegebenen Schilderung entsprechen, indem ihre gelbe, stark lichtbrechende Substanz an der Peripherie konzentrisch geschichtet ist. Eine radiäre Streifung des Innern läßt sich dagegen nicht finden (Fig. 9, Taf. 15). Bei genauerer Betrachtung bemerkt man, daß hier die Schichten der lichtbrechenden Substanz ein zentral liegendes Körnchen umgeben, welches ähnlich den strukturlosen Harnkörperchen hämatophil und homogen ist. Wie ein Vergleich mehrerer Kügelchen beweist, werden die Schichten ganz allmählich gebildet. Man kann auch bemerken, daß die anfangs bei Bildung nur einer Schicht durchsichtige und schwach glänzende Substanz in den größeren Konkrementen immer ausgesprochener gelb gefärbt und lichtbrechend wird. Allerdings sind hier diese Bilder zu selten, als daß man sich an ihrer Hand einen genaueren Begriff über den Verlauf der Metamorphose des Harnkügelchens bilden könnte.

Die distalen Exkretvakuolen sind (vergl. Fig. 4 u. 7, Taf. 15) in den meisten Zellen einer Herbstnieren nicht stark entwickelt. Oft sind sie (beide linke Zellen der Fig. 4, Taf. 15) leer oder richtiger nur von flüssigen Exkretstropfen erfüllt, sonst enthalten sie, wie gesagt, die hämatophil geformten Exkrete meist in Form eines großen Exkretklumpens, seltener (Fig. 5, Taf. 15) zahlreicher kleiner Körnchen. In der mittleren Zelle der Fig. 4 (Taf. 15) steht die terminale Vakuole noch durch ein enges Kanälchen mit einem Exkretbläschen in Verbindung, welches eben in Abschnürung begriffen zu sein scheint. Derselbe Prozeß ist an beiden übrigen

Zellen bereits abgelaufen. Alle drei Exkretbläschen zeigen deutlich eine protoplasmatische Wandung. Die Exkretkörnchen in ihrem Innern gehören dem hämatophilen Typus an.

Neben der hier abgebildeten Abschnürung von Exkretbläschen samt ihrer plasmatischen Wandung findet man in den Herbstpräparaten, und zwar ausschließlich in den Scheitelzellen, die auf den ersten Blick ziemlich verschieden erscheinende Entleerung durch Bildung winziger, nackter Exkrettröpfchen. In der Fig. 7 (Taf. 15) sieht man diese Tröpfchen durch einen breiten hellen Saum treten, welcher die Oberfläche der Zellen überzieht. Diese extracytäre Differenzierung ist in den Herbstpräparaten nur selten zu finden und scheint nur denjenigen Zellen zuzukommen, welche in ihrer funktionellen Entwicklung noch nicht weit fortgeschritten, somit noch plasmareich sind. Wo vorhanden, läßt der Saum keine Struktur erkennen, ist vollständig homogen, breit, schwach eosinophil. Sollte man nach diesen Bildern urteilen, dann wäre er wohl den echten cuticulären, amorphen Gebilden zuzurechnen. Bei der Ansammlung von flüssigen oder geformten Exkretstoffen in der terminalen Vakuole und Vergrößerung derselben gibt er dem Druck des Ektoplasmas nicht oder nur wenig nach und ist auch an den bereits abgeschnürten Exkretbläschen nirgends gut erhalten zu finden. Kleine Exkrettröpfchen können durch den Saum (Fig. 7, Taf. 15) hindurchtreten, bei der Abschnürung größerer wird er stellenweise und so allmählich an der ganzen Oberfläche abgestreift.

Ein Vergleich der Figur 7 (Taf. 15) mit der oben besprochenen Fig. 4 (Taf. 15) zeigt, daß man zwischen der tröpfchenförmigen Ausscheidung und der Abschnürung von protoplasma-bekleideten Exkretbläschen nicht scharf unterscheiden kann. Größere Exkrettröpfchen (linke Zelle der Fig. 7, Taf. 15) buchten die Zellwand vor, und ist sie dünn genug, um dem Drucke nachzugeben, dann werden sie direkt zu Exkretbläschen. Die bläschenförmige Ausscheidung ist durch die Fig. 2 und 4 (Taf. 15) klar veranschaulicht. In den Zellen der Fig. 4 (Taf. 15) scheint es sich hauptsächlich um Entleerung flüssiger Exkretstoffe zu handeln, nur in einer der terminalen Vakuolen sehen wir geformte Exkretkörnchen. Auch bei rein flüssiger Exkretion kann die Ansammlung der Exkretstoffe im basalen Zellteil beginnen — wir sehen in der Fig. 7 (Taf. 15) basal liegende kleine, mit flüssigen Exkrete gefüllten Vakuolen. Die terminale Vakuole entsteht dann durch Zusammenfließen der im Protoplasma vorgebildeten kleinen Exkrettröpfchen.

Vorgerücktere Stadien des funktionellen Lebens einer Nierenzelle werden demnach morphologisch charakterisiert durch vollständigen Schwund des extracytären Saumes und bedeutende Volumenzunahme der exkretorischen Vakuole. Hand in Hand mit diesen pflegt die Massenzunahme der geformten Exkrete zu gehen (vergl. Fig. 7, 4, 1, 2, Taf. 15). Wie bereits erwähnt, beruht dieselbe auf einer Verschmelzung der vom basalen Zellteil hierher gelangenden hämotophilen Exkretkörnchen. Wo die so gebildeten Exkretklumpen oder -kugeln eine bedeutende Größe erreicht haben, erfolgt gewöhnlich die Entleerung der Nephrocyten durch Defäkation: die stark ausgespannte protoplasmatische Vakuolenwand berstet schließlich, und die Exkretklumpen gelangen in das Drüsenlumen (Fig. 2, Taf. 15, eine der Zellen zeigt stark verdünnte Stellen in der oberen Vakuolenwandung, wo das Bersten derselben zu erwarten ist). Um diese in den Herbstpräparaten nur selten vorkommende Ausscheidungsweise zu veranschaulichen, möchte ich hier die in Fig. 3 (Taf. 15) abgebildeten Nierenzellen einer im Juli getöteten *Helix fruticum* berücksichtigen. Die cyanophilen Exkretkörnchen — die braunen kommen hier überhaupt nicht vor — erscheinen im Inneren der geräumigen Exkretvakuolen zu großen Klumpen verschmolzen. Vom extracytären Saum ist nichts zu finden. Die Vakuolen sind gegen das Drüsenlumen nur durch äußerst dünnen plasmatischen Ueberzug abgegrenzt, es läßt sich leicht verstehen, daß bei zunehmendem Drucke innerhalb der Vakuole ein Bersten derselben stattfinden muß. Die Zellwandung kann sich darauf an der Stelle schließen, wobei dann die alte Vakuole rekonstruiert und von neuem exkretaufspeicherungsfähig wird: es geht bei der Entleerung kein oder nur sehr wenig Plasma verloren. Wenn sich der zu einer dünnen Membran ausgespannte plasmatische Vakuolenüberzug als rekonstruktionsunfähig erweist, dann wird die innere Vakuolenwand zur äußeren Zelloberfläche (Fig. 3 Taf. 15), die Reste des alten Vakuolenmantels werden abgestreift und die Zelle muß sich allmählich zu der früheren Größe durch Exkretaufspeicherung erweitern.

Dem Gesagten nach scheint eine Abhängigkeit zwischen der Ausscheidungsweise in den Nephrocyten und der Menge und Konsistenz ihrer Exkrete zu bestehen. Die tröpfchenförmige Ausscheidung kommt vor, wo die noch kleine terminale Vakuole keine oder nur spärliche Exkretkörnchen enthält, d. h., wo es sich hauptsächlich um Entleerung flüssiger Exkrete handelt. Sie ist auch nur an jungen Nephrocyten zu beobachten, an deren Oberfläche der extra-

cytäre Saum wenigstens teilweise noch erhalten ist. Bei weiter fortschreitender Tätigkeit scheint dieser langsame Prozeß nicht mehr zu genügen. Im Innern der Exkretvakuole sammeln sich zahlreicher die hämatophilen Exkretkörnchen, die Vakuole selbst wird bedeutend größer und muß auf das Ektoplasma stärkeren Druck ausüben. Dadurch, daß die plastische Vakuolenwand dem Drucke nachgibt, kommt es zur Bildung und Abschnürung von protoplasma-bekleideten Exkretbläschen, welche sehr verschiedene Größe besitzen können, von kleinen wie in der linken Zelle der Fig. 7 (Taf. 15) ausgehend bis zu Bildern wie dasjenige der Fig. 2 (Taf. 15), wo die terminale Vakuole näher seiner unteren Wand durchgeschnürt und das ganze distale Zellende in Form eines großen Bläschens abgestoßen wird.

Hier haben wir alle Formen der seit VAN GEUCHTEN (8 und 9) so genannten vesikulären Ausscheidung, und zwar würden Bilder, wo sich gestielte Tröpfchen durch den extracytären Saum drängen, den Abbildungen und Schilderungen, welche von VAN GEUCHTEN (8) und später von FOLKE HENSCHEN<sup>1)</sup> für die Darmzellen der Insekten und Mollusken gegeben wurden, analog, während die letztgenannte Umbildung der ganzen distalen Zellpartie zu einem großen Exkretbläschen mehr mit dem von DISSE geschilderten Typus der (5) vesikulären Ausscheidung übereinstimmt. An den Nephrocyten, deren Entleerung unter Bildung solcher einzelnen großen Exkretbläschen vor sich geht, fehlt schon gewöhnlich der extracytäre Saum vollständig. Ich kann es mir nur so erklären, daß er eine protektorische Differenzierung des Ektoplasmas junger Nephrocyten ist und bei der Exkretion stets einer totalen Vernichtung unterliegt.

Neben zahlreichen Bildern bläschenförmiger Ausscheidung sieht man endlich noch in den Herbstpräparaten die Entleerung durch Defäkation, und zwar dort, wo die Exkretklumpen innerhalb der Vakuole eine ansehnliche Größe erreicht haben. Zwischen diesen beiden Modi sowohl als zwischen der tröpfchen- und bläschenförmigen Ausscheidung können Uebergangsstadien vorkommen. Es erfolgt in einigen Zellen bei bedeutender Größe der terminalen Vakuole eine kuppenförmige Vorwölbung der distalen Zellpartie in das Drüsenlumen, eine vollständige Abschnürung des so ange-

---

1) F. HENSCHEN, Zur Kenntnis der blasenförmigen Sekretion. Anat. Hefte, I. Abt., Bd. II, 1904.

legten Exkretbläschens unterbleibt aber und die Exkrete gelangen durch Dehiszenz der Wandung desselben ins Freie.

Die Exkretentleerung in der Schneckeniere ist, wie bereits gesagt, in verschiedener Weise geschildert worden, wie ja überhaupt der Exkretionsmodus der Nierenepithelien noch Gegenstand zahlreicher Kontroversen bildet. Die MECKELSCHE Vermutung, daß sich die Entleerung in einer Helicidenniere durch Abschnürung von Exkretbläschen vollzieht, steht im scharfen Widerspruch mit der von KEFERSTEIN für alle Schnecken, von B. HALLER für die Prosobranchien gemachten Angabe einer holocrinen Ausscheidung. Am deutlichsten wurde diese Ansicht von GIROD in der erwähnten Arbeit über die Niere der Weinbergschnecke ausgedrückt. „La cellule excrétrice“, sagt er, „tombe avec sa vacuole chargée des substances excrétées; elle ne peut pas persister à la reconstitution de son protoplasme et jouer de nouveau un rôle excréteur. Elle est rejetée, poussée par les cellules jeunes qui se multiplient du point ou les trabécules s'insèrent sur la paroi.“

PERRIER leugnet aufs entschiedenste den holocrinen Charakter der Ausscheidung für die Prosobranchien ab. In seinen umfassenden Untersuchungen hat er nirgends Bilder gefunden, aus welchen man schließen müßte, daß eine Zellabstoßung normalerweise mit der Ausscheidung verknüpft wäre. Wo, wie in den Nephrocyten der meisten Monotocardien, Exkretvakuolen gebildet werden, sieht man dieselben sich in Form von Bläschen, welche einen dünnen plasmatischen Ueberzug tragen, vom Zelleibe abschnüren. „La cellule elle-même reste en place, se réferme et continue à fonctionner.“ Wenn sich in den Wandungen der abgeschnürten Bläschen hie und da Kerne beobachten lassen, so sind es degenerierte Elemente, welche auf diese Weise aus den Zellen entfernt werden. An ihre Stelle wandern neue Bindegewebskerne in das zurückbleibende Protoplasma ein.

Eine verbindende Stellung nimmt GARNAULT ein, der zwar die Exkretentleerung in der Niere von *Valvata piscinalis* mit vollständigem Untergang der Zellen verbunden findet, dabei aber auch anerkennt, daß man neben dieser typisch holocrinen auch die von PERRIER beschriebene vesikuläre Exkretion beobachten kann. SCHOPPE bemerkt, daß die Nierenzellen von *Helix pomatia* bei der Entleerung nicht abgestoßen werden. Die allgemeinen histologische Beschreibungen der Pulmonaten-Nephrocyte endlich (PRÉNAVANT, MAILLARD et BOUIN und SCHNEIDERS histologische Handbücher) scheinen eine Ausscheidung durch Dehiszenz der

äußeren Zellwandung, aber ohne Zerstörung der Zelle als Ganzes anzunehmen. SCHNEIDERS wenig klaren Ausdruck: „durch Eröffnung der Vakuole“, kann ich mir wenigstens nur in diesem Sinne deuten.

Es lassen sich die in diesen Angaben geschilderten Ausscheidungsmodi in drei Typen einteilen:

1) eine Abstoßung ganzer Zellen mit den in ihnen eingeschlossenen Exkreten,

2) eine Abschnürung von Exkretbläschen, bei welcher nur ein Teil des Plasmas verloren geht, die Zelle aber erhalten und funktionsfähig bleibt,

3) die defäkative Ausscheidung der Exkretkörnchen durch Dehiszenz der äußeren Zellwand, d. h. durch Eröffnung der terminalen Vakuole.

Die erste dieser Ausscheidungsformen kommt in der Helicideniere unter normalen Verhältnissen nicht in Betracht. Daß GIROD in der von ihm durch Einstich in die Niere erhaltenen Flüssigkeit zahlreiche Zelltrümmer oder ganze losgetrennte Zellen finden konnte, ist ja ganz selbstverständlich. Dieses primitive grobe technische Verfahren gestattet aber durchaus nicht, aus den gefundenen Resultaten auf eine normalerweise erfolgende Abstoßung ganzer Zellen zu schließen. Hier und da kann man immer, in den Präparaten allerdings nur sehr selten, funktionell erschöpfte Zellen aus dem Epithelverbände austreten sehen. Sie sind dann aber gewöhnlich bereits exkretfrei. Auch findet man manchmal in der äußeren Wand der terminalen Vakuole oder eines sich abschnürenden Exkretbläschens Zellkerne liegen (Fig. 19, Taf. 15). Ein solches Exkretbläschen kann, nach erfolgter Abschnürung im Drüsenlumen liegend, ganze abgestoßene Zellen vortäuschen — gewöhnlich wird aber im zurückbleibenden Protoplasmakörper der Nephrocyte, noch bevor die Abschnürung des Bläschens zu Ende gekommen war, ein neuer Zellkern zu finden sein: die Zelle als Ganzes bleibt erhalten, nur entfernt sie auf diesem Wege ihren degenerierenden Zellkern<sup>1)</sup>.

---

1) Ich habe die Gelegenheit gehabt, den Bau der Niere einiger weiteren Schnecken zu untersuchen — so wurden von den Landpulmonaten noch *Leucochroa candidissima* und *Arion empiricorum* zum Vergleich gebraucht, von den Opisthobranchiern kamen *Scaphander liguarius* L., *Philine aperta* L., *Pleurobranchus aurantiacus* Risso und *Doris tuberculata* L. in Betracht. Eine ausgesprochen holocrine Ausscheidung fand ich nur bei den Opisthobranchiern,

Die beiden anderen Typen: Abschnürung von Exkretbläschen und defäkative Ausscheidung kommen, nebeneinander sowohl bei *Hel. pomatia* als bei *H. arbustorum* vor; in den Herbstpräparaten ist der erste weitaus häufiger. Dazu käme noch die in Fig. 7 (Taf. 15) und die als dem VAN GEHUCHTENSCHEN Sekretionstypus entsprechend geschilderte Ausscheidungsform: Entleerung flüssiger Exkrete in kleinen Tröpfchen.

Das gleichzeitige Auftreten dieser verschiedenen Exkretionsmodi in einer und derselben Niere und bei durchaus homocellulärem Charakter des Nephridialepithels macht ohne weiteres klar, daß man zwischen ihnen nicht scharf unterscheiden darf. Auch läßt sich von dem tröpfchenförmigen Typus bis zu der typisch vakuolären Defäkation eine ganze Reihe von Uebergangsstadien aufstellen. Es scheint mir (was wenigstens die Niere von *Helix pomatia* und *arbustorum* in der Herbstperiode anbetrifft) wahrscheinlich, daß diese Reihe zugleich dem funktionellen Entwicklungsverlauf einer einzelnen Drüsenzelle entspricht. Als Ausgangsstadien müßten wir dann Bilder wie die der Fig. 7 (Taf. 15) betrachten. Der extracytäre Saum würde allen jungen, erst zu funktionieren beginnenden Zellen als charakteristischer Bestandteil zukommen und vielleicht gewissermaßen die Gestaltung des Ausscheidungsprozesses in seinen ersten Stadien beeinflussen. Bei zunehmender Ansammlung von flüssigen Exkreten im distalen Zellteil nehmen auch die anfangs ganz winzigen Exkrettröpfchen an Größe zu, und da der Saum dem steigenden Drucke nicht nachgibt, wird er durchbrochen und abgestreift. Die Exkretropfen (jetzt gewöhnlich auch Exkretkörnchen enthaltend) bedingen eine kuppenförmige Hervorwölbung des nun nackten Ektoplasmas und werden samt diesem in Form von immer größeren Bläschen abgeschnürt. Der Uebergang zu dem dritten Entleerungstypus: durch Dehiszenz der Zellwand, würde vielleicht auf einen gewissen Erschöpfungszustand der Zelle zurückzuführen sein. Der dünne plasmatische Ueberzug kann nicht mehr durch rasches Wachsen

---

hier aber bei allen genannten Formen und als vorherrschende Ausscheidungsform. In der Fig. 8 (Taf. 15) gebe ich ein Bild der Nephrocyten von *Doris tuberculata*. Man sieht hier, in wie frappanter Weise die Größe der Zellen von der Füllung mit Ausscheidungsprodukten abhängig ist, und wie die mit Exkretvakuolen überfüllten Zellen unter Verjüngung des basalen Zellteils aus dem Epithelverbände austreten. Geformte Exkrete waren in diesen Nephrocyten nie zu finden.

der enormen Größenzunahme der Vakuole folgen und muß ausgedehnt und zerrissen werden. Daß sich diese Ausscheidungsform bei intensiver Tätigkeit für den Haushalt der Zelle viel ökonomischer erweisen muß, ist ohne weiteres klar; eine vesikuläre Exkretentleerung müßte ja, wo zur ausgiebigen Regeneration des Zellplasmas nicht genügend Zeit vorhanden ist, schnell den Untergang der Zelle herbeiführen.

Das Gesagte zusammenfassend und die besprochenen Literaturangaben zugleich berücksichtigend bekomme ich folgendes Bild des normalen cytologischen Baues einer Helicidenniere:

1) Das homocelluläre Nierenepithel besteht aus zylindrischen Nephrocyten, welche sämtlich gegen das Parenchym durch eine amorphe eosinophile Basalmembran abgegrenzt sind. Die basal liegenden chromatinarmen Zellkerne enthalten 1—2 oxychromatische Nucleolen (Plasmosomen); das Protoplasma ist stark amphophil, grobkörnig; ergastoplasmatische Differenzierungen kommen nicht vor. Junge Zellen tragen einen breiten homogenen Saum, welcher als protektorische Differenzierung vergänglicher Natur zu deuten ist.

2) Die Exkretkörnchen und Exkrettröpfchen treten zuerst basal im Protoplasma auf — erst später kommt es zur Bildung der terminalen Vakuole und Anhäufung größerer Mengen von geformten Exkreten in derselben. Unter den primären Exkretkörnchen sind zu unterscheiden die natürlich gelb gefärbten und die farblosen hämatophilen. Die ersten werden an der Stelle im basalen Plasma aufgelöst und umgearbeitet — die hämatophilen gelangen direkt (d. h. ohne eine Veränderung zu erfahren) in die terminale Vakuole, durch Verschmelzung die strukturlosen Harnkörperchen bildend. Dieselben scheinen sich allmählich in die kristallinischen Harnkügelchen umzuwandeln, indem sich um das zentralliegende hämatophile Körperchen Schichten einer durchsichtigen oder gelben stark lichtbrechenden Substanz konzentrisch anlagern.

3) Die Exkretionsform variiert je nach der Natur, Konsistenz und Menge der Ausscheidungsprodukte. Die tröpfchenförmige, bläschenförmige (vesikuläre) und defäkative (vakuoläre) Ausscheidungsform können sich sukzessiv bei einer und derselben Nephrocyte folgen. Eine Abstoßung ganzer Zellen ist, wo sie zum Vorschein kommt, auf degenerative Prozesse zurückzuführen: holocrinen Charakter trägt unter den Gastropoden normalerweise nur die Opisthobranchier-Nephrocyte.

### c) Bau der Ureterepithelien und der Verbindungskanälchen.

Der sekretorische Nierensack setzt sich einerseits mit dem Pericard, andererseits mit dem primären Harnleiter durch kurze, flimmernde Kanälchen in Verbindung. Daß eine offene Kommunikation zwischen dem Pericard und der Niere bei *Vasopulmonaten* existiert, wurde schon von GEGENBAUR für sehr wahrscheinlich gehalten, NÜSSLIN gelang es, durch Farbstoffinjektionen vom Pericard aus sein Vorhandensein für *Helix pomatia* und *Helix hortensis* zu beweisen. STIASNY erwähnt die Flimmerung im Renopericardialgang bei der Weinbergschnecke. ROLLE, welcher in der oben erwähnten Arbeit die Verbindung bei *Limax argestis*, *Arion empiricorum* und *hortensis* untersucht, gibt eine gute Abbildung der flimmernden Zellen des Renopericardialganges. Seine Beschreibung ist ziemlich knapp, wir erfahren nur, daß das flache Pericardepithel in das zylindrische Epithel des Ganges übergeht, dessen Zellen mit langen und starken, gegen das Drüsenlumen gerichteten Cilien versehen sind.

Sowohl bei *Helix pomatia* als auch bei *arbustorum* öffnet sich der Renopericardialgang in die Niere in der Nähe ihrer vorderen Spitze auf der linken Seite unweit der Stelle, wo sich das Pericard in die Lungenvene fortsetzt. Das Epithel besteht im ganzen Kanälchen aus hohen Zellen mit homogenem, basichromatischem Zellplasma und basalem oder mittelständigem Kerne. Die in ROLLES Abbildungen dieser Zellen von *Limax* deutlich zu erkennende äußere Schlußleiste kommt hier nicht vor, auch lassen sich an den Wimperwurzeln keine Basalkörperchen unterscheiden. Die Wimpern sind dichter und zarter als bei den Basommatophoren, zeigen im ganzen Verlauf des Kanälchens die Richtung gegen das Nierenlumen. Gegen das flache Pericardialepithel setzt sich die zum Wimpertrichter erweiterte Endpartie des Renopericards deutlich ab, dagegen ist der Uebergang in das sekretorische Nierenepithel ein ganz allmählicher, vermittelt von einigen Uebergangszellen (Fig. 11, Taf. 16), die zwar keine Cilien mehr tragen, sonst aber die Höhe und Gestalt der Renopericardzellen noch behalten und sich durch intensive Färbbarkeit des Protoplasmas von den weiter liegenden exkretorischen Zellen unterscheiden.

Die funktionelle Bedeutung des Renopericardialganges ist uns bei den Stylommatophoren unklar, da hier das Pericard einer, noch bei den Basommatophoren vorhandenen, exkretorischen Tätigkeit

entbehrt. Jedenfalls bekommt man bei Betrachtung dieser Präparate keineswegs den Eindruck, als würde es sich um ein rudimentäres, funktionslos gewordenes Organ handeln. Das Zentral-lumen ist überall gut entwickelt, das Vorhandensein und die bestimmte Richtung der langen Cilien scheinen vielmehr für seine physiologische Dignität zu sprechen. Ontogenetisch wird dieses Kanälchen erst in zweiter Linie, auf relativ späten Entwicklungsstadien, gebildet, was ja auch für seine auch bei diesen Schnecken bestehende Bedeutung spricht.

Der Anfangsteil des primären Harnleiters bildet eine flache breite Tasche, welche, die Nierenspitze von unten und vorne umfassend, bis in die unmittelbare Nähe des Pericards reicht. Bei einer oberflächlichen Betrachtung scheint es, daß sich der stark verzüngte Nierensack unmittelbar und allmählich in den Anfangsteil des primären Ureters fortsetzt. Erst an Schnitten durch diese Gegend sieht man, daß hier ein äußerst zartes Kanälchen die Verbindung vermittelt, während sonst die Nierenspitze gegen die Uretertasche vom perinephridialen Bindegewebe abgegrenzt wird. Das Kanälchen liegt am Grunde des Drüsensackes nach unten (vorne) von dem Nephrostoma verschoben, läßt sich leicht finden, da die Drüsenschichten der dorsalen und der seitlichen Nierenflächen gegen seine Ursprungsstelle konvergieren. Die Grenzen zwischen dem exkretorischen Epithel und demjenigen des Kanälchens sind hier noch undeutlicher als beim Renopericardialgang. Vor der Einmündung liegt in der ventralen Nierenfläche eine ziemlich lange Strecke flimmernden Epithels. Das Kanälchen ist sehr englumig, von kubischen Zellen ausgekleidet, die dicht aneinandergedrängt und stark färbbar sind, so daß sich ihre Seitenplatten oft nicht gut unterscheiden lassen (Fig. 12, Taf. 16). Die Oberfläche trägt überall einen kurzen und dicken Cilienbesatz, welcher nicht so schön entwickelt ist wie im Renopericardkanal, aber doch ganz deutlich zum Vorschein kommt, so daß man sich die STIASNYSche Angabe über ein „nicht drüsiges, nicht flimmerndes Epithel“ nur dadurch erklären kann, daß die zarten Cilien bei Untersuchung frischer Epithelien leicht übersehen werden können. Im oberen Teil des Kanälchens zeigen die Cilien eine aufrechte Stellung, im unteren sind sie dem Ureterlumen zugekehrt.

Im histologischen Bau unterscheidet sich der Anfangsteil des Harnleiters — ich möchte für ihn den Namen der Uretertasche beibehalten — von dem weiteren, rückläufigen Schenkel ganz erheblich. Die epitheliale Auskleidung bleibt derjenigen des Ver-

verbindungskanälchens ähnlich: kubische Epithelzellen mit undeutlichen Zellgrenzen und kleinen, chromatinarmen Kernen, das Zellplasma basichromatisch und homogen, nur ist der Cilienbesatz verloren. Sehr auffallend und nur für diesen Teil der Leitungswege charakteristisch ist die große Menge der im umgebenden Bindegewebe, zum Teil aber auch zwischen den Epithelzellen, liegenden einzelnen oder zu Paketen vereinigten Schleimdrüsen.

Auf den rückläufigen Ureterschenkel läßt sich die Beschreibung anwenden, welche uns PLATE für das Ureterepithel der Janelliden und Daubardia-Arten gegeben hat. PLATE findet hier bei Janelliden 2 Zellarten: die, von ihm so genannten, flimmernden Kalottenzellen und die cilienlosen zylindrischen Deckzellen. Die Kerne der letzten Zellart sind von hellen Plasmahöfen umgeben, im übrigen peripheren Zellplasma bildet sich eine lamellöse Struktur aus, wobei die Lamellen der benachbarten Zellen tief ineinander greifen können, so daß nur schmale Intercellularspalten bestehen bleiben. Diese Lamellen, bemerkt PLATE, können auf den Querschnitten eine Längsstreifung vortäuschen.

Die Kalotten s. Haubenzellen bilden einen charakteristischen Bestandteil des Ureterepithels bei allen von PLATE untersuchten Pulmonatenarten (Janelliden, Daubardia, Peronia, Vaginulus). Ihr Zellplasma ist dicht und feinkörnig, der kuppenförmig hervorgewölbte distale Zellteil trägt starke lange Cilien.

Wie Fig. 15 (Taf. 15) zeigt, kommen diese beiden Zellarten im Ureterepithel bei *Helix arbustorum* vor. Im ganzen Verlaufe des primären Harnleiters bildet das Epithel flache Querfalten, deren Größe von vorne nach hinten zunimmt. Haubenzellen liegen nur vereinzelt zwischen den streifigen Epithelzellen; meistens finden sie sich auf den Faltscheiteln. Ihr Zelleib verjüngt sich gegen die Basalmembran in den fadenförmigen Fußteil, das Kanallumen erreicht er mit stark verbreiteter, vorgewölbter Oberfläche. Das Protoplasma ist, wie es PLATE schildert, dicht und feinkörnig, ausgesprochen basichromatisch. Der Zellkern ist länglich-oval, mit dichtem Chromatingerüst, ohne oder nur mit ganz kleinen Plasmosomen; er liegt im mittleren Zellteil.

Die Cilien ragen über einen schmalen cuticulären Saum hinaus; ihre Ursprungsstellen liegen noch im Zelleib unmittelbar unter der äußeren Zellmembran, in dem hier heller und ganz homogen erscheinenden Plasma. Unter starken Vergrößerungen kann man an der Basis jeder Cilie ein scharf differenziertes Basalkörnchen (ENGELMANN'S Fußstück) unterscheiden, welches sich durch seine

intensive Färbung mit Hämatoxylin gegen das umgebende helle Plasma abhebt und als rundes oder birnförmiges Knöpfchen erscheint. Im cilienlosen Epithel läßt die faserige Differenzierung des Zellplasmas keine eigentlichen Zellgrenzen unterscheiden. Einzelne Zellterritorien kann man nur an der regelmäßigen Verteilung der Zellkerne und Faserbündel erkennen. Die Kerne ähneln in ihrer Lage, Gestalt und Chromatinverteilung denjenigen der Kalottenzellen, differieren nur durch geringeren Chromatingehalt von ihnen. In der Umgebung der Kerne ist das Protoplasma sehr schwach färbbar, wabenförmig gebaut. Diese zirkumnucleären Gebiete sind durch ansehnliche Faserbündel voneinander getrennt, deren Fasern parallel der Längsachse der Zellen, von der Basalmembran bis an die äußere Zellhaut, an welcher sie inseriert sind, verlaufen. Letztere ist nach außen von einer vakuolär gebauten Cuticula (VIGNONSche „bordure spumeuse“) überzogen. Bei starken Vergrößerungen kann man deutlich eine Reihe von hellen, runden Bläschen unterscheiden, in einer stärker färbaren homogenen Masse eingetaucht. Schwach vergrößert kann dieser Saum leicht eine gestreifte Cuticula vortäuschen (vgl. Fig. 13 und 14, Taf. 15).

Streifige Struktur der Ureterzellen, sowie die hier vorkommende Faltenbildung können, meint ROLLE, die Annahme einer sekretorischen Tätigkeit auch in diesem Nierenabschnitt rechtfertigen (vergl. auch GIROD). Ohne diese Frage entscheiden zu können, muß ich nur bemerken, daß sich die hier vorhandene streifige Struktur mit der in den letzten Jahren an zahlreichen Drüsenzellen beobachteten ergastoplasmatischen streifigen Differenzierung nicht identifizieren läßt. Deutliche Insertion der Fasern an der Basalmembran einer-, an der äußeren Zellhaut andererseits, ihre leicht geschlängelte (Fig. 14, Taf. 15), aber im ganzen Verlaufe gleich dick bleibende Kontur, scharfe Individualisierung gegen das umgebende Plasma, wie auch der Mangel jeglicher Beziehungen zum Nucleus lassen nicht zweifeln, daß wir es mit mechanischer Plasmadifferenzierung, Stützfibrillen, wie sie auch sonst in Epithelien zahlreicher Leitungswege vorkommen, zu tun haben. Für eine Ausscheidung flüssiger Stoffe könnte doch andererseits das Vorkommen zahlreicher winziger Bläschen im Kanallumen sprechen, welche stellenweise die epitheliale Fläche dicht bedecken (Fig. 13, Taf. 15). Da ich aber diese Bläschen nicht in allen Präparaten finde, ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß es sich nur um — durch mangelhafte Fixierung hervorgerufene — Kunstprodukte handelt. Wenn hier eine Sekretion stattfinden soll, muß

sie sich allerdings nur auf die perinukleären Territorien beschränken. Die „bordure spumeuse“ würde dann als von kleinen Exkretropfen durchbrochener cuticulärer Saum zu erklären sein, analog demjenigen der jungen Nephrocyten.

Im sekundären Ureter kommen die Haubenzellen nur noch im oberen Teil vor. Faltenbildung ist hier noch ausgesprochener als im primären Harnleiter; einzelne Falten sind kleiner, dagegen dichter beieinander gestellt. Indem die charakteristische streifige Struktur des primären Ureters verschwindet, werden die Zellgrenzen sichtbar; basal ist das Zellplasma fein-faserig gebaut, an der Oberfläche trägt die Zelle einen extracytären Saum: eine mächtig entwickelte strukturlose cuticuläre Schicht (Fig. 16, Taf. 15).

Eine Zusammenfassung des über die histologische Struktur des Renopericards und der Leitungswege des Nephridiums Gesagten ergibt folgendes:

1) Das Renopericardialkanälchen ist von hoch-zylindrischem, flimmerndem Epithel ausgekleidet. Dasselbe geht in das drüsige Epithel der Niere ganz allmählich über, gegen das Pericardepithel setzt es sich schärfer ab. Das Protoplasma ist dicht homogen, basichromatisch (amphophil), die Kerne basal bis mittelständig. Eine Schlußleiste (ROLLE) fehlt; Basalkörperchen an den Wimperwurzeln nicht zu finden. Die starken Wimpern sind stets gegen das Nierenlumen gerichtet.

2) An dem ableitenden Teil des Nephridiums lassen sich histologisch folgende Abschnitte unterscheiden:

- a) das Verbindungskanälchen zwischen dem Nierensack und der Anfangstasche des primären Ureters,
- b) die Anfangstasche des primären Ureters,
- c) der primäre, und
- d) der sekundäre Harnleiter.

3) Das Verbindungskanälchen ist englumig, von kubischem, flimmerndem Epithel ausgekleidet, demjenigen des Renopericards ähnlich, nur mit niedrigeren Zellen und bedeutend schwächeren Cilien.

4) Dasselbe kubische Epithel kleidet die Anfangstasche des primären Ureters aus, es verliert hier aber den Cilienbesatz. Dieser Abschnitt ist charakterisiert durch eine große Menge zwischen den kubischen Zellen liegender ein- bis mehrzelliger Schleimdrüsen.

5) Im Epithel des primären Ureters kommen zwei Zellarten vor: zylindrische, nackte Deckzellen und die sogenannten Kalottenzellen mit starkem Cilienbesatz. Die Kalottenzellen sind schlank becher-, oder trichterförmig, besitzen basichromatisches, homogenes

Zellplasma und einen mittelständigen chromatinreichen Kern. Ihre äußere Oberfläche trägt einen cuticulären Saum und starke Cilien, die mit deutlichen Basalkörperchen im Ektoplasma wurzeln. Die Kerne der nackten Deckzellen sind chromatinärmer, das Protoplasma in perinukleären Höfen vakuolär gebaut und schwach färbbar, seitlich zu kräftigen Stützfasern differenziert.

6) Im sekundären Ureter ist das Vorkommen der Hauben- (Kalotten-)zellen auf den oberen Teil beschränkt; weiter unten ist das Epithel homocellulär. Sämtliche Zellen tragen hier einen mächtigen homogenen, cuticulären Saum.

#### d) Das perinephridiale Parenchym.

Wie gesagt, ist der Nierensack vom Parenchym der Decke der Lungenhöhle umgeben, ohne daß es zur Differenzierung einer eigentlichen Nierenhülle in diesem gekommen wäre. Verschiedene Elemente des Parenchyms dringen bei der Faltenbildung mit den Faltenstielen oft tief in das Innere der Drüse herein und spielen in den Nierenpräparaten eine wichtige Rolle. Ich will deswegen, ohne eine gründliche histologische Analyse des Schneckenparenchyms vorzunehmen, wenigstens seine hier am häufigsten vorkommende Komponente kurz schildern. In erster Linie sind es die Blutlakunen, welche, besonders in der Umgebung des primären Harnleiters, und in den Scheitelteilen ausgewachsener Drüsenfalten viel Platz in Anspruch nehmen. Wie alle lakunösen Bluträume der Schnecken entbehren sie einer spezialisierten Wandung; gegen das exkretorische Epithel sind sie durch strukturlose Basalmembranen, gegeneinander meistens durch ein unregelmäßiges, bindegewebiges Netzwerk getrennt.

Die Bluträume enthalten, neben schwach eosinophilem Blutgerinnsel, eine Anzahl von Leucocyten. In der Fig. 45 (Taf. 17) habe ich die am häufigsten vorkommenden Formen derselben zusammengestellt. Im wesentlichen lassen sich die kleinen runden Blutzellen mit bläschenförmigen Kernen und homogenem eosinophilen Plasma von den typischen Amöbocyten unterscheiden (in der Fig. 45, Taf. 17 die rechts oben liegenden Zellen), deren protoplasmatischer Körper formveränderlich ist, sich amphophil, leicht zur Basophilie neigend tingiert und hier oft Exkretkörnchen enthält (im Bereich der Nierendrüse meistens die oben genannten braunen, lichtbrechenden Körnchen). Der Kern der Amöbocyten ist chromatinreicher, wobei das Chromatin, welches in den runden Lymphzellen wie in den Nephrocyten der Herbstpräparate in kleinen Bläschen

verteilt ist, hier ein dichtes Netzwerk bildet. Auch in der Gestalt unterscheiden sich die Kerne, indem sie hier länglich oval, manchmal hufeisenförmig oder gelappt sind.

Es wurde seit langem die Frage aufgestellt, ob man es bei den verschiedenen Formen der Lymphzellen der Vertebraten wie der Wirbellosen mit genetisch verschiedenen Gebilden oder nur mit Entwicklungsstadien monophyletisch entstandener Zellen zu tun hätte. DUBOSQ<sup>1)</sup> wollte, auf Grund seiner Untersuchungen der Hämolymphe der Chilopoden, zwei verschiedene Arten von Lymphzellen unterscheiden: Kleine Lymphzellen, die sämtlich durch die lymphogenen Organe (KOWALEWSKYS Körperchen bei Chilopoden) geliefert werden, und größere, mitotisch sich vermehrende Leucocyten, welche verschiedene Granulaarten enthalten können. Diese zwei Gruppen würden der von EHRlich für die Vertebraten gegebenen Einteilung in die lymphogene und myelogene Lymphocytenserie entsprechen. In den letzten Jahren mehren sich aber Angaben, welche gegen eine pluralistische Theorie der Lymphocytenbildung sprechen. Ich möchte hier nur die Arbeit von Fr. A. DRZEWINA<sup>2)</sup> über die Lymphkörnchen der Ichthyopsiden und besonders die neuerdings erschienene, gründliche und umfassende Untersuchung dieser Zellen bei sämtlichen Evertebratenklassen von M. KOLLMANN erwähnen (16). Die Resultate seiner massenhaft durchgeführten Beobachtungen zusammenfassend, kommt KOLLMANN zu dem Schlusse, daß „les leucocytes des Invertebrés constituent une série cellulaire essentiellement monophyletique“.

„Dans presque tous les cas que j'ai étudié on est en présence d'une série ininterrompue de stades intermédiaires entre un lymphocyte et un mononucléaire“ (runde Jugendformen mit bläschenförmigen Kernen) „on passe insensiblement d'un élément à noyau arrondi à un élément dont le noyau présente en apparence les mêmes caractères et dont le cytoplasme est fort bien développé.“ Die oben geschilderten eosinophilen Zellen in der Hämolymphe meiner Schnecken würden demnach Jugendstadien, die spindel- oder amöbenförmigen ausgewachsene Formen darstellen. Die exkretorische Funktion kommt nur diesen zu, KOLLMANN erwähnt, daß bei allen Gastropoden<sup>3)</sup> die bei den übrigen Mollusken vertretenen

1) s. KOLLMANN (16).

2) DRZEWINA, A., Contribution à l'étude du tissu lymphoïde des Ichtyopsidés. Arch. zool. exp. et gén., 4. sér., Vol. III, 1905.

3) Mit Ausnahme der *Paludina vivipara*.

granulierten Lymphocyten (Fermentkörnchen enthaltend) fehlen; daß man aber in den älteren Zellen hier oft Exkretkörnchen finden kann. „Les grains d'excrétion sont très fréquents. Les éléments sanguins des Gastéropodes ont vraisemblablement un rôle excréteur.“

Lassen sich einerseits leicht Uebergangsstadien zwischen den kleinen runden Lymphocyten und den Wanderzellen auffinden, so trifft man andererseits auf Bilder, welche die Vermutung hervorrufen, daß sich diese eosinophilen Jugendstadien auch in anderer Richtung differenzieren können. Es kommen nämlich, wenn auch selten, Leukocyten vor, die sich in ihrer Gestalt und dem Aussehen ihrer Kerne mit den eosinophilen analog verhalten, daneben aber amphophil, plasmareicher und dementsprechend größer erscheinen, bis zu Riesenformen, der in der Fig. 45 (Taf. 17) abgebildeten Zelle ähnlich. Ist diese bedeutende Größe erreicht, dann scheint das Protoplasma oft vakuolisiert und die Zelle gewinnt eine auffallende Aehnlichkeit mit einigen LEYDIGSchen Zellen. Ohne über die Endstadien dieser Differenzierungsrichtung der eosinophilen Lymphocyten etwas Bestimmtes sagen zu können, muß ich nur bemerken, daß ich nie an runden amphophilen Zellen eine Pseudopodienbildung oder Formveränderung der Kernbläschen beobachten konnte, daß somit Uebergangsformen zwischen ihnen und den ausgewachsenen Amöbocyten fehlen und es sich wirklich um zwei verschiedene Differenzierungsrichtungen der eosinophilen Ausgangsformen handeln muß.

Das bindegewebige perinephridiale Geflecht besteht zum Teil aus stern- oder spindelförmigen Bindegewebszellen wie in der Umgebung des primären Harnleiters (Fig. 49, Taf. 17), zum Teil erscheint es strukturlos mit unregelmäßig zerstreuten kleinen ovalen Bindegewebskernen. Hier und da liegen in diesem Netzwerke an der Peripherie der Drüse die großen Ganglienzellen (Fig. 46, Taf. 17) und, besonders reichlich bei *H. arbustorum*, zwischen dem Nierengewebe und dem äußeren Körperepithel die in ihrer Form und Größe stark variierenden Pigmentzellen (Fig. 25, Taf. 16). Von den Drüsenzellen des Parenchyms, welche nicht nur an der Peripherie, sondern auch tief im Innern der Drüse in den Faltenstielen vorkommen, sind zu nennen: die Kugel-, die LEYDIGSchen und die mucoiden, resp. cystenförmigen Zellen.

Die Kugelzellen (Fig. 51, Taf. 17) sind leicht erkennbar an der Form und Größe ihrer Sekretgranula und an ihrer Plasmaarmut. Vom protoplasmatischen Körper dieser Zellen ist nämlich nur eine äußerst zarte ektoplasmatische Membran geblieben, welche

einen wandständigen, chromatinreichen Kern und eine Anzahl großer, homogener, mit Hämatoxylin sich schwach bläuender Sekretkugeln einschließt. Diese von SEMPER als Fett-, von CUÉNOT als Mastzellen der Evertebraten beschriebenen Elemente wurden neuerdings in der erwähnten Arbeit von M. KOLLMANN näher geschildert. Seine Beschreibung dieser „cellules sphéruleuses“ stimmt im wesentlichen mit dem Gesagten überein. Ueber ihre Bedeutung ist er der Meinung, daß wir es hier mit Reservestoffbehältern, zugleich aber wahrscheinlich mit exkretorischen Elementen zu tun haben. Daß ihnen die Bedeutung von Reservestoffbehältern zukommt, sieht er dadurch bestätigt, daß sie im Parenchym fastender Tiere verschwinden. „Contrairement à CUÉNOT, j'ai constaté que les cellules sphéruuleses étaient beaucoup plus rares dans le pied de deux *Helix* qui avaient hiverné que dans ceux qu'on examine en été. (Les deux individus avaient été conservés éveillés environ trois semaines sans aucune nourriture.)“

Mit dieser Ansicht stimmt gut überein, daß ich diese Zellen ziemlich zahlreich in meinen Herbstpräparaten, dagegen äußerst selten in letzten Stadien der Winterruhe, gar nicht mehr in den nach zweimonatiger Karenz hergestellten Präparaten finde. Welches ihr Geschick ist, nachdem sie ihren Reservestoffvorrat abgegeben haben, weiß ich nicht zu sagen; über die Genese drückt KOLLMANN folgende Vermutung aus: „Je ne crois pas impossible que les cellules sphéruleuses ne soient que des cellules de LEYDIG, arrivées au dernier terme de leur évolution.“

Uebrigens ist der Begriff einer LEYDIGSchen s. plasmatischen (s. BROCK) Zelle nichts weniger als präzise; es würden, wenn man sich an verschiedene morphologische Schilderungen halten sollte, so ungefähr alle exkretorischen Zellen des Schneckenparenchyms in diese Kategorie fallen. Ich will mich hier an die Beschreibung halten, welche PACAUT und VIGIER (41) geben, insofern sie die betreffenden Zellen im Parenchym der Weinbergschnecke, also an einem dem meinigen ganz nahe stehenden Material beobachtet haben. „Ce sont“, finden wir dort, „de grandes cellules, vésiculeuses et claires, à contour plus ou moins irrégulier et polygonal, limitées extérieurement par un ectoplasme très mince. A l'intérieur de cet ectoplasme, généralement au milieu de la cellule, plus rarement sur un côté se trouve le noyau.“ „Les caractères les plus remarquables de ce noyau sont donc en somme sa pauvreté en chromatine et sa petitesse en comparaison de la grandeur du corps cellulaire.“ „La cellule est remplie par un hyaloplasme aqueux qui

se colore très peu; après fixation on ne voit souvent que quelques grumeaux de matière albuminoïde coagulée, entourant partiellement le noyau, ou isolés au milieu de la cellule. A l'intérieur de cet hyaloplasme, on rencontre des granulations spéciales; dans une glande n'ayant pas sécrété depuis longtemps ces granulations sont assez régulièrement sphériques, de taille variable, en moyenne 2—3  $\mu$ ; elles sont peu nombreuses, généralement isolées.“

Diese Beschreibung läßt sich auf die in den Fig. 47 (Taf. 17) abgebildeten Zellen im wesentlichen gut anwenden. Eine Reihe von Uebergangsstadien verbindet diese großen, Exkretkörnchen enthaltenden Zellen mit denjenigen der Fig. 48 (Taf. 17), welche scheinbar ganz verschieden aussehen und mehr der Schilderung, die noch von BROCK für diese Zellenart gegeben wurde, entsprechen, d. h. große, mit spärlichem Protoplasma überzogene Bläschen sind, in welchen der Kern wandständig liegt. Im allgemeinen ist in den Herbstpräparaten nur diese letztere Form vorhanden; während der Winterruhe werden die Zellen des PACAUT-VIGIERSchen Typus zahlreicher.

Ob endlich die mucoïden oder „Cystenzellen“ einen gut abgegrenzten Typus bilden oder nur als eine Form der LEYDIGSchen Zelle zu bezeichnen sind, könnte nur auf Grund einer genaueren Kenntnis des Schneckenparenchyms beantwortet werden. In gewissen Stadien ähneln sie allerdings den LEYDIGSchen Zellen der Herbstpräparate dadurch, daß der Zelleib auch eine geräumige leere Vakuole enthält, das Protoplasma auf eine spärliche Wandbekleidung derselben reduziert erscheint. Sie sind aber auch in diesem sekretleeren Zustande leicht zu unterscheiden an ihrer bedeutenden Größe, ausgesprochener Basophilie des Protoplasmas und den großen chromatinreichen Kernen (Fig. 50, Taf. 17). Ich finde diese Zellen an vielen Stellen im Schneckenparenchym zerstreut, oft, so in der Umgebung des Zwitterganges, zu gewebeartigen Komplexen gruppiert.

Da das Bläschen in vielen dieser Zellen von einer mucinähnlichen Substanz gefüllt sein kann, habe ich sie vorläufig als mucoïde Zellen bezeichnet.

Der Hauptsache nach haben wir denn im perinephridialen Parenchym folgende Elemente zu nennen:

1) Hämolympathische Lakunen mit zwei Leukocytenformen: kleinen, runden, eosinophilen Zellen (Jugendstudien der Amöbocyten) und typischen Amöbocyten, deren Plasma sich amphophil tingiert,

- 2) ein strukturloses Geflecht von Bindegewebsfasern und Zellen,
- 3) Ganglienzellen,
- 4) einzellige Parenchymdrüsen, und zwar
  - a) Pigmentzellen,
  - b) Kugelzellen,
  - c) LEYDIGSche Bläschen und
  - d) cystenförmige Zellen.

Es ist wahrscheinlich, daß wir in den letzten drei Formen nur verschiedene Differenzierungen genetisch gleichartiger Zellen vor uns haben.

### 3. Einfluß der Winterschlafperiode auf den histologischen Bau der Helicidenniere.

Der weiter unten folgenden Besprechung der Veränderungen, welche sich während der Winterruhe im Nierenepithel bemerken lassen, habe ich die Nierenpräparate von 4 *Helix*-arborum-Individuen zugrunde gelegt, von welchen das erste am 15. Dezember nach einmonatlichem, das zweite am 10. Februar nach drei, das dritte am 10. März nach vier, und endlich das vierte nach künstlich verlängertem, 6 Monate dauerndem Schläfe am 16. Mai getötet wurde. In allen Fällen fand keine Schlafunterbrechung, somit keine Harnentleerung statt. Das technische Verfahren war dasselbe wie früher.

Schon der erste Blick auf die Nierenquerschnitte eines in den letzten Wochen der normalen Ruheperiode Anfangs März getöteten *Helix* arborum zeigt, daß das Drüsenlumen stark eingeengt ist. Die jetzt weit über die Mittellinie herabreichenden Drüsenfalten der dorsalen Fläche haben nicht nur an Länge zugenommen, sondern sich auch vielfach verzweigt. Das Drüsengewebe hat infolge des Wachstums der Falten, ihrer Verzweigung sowohl als auch einer Neubildung von Drüsenfalten an der peripherischen Epithelschicht, eine schwammige Struktur angenommen. Ebenso auffallend ist die Menge der Harnkonkremente, welche sich schon beim Mikrotomieren, und zwar in recht unangenehmer Weise, bemerkbar macht. Der prall gefüllte Nierensack unterscheidet sich auch makroskopisch von demjenigen einer Herbstschnecke durch seine Dicke und die helle, weißliche Farbe. Es wird somit schon bei einer makroskopischen Untersuchung der Niere aus dieser Periode ersichtlich, daß

1) ein energisches Wachstum der Drüsenepithelien während der Winterruhe stattfindet und

2) ihre exkretorische Tätigkeit nicht unterbrochen wird.

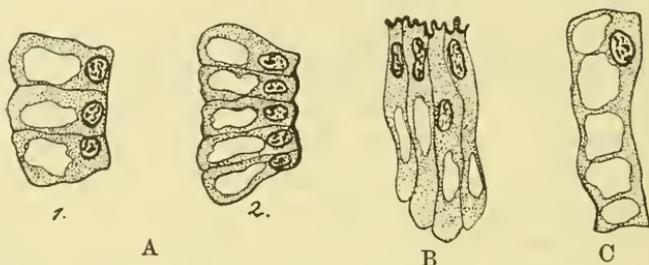
Bei der weiteren Untersuchung handelte es sich mir hauptsächlich darum, klarzulegen, wie sich die Exkretion bei unterbrochener Exkretentleerung gestaltet und auf welche Weise die Vermehrung der Drüsenelemente zustande kommt. Um ein Bild der cytologischen Verhältnisse im exkretorischen Epithel zu geben, will ich hier ebenfalls von der Schilderung Scheitelzellen einer der Drüsenfalte ausgehen. Die Unterschiede zwischen den Scheiteln und den basalen Teilen müssen hier bei stärkerer Einschränkung des Drüsenlumens selbstverständlich noch prägnanter werden. Außerdem schreitet in einer energisch wachsenden Falte die funktionelle Differenzierung ihrer Epithelzellen nicht in akrofulgaler, wie es vielleicht zu erwarten wäre, sondern in akropetaler Richtung fort, so daß in den gewöhnlich erweiterten Scheitelteilen junge, im Beginn ihres funktionellen Lebens stehende Nephrocyten liegen. Die nicht sezernierenden oder in die Sekretionsperiode erst eintretenden Scheitelzellen sind durch ihre hoch-zylindrische Form charakterisiert (Fig. 18, Taf. 15, vergl. auch unten die Textfig. 1). Die in der Abbildung schwarz gezeichnete Basalmembran färbt sich bei der Häm.-D.-Eos.-Or.-G-Färbung intensiv gelb-orange. Sie ist mit den Herbstpräparaten verglichen, bedeutend stärker entwickelt und in ihrem ganzen Verlaufe dicht gekräuselt. An der inneren Seite — gegen die Blutlakuve hin können sich ihr einige weitere, mit Eosin schwach rosa gefärbte, parallele Lamellen zugesellen, wie sie überhaupt die Begrenzung aller größeren Bluträume der Heliciden bilden. Das Zellplasma ist lockerer geworden und färbt sich infolgedessen schwächer; seine grobkörnige Struktur hat einer faserigen Platz gemacht <sup>1)</sup> (Fig. 18, 19, Taf. 15). Ein Vergleich dieser nach einem Nierenpräparate der im Februar getöteten Schnecke gezeichneten Figuren mit einem Bild der Nephrocyten

---

1) Die fibrilläre Struktur des Protoplasma wurde vielfach zu charakteristischen Merkmalen gezählt (vgl. die erwähnte Charakteristik einer Nierenzelle bei PRÉNAVANT, MAILLARD u. BOUIN). Die feinen Fasern, welche in meinen Winterpräparaten zum Vorschein kommen, scheinen aber dem tinktoriellen Verhalten nach zu ergastoplasmatischen Differenzierungen nicht zu zählen. Da sie untereinander durch unregelmäßig quer verlaufende Fädchen verbunden sind, bietet das Ganze vielmehr das Bild eines unregelmäßigen Netzwerkes, mit stark in die Länge gezogenen Maschen.

einer im Mai nach 6 Monate dauernder Ruheperiode getöteten (Fig. 21, Taf. 15) zeigt, daß die Auflockerung des Protoplasma und seine faserige Struktur im Laufe des Winterschlafes immer schärfer ausgeprägt werden.

Ein extracytärer Saum läßt sich nur stellenweise an jungen, vakuolenfreien Nephrocyten finden (Fig. 18, Taf. 15). Wo vorhanden, zeigt er eine deutliche Streifung, welche ich in meinen Herbstpräparaten bei stärksten Vergrößerungen nicht unterscheiden kann. Beim Vergleich dieser Bilder muß man den extracytären Saum als durch cuticuläre Abscheidung verklebten Bürstenbesatz bezeichnen (VIGNONS „cuticule striée“). Die Sache scheint mir



Textfig. 1. A 1 und 2. Nephrocyten aus dem Nierenepithel eines im Herbst getöteten normalen *H. arbustorum*. B Dieselben aus dem Scheitel einer Nierenfalte eines am 10. Oktober getöteten Individuums. C Dieselben aus der Niere einer 4 Monate lang hungernden Schnecke.

insofern wichtig zu sein, als die Frage nach dem Vorkommen echter Bürstenbesätze (in letztem Grunde auf ein Cilienkleid zurückführbar) bei verschiedenen Nephrocyten, und besonders nach ihrer Persistenz, immer noch offen bleibt. Sie wurden in neuerer Zeit wiederholt an den Nephrocyten sowohl der Vertebraten, als der Wirbellosen gefunden, so daß sie beinahe zu allgemeinen typischen Merkmalen der Nierenepithelien gezählt werden dürften. Was die Vertebratenniere anbetrifft, so stimmen von den älteren Angaben die mir bekannten von NUSSBAUM (22) und TORNIER (40) darin überein, daß die Bürstenbesätze nur an normalen in der Tätigkeit begriffenen Zellen zu finden sind, bei hungernden Tieren dagegen, oder an funktionell erschöpften Zellen, vollständig verschwinden. Diese Angaben wurden dann aber von SAUER (34) aufs entschiedenste zurückgewiesen, welcher die Stäbchensäume in der Amphibienniere in allen funktionellen Stadien gut erhalten fand. Für ihre Persistenz sprechen auch die Beobachtungen von OERTEL (24) und HENEAGE GIBBS<sup>1)</sup>, welche das Erhalten der Cilien- und Bürsten-

1) Nur aus OERTEL bekannt.

besätze in den Nieren, trotz weitgehender pathologischer Veränderungen der Nephrocyten (OERTEL bei akuter krupöser und septischer Diphtherie und HENEAGE GIBBES bei perniziöser Anämie) bestätigt haben. VIGNON (42) kommt bei vergleichenden Untersuchungen der Epithelien aller Tierklassen zu der gleichen Meinung: „la bordure en brosse est en rapport avec l'architecture même de la cellule; elle ne dépend pas de l'activité physiologique.“ Ein weiterer Kenner der Epithelien — GURWITSCH — meint, daß die Frage noch nicht eine allgemeingültige Antwort finden könne: „Wenn man einerseits zugeben muß, daß die Bürstenbesätze zu sehr delikaten Gebilden gehören und ihr Fehlen auf mangelhafter Konservierung der Präparate, somit auf Kunstprodukten beruhen kann, so sprechen aber andererseits mehrere Befunde für einen gewissen Zusammenhang des Ausbildungsstadiums der Bürstenbesätze und der Intensität der Nierentätigkeit.“ PRÉNANT und BOUIN endlich erklären die Bürsten im allgemeinen für Gebilde vergänglicher Natur: „Les bordures en brosse sont sujettes à des changements sous l'influence de l'activité cellulaire: au moment de l'excrétion quand la cellule rejette ses produits les brosses tombent ou sont repoussées de part et d'autre par le produit de sécrétion et lui livrent passage. La cellule devient nue alors et se reconstruit plus tard une nouvelle garniture ciliée.“

Auf Grund der besprochenen Bilder muß ich diese Ansicht teilen. Bereits bei Schilderung der Herbstpräparate habe ich gesagt, daß der extracytäre Saum in frühen Stadien des funktionellen Lebens einer Nephrocyte totaler Vernichtung unterliegt. An einer Homologie dieses homogenen Saumes mit dem, in den Winterpräparaten vorkommenden, gestreiften läßt ihr ähnliches Aussehen nicht zweifeln, nur muß man annehmen, daß durch reichlichere Absonderung einer cuticulären Substanz die Stäbchen vollständig verklebt und maskiert waren — hier bei geringerer Menge derselben zum Vorschein kommen. Nun sind auch die Geschicke dieser Stäbchencuticula ganz dieselben, wie der homogenen: sie wird in ersten Phasen des funktionellen Lebens abgestreift und nicht rekonstruiert; ich kann sie nur an den jungen Scheitelzellen finden.

Was die Zellkerne anbetrifft, so zeigen — was auch sonst für alle Nephrocytenkerne in der Schlafperiode gilt — die Figg. 18, 20, 22, 23 (Taf. 15), daß einzelne Chromatinkörner entweder ganz in der Bildung eines chromatischen Netzwerkes aufgehen oder wenigstens durch intensiver färbbare chromatische Fasern ver-

bunden werden: eine Anordnung, welche die Aktivitätsperiode der Drüsenkerne charakterisiert. Die Kernkörperchen sind hier merkwürdigerweise basophil; die nukleolare Substanz muß sich offenbar umgewandelt haben. Die terminalen Vakuolen sind in den hier abgebildeten Zellen noch nicht entwickelt. Die im Zellplasma zerstreuten Exkretkörnchen beweisen aber, daß die Ausscheidung schon begonnen hat. Es lassen sich hier ebenfalls die beiden Körnchenarten: natürlich braun gefärbte und hämatophile Körnchen, unterscheiden. Grundständig, in unmittelbarer Nähe der Basalmembran findet man zahlreiche kleine Vakuolen erfüllt von unregelmäßigen Körnchen oder größeren Klumpen der braunen lichtbrechenden Substanz (Fig. 18 und 20, Taf. 15). Man kann sich leicht überzeugen, daß dieselben von den Blutlakunen, resp. der bindegewebigen Stützleiste der Falten her in die Epithelzellen gelangen, und zwar kann ihr Import auf verschiedenen Wegen vor sich gehen. Man findet nämlich in den Stützleisten dieselben Körnchen entweder frei in den Blutlakunen liegen, oder aber in größeren Mengen im Zelleibe der amöboiden Wanderzellen aufgespeichert und von diesen bis in die Lakunen der Stützleiste hineingebracht. Im ersten wie im zweiten Falle müssen sie durch die Basalmembran hindurch, um in die Epithelzellen zu gelangen. Für die frei im Lumen der Lakune liegenden Körnchen geschieht es dadurch, daß die Basalmembran sich stellenweise in das Epithelplasma vorwölbt, bis zur Bildung eines mit Exkretkörnchen gefüllten Bläschens. Nach Abschnürung desselben liegt die so entstandene Exkretvakuole bereits schon im Plasma der Epithelzellen. Ihre aus der Basalmembran gebildete Wand verliert alsbald den spezifischen tinktoriellen Charakter, wird wahrscheinlich ebenso wie auch die braunen Körnchen aufgelöst. Diese Abschnürung von, durch die Basalmembran gebildeten, Bläschen läßt sich an vielen Stellen beobachten — weit schwieriger ist es, den Durchtritt der exkretbeladenen Wanderzellen durch die Basalmembran in allen Stadien zu verfolgen. Bilder wie die der Figg. 18, 20, 22, 23 (Taf. 15), wo man sie dicht über der Basalmembran, aber schon im Bereiche der Drüsenzellen, findet, scheinen für eine aktive Einwanderung zu sprechen. Sehr instruktiv ist in dieser Beziehung die Fig. 22 (Taf. 15), welche diese beiden Importmodi der Exkretkörnchen enthält. Die größere der beiden Wanderzellen steht noch in unmittelbarem Konnex mit der Basalmembran. Dieselbe erscheint hier stellenweise auf eine kaum wahrnehmbare Lamelle reduziert. Es würde hier ein typischer Fall der Diapedese vor-

liegen, allerdings scheint die Fähigkeit einer diapedestischen Einwanderung in die Drüsenepithelien auf die amöboiden Wanderzellen beschränkt zu bleiben. Eine Aufspeicherung von Exkretstoffen und Uebergabe derselben an die Nephrocyten seitens der runden Blutzellen ist mir niemals zu Gesicht gekommen. Daß hier, bei der temporären Diapedese, von präformierten Durchtrittsstellen, „Stigmen“ oder „Stomata“ im Sinne ARNOLDS, nicht die Rede sein kann, ist klar. Wir müssen den Wanderzellen die Fähigkeit einer stellenweisen Auflösung der Basalmembran zuschreiben. Der Import der Exkretkörnchen durch die Amöbocyten muß an exkretorische Verhältnisse erinnern, die bei vielen Wirbellosen, am typischsten wohl bei Schwämmen und Stachelhäutern, herrschen, wo ja normalerweise die Ausscheidung ausschließlich durch amöboide Wanderzellen besorgt wird. Es würde gewissermaßen einen Uebergang von der primitiven diapedetischen zu einer an höher spezialisierte Organe gebundenen Ausscheidung bilden. Die aktive Beförderung der Exkretkörnchen durch die Amöbocyten findet hier nämlich ihre Grenze im Zelleib der Nephrocyten. Man kann sie nur in basalen Zellteilen sehen; hierher gelangt, müssen sie einer degenerativen Rückbildung und Auflösung unterliegen, um sodann samt den von ihnen hier gebrachten braunen Körnchen vom Protoplasma der Nephrocyte zu dem definitiven Harnkörperchen umgearbeitet zu werden, oder aber, die Basalmembran in umgekehrter Richtung durchtretend, zurück in die Faltenlakunen gelangen. Bilder (wie dasjenige der Fig. 22, Taf. 15), wo die im Epithel liegenden Amöbocyten bereits in Auflösung betroffen zu sein scheinen, sprechen für die erste Möglichkeit. (Um eine phagocytäre Einwanderung kann es sich hier nicht handeln; in allen berücksichtigten Fällen sah ich die Amöbocyten in jungen gut erhaltenen Epithelzellen, die eben am Beginn ihrer funktionellen Entwicklung waren.) Die Differenzierung spezifischer Ausscheidungsorgane ist jedenfalls so weit durchgeführt, daß die diapedetische Ausscheidung nur ein Hilfsmittel bildet; die Nephrocyten nehmen daneben die Exkretkörnchen direkt von den Bluträumen auf. In dem distalen Zellteil (d. h. zwischen dem Zellkern und der Oberfläche) sind hier wie in den Herbstpräparaten meistens nur die hämatophilen Exkretkörnchen zu finden. Ihre Menge nimmt sowohl, als die der braunen, während der Ruheperiode zu. Die kleinsten liegen, in das Protoplasma eingebettet, in unmittelbarer Nähe des Kernes, oder, wenn sie zahlreicher sind, oft perlschnurförmig in der Längsachse der Zelle angeordnet vom Zellkern gegen die Oberfläche

(Fig. 22, Taf. 15). Bei dieser Lage sind stets die dem Kerne naheliegenden am kleinsten; distalwärts nehmen sie an Größe zu.

Wenn wir, von den geschilderten Scheitelzellen einer Drüsenfalte ausgehend, weiter basalwärts den epithelialen Ueberzug derselben durchmustern, können wir recht gut die funktionelle Entwicklung einer Nephrocyte: Größenzunahme der exkretorischen Vakuole und Ausbildung der kristallinen Harnkugelchen — verfolgen. Wie bereits gesagt, enthält die bei ihrer Bildung ganz kleine distale Vakuole nur flüssigen Inhalt oder einige winzige cyanophile Körnchen, die zu dem hämatophilen Bildungskern des kristallinen Konkrementes verschmelzen. Die funktionelle Entwicklung wird durch allmähliche Vergrößerung der terminalen Vakuole einerseits, andererseits durch Anlagerung konzentrischer Schichten einer gelben, lichtbrechenden Substanz an der Oberfläche des hämatophilen Bildungskörnchens charakterisiert. Dabei färbt sich dasselbe immer schwächer und scheint allmählich vollständig aufgelöst zu werden. In der Herbstniere ging dieser Prozeß nur zur Ablagerung erster glänzender Schichten, welche einen unregelmäßigen Umriß besaßen, ganz durchsichtig und farblos, selten hellgelb gefärbt waren. Es trat auch diese Schichtenbildung nur an seltenen Harnkörperchen auf. Die meisten kamen als strukturlose Exkretklumpen von sehr verschiedener Größe zur Ausscheidung. Während der Winterperiode nimmt die Menge der kristallinen Harnkugelchen fortwährend zu; solche in amorphem Zustande sind in den letzten Wochen des Winterschlafes nur noch an Neubildungsstellen der Drüsenepithelien zu finden.

Vollständig ausgebildete kristalline Harnkugelchen stellt die Fig. 32 (Taf 16) dar. Der organische Bildungskern ist verschwunden, seine Stelle nimmt eine strukturlose dichte Anhäufung derselben lichtbrechenden Substanz ein, aus welcher das ganze Körperchen aufgebaut ist. Letzte Spuren von Cyanophilie, welche sich an diesen zentralen Teilen noch stellenweise bemerken lassen, deuten darauf hin, daß sich hier eine allmähliche Umwandlung der cyanophilen in die lichtbrechende Substanz vollzieht. Mit zunehmender Dicke der konzentrisch geschichteten Rinde des Konkrementes tritt an ihm auch eine feine radiäre Streifung hervor<sup>1)</sup>. Man kann dann von dem zentralen Kern ausgehend gewöhnlich folgende Schichten unterscheiden: eine innere konzentrisch ge-

---

1) Es sind nicht, wie von BEHME angegeben wurde, 6—8, sondern zahlreiche dicht beieinander stehende Streifen.

schichtete, die mittlere radiär gestreifte, welche das höchste Lichtbrechungsvermögen besitzt und am ausgeprägtesten citronengelb gefärbt ist, und die äußere konzentrisch geschichtete. Die innere konzentrische Schicht ist nur an den großen Harnkonkrementen zu sehen. Sie entsteht sekundär nach Ausbildung der radiären, indem von innen her auf Kosten des hämatophilen Körnchens neue Schichten der lichtbrechenden Substanz zur Ablagerung kommen. Die letztere Entwicklungsstufe würden dann Harnkügelchen darstellen (Fig. 32 rechts, Taf. 16), welche zentral einen leeren Raum enthalten, gegen welchen sich die innere lamellöse Schicht scharf abhebt.

Der epitheliale Ueberzug der Falten ist in den Scheitelteilen, ähnlich wie im gesamten Bereich einer Herbstniere, einschichtig. Weiter peripheriewärts geht er in ein mehrschichtiges, oft ansehnliche Dicke erreichendes Polster über, dessen plasmaarme Zellelemente auf dem Querschnitte das Bild eines grobmaschigen Netzwerkes ergeben. Einzelne Zellgrenzen sind kaum mehr zu unterscheiden — alle Maschenräume enthalten die hellglänzenden Harnkügelchen. Eigentlich bewahrt nur die unterste, der Basalmembran aufliegende Zellreihe ihren ursprünglichen Charakter kubischer Zellen mit basalständigen Kernen. Weiter nach oben besteht das Gewebe teils aus funktionell erschöpften und aus der normalen Lage herausgedrängten Zellen, welche dann gewöhnlich auf eine dünne Vakuolenwand reduziert erscheinen, teils aus mehreren Schichten von Exkretvakuolen, deren Abschnürung vom Zelleib unterblieben ist. In den meisten Nephrocyten findet nämlich keine Entleerung oder Abschnürung der Vakuolen statt. Die vollständige Unterbrechung der Harnentleerung in den Wintermonaten würde ja auch kaum ohne wesentliche Schädigung des ganzen Organes möglich sein, wenn sich die festen Harnbestandteile einfach im Drüsenlumen anhäufen sollten. Die Niere muß zu einem exkretspeichernden Organe werden, und dieser Funktion passen sich die einzelnen Nephrocyten dadurch an, daß jede von ihnen zum Behälter einer ganzen Reihe von sukzessiv entwickelten großen Exkretvakuolen mit Harnkügelchen wird. Die Fig. 22 (Taf. 15) mag das Gesagte erläutern. Die drei reihenförmig in der Längsachse der Zelle angeordneten Vakuolen erfüllen den Zelleib vollständig und dehnen ihn bedeutend in die Länge aus<sup>1)</sup>. Das fein-

1) Wenn wir besonders diese exkretbeladenen Zellen aus den Märzpräparaten (Fig. 28, Taf. 16) betrachten, sehen wir deutlich, daß bei Anpassung an diese neue Funktion des Harnspeichers eine

faserige Protoplasma umgibt den basalständigen Kern in sehr geringer Menge und bildet einen dünen Wandbeleg der Vakuolen. Erstreckt sich diese Exkretaufspeicherung auf eine Reihe benachbarter Zellen, dann wird selbstverständlich der ursprüngliche Bau einer unregelmäßigen netzförmigen Struktur Platz machen. Dem plasmatischen Gerüst dieses Netzwerkes bleibt aber, neben der rein mechanischen Bedeutung eines Exkretbehälters, noch bis in die spätesten Stadien der Winterruhe seine exkretorische Fähigkeit erhalten. Es setzt sich nämlich das Größerwerden der Harnkügelchen durch Apposition neuer Schichten bis in die letzten Tage der Winterruhe fort. Auch sind gewöhnlich die der Reihe der Kerne oder der Basalmembran am nächsten liegenden Konkremente, auch wenn sie schon die typische Gestaltung erreicht haben, etwas kleiner als diejenigen, welche in den distalen, somit früher gebildeten Vakuolen eingeschlossen sind.

Da eine Eröffnung oder Abschnürung von Exkretvakuolen in der Regel in dieser Periode unterbleibt, ist das Auftreten freier Harnkonkremente im Drüsenlumen wahrscheinlich auf die stellenweise stattfindenden Degenerationserscheinungen im Drüsenepithel zurückzuführen. Ganze Gruppen von Zellen samt ihren Kernen können nämlich aus dem Epithelverbände gelöst werden und in das Drüsenlumen geraten. Diese Massenabstoßung der funktionell erschöpften Epithelelemente findet einfach dadurch statt, daß sich in dem oben geschilderten vielschichtigen Ueberzug einer Drüsenfalte die unterste auf der Basalmembran lagernde Zellreihe gegen das übrige Netzwerk durch schärfere Zellmembranen abgrenzt. Die Fig. 24 (Taf. 16) stellt eine derartige Abtrennung einer ganzen Epithelpartie, die hier am Faltscheitel erfolgt, dar. Dem typisch-zylindrischen Epithel, welches in einschichtiger Anordnung den seitlichen Ueberzug der Falte bildet, ist eine Gruppe von plasmatischen Waben mit einigen Zellkernen und großen Harnkügelchen in den Waben angelagert. Aus der Lage dieser zu netzartigem Syncytium umgebildeter Epithelpartie ist ersichtlich, daß sie früher den Scheitel der Drüsenfalte bildete. Mit ihrer Degeneration mußte sich die Wachstumsstelle seitlich verschieben.

---

Größenzunahme des Zellvolumens stattgefunden hat. Dieselbe darf aber nicht als Wachstum der Zelle bezeichnet werden. Eine Zunahme der protoplasmatischen Substanz, die das Wesentliche eines progressiven Zellwachstums bildet, tritt hier nicht hervor — die mechanische Ausdehnung des Zelleibes muß allmählich zu seinem Untergang führen und zählt somit zu regressiven Zellvergrößerungen.

Wir sehen jetzt unterhalb dieses degenerativ umgebildeten Epithels den Abschluß des Lakunenraumes der Stützleiste und die für die Wachstumsstellen charakteristische Ansammlung von Zellkernen. Innerhalb der in Abschnürung begriffenen Epithelpartie unterscheidet sich das Protoplasma von demjenigen der normalen Epithelien durch ihre noch geringere Färbbarkeit und körnige Struktur.

Die besprochenen Veränderungen im cytologischen Bau der Niere während der Winterperiode lassen sich folgendermaßen kurz rekapitulieren:

1) Sowohl das Protoplasma wie der Zellkern resp. dessen Chromatin nehmen eine für intensive Tätigkeitsstadien charakteristische Struktur an: das im Herbst feinkörnige Protoplasma wird immer ausgeprägter faserig gebaut, die körnchenförmige Anordnung des Chromatins wird zu einer netzartigen.

2) Durch starke Kräuselung der Basalmembran wird die Kontaktfläche des exkretorischen Epithels mit den Bluträumen der Stützleisten erheblich vergrößert.

3) Der direkten Aufnahme der Exkretstoffe aus der Blutlakune gesellt sich ihr Import durch die diapedetisch in die Drüsenepithelien hineinwandernden und hier degenerierenden Amöbocyten zu.

4) Da bei ununterbrochener Exkretentleerung und der intensiven Tätigkeit die Drüse zum harnspeichernden Organ wird, müssen sich alle einzelnen Nephrocyten zu Exkretbehältern ausbilden. Der Zelleib wird durch eine Reihe von sukzessiv sich entwickelnden Vakuolen in die Länge gezogen, die Grenzen zwischen benachbarten Zellen verwischen sich, einschichtige Struktur der Epithelien geht bei der starken Füllung mit Exkretstoffen in eine unregelmäßig syncytiale über.

---

Die Anpassung der Niere an ihre neue Rolle eines Exkretbehälters wird nicht nur durch Volumenzunahme einzelner Nephrocyten sondern auch durch Neubildung ganzer Zellen und Zellkomplexe erreicht. Wie bereits erwähnt, geht von der peripheren Epithelschicht auch während der Winterruhe die Neubildung von Drüsenfalten aus. Die bereits vorhandenen verzweigen sich und anastomosieren untereinander, es müssen auch neue Nephrocyten an die Stelle der degenerierenden und abgeschlossenen Zellgruppen treten.

Es mußte nun die Frage gestellt werden, woher die Ver-

mehrung der drüsigen Elemente kommt und auf welchem Wege sie erfolgt. Bei sorgfältigster Untersuchung konnte ich keine mitotische Kernteilung, ja überhaupt keine Zellteilung im üblichen Sinne im Gebiete des epithelialen Faltenüberzuges finden. Dagegen wird bald wahrgenommen, daß die Zahl der Zellkerne im allgemeinen beträchtlich zugenommen hat. An vielen Stellen, sowohl in der peripherischen Epithelschicht als auch längs der Falten, an den Verzweigungsstellen oder in den Scheitelerweiterungen derselben liegen größere und kleinere Anhäufungen von Zellkernen, die mir in Herbst- und Sommerpräparaten nie zu Gesicht gekommen waren. Die Lage dieser Zellherde kann intra- oder subepithelial sein; sie erscheinen gewöhnlich in ein protoplasmatisches Stroma eingebettet, an dem sich keine zellige Struktur wahrnehmen läßt, so daß es oft nicht leicht zu unterscheiden ist, welchem Gewebe das Ganze angehören mag.

Die Verwischung der Zellgrenzen ist eine ziemlich häufige Erscheinung in den Nierenepithelien, besonders während der Winterruhe. Schon in den Herbstpräparaten läßt es sich bemerken, daß junge, neugebildete Epithelien (Fig. 6, Taf. 15) einen syncytialen Charakter besitzen, und daß die Ausscheidung beginnen kann, bevor noch eine Individualisierung der Zellterritorien durchgeführt wurde. Solche Epithelpartien mit noch nicht ausgebildeten Zellgrenzen und stark färbbarem Protoplasma kommen dort nur basal, zwischen den Drüsenfalten vor. In den Winterpräparaten werden bei zunehmender Intensität der Wachstumsprozesse im Drüsenepithel auch diese Bilder viel häufiger, sowohl an der peripherischen Schicht, wo neue Falten gebildet werden, als auch überall, wo es zur Verzweigung der älteren kommt. Da, wie erwähnt, beim Abschluß des funktionellen Lebens, bei überarbeiteten Zellen die Zellgrenzen auch undeutlich werden und das Gewebe den Charakter eines reich vakuolisierten, zerstreute Kerne enthaltenden Syncytiums annimmt, könnte man sagen, daß die Differenzierung einzelner Nephrocyten im syncytial gebauten Nierenepithel nur an eine bestimmte Periode der Ausscheidungstätigkeit gebunden ist. Man müßte dann weiter einen Einfluß der Winterruhe auf die Verkürzung dieser Periode konstatieren, indem hier einerseits der Beginn der Ausscheidung viel häufiger der Differenzierung einzelner Zellterritorien vorseilt, andererseits die syncytiale Verschmelzung stark vakuolisierter Zellen viel früher eintritt, ja zu einer allgemeinen Regel wird, während sie bei den frei harnausscheidenden Nieren nur ausnahmsweise zu beobachten

war. Das protoplasmatische Syncytium der überarbeiteten Nierenepithelien läßt sich von demjenigen, welchem noch eine Differenzierung bevorsteht, leicht unterscheiden dadurch, daß es faserig gebaut und viel lockerer, infolgedessen nur schwach färbbar ist, während sich das andere intensiv amphophil tingiert und nahezu homogen erscheint. Die syncytialen protoplasmatischen Territorien mit Anhäufungen von Zellkernen, welche ich, insofern sie an den Wachstumsstellen vorkommen, Bildungsherde nennen möchte, zeigen ziemliche Verschiedenheiten bezüglich Größe und Aussehen, je nach ihrer Entstehungsstelle, der Größe des zur Verfügung stehenden freien Raumes und endlich, je nach dem Zustande, in welchem sich die umgebenden Epithelien befinden. Es wäre mir unmöglich, alle die hier vorkommenden Fälle zu beschreiben; im allgemeinen könnte man vielleicht intraepithelial entstehende Bildungsherde und solche, die ihrer Entstehung nach dem geordneten Epithelüberzuge der Falten nicht angehören, unterscheiden. Streng durchführbar ist allerdings diese Einteilung nicht.

Der ersten Gruppe wären dann regenerative Bildungsherde einzureihen, von denen einer in der oben besprochenen Fig. 24 (Taf. 16) abgebildet ist. Bei Degeneration der Scheitelpartie einer Drüsenfalte hat sich der lakunäre Raum des Faltenstieles unterhalb der degenerierenden Epithelien durch Verschmelzung beider seitlichen Lamellen der Falte geschlossen, und es wurde eine neue, seitlich verschobene Wachstumsstelle gebildet. Dort, wo die Verschmelzung stattgefunden hat, trägt das Protoplasma einen syncytialen Charakter und ist, wie überhaupt an den Wachstumsstellen, stark färbbar. Eine Abgrenzung gegen die Faltenstiellakune durch eine Basalmembran ist noch nicht durchgeführt. In dem syncytialen Protoplasma liegen einige Zellkerne unregelmäßig zerstreut, in welchen wir vielleicht Nephrocytenkerne der hier verschmolzenen und enddifferenzierten Epithellamellen sehen dürfen.

Eine Art von Regeneration kann stattfinden, bevor es zur Abschnürung des erschöpften Epithels gekommen wäre. Das charakteristisch feinfaserige, schwach färbbare Protoplasma des ermüdeten Drüsengewebes kann sich stellenweise zusammenziehen, zur Bildung eines Syncytiums führend (Fig. 30, Taf. 16). Dasselbe grenzt sich gegen das umgebende Epithel nicht scharf ab, und bei seiner Umdifferenzierung zu neuen exkretorischen Elementen kann auch das protoplasmatische Material der nächstliegenden alten Nephrocyten allmählich gebraucht werden. Diese Stellen fallen leicht auf infolge des veränderten homogenen Cha-

racters ihres Protoplasmas, welches sich auch tiefer färbt, besonders aber durch die Ansammlung zahlreicher kleiner, chromatinarmer Zellkerne. Wie die Fig. 30 (Taf. 16) zeigt, stehen die plasmatischen Territorien derartiger intraepithelialer Bildungsherde mit den Blut- resp. Bindegewebsräumen der Stützleisten in offener Verbindung, indem die Basalmembran stellenweise aufgelöst erscheint. Diese Fälle stimmen mit dem ersten insofern überein, als sich hier auch das Epithel an der Bildung von exkretorischen Ersatzelementen beteiligt. Der Bildungsherd ist hier aber nicht mehr rein epithelial. Eine Ansammlung zahlreicher Kerne im Faltenstiel, ihre Aehnlichkeit mit den Kernen des Bildungsherdes, endlich zahlreiche Bilder, welche ihre Einwanderung durch die breiten Oeffnungen der Basalmembran in die Epithelien und Gruppierung daselbst in allen Stadien verfolgen lassen, weisen bestimmt darauf hin, daß das Kernmaterial der Bildungsknospe von dem Faltenparenchym her stammt.

Oft kommen Bilder vor, wo man von einer Lokalisierung der Bildungsprozesse intra- oder subepithelial überhaupt nicht mehr reden kann, da eben eine Verwischung aller Grenzen zwischen dem Epithel und dem Parenchym das Charakteristische an ihnen zu sein scheint. Man findet im Faltenstiel liegende Herde von Zellkernen in ein Stroma eingebettet, welches durch eine breite plasmatische Brücke mit dem Epithelüberzuge in Verbindung steht. Dasselbe verhält sich in der Struktur und Färbung sowohl seines syncytialen Protoplasmas als auch der Kerne mit dem subepithelialen Bildungsherd vollkommen identisch und erweckt den Anschein einer direkten Erweiterung eines Fortsatzes desselben (Fig. 31, Taf. 16). Die unregelmäßige Anordnung der Zellkerne, welche meistens in der Verbindungsbrücke selbst oder in ihrer unmittelbaren Nähe liegen, spricht für ihre Einwanderung von dem subepithelialen Teil der Anlage her.

Endlich bleiben noch Fälle zu nennen, wo die bereits vorhandenen Drüsenepithelien keinen Anteil an einer Bildung neuer exkretorischer Zellen, oft großer Zellkomplexe nehmen. Hierher würden die Längsspaltung älterer Drüsenfalten und die Differenzierung von Nierenkanälchen in perinephridialem Bindegewebe zu rechnen sein. Eine Spaltung der Nierenfalten geht von der Stützleiste derselben, gewöhnlich von ihrem basalen Teil aus. Sie wird eingeleitet durch Entstehung einer größeren Ansammlung von Zellkernen, die im Faltenparenchym zentral liegen. Die Zellkerne ordnen sich allmählich in zwei Längsreihen an, das umgebende

Stroma grenzt sich jederseits gegen den äußeren Teil der primären Stützleiste durch eine neugebildete Basalmembran ab. Der Raum der alten Stützleiste wird infolgedessen der Länge nach in drei Teile zerlegt. Beiderseits seitlich liegen die zwei Bindegewebsstränge (neue Stützleisten), von Basalmembranen umschlossen, und zentral zwischen ihnen das spärliche syncytiale Stroma des Bildungsherdes mit in zwei Längsreihen angeordneten Zellkernen (Fig. 37, Taf. 16). Der Prozeß wird dadurch zu Ende gebracht, daß die beiden Kernreihen durch eine zuerst lückenförmig an einer Stelle zwischen ihnen auftretende und allmählich in die Länge sich dehnende Spalte voneinander getrennt werden, und daß sich im syncytialen Material des Stroma um jeden Kern Zellterritorien herausdifferenzieren (basalwärts können dieselben auch dauernd im Zusammenhang bleiben). Es ist auf diese Weise die primäre Falte durch Spaltung in zwei Tochterfalten zerlegt worden, deren einander zugekehrte neugebildete Seitenlamellen rein parenchymatösen Ursprungs sind.

Aehnlich verläuft die Differenzierung von neuem epithelartigen, sezernierenden Gewebe in dem perinephridialen Parenchym. Die Bildungsherde werden hier auch ohne Anteil der Nierenepithelien geformt, von welchen sie hier ziemlich entfernt, durch Blutlakunen und Basalmembranen getrennt bleiben können. Der Verlauf der Differenzierungsprozesse und die Anordnung der neugebildeten Nephrocyten können ziemlich verschieden sein, am häufigsten entsteht zentral im Syncytium der Anlage eine Lücke, um welche sich die Kerne kreisförmig anordnen. Nachdem nun weiter die Kerne voneinander durch Ausbildung seitlicher Zellgrenzen getrennt werden und in dem der zentralen Lücke zugekehrten Teil jeder neugebildeten Zelle Exkretkörnchen zum Vorschein kommen, ist die Entwicklung eines Nierenkanälchens vollendet (Fig. 25, Taf. 16).

In allen besprochenen Fällen wird die Umbildung durch eine Vermehrung der Kerne im subepithelialen Parenchym eingeleitet und bedingt. Wie bereits gesagt, enthält das intra- und perinephridiale Parenchym eine Reihe von verschiedenen Elementen: neben den Hämolyphlakunen mit ihren Lymphkörperchen sind es die Bindegewebszellen s. str., die eine Differenzierung derselben bildenden einzelligen Schleim- und Pigmentdrüsen und endlich die Kugel- und LEYDIGSchen Zellen, beide genetisch wahrscheinlich von den Elementen der Hämolymphe ableitbar. Wenn man sich nun die Frage stellt, welche von diesen Zellen das Kernmaterial der Bildungsherde liefern können, so muß man selbstverständlich die

hochspezialisierten Schleim- und Pigmentzellen außer Betracht lassen. Dasselbe gilt auch für die Kugelzellen aus dem einfachen Grunde, weil sie im allgemeinen in zu geringer Anzahl vorkommen, als daß man in ihnen ein Baumaterial für die zahlreichen, oft in einer dichten Lage an der ganzen äußeren Nierenfläche aneinander gereihten Bildungsherde suchen könnte. Es waren demnach nur die Bindegewebszellen, die LEYDIGSchen Zellen und die eigentlichen Leukocyten in Betracht zu ziehen. In den Stützleisten hat man von eigentlichem Bindegewebe nur ein unregelmäßiges Netzwerk von feinen Fasern — die Bindegewebskerne kommen gar nicht oder nur selten vor. Im perinephridialen Parenchym, wo faserige und sternförmige Bindegewebszellen zahlreich liegen konnte ich an ihnen niemals eine Teilung oder auch nur eine Gestaltveränderung der Zellkerne beobachten. Ebenso indifferent scheinen sich auch die LEYDIGSchen Zellen gegen diese Neubildungsprozesse zu verhalten, auch wo sie in der unmittelbaren Nähe der Bildungsherde liegen. Dagegen ist es stets leicht, in der nächsten Umgebung derselben — handelt es sich um Faltenverzweigung, dann innerhalb der Stützleiste — zahlreiche in amitotischer Teilung begriffene Kerne zu finden, die man sowohl der Lage (in den Lakunen der Faltenstiele) als dem Aussehen nach mit größter Wahrscheinlichkeit als Leukocytenkerne bezeichnen kann. Stellenweise sind es noch intakte Zellen (Lymphkörperchen), die sich teilenden Kerne sind von spärlichem Protoplasma umgeben, stellenweise scheint das Protoplasma aufgelöst oder auf ein spärliches Netzwerk reduziert: die Kerne liegen frei in den Hämolymphräumen (Fig. 33, Taf. 16).

Unter den Leukocyten haben wir nach dem oben Gesagten die kleinen runden Lymphkörperchen und die Amöbocyten s. str. auseinanderzuhalten. Es ist nicht leicht, zu entscheiden, ob sich nur eines und dann welches von diesen Leukocytenstadien an den Bildungsprozessen beteiligen kann. Die spezialisierten Amöbocyten besitzen einen ansehnlichen, sich intensiv amphophil färbenden Protoplasmakörper, während wir die in der nächsten Umgebung eines Bildungsherdes liegenden oder in denselben einwandernden Kerne nur von sehr spärlichem, oft scheinbar bis auf eine plasmogene Kernmembran reduziertem Plasma eingeschlossen sehen. Stimmt dieses Merkmal einerseits mit der Armut der runden Lymphocyten an Plasma überein, so bieten hier andererseits die Kerne gewisse Unterschiede in ihrem Verhalten dar. In den runden Lymphocyten waren es bläschenförmige Elemente mit in feinen Körnchen verteiltem Chromatin, hier sind sie stark verlängert,

oft gelappt, das Chromatin zeigt seine dynamische Anordnung in ein unregelmäßiges Netzwerk. Es scheint mir am wahrscheinlichsten, daß es sich hier eben um Uebergangsstadien zwischen den beiden genannten Leukocytenformen handelt, nämlich um Leukocyten, welche sich noch nicht zu typischen Wanderzellen differenziert haben, die sich aber, mit den runden Ausgangsformen verglichen wanderungsfähiger, aktiver erweisen und deren Kerndementsprechende Veränderungen in Gestalt und Chromatinverteilung zeigt. Es wurde auch mehrmals beobachtet, daß die Aktivität der Leukocyten im allgemeinen nicht in allen Stadien ihres Lebens gleich bleibt. PRÉNANT und BOUIN bemerken, die diapedetischen Eigenschaften der Lymphkörperchen besprechend: „les globules blancs sont plus ou moins aptes à la diapédèse; il en est d'actifs et il en est d'inactifs à ce point de vue. Les amibocytes déjà bien développés, ni trop jeunes, ni trop vieux (les polynucléaires neutrophiles, disent les uns, les acidophiles selon les autres, les uns et les autres d'après certains auteurs) sont seuls capables de diapédèse, parce que seuls ils sont sensibles aux causes qui provoquent la diapédèse et parce que seuls aussi ils ont l'énergie amiboïde nécessaire pour sortir des vaisseaux.“

M. KOLLMANN macht auch bei den zahlreichen untersuchten Wirbellosen stets die Beobachtung, daß sich nur die ausgewachsenen Lymphzellen an der Exkretion, wie auch an der Reservestoffaufspeicherung beteiligen. Er läßt die Lymphzellen der meisten Wirbellosen sich ausschließlich auf dem Wege indirekter Kernteilung vermehren. Diese Kernteilung soll auf die Jugendstadien beschränkt sein, die Kernfragmentierung dagegen, in welcher er nur eine Ausdrucksform des' in Anpassung an eine intensivere Tätigkeit veränderten Kernplasmaverhältnisses sehen will, tritt ausschließlich in späteren Stadien auf, kurz — es unterscheiden sich die Jugendformen von den ausgewachsenen Lymphzellen nicht nur bezüglich ihrer Größe und Gestalt, sondern auch ihrer funktionellen Fähigkeiten.

Die Diapedese beschreibend, habe ich bemerkt, daß einer Auflösung der Basalmembran und Einwanderung in die exkretorischen Epithelien nur oder meistens die ausgewachsenen Amöbocyten fähig zu sein scheinen, an den intra- und subepithelialen Regenerationsprozessen würden sich dagegen scheinbar nur die Uebergangsformen, die „nicht alten — nicht jungen“ Lymphkörperchen beteiligen. Die Vermehrung ihrer Kerne erfolgt stets auf dem Wege der Amitose. Ein strenges Auseinanderhalten der Begriffe einer Frag-

mentierung und amitotischen Teilung scheint mir ebenso schematisch wie unzweckmäßig zu sein, besonders in Fällen wie die oben beschriebenen. Das, wie auch KOLLMANN bemerkt, einzige Unterscheidungskriterium würde in einen dem Durchschnürungsprozesse des Kernes folgenden Protoplastenteilung gegeben sein; unterbleibt dieselbe, dann hätte man nach KOLLMANN'S Meinung nicht mit einer Amitose, sondern mit Fragmentierung zu tun. In unseren Fällen sind die Kern- und Protoplastenteilung zeitlich getrennt; wie gesagt, bilden sich in dem die zahlreichen, auf dem Wege direkter Teilung vermehrten Kerne einschließenden Syncytium die Zellgrenzen erst sekundär aus, von den Teilungen der Kerne unabhängig. Wenn wir aber nur das Endresultat: Differenzierung neuer Zellkörper um die durch Durchschnürungsprozesse gelieferten Kerne, berücksichtigen, müssen wir in dieser Durchschnürung eine richtige Kernvermehrung, nicht nur eine Fragmentation, also bloße Gestaltveränderung, sehen. Da die physiologische Vertretbarkeit der amitotischen Teilung immer noch zu den Streitfragen zählt, habe ich mir alle Mühe gegeben, um durch sorgfältige Untersuchung der in Betracht kommenden Präparate jede Möglichkeit einer Täuschung auszuschließen. Es ist mir aber nicht möglich gewesen, die für die Mitose typische Anordnung des Chromatins oder, wo die Leukocyten plasmareicher sind, Strahlungsfiguren oder Teilungskörperchen im Plasma zu finden. Der Verlauf der Kernteilung fügt sich hier nicht bestimmten Regeln: neben unregelmäßigen, mehrfachen Fragmentierungen, welche dadurch eingeleitet werden, daß die Kerne stark ausgelappt erscheinen, treten typische hantel- oder biskuitförmige Durchschnürungsteilungen auf, bei welchen sich die Verbindungsbrücke zwischen den beiden annähernd gleich großen Tochterkernen ganz allmählich in die Länge dehnt und schmaler wird, um endlich ganz einzureißen. Einige der am häufigsten hier vorkommenden Amitoseformen sind in der Fig. 34 (Taf. 16) zusammengestellt. Die meisten Kerne werden vor der Teilung stark in die Länge gezogen, ohne daß sich dabei eine wesentliche Veränderung in der netzförmigen Anordnung des Chromatins bemerken ließe, um dann durch quer einschneidende Furchen in zwei oder drei Teilstücke zerlegt zu werden. Wo ein Nucleolus in dem Mutterkerne vorhanden war, bleibt er bei dieser einfachsten Teilung in einem, gewöhnlich dem größten mittleren Segmente — die terminal entstandenen bilden sich neue Kernkörperchen. Einen regelmäßigeren Verlauf, bis zu gewisser Aehnlichkeit mit der indirekten Kernteilung zeigt die Amitose dort, wo sie durch Zwei-

teilung des Nucleolus eingeleitet wird. Die beiden Tochterkaryosomen rücken an zwei Pole des Kernes, — da sich wenigstens einige der chromatinführenden Lininstränge an der Nukleolenmembran inserieren und bei dem Auseinanderweichen der Tochternukleolen sich zwischen ihnen ausspannen, können hier Bilder entstehen, welche man mit den Anaphasen, diesen Begriff von der Gesamtheit der Zelle auf den Innenranm des Kernes übertragend, vergleichen könnte. In der Aequatorialebene entsteht dann eine Platte, welche zur Bildung zweier Tochterkerne mit ziemlich gleichmäßiger Verteilung der chromatischen und nukleolaren Substanz führt.

Daß die amitotische Kernteilung von der Zweiteilung der Nukleolen begleitet, oder richtiger eingeleitet werden kann, ist schon in dem von REMAK gegebenen Schema hervorgehoben worden und wurde auch in vielen späteren Untersuchungen, so von HOYER, CARNOY, NEMILOFF, wiederholt beobachtet. Neuerdings gab OXNER für den Verlauf der Amitose in den Kolbenzellen der Fischhaut eine Schilderung, die in bezug auf das Verhalten der Nukleolen mit dem oben Gesagten vollständig übereinstimmt (25): „Unterdessen teilt sich der Nucleolus amitotisch in zwei oder drei gleich große Nukleolen, die zunächst ganz nahe aneinander liegen. Nun fangen die durch Teilung kleiner gewordenen Nukleolen an zu wachsen, entfernen sich immer weiter voneinander, so daß schließlich der ganze Kern eine Biskuitform mit bipolar gelagerten Nukleolen annimmt“ (vgl. daselbst Taf. 2, Fig. 29, 30, 31, 32).

Das Kernmaterial eines Bildungsherdens wird demnach durch meist mehrfache direkte Teilungen der im umgebenden Parenchym liegenden Kerne geliefert, die wahrscheinlich ihrem Ursprung nach den hämolympathischen Lakunen angehören und die wir, ihre weitere Bedeutung berücksichtigend, als Ersatzkerne bezeichnen können. Nicht so klar ist die Frage über die Entstehung der protoplasmatischen Syncytiums welches diese Kerne einbettet. Wo die Lage der Herde intraepithelial ist, oder wo wenigstens eine breite Verbindungsbrücke sie mit dem Epithelium vereinigt, kann man annehmen, daß sich an der Ausbildung des syncytialen Stroma ausschließlich oder teilweise die nächstliegenden Nephrocyten-Protoplasten beteiligen. Am deutlichsten stellen sich die Sachen dort dar, wo der Regenerations- oder Neubildungsprozeß auf einer Einwanderung neuer Zellkerne von dem Faltenparenchym in das syncytial umgewandelte Protoplasma des Epithels beruht (Fig. 35, Taf. 16). In einem so entstandenen Bildungsherde muß eine

Umdifferenzierung des epithelialen Protoplasmas unter dem Einfluß der eingewanderten Zellkerne stattfinden; sie wird durch seine Rückkehr zu der homogenen Struktur und intensiver Färbbarkeit ausgedrückt. (Man muß von einer Einwanderung der Ersatzkerne sprechen, da an ihnen oft bei stärksten Vergrößerungen nichts von einem plasmatischen Mantel zu sehen ist. Soll die Annahme einer vollständigen Individualisierung der Kerne zu gewagt erscheinen, dann bliebe nur die Möglichkeit, daß hier das Protoplasma bis auf eine plasmogene Kernmembran reduziert wurde.) Es gibt Fälle, wo diese Kerneinwanderung stattfinden und zur Entwicklung neuer exkretorischen Zellen führen kann, ohne daß es zur Differenzierung eines Bildungsherde gekommen wäre — ganz unmerklich, möchte man sagen (Fig. 35, 36, Taf. 16). Im syncytialen Material der betreffenden Epithelien beginnt nach der Einwanderung der Kerne in deren nächster Umgebung der Ausscheidungsprozeß und die Differenzierung neuer Zellterritorien. Handelt es sich, wie in den Figg. 35, 36 (Taf. 16) um Neubildung einer Drüsenfalte, dann ordnen sich allmählich die neudifferenzierten Zellen seitlich an, während in der Längsachse der Falte der Einwanderungsprozeß der Kerne fort dauern kann. Es werden auch dementsprechend in den Scheitelteilen stets die jüngsten Nephrocyten der Falte liegen: die funktionelle Differenzierung verläuft in akropetaler Richtung. In allen Fällen, wo die im Falteninnern entstandenen Bildungsherde infolge der lokalen Auflösung der Basalmembran unmittelbar mit dem Protoplasma des Epithels in Verbindung stehen, ist die Möglichkeit einer Beteiligung des Epithels an der Entstehung und dem Wachstum des Stroma nicht ausgeschlossen. Daneben haben wir aber die oben besprochenen Fälle rein parenchymatöser Bildung neuer Drüsenzellen: Längsspaltungen der Falten und Differenzierung neuer Nierenkanälchen in perinephridialem Bindegewebe. Hier ist die Möglichkeit einer Beteiligung des epithelialen Protoplasmas nicht mehr vorhanden; die Entstehung der syncytialen Stromata läßt sich hier nicht anders als durch eine Verschmelzung und Quellung der Protoplasmakörper der nächstliegenden Zellen des Parenchyms erklären. Jedenfalls könnten hier von den oben aufgezählten Elementen des Parenchyms nur Teile des strukturlosen bindegewebigen Faserwerkes in Betracht kommen; LEYDIGSche Zellen, wenn sie auch oft in unmittelbarer Nähe der Bildungsherde liegen, bleiben stets gegen deren Syncytium deutlich abgegrenzt. Da das bindegewebige Geflecht aber, besonders in den Stützleisten, nur sehr spärlich entwickelt ist,

scheint es am nächstliegenden, das gesamte Material der extraepithelialen Bildungsherde auf die Elemente der hämolymphatischen Lakunen zurückzuführen. Daß hier neben der Umdifferenzierung ein energisches Wachstum des protoplasmatischen Materials stattfinden muß, ist leicht ersichtlich, wenn man die bedeutenden Dimensionen der Bildungsherde betrachtet.

Vorläufig bleibt nun sicher, daß die Ersatzkerne zu dem Parenchym gehören, und zwar wahrscheinlich den hämolymphatischen Lakunen desselben, daß ihre Vermehrung auf dem Wege einer amitotischen Teilung erfolgt, und daß sie die Fähigkeit besitzen, in syncytial umgestaltete Epithelüberzüge der Drüsenfalten hineinzudringen.

Die Einwanderung der Zellkerne löst zwei wichtige Prozesse aus: die Ausscheidung der geformten Exkrete und die Differenzierung neuer Zellterritorien. Die Ausscheidung kann einsetzen, bevor die Zellkerne regelmäßig angeordnet und durch Bildung der Zellgrenzen voneinander getrennt wurden. Schon im Stroma des Bildungsherdes findet man oft Vakuolen sowohl mit den hämatophilen als auch mit den lichtbrechenden Exkretkörnchen angefüllt, der Ausscheidungsprozeß kann sogar zur Bildung geschichteter Harnkörperchen fortschreiten, ohne daß es zur Sonderung der Zellterritorien kommt. Die Fähigkeit einer Umarbeitung der mit dem Blute zugeführten Exkretstoffe in die typisch geformten Harnkugelchen ist somit nicht streng mit einer cellulären Struktur verknüpft, sie bildet eine Eigenschaft des nephridialen Protoplasmas als solchen und setzt wahrscheinlich nur ein bestimmtes Mengenverhältnis zwischen dem Protoplasma und der Kernsubstanz voraus, d. h. ist von dem Vorhandensein einer genügenden Anzahl lebensfähiger Kerne abhängig.

Schon die Lagebeziehungen der Exkretkörnchen und Exkretvakuolen zum Nephrocytenkern lassen den Gedanken an seine Bedeutung bei der Ausscheidung entstehen. Die ersten Produkte der Umarbeitung der mit dem Blute zugeführten Exkretstoffe, d. h. die hämatophilen Körnchen treten nämlich zuerst in der nächsten Umgebung des Kernbläschens auf, die terminalen Vakuolen werden auch anfangs hier gebildet und rücken erst allmählich nach oben. Tritt eine vorzeitige Ausscheidung schon innerhalb des syncytialen Stromas der Bildungsherde oder in jungen Epithelien, wo die Trennung von Zellterritorien noch nicht durchgeführt ist, ein, dann liegt gewöhnlich die neu-

entstandene Exkretvakuole dicht von zahlreichen Kernen umgeben (Fig. 29, Taf. 16).

Dagegen scheint die Tatsache zu sprechen, daß sich ein direkter Anteil der Kerne an der Drüsentätigkeit der Zelle, etwa durch Auflösung der Kernmembran und Austritt geformter Kernsubstanzen in das Protoplasma ausgedrückt, wie er in den letzten Jahren bei verschiedenen Drüsen beobachtet worden ist, eben hier wie überhaupt in allen Nierenepithelien nicht sehen läßt. Ich möchte nun bemerken, daß die Erklärung dafür vielleicht schon in der Struktur der Nephrocytenkerne gegeben ist. Das Chromatin ist nämlich hier, wie auch in den ganz ähnlich gebauten Lymphocytenkernen, vorwiegend in der Kernmembran angesammelt. Diese Anordnung ermöglicht eine direkte Einwirkung des Chromatins auf die Vorgänge im umgebenden Protoplasma bei erhaltener Intaktheit des Kernbläschens. Dem erhöhten Bedürfnis nach Kontakt mit der chromatischen Substanz (bei funktioneller Erschöpfung des Protoplasmas), welches bei anderen Drüsenzellen zur Auflösung der plasmogenen Kernmembran und Austritt des Chromatins in Gestalt verschiedener Ergastoplasten führen kann, wird hier Genüge getan durch Vergrößerung der Kontaktfläche mit der chromatischen Kernmembran — durch Fragmentierung der Leukocytenkerne.

Das Gesagte zusammenfassend, komme ich zur folgenden Antwort auf die am Beginne dieses Kapitels gestellten Fragen:

1) Der Niere kommt während des Winterschlafes die Bedeutung eines Exkretspeichers zu — in Anpassung an die neue Rolle unterbleibt in den meisten Nephrocyten die Entleerung der Exkretprodukte. Die in den Vakuolen während längerer Zeit eingeschlossenen Exkretbläschen wachsen zu bedeutender Größe heran und bilden sich sämtlich zu den kristallinischen Harnkügelchen aus.

2) Eine Vermehrung der Nephrocyten findet während der Winterruhe nicht statt: Kern- oder Zellteilungen sind in dem Drüsenepithel nicht zu finden. Die intensiven Wachstumserscheinungen: Verzweigung und Neubildung der Drüsenfalten, gehen im letzten Grunde von dem Drüsenparenchym aus. In dem Bereiche des peri- und intranephridialen Parenchyms vermehren sich Kerne, die wir ihrem Aussehen und ihrer Lage nach am ehesten als Leukocytenkerne deuten können durch rasch aufeinander folgende amitotische Teilungen. Lokale Anhäufungen dieser Kerne in syncytialen Stromata, deren Entstehung zum Teil epithelial, zum Teil parenchymatös sein kann, geben Bildungsherde. Von diesen geht

die Neubildung ausscheidungs- und exkretspeicherungsfähiger Zellelemente auf.

Lokale Degenerationserscheinungen im Faltenüberzug können die Entstehung regenerativer Bildungsherde innerhalb der Stützleisten der Falten oder intraepithelial hervorrufen.

#### 4. Einfluß des Hungers.

Um den Einfluß einer langdauernden Karenz auf den histologischen Bau der Schneckeniere mit demjenigen der Winterruhe zu vergleichen, untersuchte ich Nierenpräparate zweier *Helix arbustorum*-Individuen, von welchen das erste nach zwei-, das zweite nach viermonatigem Fasten getötet wurde. Die Tiere waren in beiden Fällen ohne Wasser in trockenen Räumen gehalten, wo sie sich alsbald in ihre Gehäuse verkrochen und die membranösen Deckel gebildet haben. Wie bei der Winterruhe trat hier also auch ein Schlafzustand ein, und die Harnentleerung wurde vollständig unterbrochen; der Unterschied wäre nur darin vorhanden, daß sich auf die Winterruhe der ganze Organismus sozusagen vorbereiten kann, während hier der Schlaf unvorbereitet und inmitten einer lebhaften Tätigkeit (das Fasten begann in beiden Fällen vom 1. Juli) eintritt. Beim Herausschneiden der Drüse bemerkt man hier, wie im Winter, an ihrer Dicke und der weißlichen Farbe, daß sie mit Exkret prall gefüllt ist. Die hier noch bedeutend größere Menge der kristallinischen Harnkügelchen macht es nahezu unmöglich, gute Schnitte zu bekommen. Ich war dadurch hauptsächlich auf Präparate angewiesen, in welchen nur die peripherische Schicht des Drüsenepithels gut erhalten blieb, und die ich infolgedessen nicht in allen Punkten mit denjenigen aus der Herbst- und der Winterperiode vergleichen kann. Meine Schilderung muß sich nun auf einige cytologische Bemerkungen beschränken.

Was zunächst schon bei Betrachtung der Nierenpräparate der nach zweimonatiger Karenz getöteten Schnecke auffallen muß, ist sowohl die Armut der Epithelien an Protoplasma als die Größenzunahme und starke Chromatizität der Zellkerne. In der peripherischen Schicht wie in den Falten, die hier noch öfters erhalten bleiben, trägt das Epithel einen ausgesprochen syncytialen Charakter. Dabei verwischen sich nicht nur die Seitenplatten, welche einzelne Nephrocyten voneinander trennten, sondern auch die untere Abgrenzung des exkretorischen Epithels gegen das Bindegewebe: die Basalmembranen verschwinden vollständig. An die Stelle parenchyma-

töser, von Blutlakunen durchzogener Stützleisten mit epithelialen Ueberzügen treten meistens solide Gewebestränge mit seitlich angeordneten, enormen und nur von spärlichen plasmatischen Membranen bekleideten Exkretvakuolen; das ursprüngliche Epithel ist hier mit dem subepithelialen Bindegewebe zu einem einheitlichen Syncytium verschmolzen (Fig. 38, Taf. 16). Das Protoplasma ist stark färbbar, stellenweise homogen oder feinfaserig, stellenweise, wo es offenbar am Beginn einer Degeneration steht, durch Auftreten unregelmäßiger Lücken aufgelockert und zu einem Netzwerke umgewandelt. Die Zellkerne bleiben sich in ihrem Verhalten nicht gleich. Man kann bläschenförmige Zellkerne finden, welche in der Gestalt und Anordnung des Chromatins denjenigen normaler Nierenepithelien gleichen, nur bedeutend größer sind und infolgedessen heller erscheinen. Daneben liegen längliche, chromatinreiche, oft offenbar einer pyknotischen Degeneration nahestehende Kerne. Ueber die Verteilung dieser verschiedenen Kerne läßt sich bei dem syncytialen Charakter des Drüsengewebes nichts Bestimmtes sagen. Es scheinen mir im allgemeinen alle Kerne, welche den Exkretvakuolen dicht angeschmiegt liegen, dem zweiten Typus anzugehören — in den bläschenförmigen mit normaler Chromatinverteilung, hätten wir vielleicht die funktionell jüngeren Ersatzkerne der ursprünglichen Stützleiste zu sehen.

Wo man noch Zellgrenzen unterscheiden kann, scheinen die Zellen an Größe abgenommen zu haben, besonders ist, wie gesagt, der plasmatische Mantel der terminalen Vakuolen stark — bis auf eine kaum zu unterscheidende Membran — reduziert. Die braunen Exkretkörnchen sind reichlich vorhanden, meistens in der Nähe der Zellkerne liegend; die hämatophilen kommen hier überhaupt nicht vor. Die terminalen Vakuolen enthalten kristallinische Harnkonkremente, welche, mit denjenigen der Winterpräparate verglichen, größer und intensiver gelb gefärbt sind.

Nach viermonatigem Hungern sind dieselben Veränderungen weiter fortgeschritten. Einzelne Nephrocyten, wo man sie noch unterscheiden kann, haben an Größe stark abgenommen und sind von den enorm entwickelten Exkretvakuolen vollständig ausgefüllt. Um die Dimensionen der Nephrocyten und ihren Gehalt an Plasma in verschiedenen Perioden zu vergleichen, stelle ich in der Textfigur 1 die Umrisse von Nephrocyten zusammen, welche den peripheren Epithelschichten der Herbst-, Winter- und Hungerpräparate angehören und bei gleicher Vergrößerung gezeichnet worden sind.

Wie die Fig. 41 (Taf. 17) beweist, bezieht sich die bedeutende

Größenabnahme auch auf Zellen, welche noch nicht exkretorisch tätig waren. Die hier abgebildete Drüsenfalte ist zum Teil von jungem Epithel ausgekleidet in welchem es noch nicht zur Ausbildung der Vakuolen, überhaupt zum Auftreten der Exkretkörnchen gekommen war. Sämtliche Zellen sind stark abgeplattet, die Zellterritorien lassen sich nur an der Anordnung der Kerne unterscheiden. Dieselben sind auch in diesen Zellen hyperchromatisch und geschrumpft; die Erscheinungen der Pyknose lassen sich also in erster Linie auf den Einfluß des Hungers, nicht der anormal verlaufenden exkretorischen Tätigkeit zurückführen. Die Hyperchromatizität der Kerne hat hier — im Vergleich zu den oben besprochenen Präparaten — bedeutend zugenommen. Während in früheren Stadien der Karenz ein Teil der Kerne gequollen und dadurch anormal groß war, sind hier im Gegenteil alle Kerne kleiner geworden, oft auf einen homogenen Chromatinballen zusammengeschrumpft (Fig. 39, 40, Taf. 17). Die pyknotische Degeneration, schon in dem Dichterwerden und der Zusammensinterung der Kerne zum Ausdruck kommend, kann bis zum Zerfall derselben fortschreiten. Stellenweise (Fig. 43, Taf. 17) finden wir ganze Inseln von solchen kleinen, homogenen Zerfallsprodukten der Kerne. Es scheint mir bemerkenswert zu sein, daß auch noch diese degenerierenden Kerne und Zerfallsprodukte derselben eine funktionelle Bedeutung beibehalten können, was in ihren Lagebeziehungen zu den Exkretvakuolen und kristallinen Harnkügelchen zum Ausdruck kommt (vergl. auch Fig. 39 und 40, Taf. 17). Der Ausscheidungsverlauf ist insofern verändert, als es meistens nicht mehr zur Ausbildung größerer Konkremeute kommt; an ihre Stelle treten kleine Kügelchen derselben lichtbrechenden Substanz, gewöhnlich mehrere zu unregelmäßigen Klumpen verklebt (Fig. 41, 42 u. 44, Taf. 17) oder frei in dem Exkretbläschen liegend (Fig. 42, r. oben). Sie können überall gebildet werden, wo nur Zellkerne liegen. Neben der Neubildung von Exkretkügelchen dauert auch das Größerwerden älterer kristallinischer Konkremeute fort, auch wenn der plasmatische Ueberzug der sie enthaltenden Vakuolen stark reduziert und die nächstliegenden Kerne zusammengesintert erscheinen. Der Vergleich der Harnkonkromeute aus diesen Präparaten mit denjenigen einer nur 2 Monate fastenden Schnecke zeigt nämlich, daß ihre Durchschnittsgröße noch um ein wenig zugenommen hat (vergl. auch die Figg. 38 u. 40, Taf. 17). In einigen Exkretbläschen sind die Konkremeute im Zerfall begriffen; die äußere konzentrisch geschichtete Haut derselben verschwindet, und ein ganzes Harn-

kügelchen wird zu unregelmäßigen Klumpen einer lichtbrechenden, fein punktierten Substanz.

---

Wenn wir nun diese Präparate mit denjenigen der Winterschlafperiode vergleichen, finden wir, daß hier bei derselben Erscheinung einer Ueberfüllung der Drüse mit den nicht zur Entleerung kommenden Exkreten eine Anpassung sowohl der ganzen Drüse durch Neubildungen exkretspeicherungs-fähiger Zellelemente, als auch einzelner Nephrocyten durch Vergrößerung, Dehnung ihres Zellkörpers an die neue Funktion eines Exkretspeichers vollständig unterbleibt. Ein Unterschied in den Bedingungen wird auch schon dadurch gegeben, daß hier die vorausgehende Herabsetzung der Ausscheidungsintensität fehlt, welche im Herbst die Drüse gewissermaßen auf die Ruheperiode vorbereitet.

Die einzelnen Nephrocyten entbehren durchaus der Fähigkeit, durch Auflockerung ihres Protoplasmas an Volumen zuzunehmen und sodann eine Reihe von sukzessiv sich entwickelnden Exkretbläschen einzuschließen — im Gegenteil schrumpft hier das Protoplasma zusammen, wodurch die Zelle kleiner wird. Die Ausscheidungsprozesse gestalten sich unregelmäßig und führen schneller die Erschöpfung der exkretorischen Epithelien herbei, welche hier wie in den Winterpräparaten durch eine Verschmelzung einzelner Zellterritorien zu unregelmäßigen Syncytien ausgedrückt wird. Daneben treten in den Epithelien die für alle hungernden Zellen charakteristischen degenerativen Veränderungen auf: Chromatizitätszunahme und rasch fortschreitende Pyknose der Zellkerne.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- 1) BEHME, Th., Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Harnapparates der Lungenschnecken. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 55, 1889.
- 2) BRAUN, M., Ueber die Entwicklung des Harnleiters bei *Helix pomatia* L. Nachrichtsbl. d. Deutsch. Malakozool. Gesellschaft, Jahrg. 20, 1888.
- 3) CUÉNOT, L., Études physiol. sur les Gast. pulmonés. Arch. de Biol., T. XII, 1892.
- 4) — L'excrétion chez les Mollusques. Ibid., T. XVI.
- 5) DISSE, Ueber die Veränderungen der Epithelien in der Niere bei den Harnsekreten. Anat. Hefte 92.
- 6) FOL, H., Études sur le dével. des Mollusques. III. Sur le dével. des Gastér. pulmonés. Arch. Zool. exp., 1879/80.
- 7) GARNAULT, Recherches anatomiques et physiol. sur le *Cyclostoma elegans*. Arch. Soc. Linn. Bordeaux, 1887.
- 8) GEHUCHTEN, VAN, Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de la *Ptychoptera contaminata*. La Cellule, 1890.
- 9) — Sur l'excrétion cellulaire. Ibid., 1891.
- 10) GIROD, P., Observ. physiol. sur le rein de la Escargot. C. R., T. CXVIII, 1894.
- 11) GURWITSCH, A., Morphologie und Biologie der Zelle. Jena (Gustav Fischer) 1904.
- 12) HALLER, B., Beiträge zur Kenntnis der Niere der Prosobranchier. Morph. Jahrb., Bd. XI, 1885.
- 13) IHERING, H. v., Ueber den uropneustischen Apparat der Heliceen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLI, 1884.
- 14) JACOBI, Anatomische Untersuchungen an malayischen Landschnecken. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 61.
- 15) JOYEUX-LAFFUIE, J., Organism. et développ. de l'Oncidie. Arch. Zool. exp., T. X, 1882.
- 16) KOLLMANN, M., Rech. sur les leucocytes et le tissu lymphoïde des Invertébrés. Ann. de Sc. nat. (Zool.), 9. Série, T. VIII, 1908.

- 17) MECKEL, H., Mikrographie einiger Drüsenapparate der niederen Tiere. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1846.
- 18) MEISENHEIMER, J., Entwicklung von *Limax maximus*. I. und II. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXII—LXIII, 1896—1898.
- 19) MEURON, DE, Sur les organes rénaux des embryons d'*Helix*.
- 20) MICHAELIS, Beiträge zur Kenntnis der Milchsekretion. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LI, 1898.
- 21) NEMILOW, Zur Frage der amitotischen Teilung der Zellen. Anat. Anz., 1902.
- 22) NUSSBAUM, M., Zur Kenntnis der Nierenorgane. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXVII.
- 23) NÜSSLIN, O., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. Habilitationsschrift, Tübingen 1879.
- 24) OERTEL, Ueber die Bildung von Bürstenbesätzen an den Epithelien diphtheritisch erkrankter Tiere. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIX.
- 25) OXNER, M., Ueber die Kolbenzellen in der Epidermis der Fische. Inaug.-Diss. (Zürich), Jena 1905.
- 26) PEISER, Ueber den Einfluß des Winterschlafes auf die Schilddrüse. Zeitschr. f. Biol., Bd. XLVIII, Heft 4, 1907.
- 27) PERRIER, R., Recherch. sur l'anat. et l'histol. du rein des Gastér. prosobr. Ann. Sc. nat. (Zool.) 7. Série, T. VIII, 1890.
- 28) PLATE, L., Beiträge zur Anatomie und Syst. der Janelliden. Zool. Jahrb., Abt. Morphol., Bd. IV.
- 29) — Ueber regenerative Amitose Degenerationserscheinungen und Phagocyten an den Atemröhren der Janellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LI.
- 30) PÖTSCH, O., Entwicklung von Niere, Pericard und Herz bei *Planorbis corneus*. SPENGLER, Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. XX, 1904.
- 31) PRÉNAVANT, A., BOUIN, P., MAILLARD, L., Traité d'histologie. T. I. Cytologie générale et spéciale, Paris 1904.
- 32) RABL, C., Die Ontogenie der Süßwasserpulmonaten. Jen. Zeitschr., Bd. IX, 1875.
- 33) ROLLE, G., Die Renopericardialverbindung bei den Nacktschnecken. Jen. Zeitschr., Bd. XLIII, Heft 2, 1907.
- 34) SAUER, Neue Untersuchungen über das Nierenepithel. Arch. f. mikr. Anat., 1895.
- 35) SCHNEIDER, K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902.
- 36) SCHOPPE, Die Harnkügelchen bei Wirbellosen. Anat. Hefte, Abt. I, Bd. VII, 1897.
- 37) STRICHT, VAN DER, Contributions à l'étude du mécanisme de la sécrétion. C. R., 1891.

- 38) STIASNY, G., Die Niere der Weinbergschnecke. Zool. Anz., 1903.
  - 39) SZYMKIEWICZ, W., Sur le développ. du cœur chez les Mollusques pulmonés. Zool. Anz., Bd. XI, 1888, p. 65—66.
  - 40) TORNIER, Ueber die Bürstenbesätze an Drüsenepithelien. Arch. f. mikr. Anat., 1886.
  - 41) VIGIER, P., et PUCAUT, M., Les glandes salivaires de l'Escargot. Arch. d'Anat. micr., T. VIII, 1905/06.
  - 42) VIGNON, P., Recherches sur les épithéliums. Arch. de Zool. exp., T. IX, 1901.
-

## Tafelerklärung.

<i>ab</i> Amöbocyten	<i>Lx</i> LEYDIGSche Zellen
<i>bh</i> Bildungsherde	<i>nl</i> Lumen der Niere
<i>bm</i> Basalmembran	<i>p</i> Pericardiallumen
<i>cr</i> retikuläre Cuticula	<i>pe</i> Pericardialepithel
<i>cs</i> Stäbchencuticula	<i>px</i> Pigmentzellen
<i>ek</i> Ersatzkerne	<i>sdr</i> Schleimdrüsen
<i>fl</i> Faltenlakunen	<i>Urt</i> Uretertasche
<i>lk</i> Leukocytenkerne	<i>url</i> Lumen der Ureters

## Figurenerklärung.

Sämtliche Abbildungen sind vermittels des Abbeschen Zeichenapparates von Zeiß hergestellt.

## Tafel 15.

Fig. 1—9 mit Zeiß, Komp.-Ok. 6, hom. Immers. 2 mm, Ap. 1,30; Fig. 10 mit Komp.-Ok. 4 und Apochrom. 4 mm, Ap. 0,95; Fig. 11, 12 und 17 mit dem gleichen Obj. und Komp.-Ok. 6; Fig. 14 mit Komp.-Ok. 6, hom. Imm. 3 mm, Ap. 1,40; Fig. 19 mit Ok. 2, hom. Imm. 2 mm; sämtliche übrigen Figuren dieser Tafel mit dem Komp.-Ok. 6, hom. Imm. 2 mm entworfen.

Fig. 1—7. Nephrocyten aus einer im Herbst fixierten Niere von *Hel. arbustorum*. Subl. + Eisessig, Häm. D., Eos., Orange G. (Mit Ausnahme der Fig. 3, welche Nephrocyten aus Sommerpräparaten von *Hel. fruticum*, gleich fixiert, gefärbt nur mit Häm. D., darstellt.)

Fig. 8 (a, b u. c) Nephrocyten von *Doris tuberculata*. BOUINSche Flüssigk., Gent.-Viol., Orange.

Fig. 9. Harnkonkremente aus denselben Präparaten von *Hel. arbustorum*.

Fig. 10. Pericardial, und Nierenepithel bei *Hel. arbustorum*, durch Muskelfasern und LEYDIGSche Zellen getrennt. Subl. + Eisessig, Häm. D., Eos., Or. G.

Fig. 11. Renopericardialgang derselben Schnecke. Dieselbe Fix. u. Färbung.

Fig. 12. Nieren-Harnleiter-Verbindung bei *Hel. pomatia*. Subl. + Eisessig, Häm. JA.

Fig. 13—17. Ureterepithelien von *Hel. arbustorum*. Subl. + Eisessig, Häm. D., Eos., Or. G.

Fig. 18—23. Nierenepithelien von *Hel. arbustorum*, in verschiedenen Stadien der Winterruhe fixiert. Subl. + Eisessig, Häm. D., Eos., Or. G (mit Ausnahme der mit Chromsalpeter fixierten und mit Häm. JA. gefärbten Nierenepithelien der Fig. 21).

## Tafel 16.

Fig. 24—28 mit Komp.-Ok. 6, Ap. 4 mm, Ap. 0,95; Fig. 29 mit hom. Imm. 2 mm und Komp.-Ok. 4; Fig. 30 und 37 mit Komp.-Ok. 6, Ap. 4; sämtliche übrige dieser Tafel mit Komp.-Ok. 6, hom. Imm. 2 mm gezeichnet, die Figg. 24—37 (mit Ausnahme der Fig. 32) nach den Präparaten aus der Winterruhe, die Figg. 32 und 38 aus der Hungerperiode von *Hel. arbustorum*. Sämtliche Präparate mit Subl. + Eisessig fixiert und mit Häm. D., Eos., Or. G gefärbt.

Fig. 24. Eine Drüsenfalte mit degenerierendem Scheitel.

Fig. 25. Differenzierung neuer Drüsenkanälchen in perinephridialen Bindegewebe.

Fig. 26. Durch Verschmelzung einzelner Nephrocyten entstandenes Nephridialsyncytium.

Fig. 27. Platte Nierenepithelien aus den peripherischen Teilen der Drüse.

Fig. 28. Bildungsknospe in der peripherischen Schicht des Nierenepithels.

Fig. 29. Bildungsknospe, in deren Innerem die Ausscheidung begonnen hat.

Fig. 30. Einwanderung von Kernen aus der axialen Blutlakuone einer Falte in den epithelialen Ueberzug derselben.

Fig. 31. Im Faltenstiel entstandene Bildungsknospe, durch breite plasmatische Brücke mit dem Epithel verbunden.

Fig. 32. Harnkonkremente aus Nephrocyten einer 4 Monate lang hungernden *Hel. arbustorum*.

Fig. 33 und 34. Amitotische Teilungen der Kerne in den Faltenstielen.

Fig. 35 und 36. Bildung neuer Drüsenfalten an der peripherischen Epithelschicht.

Fig. 37. Spaltung einer Drüsenfalte.

Fig. 38. Syncytial umgewandeltes Nierenepithel aus der Niere einer 2 Monate lang hungernden *Hel. arbustorum*.

## Tafel 17.

Fig. 41—44 und 48 mit Komp.-Ok. 6, Ap. 4 mm, Ap. 0,95, sämtliche übrige mit hom. Imm. 2 mm, Ap. 1,30 und demselben Okular hergestellt.

Fig. 39, 40 a und b. Einzelne Nephrocyten aus der Niere einer 4 Monate hungernden *Hel. arbustorum*. Subl. + Eisessig, Häm. D., Eos.

Fig. 42. Teil einer Nierenfalte mit syncytial verschmolzenen Nephrocyten und Muskelfasern im Faltenstiel. Mater., Fix. u. Färbung wie oben.

Fig. 43. Nest pykrotisch degenerierter Kerne im Nierenepithel.

Fig. 44. Ein Faltenstiel mit noch erhaltener axialer Lakune.

Fig. 41. Ein Faltenstiel mit einerseits exkretlosem, stark reduzierten Drüsenepithel. In allen diesen Figuren sind die Mater., Fix. u. Färbung wie in der Fig. 42.

Fig. 45. Verschiedene Lymphocytenformen aus den Winterpräparaten einer *Hel. arbustorum*. Daneben links oben eine LEYDIGSche Zelle. Subl. + Eisessig, Häm. D., Eos., Or. G.

Fig. 46. Ganglienzelle in perinephridialem Bindegewebe. Chromsalpetersäure, Häm. JA.

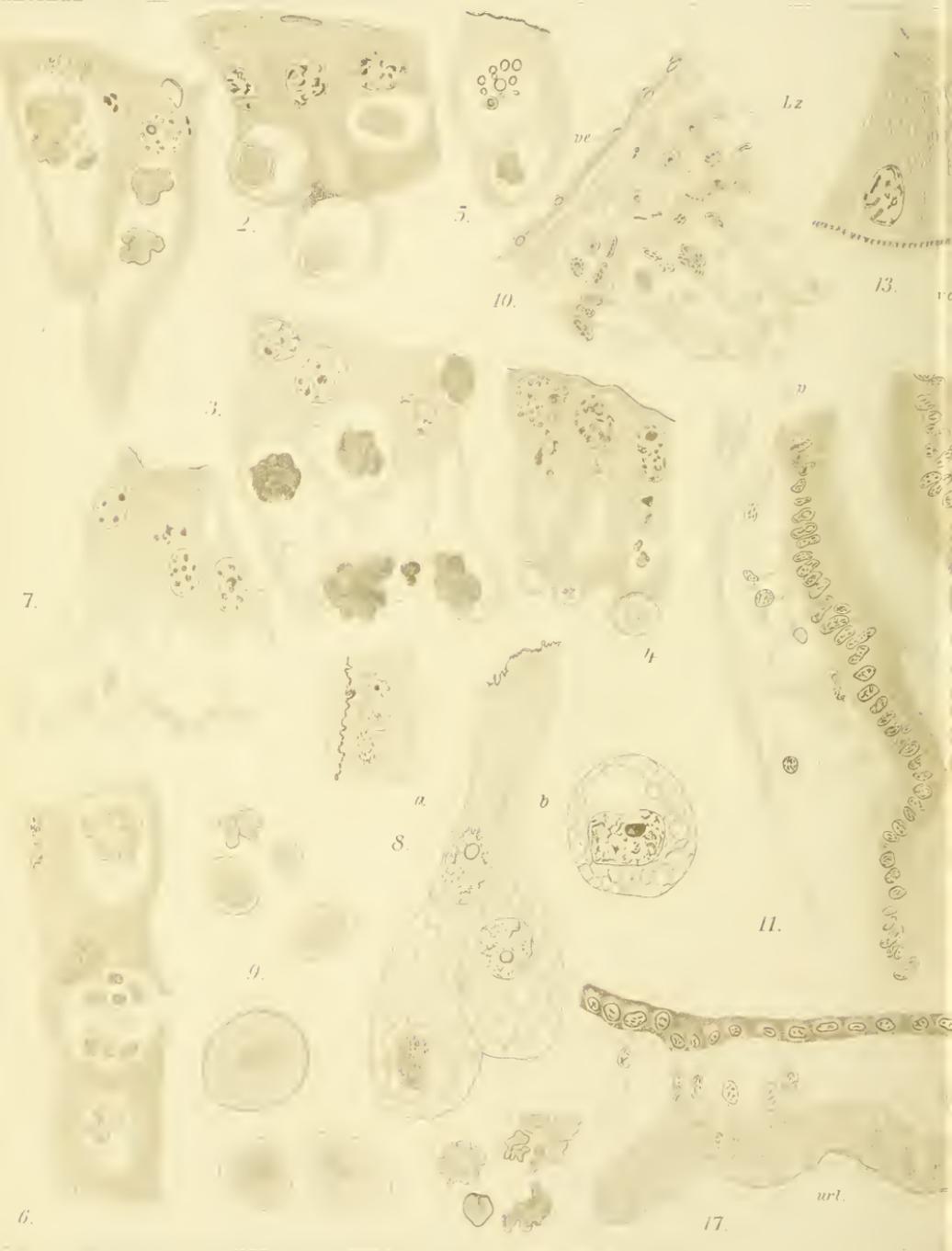
Fig. 47. LEYDIGSche Zellen in perinephridialem Bindegewebe aus den Winterpräparaten der *Hel. arbustorum*. Subl. + Eisessig, Häm. D., Eos., Or. G.

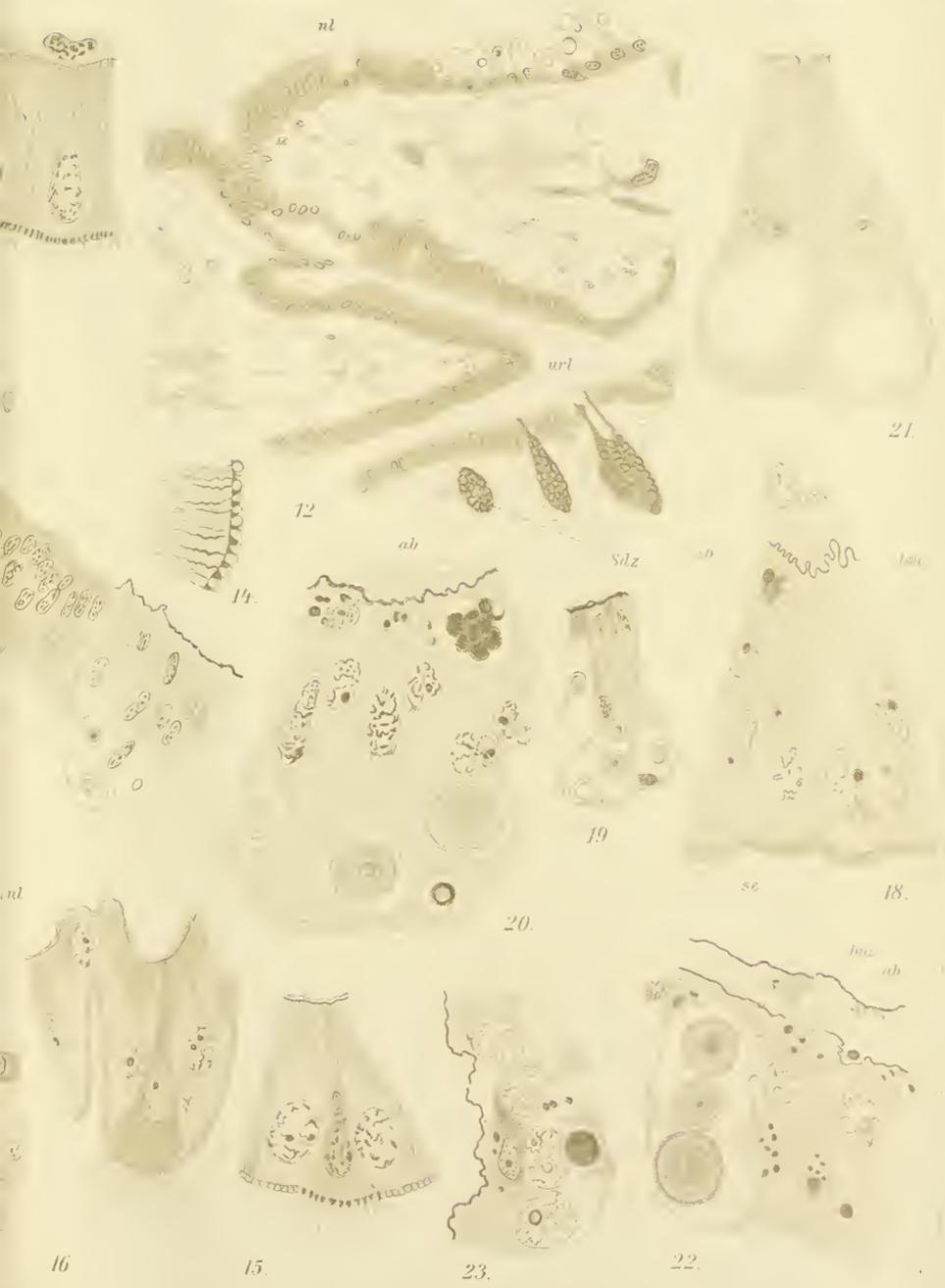
Fig. 48. Ein Teil des Nierenepithels mit perinephridialem Bindegewebe aus den Herbstpräparaten von *Hel. pomatia*. Subl. + Eisessig, Häm. JA.

Fig. 49. Fibrilläre Bindegewebszelle aus der Umgebung des primären Harnleiters. Subl. + Eisessig, Häm. D., Eos., Or. G.

Fig. 50 a und b. „Mukoide“ Zellen. Subl. + Eisessig, Häm. JA.

Fig. 51. Kugelzelle aus dem Bindegewebe einer Nierenfalte. Subl. + Eisessig, Häm. D., Eos., Or. G.

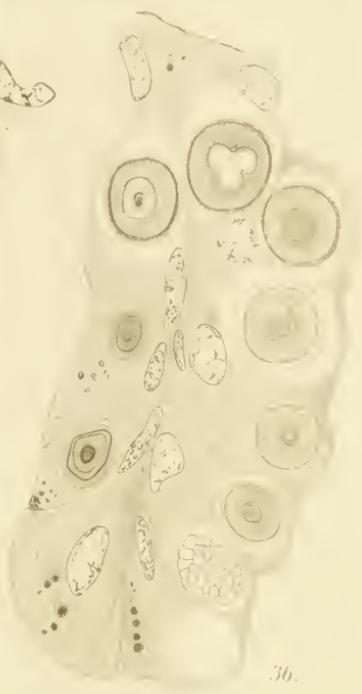
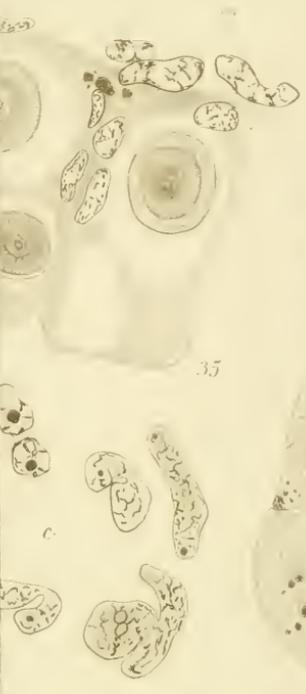




















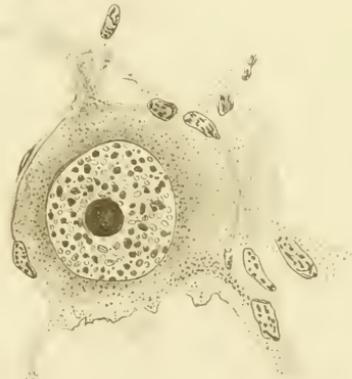
39



40 a.

45

46.



b



47.





