GUTHEIL

UBER DEN DARMKANAL UND DIE
MITTELDARMDRUSE VON ANODONTA
CELLENSIS SCHROT

38
279398
1912
Moll.

Über den Darmkanal und Mitteldarmdrüse von *Anodonta cellensis* Schröt.

von

Fritz Gutheil

11-
Division of Mollusks
Section of Mollusks

Mit 69 Figuren im Text

Sonderabdruck aus: »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie«, Bd. XCIX, Heft 3

Leipzig
Wilhelm Engelmann
1912

	Seite
Willy Alt, Über das Respirationssystem von <i>Dytiscus marginalis</i> L. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. Mit 34 Figuren im Text	357
Willy Alt, Über das Respirationssystem der Larve von <i>Dytiscus marginalis</i> L. Mit 16 Figuren im Text.	414
Fritz Gutheil, Über den Darmkanal und die Mitteldarmdrüse von <i>Anodonta cellensis</i> Schröt. Mit 69 Figuren im Text:	444

Mitteilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, daß die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponierung der Zeichnungen ist darauf zu achten, daß der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung

Wilhelm Engelmann.

Der Herausgeber

Ernst Ehlers.

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

:: VERLAG VON WILHELM ENGELMANN IN LEIPZIG ::

Lehrbuch der Biologie

für Hochschulen

von

M. Nußbaum, G. Karsten, M. Weber

Mit 186 Abbildungen im Text

XI, 529 S. Gr. 8. Geheftet M 12.—; in Leinen geb. M 13.25

058
289698
912
Moll.

DATE SENT	LIBRARY USE ONLY	↑ G (11)
--------------	------------------	----------------

Über den Darmkanal und die Mitteldarmdrüse
von *Anodonta cellensis* Schröt.

Von

Fritz Gutheil.

(Aus dem zoologischen Institut Marburg.)

Mit 69 Figuren im Text.

Division of Mollusks
Sectional Library

Inhalt.

	Seite
1. Einleitung: Einteilung der Literatur	445
2. Material und Methoden	446
I. Der Darmkanal.	
1. Verlauf und Lagerung des Darmkanals	448
a. äußerer Verlauf	448
b. genauere Form der einzelnen Abschnitte. Oesophagus, Magen, Kristallstieldarm, Dünndarm, Enddarm	452
2. Struktur des Darmkanals	461
a. Das Epithel	461
1. Größenverhältnisse der Wimperzellen in den verschiedenen Abschnitten	461
[2. Der Wimperapparat und seine Verschiedenheiten. Feinerer Bau des Wimperapparates. Mitose von Flimmerzellen.	464
3. Kernverhältnisse	467
4. Die Basalmembran	468
b. Die Muskulatur bzw. das Bindegewebe des Darmes	469
1. Im Eingeweidesack	469
2. Vom Austritt aus dem Eingeweidesack bis zum After	473
c. Die Aufnahme und Verarbeitung der Nahrung	478
1. Die Resorption der Nahrung	478
2. Die Nahrungsballen innerhalb der Epithelzellen	482
3. Beförderung der Nahrung durch Lymphzellen (Phagocytose)	483
d. Die Secretion	491
1. im Oesophagus	491
2. im Magen und Kristallstieldarm	495

	Seite
3. im Dünndarm	495
4. im Enddarm: α . auf der Typhlosolis, β . auf der konkaven Seite	496
e. Die Degeneration von Epithelzellen	505
3. Der Kristallstiel	507
a. Form und Struktur	507
b. Seine Funktion	512
c. Seine Entstehung	516
II. Die Mitteldarmdrüse («Leber»).	
1. Aufbau und Lagerung	520
2. Das Epithel der Drüsenröhrchen	524
3. Die Lebergänge	535
4. Das Bindegewebe	536
Literaturverzeichnis	537

1. Einleitung.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden zur Klärung der Morphologie des Darmsystems, d. h. des Darmkanals mit der in ihn mündenden umfangreichen Mitteldarmdrüse der Unioniden unternommen, wobei vor allem unsre Teichmuschel (*Anodonta cellensis*) als Untersuchungsobjekt diente. Nach Möglichkeit wurde dahin gestrebt, alle Teile des Darmsystems gleichmäßig zu behandeln und nicht ins Einzelne zu gehen, um Ungleichmäßigkeiten in der Bearbeitung des Gegenstandes zu vermeiden. Es sei dies von vornherein hervorgehoben, um dem Vorwurf zu begegnen, daß einzelne Fragen hätten weiter verfolgt werden sollen. Die Versuchung hierzu war an einzelnen Stellen sogar eine recht große, wie z. B. bei dem Wimperapparat, der Beteiligung phagocytärer Vorgänge am Verdauungsprozeß, weiter bei der Frage nach der Bedeutung des Kristallstieles usf., jedoch erschien es mir richtiger und der mir obliegenden Aufgabe mehr entsprechend, alle Bestandteile des Darmsystems der Untersuchung zu unterwerfen, was andernfalls bei der mir zur Verfügung stehenden Zeit nicht möglich gewesen wäre. Um Wiederholungen bei den einzelnen Abschnitten, in die sich die Darstellung gliedern soll, zu vermeiden, soll hier ein ausführlicheres Eingehen auf das bisher Bekannte unterbleiben. Abgesehen von den zumeist recht kurzen Schilderungen in den Lehrbüchern, ist meines Wissens eine zusammenfassende Darstellung vom Darmsystem der Lamellibranchier bisher nicht gegeben worden. Die darauf bezügliche Literatur zerfällt hauptsächlich in vier größere Gruppen. In die erste würden gehören eben jene zusammenfassenden allgemeinen Ausführungen in den Lehrbüchern (außer den gebräuch-

lichsten seien nur erwähnt VOGT und YUNG, LANG, RAY LANKASTER, PERRIER u. a.). Zweitens haben sich bekanntlich die Typhlosoliszellen des Darmes von *Anodonta* als typische Wimperzellen mit konvergenten Faserwurzeln seit der berühmten ENGELMANNschen Arbeit zu einem sehr beliebten Untersuchungsobjekt für Wimperzellen herausgebildet. Mit diesem Objekte, das die Vorzüge leichter Beschaffbarkeit, außergewöhnlicher Größe und recht klarer Ausbildung aller einzelnen Teile des Wimperapparates in sich vereinigt, haben sich nach ENGELMANN eingehender beschäftigt: APATHY, PETER, v. LENHOSSEK u. a. und in neuer Zeit EHRHARD und KOLACEV. Hinter dieser Gruppe dürfte die dritte kaum zurückstehen, die die umfangreiche Literatur über den Kristallstiel der Lamellibranchier umfaßt. Obwohl jedoch seit der Entdeckung dieses eigenartigen Gebildes (1686) mehr als 200 Jahre verflossen sind, ist es uns bis heute nicht möglich, ein allgemein angenommenes, unangreifbares Urteil über seine Bedeutung abzugeben. Es liegt in der Natur dieser Untersuchungen, daß von den mehr unter morphologisch-physiologischen, oder mehr physiologisch-chemischen Gesichtspunkten, unter denen die vorhandenen Arbeiten abgefaßt sind, hier hauptsächlich die Untersuchungen der ersteren Art in Frage kommen, so vor allem als letzte die von S. B. MITRA, zumal diese sich hauptsächlich mit dem Kristallstiel von *Anodonta* befaßt. Auf diese, wie mir scheint, bedeutendste Arbeit über den Kristallstiel stützt sich auch vorwiegend die Zusammenfassung von W. BIEDERMANN in dem WINTERSTEINSchen Handbuche der Physiologie. Schließlich würden wir der letzten Gruppe die Literatur über die Mitteldarmdrüse zuweisen, die an der betreffenden Stelle ausführlicher zu behandeln ist.

Im Gegensatz zu der umfangreichen Literatur über die Darmflimmerzelle und über den Kristallstiel sind unsre Kenntnisse über die eigentlichen Verdauungsvorgänge, d. h. über die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung durchaus lückenhaft. Darüber findet sich bei W. BIEDERMANN die Bemerkung (S. 1024): »Unsre derzeitigen Kenntnisse von den Ernährungsverhältnissen der Muscheln sind noch so unvollständig, daß es ganz unmöglich erscheint, auch nur ein einigermaßen abgerundetes Bild davon zu geben.«

2. Material und Methoden.

Als spezielles Objekt dienten in einem Altwasser der Lahn in reichlichen Mengen vorkommende Teichmuscheln, die als *Anodonta cellensis* bestimmt wurden. Von den Tieren, die in ausgewachsenem

Zustande eine ungefähre Länge von 12—14 cm hatten, wurden je nach der Art der Verwendung kleinere oder größere Exemplare ausgewählt, für die Präparation des Darmkanals indessen stets die größten Tiere. Da die Präparation des Darmkanals bei der üblichen Linksorientierung die ohnehin großen Schwierigkeiten noch verstärkt, so habe ich mich auf die Präparation bei Rechtsorientierung beschränkt, zumal auch fast alle Abbildungen des Darmkanals in dieser Weise gegeben sind. Allen Versuchen, die Präparation durch Maceration oder auch Injektion zu erleichtern, zog ich auf die Dauer die Präparation am frischen Tiere vor, zunächst durch vorsichtiges Abheben des Fußepithels, soweit es den Darm bedeckt, dann durch ganz allmähliches Zerpupfen des Bindegewebes und der den Eingeweidesack durchsetzenden Muskelfasern. Dabei machte ich die Erfahrung, daß Tiere mit reifen Eiern der Präparation am wenigsten Schwierigkeiten bereiteten.

Langwieriger als die Präparation des Darmkanales ist die des Magens, einmal wegen der ihn allseitig umgebenden Mitteldarmdrüse und dann wegen der Leberöffnungen, an denen ein Einreißen meist unvermeidlich ist. Aber auch bei exakter Präparation des Magens ist das entstehende Bild, der mannigfachen Verzerrungen halber, durchaus nicht den wahren Verhältnissen entsprechend. Infolgedessen versuchte ich, um die genauere Form des Magens feststellen zu können, mit gutem Erfolge Eingüsse mit Alabastergips, die nach dem Erhärten und Abpräparieren der sich glatt ablösenden Magenschleimhaut, nicht nur ein genaues Abbild der Magenform gaben, sondern auch zum Teil mit großer Deutlichkeit alle Erhöhungen und Vertiefungen der Magenschleimhaut erkennen ließen. Der Einwand, daß diese Injektionen infolge Verzerrungen usw. ein Kunstprodukt darstellen könnten, erledigt sich durch die vollkommen genaue Übereinstimmung der von mir auf diese Art angefertigten zahlreichen Gipsausgüsse und auch dadurch, daß etwa durch Druck zuviel hineingekommene Gipsmasse durch beide Öffnungen wieder austreten konnte.

Mit geringerem Erfolg versuchte ich auf die gleiche Weise die Höhlung des übrigen Darmkanals nachzuformen. Die Versuche scheiterten, vermutlich an den starken Windungen des Darmes. Später wurden versucht zur Kontrolle der Gipseingüsse auch solche mit einer Mischung von Paraffin von 40° Schmelzpunkt mit Zimmober. Hier drang die Injektionsmasse bis in die feinsten Leberverzweigungen ein. Durch Maceration in Kalilauge ließen sich die umgebenden Lebermassen ohne Beschädigung leicht vollständig entfernen. Der größeren Haltbarkeit wegen wurde indessen den Gipsinjektionen der

Vorzug gegeben. Im übrigen zeigten beide Arten vollkommene Übereinstimmung.

Zum Studium der Histologie des Darmkanals konservierte man möglichst kleine Stückchen des ganzen Darmkanals entweder ganz, um ein vollständiges Querschnittsbild zu erhalten oder aufgeschnitten zum besseren Eindringen der Konservierungsflüssigkeit mit FLEMMINGSchem Gemisch, d. h. mit Chrom-Osmium-Essigsäure in starker Lösung und färbte teils mit Eisen-Hämatoxylin nach HEIDENHAIN unter verschiedener Differenzierung, teils mit Safranin. Von Doppelfärbungen wurde auf die Dauer abgesehen, da nach meinen Erfahrungen dadurch die Klarheit des Bildes beeinträchtigt wurde. Da die Färbung nach HEIDENHAIN alle Einzelheiten scharf hervortreten läßt, die Safraninfärbung jedoch die Kernverhältnisse deutlicher erkennen läßt, so wurden die Beobachtungen aus beiden Färbungen kombiniert und hatten um so eher eine Gewähr dafür, Mißdeutungen in den nach HEIDENHAIN gefärbten Präparaten auszuschließen.

Sehr kleine Tiere wurden nach Konservierung mit ZENKERScher Lösung in Serienschritte zerlegt. Allerdings blieb beim ganzen Tier infolge der Ungleichartigkeit der Gewebe die Konservierung bedeutend hinter der der einzelnen Darmstückchen zurück. Die Konservierung des Kristallstiels bereitete, von der immerhin beträchtlichen Kontraktion abgesehen, keine Schwierigkeiten. Mit gleichem Erfolge wurden verwandt Sublimat FLEMMINGSches, ZENKERSches Gemisch u. a. Die Mitteldarmdrüse schließlich untersuchte ich hauptsächlich entsprechend den Angaben W. BIEDERMANNs über die Gastropodenleber an Schnitten durch in Alkohol gehärtetes Material. Daneben verwandte ich Sublimat, FLEMMINGSche Lösung und ergänzte die Beobachtungen durch Zerpupfen lebenden Gewebes auf dem Objektträger.

I. Der Darmkanal.

1. Verlauf und Lagerung des Darmkanals.

a. Äußerer Verlauf.

Nach sorgfältiger Präparation und unter Kombination mit den von mir angefertigten Gipsausgüssen ergibt sich nun über den Verlauf des Darmkanals folgendes Bild: (vgl. Fig. 1, in der Schale, Mantel und Kiemen der rechten Seite entfernt sind und der Herzbeutel aufgeschnitten ist. Das den Darm umgebende Gewebe mit den Geschlechtsorganen ist vollständig entfernt, die Leber nur angedeutet). Der Darmkanal beginnt zwischen Fuß und vorderem Adductor mit

einer völlig unbewehrten, von vorn nach hinten zusammengedrückten Mundöffnung, die einen queren Spalt bildet und in welche die Velar-

Fig. 1.

Anodonta, Darmkanal total. Rechte Schale, Mantel und Kiemen entfernt. Herzbeutel aufgeschnitten.

Fig. 1a.

Erklärung der Fig. 1: *a*, After; *crd*, Kristallstieldarm (*A* bis *B*); *dd*, Dünndarm; (*B*—*C*—*D*) *ed*, Enddarm; *f*, Fuß; *had*, hinterer Adductor; *he*, Herz; *k*, Kieme; *le*, Leber; *m*, Mantel; *mg*, Magen; *nie*, Niere; *oe*, Oesophagus; *sch*, Schale; *vd*, vorderer Adductor.

lappen zu beiden Seiten die aufgenommenen Nahrungspartikelchen hineinstrudeln. An die Mundöffnung schließt sich ein kurzer, im Querschnitt ellipsenförmiger Oesophagus an. Der beigegebene schema-

tische Längsschnitt durch den Oesophagus eines jungen Tieres (Fig. 2) zeigt dessen Lagerung zu den ihn umgebenden Organen. Zugleich läßt das Schema erkennen, daß die Mündung des Oesophagus etwas nach außen vorgestülpt ist. Diese lappigen Fortsätze gehen in senkrechter Richtung zu der Schnittfläche unmittelbar in die Velarlappen über.

Durch den vorderen Rückziehmuskel des Fußes, der den Fuß ungefähr in der Richtung nach dem vorderen Adductor zurückzieht, wird ein fester Verschluß des Oesophagus durch den Fuß einerseits, den vorderen Adductor anderseits ermöglicht. Dadurch ist der Oeso-

Fig. 2.

Längsschnitt durch den Oesophagus. *ep*, Epithel; *fu*, Fuß; *le*, Leber; *vd.ad.*, vorderer Adductor.

phagus in der Ruhelage in der Längsrichtung des Tieres zusammengefalten.

Nach einer scharfen Verengerung (Fig. 1) und unter Umbiegen um beinahe einen rechten Winkel erweitert sich der Darmkanal zu dem ansehnlichen Magen, der ganz auf beiden Seiten von der umfangreichen, beim lebenden Tier braungrün gefärbten Leber umhüllt ist und mit seiner größeren Achse in der Längsrichtung des Tieres liegt. Die genauere Magenform wird weiter unten ausführlicher besprochen. Unter einer abermaligen Umbiegung gegen den Fuß hin verengert sich der Darmkanal wieder und biegt unter Beibehaltung des von nun ab überall gleich großen Querschnittes in etwa halbkreisförmigem Bogen um, um dann mit einem scharfen Knick (Fig. 1 *B*) rückwärts zu laufen, dicht neben dem eben beschriebenen Bogen entlang. Unter

kleiner Überschneidung macht er an der in der Fig. 1 mit *C* bezeichneten Stelle in der Nähe des Pedalganglions nochmals eine scharfe Wendung. An der mit *D* bezeichneten Stelle erfährt der sich sonst ungefähr gleichbleibende Darmquerschnitt plötzlich eine äußerlich wahrnehmbare, verhältnismäßig starke Vergrößerung, die indessen gegen den Austritt aus dem Eingeweidesack hin kontinuierlich bis zur ursprünglichen Größe wieder abnimmt. Unter etwas mehr als einem rechten Winkel tritt alsdann der Darmkanal beim Austritt aus dem Eingeweidesack schräg von unten in den Herzbeutel und das Herz ein, durchbohrt es der ganzen Länge nach, indem er dann frei im Herzlumen liegt und tritt nunmehr oberhalb der hinteren Aorta, die sich bald in zwei Äste gabelt, wieder aus dem Herzen aus. Am oberen Rande des hinteren Schließmuskels entlang laufend, mündet er darauf ohne wesentliche Erweiterung auf einer Papille am hinteren Ende des Adductors durch den After aus, der in der Ruhelage eine durch Fältchenbildung der Darmwand verengerte Mündung zeigt.

Die vom Verlauf des Darmkanals gegebene Darstellung ist als durchaus konstant zu bezeichnen. Bei einer ganzen Anzahl von Tieren, die ich sorgfältiger präparierte und einer noch größeren Anzahl, bei denen ich den Verlauf des Darmkanals durch einfaches Aufschneiden der Darmschlingen verfolgte, ist mir stets dieselbe Konstanz entgegengetreten. Dies sei deshalb besonders hervorgehoben, weil VOGT und YUNG in ihrem Lehrbuche angeben (S. 746): »Gewöhnlich schließt die eine Schlinge die andre ein, jedoch haben wir auch eine über der andern getroffen, wie wir es in Fig. 338 gezeichnet haben.« Bei der von mir beobachteten großen Konstanz auch der einzelnen Teile in ihrer Lagerung, ist eine so schwerwiegende Abweichung, wie sie VOGT und YUNG angeben (vgl. Fig. 338), schon an und für sich unwahrscheinlich.

In Übereinstimmung mit den von H. SCHWANECKE bei seinem Studium der Circulationsorgane gemachten Beobachtungen ließ sich über die Konstanz der Lagerung folgendes feststellen: Verbindet man die in Fig. 1 mit *B* und *C* bezeichneten Stellen durch eine grade Linie, so trifft diese den gegen den Fuß hinabsteigenden Mitteldarm in einer ganz bestimmten Höhe (vgl. Fig. 1a) und schneidet ihn unter demselben immer wieder beobachteten Winkel.

Bei dieser Gelegenheit sei mir ferner noch eine kurze Bemerkung über die in den Lehrbüchern zu findenden Abbildungen gestattet. Die einzige mir bekannt gewordene Abbildung, die mit der von mir gegebenen genau in allen Teilen (vom Magen abgesehen) übereinstimmt, ist die von A. LANGER in seiner Arbeit über das Gefäßsystem der Teich-

muschel. Zu einem Bilde, in dem er die Darmschlingen weiter voneinander entfernt eingezeichnet hat als in Fig. 1, aber trotzdem näher zusammen als in den betreffenden Abbildungen in den Lehrbüchern (LANG, KÜKENTHAL, CLAUS, R. HERTWIG) gibt er ausdrücklich an, daß er die Darmschlingen zur besseren Darstellung des Blutgefäßsystems etwas auseinandergezogen habe. In den erwähnten Abbildungen sind also die Darmschlingen mehr oder weniger stark auseinandergezogen, oder der Darm ist im Verhältnis zur Größe der Muschel etwas zu dünn angegeben.

Man könnte einwenden, daß die Kontraktions- und Ausdehnungsbewegungen des Fußes auf die Lagerung des Darmkanals Einfluß hätten. Dagegen spricht mir einmal meine Beobachtung, indem ich sowohl beim kontrahierten, wie beim ausgedehnten Fuß dieselben Verhältnisse fand, anderseits die Überlegung, daß die Darmschlingen in dem Gewebe des Eingeweidesackes, d. h. dem massigen Ovarium bzw. Hoden und den ihn durchsetzenden Muskelfasern so fest eingebettet liegen, daß eine auch nur geringe Verlagerung des Darmes ausgeschlossen erscheint. In der Tat ist der bei Anschwellung des Fußes sich so mächtig ausdehnende Teil von dem Gewebe, in das der Darm eingebettet liegt, deutlich erkennbar abgesetzt (s. Fig. 1) und er allein dehnt sich aus und kontrahiert sich. Als charakteristisch möchte ich noch erwähnen einmal die, wenn auch unbedeutende Überschneidung in der Nähe des Pedalganglions und den engen Zusammenhang der von der Stelle *B* aus nebeneinander herlaufenden Darmschlingen. Nur unter ganz vorsichtiger Präparation ließ sich an dieser Stelle ein Voneinandertrennen der beiden Schlingen ohne Verletzung ermöglichen.

b. Genauere Form der einzelnen Abschnitte.

Was die Form des Magens anbetrifft, so wurde schon erwähnt, daß eine befriedigende Präparation des Magens mit großen Schwierigkeiten verknüpft ist. Zudem ist die äußere Form des Magens weit weniger instruktiv als die innere, da durch das Bindegewebe nach außen hin eine Ausgleichung der Erhöhungen und Vertiefungen erfolgt und infolgedessen sich die Strukturen des Magens nur bei der Betrachtung von innen feststellen lassen. Ich gebe daher ein Bild vom Mageninnern, wie es sich nach den übereinstimmenden Gipsausgüssen darbietet. Fig. 3 entspricht der Magenform bei Linksorientierung, Fig. 4 bei Rechtsorientierung. Beide zeigen ziemlich vollständig den Oesophagus und ein Stück des Mitteldarms (Fig. 3 u. 4 *oe* bzw. *crd*). Bemerkenswert ist eine Falte, die sich in mächtiger Ausdehnung und

spitz zulaufend (*fa*) über den Magen gewissermaßen herüberwölbt, wobei sie über eine starke Einbuchtung in den Magen herübergreift. Betrachten wir diese Magenfalte etwas genauer, so erkennen wir an der stark vergrößerten nach einem Gipsabguß angefertigten Zeichnung folgendes (Fig. 5): Wir beobachten wieder wie in Fig. 3 den starken halbkugelförmigen Wulst, der hier im Negativ natürlich als Vertiefung auftritt und bemerken einen weiteren Wulst bzw. Vertiefung, der sich an der übergewölbten Darmfalte entlang zieht. Von diesem Wulst aus nach oben ist das Epithel des Magens in senkrecht dazu gestellte kleine Falten gelegt. Alle diese Verhältnisse habe ich, das gilt auch für das folgende, durchweg konstant gefunden, sowohl am aufgeschnittenen Magen des frischen Tieres, als auch sehr deutlich an meinen Gipsausgüssen. Ferner ist hier zu erkennen die starke Verengung des Darmquerschnitts vor allem beim Austritt aus dem Magen (Fig. 3 u. 4), aber auch beim Eintritt (Fig. 4). Der austretende Darm weist ferner eine starke längsverlaufende Rinne auf, welcher der weiter unten zu besprechenden größeren Typhlosolis dieses Darmabschnittes entspricht. Irgendeine Symmetrieebene läßt sich für den Magen nicht aufstellen, wir haben ein vollständig asymmetrisches Gebilde vor uns. Das gilt auch in bezug auf die Anzahl der Leberöffnungen.

Darüber sagen VOGT und YUNG: »Der Magen wird von der Leber umgeben, welche die von ihr abgesonderte Flüssigkeit durch wenigstens vier Ausführungskanäle in die Höhlung des Organs ergießt.«

VOGT und YUNG sagen dies von *Anodonta*. Allgemein sagt BIEDERMANN (S. 1025): »Der Magen liegt zwischen der zweilappigen Lebermasse eingebettet, die durch wenigstens vier Ausführungsgänge ihr Secret in den Magen ergießt.« Da W. BIEDERMANN sich auch an andern Stellen auf VOGT und YUNG bezieht, so möchte ich glauben, daß auch diese Angabe mit der bei VOGT und YUNG zusammenhängt. Demgegenüber habe ich bei *Anodonta* stets drei und nur drei Leberöffnungen feststellen können, sowohl am aufgeschnittenen frischen Magen, als auch immer wieder mit derselben Konstanz an meinen Gipsausgüssen (s. Fig. 3 u. 4), wo sie als Fortsätze auftreten. LANGER gibt ebenfalls drei Leberöffnungen an.

Die beiden größeren dieser Leberöffnungen liegen ventral in einigermaßen symmetrischer Anordnung. Fig. 3 läßt davon eine erkennen, die andre liegt verdeckt (s. auch Fig. 4). Mehr dorsal immer an derselben bestimmten Stelle findet sich die etwas kleinere dritte Lebermündung (*loe 3*), die gleich hinter dem Eintritt in den Magen sehr scharf umbiegt, so wie ich es in Fig. 3 anzudeuten versucht habe.

Bemerkenswert ist, daß sich der auf der linken Seite des Tieres gelegene Lebergang gleich hinter der Mündung in zwei größere Äste gabelt (s. Fig. 3). Möglicherweise beruht darauf die abweichende Angabe VOGT und YUNGS, doch muß betont werden, daß diese beiden allerdings großen Verzweigungen stets gemeinsam in den Magen einmünden. Da embryonal nur zwei Leberöffnungen angelegt werden, so muß die dritte irgendwie auf einem späteren Stadium entstehen. Über diese Differenz zwischen embryonalem und definitivem Zustand sagt RAY LANKASTER (S. 220): "The hepatic orifices leading into the alimentary canal are often multiple, even in some Protobranchia, but in development and in many adult forms there are only two more or less symmetrical orifices. As a result of specialisation, these larval apertures may multiply, and various numbers are found in adult forms".

Der ventrale Teil des Magens, der in den Fig. 3 und 4 nicht zur Anschauung gelangt, wurde in Fig. 6 nach dem lebenden Objekt gezeichnet, nachdem die ganze dorsale Hälfte des Magens entfernt war. Das Bild zeigt wieder die beiden größeren ventral gelegenen Leberöffnungen. Die dritte ist mitsamt der oberen Magenhälfte

Fig. 3.

Magen von der linken Seite. *crd*, Kristallstieldarm; *fa*, Magenfalte; *loe*, Leberöffnung; *loe 1*, linker Lebergang in zwei Äste gegabelt; *loe 3*, dorsaler Lebergang; *oe*, Oesophagus.

Fig. 4.

Magen von rechts. Bezeichnungen wie in Fig. 2, *loe 2*, Lebergang der rechten Seite.

entfernt. In den Magen frei hinein ragt aus dem Dünndarm der sogenannte Kristallstiel, dessen vorderes Ende durch Nahrung in Auflösung begriffen ist. Ihm ist ein besonderes Kapitel zu widmen. Unweit von den beiden Leberöffnungen nimmt ein starker Wulst (Fig. 6 *wu*) seinen Anfang, der sich unmittelbar in den Darm hinein fortsetzt und uns dort als Typhlosolis wieder begegnen wird. Die linke Leberöffnung (in der Figur! [6]) liegt in der Verlängerung einer ausgeprägten Rinne, die in eine besondere noch öfter besprochene Falte des Dünndarms hineinführt. Dasselbe gilt von der rechten Leberöffnung, nur sind die Verhältnisse weniger stark ausgeprägt. Hier führt die Rinne hinein in die später noch öfter zu erwähnende Kristallstiefalte.

Als eigenartiges Gebilde fand sich stets noch im Magen auf dem in Fig. 3 und 5 sichtbaren Wulst, über den sich die erwähnte Magenfalte herüberlegt, ein Secretbelag von ziemlich konstanter Form, über den in der Literatur keine Angabe gefunden wurde. In starker Vergrößerung ist er in Fig. 7 zur Darstellung gebracht. Er besteht im wesentlichen aus einem halbhohlkugelförmigen Abschnitt, an den sich ein mehr flächenhafter Teil ansetzt, der indes weniger konstant ist. Immer

fand sich der hohlkugelförmige Abschnitt auf dem Wulst der Magenwand aufgelagert, der in Fig. 6 in allerdings etwas verzerrter Lage durch das Knötchen rechts (Fig. 6 *kn*) zum Ausdruck kommt. Über die Bedeutung des Gebildes möchte ich mich jeder Vermutung enthalten. Immerhin bemerkenswert ist es indessen, daß er sich gerade

Fig. 5.

Magenfalte, stärker vergrößert, um die gröberen Strukturen des Epithels zu zeigen.

Fig. 6.

Magen, ventraler Teil; den ventralen Wulst und den Kristallstiel zeigend. *cr*, Kristallstiel; *loe*, Leberöffnungen; *kn*, halbkugelförmiger Wulst; *li*, Grenzlinie zwischen hohen und niedrigen Zellen.

an der Stelle findet, wo eine verstärkte Einrichtung zur Formerhaltung des Magens am zweckmäßigsten erscheint. Einen Schnitt durch diese Region stellt Fig. 8 dar. Dem Epithel sieht man den Secretbelag in mächtiger Ausdehnung und deutlicher Schichtung entsprechend der Absonderung unmittelbar aufliegen. Auf die Form der Zellen,

Fig. 7.

Secretbelag aus dem Magen, sehr stark vergrößert. Rechter Abschnitt wenig konstant

die den Secretbelag absondern, komme ich weiter unten noch einmal zurück.

Ehe wir dazu übergehen, die typischen Querschnittsbilder durch den Darm zu besprechen, sollen an dieser Stelle für alles folgende die Bezeichnungen für die verschiedenen Darmabschnitte, (Oesophagus und Magen ausgenommen), festgelegt werden. Aus Gründen, die teils aus dem vorhergehenden, teils aus dem folgenden hervor-

gehen, bezeichne ich den Darm von *A* bis *B* als »Kristallstieldarm« (Fig. 1) von *B* bis *D* als »Dünndarm« von *D* bis zum After als »Enddarm«.

Ein beinahe schematischer Querschnitt durch den Kristallstieldarm ist in Fig. 9 wiedergegeben. Das Bild ist vom Magen aus gesehen und zeigt eine ganz charakteristische Einteilung des Querschnittes in drei Teile: erstens in die bei-

Fig. 8.

Schnitt durch Magenepithel und Secretbelag. Sehr hohe zylindrische Epithelzellen.

den Typhlosolen, eine größere ventrale und eine kleinere dorsale, zweitens in die rechts gelegene Kristallstiefalte, die hier einen querschnittenen Kristallstiel zeigt, der nur infolge seiner starken Schrumpfung den Querschnitt der Falte nicht mehr ganz ausfüllt und eine links gelegene kleinere Falte, die wir im Einklang mit MITRA aus später zu erwähnenden Gründen mit »Nahrungsrinne« bezeichnen wollen.

Trotz seiner eigenartigen Form konnte ich durch Vergleich einer Anzahl solcher Querschnittsbilder von kleineren und größeren Tieren unbedingte Konstanz beobachten. Besonders ist der Querschnitt der Kristallstielfalte, die dazu dient, den bei *Anodonta* sehr umfangreichen Kristallstiel aufzunehmen, stets streng kreisförmig. Konstant ist auch trotz seiner eigenartigen Form das Querschnittsbild der

Fig. 9.

Querschnitt durch den Kristallstieldarm mit einliegendem Kristallstiel. Ventrale größere und dorsale kleinere Typhlosolis. Kreisförmiger Querschnitt der Kristallstielfalte.

Fig. 10.

Querschnitt durch den Dünndarm. Wie bei Fig. 9 kontinuierlicher Übergang des Bindegewebes in ein lacunäres Gewebe.

größeren Typhlosolis mit ihrer Einbuchtung nach der Seite des Kristallstieles hin, um diesem genügenden Halt gewähren zu können. Dieses Querschnittsbild erleidet in dem ganzen Kristallstieldarm keine Veränderung, erstreckt sich also bis zu dem ersten scharfen Knick des Darmkanals (Fig. 1 B). Damit ist auch schon gesagt, daß der Kristallstiel unter Umständen sich bis dorthin erstrecken kann; und so gibt

die Länge des Kristallstieldarmes ein ungefähres Maß für die maximale Länge des Kristallstieles. Darauf, sowie auf die histologischen Besonderheiten dieses Darmabschnittes wird noch ausführlicher zurückzukommen sein.

Der sich an den Kristallstieldarm anschließende Dünndarm zeigt in seiner Gestaltung keine bemerkenswerten Verhältnisse (s. Fig. 10). Wir haben hier ein einfaches Rohr vor uns, ohne jede Typhlosolis. Wie schon erwähnt, erstreckt sich dieses einzige typhlosolisfreie

Fig. 11.

Querschnitt durch den Enddarm im Fuß. Große dorsale Typhlosolis. Sonst wie Fig. 10.

Darmstück (vom Oesophagus abgesehen) bis zu der bei *D* plötzlich auftretenden scharf abgesetzten Verdickung. Im Querschnittsbilde (Fig. 11), das aus der Nähe der Anschwellung genommen ist, erweist sich diese Verdickung als das Auftreten einer dorsal gelegenen Typhlosolis von ansehnlichem Umfang, die der Enddarm nunmehr ohne wesentliche Veränderung bis zum After beibehält.

Ehe wir den Eingeweidesack verlassen, noch einige allgemeine Bemerkungen. Im ganzen Eingeweidesack ist eine feste Begrenzung des Darmrohres nach außen hin nicht gegeben (Fig. 9—11). Die spärliche Muskulatur und das umfangreiche Bindegewebe gehen — nur soviel sei an dieser Stelle davon erwähnt — ganz kontinuierlich in ein lacunäres Gewebe über (Fig. 9—11), in das dann auch die Geschlechtsorgane eingebettet sind. Die Typhlosolen fallen durch ihre

hellere Färbung auf, was dem Vorhandensein eines straffen, fibrillären Bindegewebes entspricht. Soviel hier davon.

Gleich nach dem Verlassen des Eingeweidesackes tritt nun der Darm in den Herzbeutel und das Herz ein. Die bisher dorsal gelegene Typhlosolis kommt infolge der scharfen Umbiegung nunmehr ventral zu liegen. Fig. 12 zeigt einen Querschnitt aus der Gegend der vorderen Aorta. Die Typhlosolis hat sich noch schärfer ausgeprägt und illustriert hier sehr deutlich die von VOGT und YUNG ausgesprochene

Fig. 12.

Querschnitt durch den Enddarm in der Gegend der vorderen Aorta (*vd.ao.*). Typhlosolis scharf abgesetzt. Ringförmige Muskelzüge.

Ansicht, daß die Typhlosolis zur Vergrößerung der Resorptionsfläche diene. Die Nahrungsmassen sind infolgedessen gezwungen, sich zu einem flachen Bande auszubreiten, in das die verdauenden Säfte des Darmkanals besser eindringen können. Auf Serien-Querschnittsbildern läßt sich nun weiter verfolgen, wie das Lumen der Aorta immer mehr um den Darm herumgreift. Gleichzeitig tritt dabei eine Sonderung der beiden Muskelpartien ein. Der Darmkanal grenzt sich allmählich gegen das Herzlumen durch eine im Gegensatz zu allen andern Darmteilen gut ausgebildete Muskulatur ab und liegt alsdann frei im Herzlumen, wie es in Fig. 13 in dem Querschnittsbilde durch die betreffende Region zum Ausdruck kommt.

Dieser Abschnitt ist der einzige, bei dem wir von einer wirklichen

nach bestimmten Prinzipien angeordneten Darmmuskulatur sprechen können. Den Verhältnissen der Darmmuskulatur, bzw. des Bindegewebes ist weiter unten ein besonderer Abschnitt gewidmet. Die stark kontrahierte Herzmuskulatur, die auf dem Schnitt in allen denkbaren Richtungen getroffen ist, habe ich nur angedeutet, da näher darauf einzugehen nicht meine Aufgabe ist. Die Typhlosolis zeigt wieder dasselbe straffe, helle, fibrilläre Bindegewebe, während auf der konkaven Seite die Muskulatur in eine deutliche und meist infolge der Konservierung sich voneinander abhebende Längs- und Ringmuskulatur gesondert ist. Abgesehen davon, daß nach dem Austritt

Fig. 13.

Querschnitt durch den Eddarm (*da*) frei im Herzlumen (*hel*). Darmepithel von Längs- und Ringmuskulatur umgeben. Herzmuskulatur (*hem*) nur angedeutet.

aus dem Herzen oberhalb der hinteren Aorta die Darmmuskulatur wieder unregelmäßiger wird, die Typhlosolis sich an ihrer Ursprungsstelle immer schärfer absetzt, wie das schon an den Fig. 11—13 zu erkennen ist, und abgesehen davon, daß in dem Epithel der concaven Seite größere Falten auftreten, zeigt das Querschnittsbild aus dem letzten Teil des Rectums keine Besonderheiten. Die Typhlosolis verläuft bis zum After und geht dort kontinuierlich in die schon erwähnte Papille am hinteren Adductor über. Zum Schluß könnte ich an dieser Stelle noch erwähnen, daß am Oesophagus wie am Rectum das Epithel des Darmkanals ohne Besonderheiten in das Körperepithel allmählich

übergeht. Das leitet uns hinüber zur Besprechung der Struktur des Darmkanals.

2. Struktur des Darmkanals.

a. Das Epithel.

1. Größenverhältnisse der Wimperzellen.

Mit nur einer einzigen Ausnahme, d. h. den Zellen, die den oben erwähnten Secretbelag im Magen absondern, ist der ganze Darmkanal von *Anodonta*, abgesehen von den gerade sezernierenden Zellen, von vorn bis hinten von einem gleichförmigen Wimperepithel ausgekleidet. Damit ist auch schon gesagt, daß sehr wesentliche Unterschiede in dem histologischen Bau der einzelnen Darmabschnitte nicht festzustellen sind. Insbesondere lassen sich strenge Grenzen für die einzelnen Abschnitte nicht angeben. Eine ausführliche Beschreibung der typischen Darmepithelzelle zu geben nach den Beschreibungen von ENGELMANN, APATHY, LENHOSSEK, EHRHARD, KOLACEV und andern erübrigt sich wohl. Bemerken will ich hier nur, daß diese Autoren indessen immer eine ganz bestimmte Zellgruppe gewählt haben, nämlich die Zellen der Typhlosolis, die allerdings die ganzen Verhältnisse des Wimperapparates am klarsten zum Ausdruck bringt. Meine Aufgabe wird es nun sein, alle vorkommenden Variationen der Darmepithelzellen hinsichtlich ihrer Größe, ihres Wimperapparates und ihrer sonstigen Zellbestandteile ins Auge zu fassen. Vorausschickend bemerke ich hier: Für alle Darmepithelzellen können wir am Wimperapparat vier Teile unterscheiden: 1. Die Cilien. 2. Die Zwischenstücke. 3. Die Basalkörper. 4. Die Faserwurzeln. Allen diesen Bestandteilen hat Ehrhard und nach ihm KOLACEV in neuester Zeit eine ausführliche Besprechung gewidmet.

Ich gehe daher gleich über zu den in den einzelnen Regionen vorkommenden Verschiedenheiten, soweit ich sie als konstant beobachten konnte. Zunächst einiges über die Größenverhältnisse.

Von den weiter zu besprechenden Ausnahmen abgesehen, wird das in der Hauptsache vorkommende Größenverhältnis, d. h. das Verhältnis des Querdurchmessers zum Längsdurchmesser — über die absolute Größe Angaben zu machen, halte ich für zwecklos — illustriert durch die Fig. 23, 24, 21, 27, 45 und durch Fig. 1 meiner früheren Mitteilung: Über Wimperapparat und Mitose von Flimmerzellen. Im Oesophagus habe ich beim Eingang in den Magen einen ziemlich unvermittelten Übergang dieses gewöhnlichen Größenverhältnisses in weit niedrigere und breitere Zellen beobachtet, vor allem auf der ven-

tralen Seite des Oesophagus. Es macht sich dies schon makroskopisch bemerkbar beim Aufschneiden des Oesophagus durch eine infolge An-
einander grenzens zweier verschiedener Farbtöne entstehende Linie,
wie ich sie in Fig. 6 li angedeutet habe. Einen Längsschnitt durch diese
besonders niedrigen Zellen zeigt Fig. 22. Strukturell unterscheiden
sie sich von den hohen übrigen Zellen (Fig. 43), die den ganzen übrigen
Teil des Oesophagus bis zum Übergang in die Velarlappen auskleiden,
in keiner Weise. Demgegenüber finde ich bei BIEDERMANN (zitiert

Fig. 14.

Epithelzellen unter dem
Secretbelag im Magen.
sl, Schlußleiste. Extre-
mes Größenverhältnis.

nach VOGT und YUNG?) die Bemerkung: »In der
Mundhöhle und im Schlund sind (bei den Najaden)
die Zellen klein.« Dies ist so im allgemeinen nicht
zutreffend; vielmehr ist der größte Teil des Oeso-
phagus von hohen Zellen ausgekleidet (Fig. 43), wie
ich es auch beim Studium der in dieser Gegend ge-
fundenen Mitosen seinerzeit zur Genüge feststellen
konnte. Im Magen sind unter den Flimmerzellen
besondere Extreme nicht vorhanden, wenn wir
davon absehen, daß die Zellen des großen ventralen
Wulstes (s. Fig. 6 uu) im allgemeinen etwas höher,
die der Rinnen etwas niedriger als das Durch-
schnittsmaß sind. Auf den Übergang der Magen-
zellen in die ebenfalls flimmernden Zellen der
Leberkanäle komme ich in dem Abschnitt über die
Mitteldarmdrüse näher zu sprechen.

Als besonders abweichende Zellform jedoch
sind hier die den Secretbelag (Fig. 7 u. 8) abson-
dernden Zellen zu erwähnen (s. Fig. 14), deren Ver-
hältnis des Quer- zum Längsdurchmesser etwa $\frac{1}{30}$
beträgt. Schon früher erwähnte ich, daß es die ein-
zigen dauernd nicht flimmernden Zellen des ganzen
Darmkanales sind.

Besonders differente Verhältnisse finden wir
auf dem Querschnitte durch den Kristallstieldarm.

Sehen wir zunächst von den Verschiedenheiten des
Wimperapparates ab, so finden wir (vgl. darüber auch EHRHARD)
auf den beiden einander zugekehrten Flächen der beiden Typhlo-
solen (vgl. Fig. 9) etwa das von mir als gewöhnlich charakterisierte
Größenverhältnis (Fig. 26 links), die EHRHARD als lange schmale Zellen
bezeichnet. Nach der Kristallstielfalte hin werden diese Zellen etwas
länger und schmaler, werden aber dann beim Eintritt in die kreis-

förmige Kristallstiefalte (Fig. 9) in einem plötzlichen Übergang, der sich durch die Verschiedenheit der Bewimperung von Typhlosiszellen und Zellen der Kristallstiefalte als scharfe Grenze markiert (vgl. EHRHARD, Schema S. 314) erheblich breiter (vgl. Fig. 58). Während diese Zellen nun die Breite innerhalb der Kristallstiefalte beibehalten, nimmt ihre Höhe auf dem ersten Drittel bis Viertel der Kreisperipherie (Fig. 9) kontinuierlich ab und behält dann innerhalb der Kristallstiefalte ein konstantes Verhältnis bei (Fig. 16 und 59), wodurch das betr. Epithel einen sehr gleichmäßigen Eindruck macht. Vom Schluß der Kristallstiefalte bis zum Beginn der kleineren Typhlosis gehen dann die Zellen in eine Region unverhältnismäßig hoher und schmäler Zellen über mit etwa demselben Verhältnis von Querdurchmesser zum Längsdurchmesser wie die den Secretbelag absondernden Zellen im Magen (Fig. 15). Niedrige und breite Zellen finden wir schließlich in der Nahrungsrinne (Fig. 9, linke Falte, Fig. 17). Hier wäre zu bemerken, daß für die Form *Mytilus* LIST in seiner Monographie ganz ähnliche Verhältnisse der Zellverteilung, Größe und Bewimperung beschreibt, besonders in dem auch bei *Mytilus* vorhandenen Kristallstieldarm. Indessen scheint hier, wenigstens nach der von LIST gegebenen Abbildung zu urteilen (vgl. Taf. XXII, Fig. 2), die Trennung des Kristallstieldarmes in eine Kristallstiefalte und eine Nahrungsrinne nicht so scharf ausgeprägt zu sein wie bei *Anodonta*. Die Zellen im weiteren Verlauf des Darmkanals bieten keine so ausgeprägten Besonderheiten mehr hinsichtlich ihres Größenverhältnisses. Nur kann man sagen, daß im allgemeinen die Zellen der Typhlosis etwas höher sind als die der concaven Seite. Ein wenig höhere Zellen, jedoch nicht immer konstant, findet man häufig auf den scharfen Ecken der Typhlosis des Enddarms nahe der Ursprungsstelle (s. Fig. 12 und 13).

Ich bemerke noch, daß die geschilderten Abweichungen von dem gewöhnlichen Größenverhältnis nach Art und Lage konstant sind und nur innerhalb enger Grenzen variieren. Für die größere Typhlosis der Kristallstiefalte hat EHRHARD diese Verhältnisse an einem Schema

Fig. 15.

Hohe, schmale Zellen beim Übergang der Typhlosis in die Kristallstiefalte. Gut entwickelter Zellsaum.

(S. 314) angegeben. Allerdings wollte es mir nicht gelingen, sein Schema mit meinem Bilde gänzlich zur Deckung zu bringen. Vermutlich liegt das daran, daß EHRHARD kein vollständiges Querschnittsbild vor sich hatte, indem er nur die Typhlosolis konservierte, wodurch eine Verzerrung des im vollständigen Bilde so charakteristischen Typhlosolisquerschnittes unvermeidlich ist. In den Angaben indessen stimme ich mit ihm vollkommen überein.

2. Der Wimperapparat und seine Verschiedenheiten.

Ganz allgemein unterscheidet man zwischen Zellen mit parallel verlaufenden und solchen mit convergierenden Faserwurzeln. Ob man zwischen diesen beiden Typen eine scharfe Grenze ziehen kann, erscheint mir einigermaßen zweifelhaft, vielmehr scheinen mir alle möglichen Übergänge zu existieren. Darüber, sowie über die Bedeutung des sogenannten APATHYSchen Achsenfadens verweise ich auf meine früheren Mitteilungen, wo ich auch eine Zusammenstellung über Convergenz und Nichtconvergenz der Faserwurzeln gegeben habe.

Im Oesophagus ist hier zu bemerken, daß die Epithelzellen des Darmes, die dort typische Wimperzellen mit mehr oder weniger convergenten Faserwurzeln sind, ganz kontinuierlich in die breiteren und niedrigeren Zellen des Körperepithels übergehen, die eine immer spärlicher werdende Bewimperung und schwieriger festzustellende Faserwurzeln bekommen, je weiter wir uns von dem Darmepithel entfernen. Ein besonders kräftiger Wimperapparat fand sich dann in der Mündung des Oesophagus (vgl. Fig. 3 in *W. u. M.*). An den schon erwähnten niedrigen Zellen beim Eingang in den Magen (Fig. 22) ist ferner nur der parallele Verlauf der Faserwurzeln bemerkenswert.

Im Magen treffen wir auf die gewöhnlichen Verhältnisse, d. h. gleichmäßige Bewimperung in allen Teilen, höchstens etwas verstärkt auf den in den Magen vorragenden Wülsten. Aus dem ventralen Teil stammen die Fig. 23 und 24, beide mit parallel verlaufenden Faserwurzeln, erstere mit einer sehr gut ausgebildeten Cuticula. Die verschieden starke Ausbildung des Zellsaumes oder Cuticula scheint mir indessen stark zu variieren (vgl. Fig. 23 u. 24, die aus derselben Gegend, aber von verschiedenen Tieren stammen). Besonders interessieren uns hier im Magen die Zellen, die den Secretbelag absondern (Fig. 8 u. 14) als einzige Zellen des ganzen Darmkanals von *Anodonta*, die dauernd keinen Wimperapparat besitzen. Das abweichende Größenverhältnis wurde bereits erwähnt. Im proximalen Teile stärker tingierbar, werden sie nach oben hin heller (Fig. 14) und lassen, das ist das Bemerkenswerte,

an dem oberen Rande sehr deutlich die Schlußleisten erkennen und die auf den Zellen aufsitzenden Secretpfropfen. Über die Schlußleisten im allgemeinen habe ich mich gelegentlich der Besprechung der Secretionserscheinungen ausführlicher zu äußern. Die Kerne der Zellen sind infolge der langgestreckten Gestalt etwas länger und schmaler als gewöhnlich.

Im Kristallstieldarm fallen vor allem auch schon bei schwächerer Vergrößerung die Zellen der Kristallstiefalte auf durch den ungemein dichten und widerstandsfähigen Wimperbesatz, der allen Einflüssen der konservierenden Flüssigkeit widersteht. Zugleich erscheinen die einzelnen Wimpern kräftiger als gewöhnlich (Fig. 16, 58, 59). Löst sich der Wimperbesatz von der Zelle ab, so geschieht es stets als Ganzes d. h. die einzelnen Wimpern sind infolge der Konservierung stets miteinander verklebt. Bemerkenswert ist ferner, daß die Wimpern in gleicher Höhe in einer geraden Linie abschneiden (Fig. 16, 58, 59). Vor allem auffallend ist aber das ungewöhnliche Verhältnis von Wimperlänge zur Zelllänge. In Fig. 16 beträgt die Länge der Wimpern nicht weniger als die Hälfte der Zelllänge, in Fig. 59 sogar noch mehr. Bei den längeren Zellen der Kristallstiefalte kann das Verhältnis indessen auch kleiner sein, wie ein Blick auf Fig. 58 zeigt. Entsprechend der Anzahl der Wimpern stehen die Basalkörperchen in diesen Zellen außerordentlich dicht und rufen noch bei mittleren Vergrößerungen den Eindruck einer

Fig. 16.

Zellen aus der Kristallstiefalte.
Dichte Bewimperung. Faserwurzeln
parallel verlaufend.

kontinuierlichen schwarzen geraden Linie hervor, die sich erst bei den stärkeren Vergrößerungen in die einzelnen Körnchen auflöst. Da zu jeder Wimper eine Faserwurzel gehört, so bilden die deutlich wahrnehmbaren Fasern im distalen Teile der Zelle (Fig. 16, 58, 59) ein System von dicht parallel verlaufenden Fäden, die sich allmählich in das Protoplasma hinein verlieren. An Fremdbestandteilen zeigen diese Zellen nur hell gelbbraun gefärbte körnige Einschlüsse (Fig. 16) im distalen Teile der Zelle zwischen Kern und Faserwurzelapparat. Auffallend ist ferner die intensive dunkle Färbung des basalen Zellabschnittes vom Kern bis zur Basis, sowohl bei Hämatoxylin als auch bei Safraninfärbung, die der Färbung der Chromatin-

massen sehr oft kaum nachstand. Sehr häufig ist ferner an diesen Zellen der Kristallstiefalte eine scharfe Umbiegung des Epithels in der Höhe des Kernes wahrzunehmen, die meist noch schärfer ist, als es Fig. 58 erkennen läßt. Ich nehme an, daß diese seitliche Verbiegung durch den starken Druck zustande kommt, den die Masse des Kristallstieles auf die Zellen ausübt, wodurch eine Verbiegung eben an der Stelle zustande kommt, wo die Zellen jeder festigenden Einrichtung außer dem Protoplasma entbehren, d. h. in dem Raume zwischen Kern und Faserwurzelapparat. Soviel an dieser Stelle über die Zellen der Kristallstiefalte. Bei Gelegenheit der Besprechung des Kristallstieles muß ich auf einige Verhältnisse an der Hand von Fig. 58 und 59 noch ausführlicher eingehen.

Einen direkten Gegensatz zu diesen Zellen hinsichtlich der Ausbildung des Wimperapparates bilden die Zellen der zweiten Falte des Kristallstieldarmes, der sogenannten Nahrungsrinne. Hier (Fig. 17)

Fig. 17.

Zellen aus d. Nahrungsrinne des Kristallstieldarmes. Wimperapparat spärlich entwickelt. Kerne verhältnismäßig groß.

finden wir nur Wimpern in spärlicher Anzahl und spärlich entwickelte Faserwurzeln. Sie verfügen indessen über verhältnismäßig große Kerne und zeigen an Fremdbestandteilen, wenn auch weniger häufig, als in den sonstigen Zellen des Darmkanals, Nahrungsbällen, mit denen wir uns allgemein in dem Kapitel über die Nahrungsaufnahme eingehender zu beschäftigen haben. Schwach entwickelte Wurzelfäden und spärliche Bewimperung besitzen fernerhin die bereits erwähnten höheren Zellen beim Übergang der Kristallstiefalte in die kleinere Typhlosolis (Fig. 15). Auffallend war mir indessen hier die Ausbildung eines verhältnismäßig dicken Zellsaumes mit sehr deutlichen Zwischenstücken. Der an den Kristallstieldarm sich anschließende Dünndarm zeigt bei der regelmäßigen Ausbildung eines Wimperapparates von dem gewöhn-

lichen Typus mit konvergenten Faserwurzeln wie er den vorhandenen Beschreibungen zugrunde gelegt ist, keine sonstigen bemerkenswerten Eigenschaften, wenn wir hier von den Erscheinungen der Nahrungsaufnahme und der Secretion absehen.

Für den Enddarm gilt allgemein das Vorkommen von Wimperzellen mit convergenten Faserwurzeln auf der Typhlosolis (vgl. Fig. 1 in *W. u. M.*), von solchen mit spärlicher entwickeltem Wimperapparat und nicht convergierenden Faserwurzeln auf der concaven Seite. In

dem Abschnitt über die Secretion werden wir uns mit diesen Verhältnissen, besonders im Enddarm eingehender zu beschäftigen haben.

Für den Enddarm bzw. After schließlich gilt dasselbe wie für den Oesophagus. Auch hier gehen die Darmepithelzellen ganz allmählich in das Körperepithel über, indem die Bewimperung spärlicher wird und die Zellen vor allem an Höhe abnehmen.

Auf den feineren Bau des Wimperapparates einzugehen, kann hier erspart werden. Die Beobachtungen darüber, sowie über die Mitose von Flimmerzellen, die sich an Präparaten aus dem Oesophagus von *Anodonta* reichlich fanden, allerdings nur bei einem einzigen Exemplar, habe ich vor kurzem zusammengestellt. Was die modernen Anschauungen über den Bau, die Funktion und die Genese des Flimmerapparats angeht, so verweise ich auf die Arbeit von EHRHARD und sein ausführliches Literaturverzeichnis.

3. Kernverhältnisse.

Nachdem wir, nach den einzelnen Darmabschnitten vorgehend, vor allem die von dem gewöhnlichen Typus abweichenden Formen des Wimperapparates kennen gelernt haben, bleiben nun noch einige allgemeine Fragen zu erledigen. Was die Kernverhältnisse angeht, so kann ich EHRHARDS Beobachtung bestätigen, der eine wechselnde Lage des Kernes angibt, an convexen Stellen mehr distal, an concaven mehr proximal und alternierend bei ebener Zellage (Fig. 25 u. 48).

Jeder Kern besitzt wenigstens einen Nucleolus. Sehr häufig indessen findet man zwei Nucleolen (Fig. 17, 30, 32, 46), die nach dem Schema EHRHARDS durch Teilung aus dem einen Nucleolus ohne merkliche Veränderung der übrigen Kernbestandteile hervorgehen. Diese Teilung der Nucleolen konnte ich ebenfalls beobachten (Fig. 18). Die Bilder stimmen allerdings insofern nicht ganz mit dem Schema EHRHARDS überein, als die Nucleolen sich bei der Durchschnürung nicht so weit voneinander entfernen. Doch mag dies seine Ursache in den wechselnden Druckverhältnissen des Epithels haben. Fig. 18, 4 ist dadurch bemerkenswert, daß der Kern drei Nucleolen zeigt. Allerdings habe ich dies sonst nirgends beobachtet und messe deshalb dem Befunde keine weitere Bedeutung bei. Verwechselungen mit einem darunter liegenden Kern erschienen mir anderseits in dem Falle nicht möglich.

Das führt uns zu einem weiteren Punkt hinüber, der Ausstoßung von Nucleolarsubstanz aus dem Kern, von der auch EHRHARD berichtet (vgl. *ibid.* Fig. 4). Ganz entsprechende Bilder habe ich ebenfalls beobachten können in zahlreichen Fällen. Allerdings, scheint

mir, muß man gegen alle diejenigen Bilder, wo der ausgestoßene Nucleolus in der Schnittrichtung vom Kern entfernt liegt, skeptisch sein, da man keine Entscheidung darüber treffen kann, ob nicht ein künstliches Herausreißen des Nucleolus aus dem Kern durch das Messer stattgefunden hat. Trotzdem bleibt auch mir nach Ausscheidung aller dieser Bilder noch eine große Zahl anderer übrig, wo eine mechanische Verletzung ausgeschlossen ist. Das Schicksal der ausgestoßenen Kernkörperchen konnte ich mit EHRHARD ebenfalls nicht mit Sicherheit weiter verfolgen, doch scheinen sie sich auch nach meinen Beobachtungen unter Abnahme der Färbbarkeit allmählich im Protoplasma aufzulösen.

Fig. 18.

Teilung der Nucleolen in den Kernen der Darmepithelzellen.

Durch die Teilung des einen Nucleolus in zwei veranlaßt, suchte ich festzustellen, ob etwa Amitosen in den Epithelzellen vorkommen könnten. Trotz einiger Bilder (wie etwa Fig. 17), die man als Teilungsstadien allenfalls deuten könnte, führten diese Untersuchungen immer zu negativem Resultat. Da ich andererseits stets nur Zellen mit einem Kern gefunden habe, da ferner Mitosen von Flimmerzellen sehr wohl vorkommen können, wie WALLENGREN, EHRHARD und ich verfolgen konnte, so möchte ich eine Amitose für unwahrscheinlich halten.

4. Die Basalmembran.

Ehe wir zur Darstellung der Darmmuskulatur bzw. des Darmbindegewebes übergehen, einiges über das Vorkommen der Basalmembran. Durch Vergleich der verschiedenen Darmregionen ergab sich, daß die Basalmembran in ihrer Ausbildung nicht durchweg konstante Verhältnisse zeigt. Vielmehr fand sich allgemein eine um so stärkere Ausbildung der Basalmembran, je größeren Faltungen das ihr aufsitzende Epithel unterworfen war, um so schwächer, je weniger das Epithel vor allem durch die Secretion beansprucht wurde. So fand sich die Basalmembran gut ausgebildet im Oesophagus, im Magen

mit Ausnahme der Wülste, im Dünndarm und vor allem auf der concaven Seite des Darmkanals im Enddarm, die, wie wir sehen werden, von der Secretion besonders stark beansprucht wird. Gar nicht oder nur schwach entwickelt ist die Basalmembran auf den Typhlosolen. In der Regel, jedoch nicht durchgehends, sitzen hier die Zellen dem straffen fibrillären Bindegewebe der Typhlosolis unmittelbar auf, d. h. die Basalmembran scheint nur sehr dünn entwickelt. Gut ausgebildet ist auch die Basalmembran in der Regel unter den Zellen der Kristallstielfalte. Hier werden die Zellen zwar weniger auf seitliche Verschiebung als auf Druck beansprucht.

Soviel über das Epithel, wie es sich uns darbietet, abgesehen von allen mit der Nahrungsaufnahme zusammenhängenden Erscheinungen. Die Degeneration von Wimperzellen soll wegen ihres engen Zusammenhanges mit den Secretionserscheinungen nach dem betreffenden Kapitel besprochen werden.

b. Die Muskulatur und das Bindegewebe des Darmkanals.

1. Im Eingeweidessack.

Mit Ausnahme eines nur kleinen Darmabschnittes und zwar des frei im Herzlumen liegenden Theiles läßt sich für den gesamten Verlauf des Darmkanals ganz allgemein aussagen, daß sich nirgends eine ganz klare und nach bestimmten Prinzipien verlaufende Anordnung in der Muskulatur beobachten läßt. Vielmehr ist einerseits das überwiegende Auftreten von Bindegewebe zu betonen, das in umfangreicher Ausdehnung und ohne scharfe Abgrenzung gegen die anstoßenden Gewebe den Darmkanal besonders im Eingeweidessack gleichförmig umzieht; andererseits treten die vorhandenen, im allgemeinen schwachen Muskelzüge hinter dem Bindegewebe bedeutend zurück, und ihre Anordnung ist infolge der Vereinigung mit Bindegewebe meist gar nicht, stets aber sehr schwierig festzustellen.

Dieses Fehlen einer nach bestimmten Prinzipien angeordneten Muskulatur — immer mit der oben erwähnten Ausnahme — ist verständlich, wenn man sich daran erinnert, daß der ganze Darmkanal von einem gleichmäßigen Wimperepithel ausgekleidet ist. Die Wimpern übernehmen ja die sonst von der Darmmuskulatur verursachte peristaltische Bewegung, die bei der festen Einbettung des Darmkanals im Eingeweidessack ohnehin sehr erschwert wäre.

Daß sich andererseits an dem Abschnitt des Darms im Herzlumen eine, wie weiter unten auszuführen ist, typisch ausgebildete Muskulatur findet, ist ebenfalls verständlich. Es handelt sich hier nämlich um

die einzige Stelle des Darmkanals, wo dieser nach allen Seiten hin freiliegt, also einer festeren Begrenzung bedarf.

Über die Muskulatur ganz allgemein findet sich bei VOGT und YUNG die Bemerkung: »Die Muskelhaut der Darmwände besteht aus einer äußeren Längsfaserschicht und einer inneren Ringfaserlage. Die beiden Lagen sind besonders in der Schlundregion und am Ende des Rectums sichtbar, anderwärts aber kaum deutlich« (S. 746).

Im Oesophagus, besonders im vorderen Teil beim Übergang in die Velarlappen ließ sich in Übereinstimmung mit der Angabe VOGT und YUNGS eine deutlicher erkennbare ring- und längsförmig angeordnete Muskulatur nachweisen. Doch tritt auch hier diese Anordnung vor dem umfangreichen Bindegewebe stark zurück und die Muskellage erreicht in den meisten Fällen kaum die Höhe der Epithelzellen. Die ringförmig verlaufenden Muskelfasern lassen hier häufig ein Zusammen-treten zu größeren Bündeln erkennen.

Eine außerordentlich schwache Ausbildung der Muskulatur läßt sich beim Magen beobachten. Es handelt sich hier nur um einige ganz wenige, in nächster Nachbarschaft des Epithels verlaufende schwache Muskelfibrillen, und außerdem ist auch hier das Bindegewebe von allen Darmteilen am spärlichsten entwickelt. Daher zeigt die ganze Muskulaturbindegewebelage hier im Verhältnis zu den übrigen Darmteilen eine sehr schwache Ausbildung, indem sie oft kaum die Hälfte der Epithelhöhe erreicht. Wie für den ganzen Darmkanal mit Ausnahme des frei im Herzen liegenden Abschnittes gültig, so ist auch hier zu betonen, daß das Bindegewebe ganz kontinuierlich in das lacunäre Gewebe übergeht, in das hier die zahlreichen Tuben der den Magen umgebenden Lebermassen eingebettet sind. Damit stimmt überein die Bemerkung RAY LANKESTERS (S. 220): "The walls of the stomach are thin and not muscular except in some carnivorous forms such as the Septibranchia."

Indessen machen von dieser allgemeinen Regel die Wülste des Magens insofern eine Ausnahme, als sie von einem fibrillären, massigen Bindegewebe ausgefüllt sind von der Art, wie es Fig. 20 aus der Typhlosolis des Enddarmes erkennen läßt. Dieses straffe, fibrilläre Bindegewebe läßt mit Sicherheit keine Muskelfibrillen erkennen und ist gegenüber dem beim Darm gewöhnlich auftretenden Bindegewebe (Fig. 19) charakteristisch durch eine weit hellere Färbung und eine spärliche Anzahl von Kernen. (Die in Fig. 20 eingezeichneten Kerne gehören zum Teil Lymphzellen an, über die in dem Kapitel über die Nahrungsaufnahme eingehendere Beobachtungen mitzuteilen sind.)

Durch diese starke Ausbildung des Bindegewebes in den Wülsten des Magens und die außerordentlich schwache Ausbildung an allen übrigen Teilen, tritt, wie schon früher erwähnt, nach außen hin eine Ausgleichung der so charakteristischen inneren Magenform ein, wie sie früher eingehender besprochen wurde.

Dasselbe gilt auch für den Kristallstieldarm. Wiederum läßt sich hier als Ausfüllung der ventralen größeren wie der dorsalen kleineren Typhlosolis (Fig. 9) das helle kernarme fibrilläre Bindegewebe fest-

Fig. 19.

Darmbindegewebe aus dem Dünndarm aus großen Zellen mit Ausläufern zusammengesetzt. Oben die Epithelgrenze.

Fig. 20.

Fibrilläres Bindegewebe der Typhlosolis aus dem Enddarm na, Lymphzellen mit Nahrungsbällen. Oben die Epithelgrenze.

stellen (Fig. 20). Hingegen sind die Nahrungsrinne und die Kristallstiefalte umgeben von einem sehr kernreichen, aus dunkleren Zellen mit faserigen Ausläufern zusammengesetzten Bindegewebe, wie es in Fig. 19 aus der Umgebung des Dünndarmes dargestellt ist und wie es entweder ganz allein, oder mit mehr oder weniger Muskelfasern vereinigt die sämtlichen Darmschlingen des Eingeweidessackes umgibt. Wie die Fig. 9, 10, 11 und 19 erkennen lassen, geht dieses Bindegewebe ganz kontinuierlich in das grobmaschige, lacunäre Gewebe über, in dem wir das Ausfüllgewebe des ganzen Eingeweidessackes zu erblicken haben. Infolge dieses allmählichen Übergangs läßt sich nach außen hin eine scharfe Abgrenzung des Darmbindegewebes nicht angeben.

In dieses Bindegewebe sind nun in der Umgebung der Nahrungsrinne (Fig. 9) stärkere, ring- und längsförmig verlaufende Muskelfasern eingebettet, jedoch wiederum so, daß sich kaum bestimmte Anordnungsprinzipien darauf anwenden lassen. Diese Muskelfasern lassen sich noch unterhalb der beiden Typhlosolen (Fig. 9) auf der Grenzzone gegen das lacunäre Bindegewebe hin eine Strecke weit verfolgen und verlieren sich dann.

In der Umgebung der Kristallstiefalte ließ sich in den meisten Fällen eine Muskulatur mit Sicherheit nicht feststellen, und es schien daher nur das Bindegewebe, allerdings, wie Fig. 9 erkennen läßt, in umfangreicher Lage, entwickelt zu sein.

Da der Dünndarm, wie eingangs erwähnt, keinerlei Typhlosolis oder sonstige bemerkenswerten Eigentümlichkeiten besitzt, sondern ein einfaches Rohr darstellt, so finden sich hier auch bezüglich der Ausbildung der Muskulatur und des Bindegewebes die einfachsten Verhältnisse (Fig. 10). Der ganze Darm erscheint hier von einem auf dem ganzen Umfang gleichmäßig ausgebildeten Bindegewebe umgeben, wie es schon bei der Nahrungsrinne und der Kristallstiefalte des Kristallstieldarmes auftrat. Fig. 19 zeigt einen kleinen Teil dieses Gewebes aus der Umgebung des Dünndarmes. Meist sind die einzelnen Zellen deutlich gegeneinander abgegrenzt und schließen dicht zusammen, wobei sich mitunter die ineinandergreifenden, faserigen Ausläufer der Zellen beobachten lassen. Auch hier finden sich in dem Bindegewebe zahlreiche Lymphzellen, deren Unterscheidung von den Bindegewebszellen allerdings nur dann möglich ist, wenn sie sich durch ihre andre Funktion von diesen unterscheiden (vgl. darüber die in dem Kapitel über die Nahrungsaufnahme besprochenen Erscheinungen der Phagocytose).

Muskelzüge ließen sich hier am Dünndarm nur dicht unter der Pasalmenbran und auch dort nur sehr spärlich feststellen. In manchen Präparaten indessen waren in dem Bindegewebe mit Sicherheit überhaupt keine Muskelfibrillen zu erkennen, wie sich denn Muskelfibrillen von faserförmigen Bindegewebszellen ohne weitere Reaktionen nicht sicher unterscheiden lassen.

Ganz entsprechende Verhältnisse wie im Kristallstieldarm treten nun wieder bei dem im Eingeweidessack gelegenen Teile des Enddarms auf (Fig. 11). Die hier außerordentlich umfangreiche Typhlosolis wird wieder von dem schon mehrfach erwähnten straffen fibrillären Bindegewebe (Fig. 20) ohne Muskulatur ausgefüllt, während die ganze concave Seite des Darmquerschnitts von dem in Fig. 19 dargestellten

zelligen Bindegewebe umgeben ist von der Ausdehnung, wie sie Fig. 11 erkennen läßt. Unterhalb der Basalmembran lassen sich auf der concaven Seite des Darmquerschnittes einige ring- und längsförmig verlaufende Muskelfasern erkennen, die nach der Typhlosolis zu sich allmählich verlieren. Auch hier ist wieder der ganz kontinuierliche Übergang des Darmbindegewebes in das grobmaschige lacunäre Gewebe zu betonen, sowohl unterhalb der Typhlosolis, wie auch auf der concaven Seite.

Damit hätten wir für den bisher besprochenen Abschnitt des Darmes, — Oesophagus, Magen, Kristallstieldarm, Dümdarm, Teil des Enddarms — oder kurz gesagt, für den ganzen im Eingeweidesack gelegenen Abschnitt ein bedeutendes Überwiegen des Bindegewebes über die am Oesophagus etwas stärker, sonst aber sehr schwach entwickelte und kaum nach bestimmten Prinzipien angeordnete Muskulatur festgestellt. Etwas anders liegen die Verhältnisse bei dem nunmehr zu betrachtenden Teile vom Austritt aus dem Eingeweidesack bis zum After.

2. Vom Austritt aus dem Eingeweidesack bis zum After.

Es wurde schon erwähnt, daß der Darmkanal unmittelbar beim Verlassen des Eingeweidesackes schräg von unten in das Herz eintritt. Da das Pericard ein allseitig geschlossener Hohlraum ist und der Darmkanal das Herz der ganzen Länge nach durchbohrt (Schema 1 *a*), so kommt das Darmrohr an keiner Stelle mit dem Pericard in Verbindung. Den gröberen Verlauf läßt die Fig. 1 bzw. das ihr beigegebene Schema erkennen, und er wurde schon früher beschrieben. Den Austritt des Darmkanals aus dem Eingeweidesack und den Eintritt ins Herz bringen die Schemata *A—D* zur Darstellung. Schema *A* entspricht einem kurz hinter der scharfen Umbiegung des Enddarms (vgl. Fig. 1) geführten Schnitte. Die beiden Darmschlingen sind hier natürlich etwas verzerrt, weil keine der beiden Schlingen genau quer getroffen werden kann bei der gewählten Schnittrichtung. Der Darmkanal liegt noch ganz innerhalb des Eingeweidesackes, d. h. ist noch vollständig umgeben von den unter dem Epithel des Eingeweidesackes verlaufenden starken Muskelsträngen (*mus*). Unmittelbar an den Eingeweidesack angrenzend beobachten wir indessen dorsal vom Darmkanal das Herzlumen (*he*), oder wenn man will, das aufgetriebene Lumen der vorderen Aorta und darum einen zweiten Hohlraum, das Pericard. Entsprechend den weiter nach dem hinteren Ende des Tieres zu geführten Schnitten entfernen sich dann die beiden Darmquerschnitte voneinander (Schema *B*),

und der Darmkanal wird immer weiter vom Herzlumen aufgenommen. Hier greift noch die den Eingeweidesack umziehende Muskellage (*mus*) dorsal um den Darm herum, die indessen ihres ganz andern Aussehens wegen nicht als Darmmuskulatur betrachtet werden darf, da sich

Schemata A—D zur Erläuterung des Eintritts des Darmkanals in das Herz. *ak*, äußere Kieme; *ed*, Enddarm; *he*, Herzlumen; *hemu*, Herzmuskulatur; *ik*, innere Kieme; *m*, Mantel; *mus*, Muskulatur; *pe*, Lumen des Pericards.

unter ihr noch das Darmbindegewebe befindet, das bei den Größenverhältnissen von Schema B indessen nicht eingezeichnet werden konnte. Das Herzlumen samt Pericard greift hier (Schema B) bereits weiter um den Darm herum, und in Schema C ist dies noch mehr der Fall.

Hier ist der Darmkanal bereits aus der Muskelhaut des Eingeweidessackes herausgetreten und steht nur noch mit einer schmalen Zone mit ihr in Verbindung. Schließlich greift das Pericard ganz um das Herzlumen herum und wir haben das in größerem Maßstabe gezeichnete Schema *D* vor uns, in dem nur Herz mit Darmkanal und Pericard eingezeichnet ist. Das Herz mitsamt dem eingeschlossenen Darmkanal liegt frei im Pericardialraum, während der Darm am ventralen Teile noch eine Strecke weit mit der Herzwandung zusammenhängt. Damit ist die Überleitung geschaffen zu dem in Fig. 13 gegebenen Bilde, das den Darmkanal frei im Lumen des hier allerdings stark kontrahierten Herzens zeigt, das seinerseits wieder in dem umfangreichen Pericardialraum liegt. Dabei ist die das Herz nach außen begrenzende einschichtige Epithellage sowohl als Herzepithel, wie auch als peritoneales Epithel zu betrachten, da wir es in dem Pericardialraum mit dem Rest der echten Leibeshöhle zu tun haben.

In ganz entsprechender Weise, wie hier der Eintritt des Darmkanals ins Herz, lassen sich die Verhältnisse beim Austritt des Darmes aus dem Herzen darstellen, nur mit dem Unterschiede, daß die Anheftung des Darmkanals in entsprechender Weise an die Herzwandung, wie es Schema *D* zeigt, nunmehr dorsal erfolgt. Infolgedessen verläuft die hintere Aorta, die sich zwischen Herz und hinterem Schließmuskel in zwei größere Äste gabelt, unterhalb des Darmrohres. Da die Verhältnisse beim Austritt des Darmes aus dem Herzen sonst ganz analog liegen wie beim Eintritt, so erübrigt es sich, dafür besondere Bilder zu geben.

Nach diesen Vorbemerkungen läßt sich über die Verteilung von Darmmuskulatur und Bindegewebe beim Durchtritt durchs Herz folgendes feststellen: An Fig. 12, um die wir uns noch in weitem Umfang den Pericardialraum zu denken hätten und die so etwa dem Schema *D* entsprechen würde, erkennt man wiederum dorsal vom Darm das Lumen der vorderen Aorta (*vd. ao.*). Daß hier das Aortenlumen im Verhältnis zur Größe des Darmquerschnitts bedeutend kleiner ist, als in dem Schema *D*, wird seinen Grund darin haben, daß hier (Fig. 12) die Aortenwand stark kontrahiert ist. Der Darmkanal ist also eben aus dem Eingeweidessack ausgetreten und zeigt einen stark ausgebildeten Schlauch, an dessen Bildung drei Gewebegruppen Anteil haben: 1) Die letzten Ausläufer der Muskelhaut des Eingeweidessackes. 2) Das Darmbindegewebe und seine Muskulatur. 3) Die Anfänge der Herzmuskulatur. Nach innen zu unter dem Darmepithel finden sich besonders auf der concaven Seite stärkere ringförmige Muskelzüge, die zunächst

noch in Bindegewebe mit zahlreichen Kernen eingelagert sind und besonders gegen das Lumen der vorderen Aorta hin stark hervortreten. Sie greifen hier noch nicht ganz um den Darm herum. Unmittelbar unter dem Epithel treten ferner schwache punkt- oder punktgruppenförmige Querschnitte auf, die die Anfänge der später im Herzlumen deutlicher hervortretenden Längsmuskulatur bilden.

Indem nun die Aorta immer mehr um den Darmkanal herumgreift und so in das Herz übergeht, beginnt das Bindegewebe hinter der sich deutlicher entwickelnden Muskulatur zurückzutreten. Die von

Fig. 21.

Darmepithel und Muskulatur im Herzlumen. *ep.*, Epithel; *lm.*, Längsmuskulatur; *rm.*, Ringmuskulatur.

der dorsalen Seite ausgehenden ringförmig verlaufenden Muskelzüge treten in stärkerer Ausbildung auf und greifen schließlich ganz um den Darmkanal herum. Nach dem Herzen zu lassen sich dann immer deutlicher zwei Muskellagen unterscheiden, eine innere längsverlaufende und eine äußere ringförmig verlaufende. Die anfänglich im Bindegewebe eingelagerten Muskelzüge ziehen sich dabei zu einer dichten Lage um das Darmepithel herum zusammen, während anderseits auf dem Herzquerschnitte nunmehr die typische Herzmuskulatur auftritt. Damit kommen wir zu den Verhältnissen, wie sie in Fig. 13 zum Ausdruck gebracht sind. Von der Typhlosolis abgesehen,

hat die Darmmuskulatur auf dem ganzen Umfange eine gleichmäßige Ausdehnung angenommen. Die Typhlosolis ist wieder von dem schon bekannten, straffen, fibrillären Bindegewebe erfüllt. Auf der concaven Seite hingegen finden wir nunmehr eine typisch ausgebildete Muskulatur, hinter der, im Gegensatz zu allen andern Partien des Darmkanals das

Bindegewebe ganz bedeutend zurücktritt. Ein Teil dieser Muskulatur mit dem darüberliegenden Epithel ist in Fig. 21 wiedergegeben. Unter dem Epithel läßt sich zunächst eine Schicht längsförmig verlaufender Muskelfasern beobachten, die im Bilde (Fig. 21 *lm*), durch die punktförmigen oder punktgruppenförmigen Querschnitte angedeutet sind. In diese Schicht, wie auch in die Ringmuskelschicht (Fig. 21 *rm*) eingebettet, liegen Zellen mit hellerem Protoplasma, die teils Bindegewebszellen, teils Lymphzellen sind, was sich nur durch das amöboid veränderliche Protoplasma der Lymphzellen feststellen läßt. Der Zwischenraum zwischen den beiden Muskellagen (Fig. 21 *lm* u. *rm*) ist wohl ein Kunstprodukt, obwohl sämtliche Präparate aus dieser Gegend ein Lösen der beiden Schichten voneinander zeigen. Um die ganze concave Seite herumgreifend, verlieren sich diese beiden Schichten auf der ventralen Seite, indem sie dort allmählich in das fibrilläre Bindegewebe der Typhlosolis übergehen.

Es ist also zu betonen, daß hier eine Ausnahme von der Bemerkung von VOGT und YUNG vorliegt, indem hier die Längsfaserlage innen, die Ringfaserlage außen liegt.

Beim Austritt aus dem Herzen nun treten ganz ähnliche Verhältnisse auf wie beim Eintritt. Hier erfolgt nunmehr dorsal eine Vereinigung der Darmmuskulatur mit den Ausläufern der Herzmuskulatur. Dadurch tritt allmählich nunmehr von der dorsalen Seite nach der ventralen fortschreitend die vorhin deutliche Anordnung der Muskulatur wieder zurück. Durch das Hinzukommen reicheren Bindegewebes, wie es sich ähnlich auch beim Eintritt des Darmes ins Herz fand, treten Bilder zutage, auf die sich, wie bei Fig. 12, kaum ein bestimmtes Schema anwenden läßt. Inwieweit beim Eintritt wie auch beim Austritt aus dem Herzen die Herzmuskulatur an der Bildung der Darmmuskulatur beteiligt ist, könnte genauer nur auf embryologischen Stadien ermittelt werden. Beim ausgewachsenen Tier an den betreffenden Stellen die beiden Muskelpartien streng voneinander zu sondern, dürfte wohl ziemlich ausgeschlossen sein.

Abgesehen von dem fibrillären Bindegewebe in der Typhlosolis zeigt schließlich der letzte Teil des Enddarms, wie dies auch VOGT und YUNG angeben, ähnliche Verhältnisse wie der Oesophagus, d. h. etwas deutlicher als sonst ausgebildet eine innere Ringfaserlage und eine äußere Längsfaserschicht, allerdings in größerer Ausdehnung als am Oesophagus. Zu betonen ist auch hier das reichere Auftreten von Bindegewebe, in das die Muskelzüge eingelagert sind. Unmittelbar am After schließlich finden sich einige starke ringförmig verlaufende

Muskelbündel, die wohl dazu dienen, den Verschluß des Afters herbeizuführen.

c. Die Aufnahme und Verarbeitung der Nahrung.

1. Die Resorption der Nahrung.

Wie schon eingangs erwähnt, ist unsere Kenntnis über die Aufnahme und Verarbeitung der Nahrung speziell bei den Lamellibranchiaten durchaus lückenhaft. Ich war daher im folgenden gezwungen, mich im wesentlichen auf meine eignen Beobachtungen zu beschränken und fand nur in den Arbeiten über das »Grünen der Auster«, besonders in der letzten Arbeit von CARAZZI eine Stütze für meine Beobachtungen.

An die Spitze der ganzen Untersuchungen kann man den Satz stellen, daß alle Zellen des Darmes mit Ausnahme der gerade sezernierenden Zellen, die allerdings, wie wir weiter unten sehen werden, sehr oft einen erheblichen Teil der Darmepithelzellen ausmachen, imstande sind, Nahrungsbestandteile aufzunehmen. Von diesem allgemeinen Ergebnis sind nur zwei Partien auszunehmen: einmal die schon mehrfach erwähnten Zellen unter dem Secretbelag im Magen, und zweitens auch die Zellen der Kristallstiefalte, obwohl diese im oberen Teile, wenn auch sehr spärlich, körnige Einschlüsse zeigen. Von dem Letzteren weiter unten mehr.

Das erste Anzeichen aufgenommener Nahrung tritt auf als kleine mit Osmiumsäure geschwärzte, also Fette enthaltende Tröpfchen, vornehmlich im oberen Teil der Zelle zwischen Kern und Faserwurzelapparat. Zu betonen ist hier, daß in den Zellen die Region des Wimperapparates frei bleibt von diesen Körnchen, daß also die in einem uns unbekannten, flüssigen Zustande durch den obersten Teil der Zelle resorbierte Nahrung sich erst unterhalb des Faserwurzelapparates zu Tröpfchen kondensiert, die durch Osmiumsäure die Reaktion auf Fett zeigen. Dafür, daß alle Zellen des Darmes Nahrung aufnehmen, einige Belege. Fig. 22 zeigt die schon mehrfach erwähnten niedrigen Zellen aus dem Oesophagus. Die obere Partie der Zellen ist mit durch Osmiumsäure geschwärzten Nahrungströpfchen angefüllt. Die Region des Wimperapparates ist durchweg frei von diesen Tröpfchen, und nur in geringer Anzahl finden sie sich im basalen Teil der Zelle. Stets handelt es sich um ganz kugelige Tröpfchen. In ganz besonderer Weise jedoch sind die Magenzellen an der Nahrungsaufnahme beteiligt. Fig. 23 zeigt mehrere Zellen, die der ventralen Seite des Magens und zwar dem großen Wulst (Fig. 6) entnommen sind, in regster Nahrungsaufnahme. Noch instruktiver als in Fig. 22 tritt hier wiederum deutlich hervor,

wie die Körnchen den ganzen Wimperapparat frei lassen und sich zwischen Kern und Faserwurzelapparat anhäufen, während dagegen ihr Vorkommen im unteren Teil der Zelle als spärlich zu bezeichnen ist.

Fig. 22.

Niedrige Zellen aus dem Oesophagus. Fettresorption. Nahrungsballen (na) innerhalb von Leucocyten.

Fig. 23.

Ventraler Wulst des Magens. Fettresorption. Intracelluläre Faserzone frei von Tröpfchen.

Fig. 24.

Magen. Fettresorption. Sonst wie Fig. 23. Tröpfchen zu größern Tropfen zusammengeballt.

Die anfangs sehr kleinen Körnchen ballen sich weiterhin bei intensiver Ernährung zu größeren Tropfen zusammen, und es kommen dadurch Bilder zustande von einer Überladung der Zellen mit fetthaltiger Nahrung (vgl. GURWITSCH, S. 133 und BRASIL, Fig. 20). Ein solches Bild, das allerdings die $1\frac{1}{2}$ -fache Vergrößerung von Fig. 23 besitzt und das ebenfalls dem ventralen Teile des Magens entstammt, habe ich in Fig. 24 wiedergegeben. Auch hier lassen die verhältnismäßig großen Tropfen den Wimperapparat vollkommen frei und finden sich vor allem reichlich in der Zone zwischen Kern und Faserwurzelapparat.

An den beiden letztgenannten Bildern schienen mir die Kerne etwas chromatinärmer zu sein (vgl. GURWITSCH, S. 133).

Die Anhäufung von Fettröpfchen in dem oberen begrenzten Teil der Zelle tritt auch besonders deutlich hervor an Fig. 25, die bei schwä-

Fig. 25.

Dünndarm. Zottenbildung und Fettresorption.

cherer Vergrößerung dem Anfange des Dünndarmes entnommen ist. Im oberen Teil des hier, aber nicht durchgehends, zottig ausgebildeten Epithels finden sich zahlreiche schwarze Tröpfchen dicht gelagert, während nach unten hin die Zellen absolut frei von jeglichen Fremdbestandteilen sind. Aus derselben Region, nur stärker vergrößert, stammt Fig. 45. Die Wimperzellen wechseln hier ab mit secernierenden Zellen. Für die Lage der Tröpfchen in der Zelle gilt hier wieder genau dasselbe, wie bei den vorigen Bildern. Auffallend ist hier indessen, daß auch die secernierenden Zellen diese aufgenommenen Tröpfchen zeigen. Da sich nicht gut annehmen läßt, daß Zellen in Secretion auch gleichzeitig befähigt sein sollen, Nahrung aufzunehmen, so möchte ich vermuten, daß die secernierenden Zellen jungen Ursprungs sind und als Wimperzellen die Nahrung aufgenommen haben. In Einklang damit steht, daß die Tröpfchen hier nicht gleichmäßig von Osmiumsäure geschwärzt waren, sondern, wie ich es häufiger beobachten konnte, alle

Nuancierungen von schwarz bis zum hellen braun aufwiesen, offenbar ein Zeichen der bei den einzelnen Tröpfchen verschieden weit vorgerückten Verdauung. Aus dem Enddarm schließlich, in dem man keine Nahrungsaufnahme mehr vermuten sollte, stammen die Bilder Fig. 50 und 51, letztere bei mittlerer, erstere bei stärkerer Vergrößerung. Auch hier haben wir es, wie bei dem Bilde aus dem Dünndarm, mit einer schon vorgeschrittenen Verdauung zu tun, denn die Zellen, die der stark secernierenden concaven Seite des Enddarms im Herzen (Fig. 51), aus der Nähe des Afters (Fig. 50) entstammen, sind schon ganz (Fig. 51) oder teilweise (Fig. 50) zur Secretion übergegangen. Die massigsten Anhäufungen solcher mit Osmiumsäure geschwärzten Nahrungströpfchen finde ich allerdings im Magen. Meine Bilder aus dem Dünndarm und aus dem Enddarm zeigen jedoch, daß auch der übrige Teil des Darmkanals zu einem beträchtlichen Teil an der Resorption gelöster Nahrung Anteil nimmt. Dem gegenüber zitiere ich einen Satz W. BIEDERMANN'S (S. 1026) »Die oft außergewöhnliche Länge des Darmes (bei den Lamellibranchiern) läßt es kaum zweifelhaft erscheinen, daß er als Resorptionsorgan eine wichtige Rolle spielt, doch bietet die histologische Beschaffenheit seines Epithels für eine solche, wohl sehr berechnete Vermutung, keinerlei sichere Anhaltspunkte, indem geformte Einschlüsse, wie sie sonst so häufig im Darmepithel bei Wirbellosen gefunden werden, hier immer zu fehlen scheinen.« Diese Angabe aus neuester Zeit, die sich nach dem Vorhergehenden natürlich nicht halten läßt, zeigt am besten, daß über die Nahrungsaufnahme der Lamellibranchier bisher keine positiven Angaben vorlagen.

Für die Physiologie der Verdauung bemerkenswert scheint mir, daß ich im Kristallstieldarm an meinen Präparaten ohne Ausnahme eine Fettreaktion durch Osmiumsäure nicht beobachtet habe. Entweder spielt hier die fermentative Wirkung des Lebersecretes eine Rolle oder die des Kristallstieles oder beide zusammen. In dem Epithel der Nahrungsrinne und der beiden Typhlosolen finde ich zwar auch in dem oberen Teil der Zelle aufgenommene Nahrungströpfchen, die hinsichtlich der Größe mit den von Osmiumsäure geschwärzten Tröpfchen wohl übereinstimmen, aber stets einen gelbbraunen Farbton haben.

Wie schon erwähnt, nehmen je nach dem Zustande der Verdauung die mit Osmiumsäure geschwärzten Tröpfchen an Färbung ab, werden auch scheinbar kleiner und im weiteren Verlaufe ballen sich diese Körnchen zu größeren kompakten Klumpen zusammen, die im proximalen Teile der Zelle lagern. Das leitet uns hinüber zu einer andern noch bemerkenswerteren Erscheinung.

2. Die Nahrungsballen innerhalb der Epithelzellen.

Findet man die eben geschilderten Vorgänge bei der Resorption von gelöster Nahrung in der Regel nur beim normal ernährten Tier, so gewahrt man bei allen Tieren, auch bei solchen, die einige Zeit gehungert haben, im Epithel des Darmes und zwar von den beiden vorhin erwähnten Ausnahmen abgesehen, d. h. der Kristallstiefalte und den secernierenden Zellen des Secretbelages, vom äußersten Beginn des Oesophagus bis zum After gelbbraune, unregelmäßig geformte klumpige Nahrungsballen, die mitunter außerordentlich zahlreich auftreten und große Dimensionen annehmen können. Liegen die Nahrungströpfchen in der Hauptsache zwischen Wimperapparat und Kern, so gilt für diese Nahrungsballen, die sich nach EHRHARDS und meinen

Beobachtungen beim hungrigen Tier oft monatelang erhalten können, daß sie in der Regel vom Kern basalwärts gefunden werden und dort infolge ihrer Größe sehr oft die Zellgrenzen deformieren. Wie schon erwähnt, kommen sie überall vor. Aus dem Anfange des Oesophagus stammt Fig. 43. Schon hier erkennen wir, daß die Ballen sich längere Zeit in den Epithelzellen halten können, denn die Zellen, die sie beherbergen, sind schon zu secretorischer Funktion übergegangen. Verhältnismäßig große Ballen zeigt ferner das schon mehrfach erwähnte Bild (Fig. 22) aus dem Übergang in den Magen, ebenso in

Fig. 26.

Kristallstieldarm. Größere Typhlosolis. Nahrungsballen mit Kernen von Lymphzellen. Zellgrenzen durch die Nahrungsballen zum Teil deformiert.

noch umfangreicheren Dimensionen die Fig. 26 von der größeren Typhlosolis des Kristallstieldarmes. Dort haben die Nahrungsballen durch ihre Größe die Zellgrenzen deformiert. Wir finden diese Nahrungsballen ebenfalls wieder in den Fig. 29, 30, 32 aus dem Dünndarm, in Fig. 21 und 51 aus dem Rectum. Stellenweise können sich solche Nahrungs-

ballen ununterbrochen in jeder Epithelzelle finden. Dicht neben jedem Nahrungsballen nun findet man schon bei schwächerer Vergrößerung einen Zellkern, der kleiner ist als die Kerne der Epithelzellen und sich von ihnen durch seine dunklere Färbung unterscheidet. Diese stärkere Färbung wird hervorgerufen durch reicheren Gehalt an Chromatin.

(Vgl. daraufhin die Fig. 21, 22, 26, 29, 30, 43, 51, in die alle diese Verhältnisse möglichst genau mit dem Zeichenapparat eingetragen sind.)

Die außerordentlich wenigen Fälle, wo kein Kern neben einem solchen Nahrungsballen festzustellen ist, erkläre ich dadurch, daß er abgeschnitten wurde, zumal es sich mit wenigen Ausnahmen um eine Schnittdicke von $3\ \mu$ handelt. Für diese auffallende Tatsache suchte ich nach einer Erklärung.

3. Beförderung der Nahrung durch Lymphzellen (Phagocytose).

Durch das Bild Fig. 27, das dem Dünndarm entnommen ist und zwei solcher Zellen zeigt, die einen umfangreichen Nahrungsballen in ihr Protoplasma aufgenommen haben und ihn durch die Basalmembran heraus ins Bindegewebe schleppen, legt die Vermutung nahe, daß hierbei eine Phagocytose stattfindet. Auf diese Verhältnisse bezieht sich wohl eine Bemerkung bei SCHNEIDER (S. 548): »Zwischen allen Zellen finden sich meist geräumige Intercellularlücken, in denen häufig Lymphzellen, manchmal in beträchtlicher Anzahl vorkommen.« Nebenbei erwähne ich, daß die Beobachtung von Intercellularlücken auf einem Irrtum beruhen muß. Die Epithelzellen schließen ohne Ausnahme absolut dicht. Außerdem gibt EHRHARD an (S. 319): »In die Zellen können Wanderzellen mit lappigen Kernen eindringen, genau wie sie CARRAZZI im Darm und in den Kiemen von *Ostrea* darstellt. Diese erzeugen bisweilen um sich einen hellen Hof im Protoplasma.«

Über die Bedeutung dieser Zellen

Fig. 27.

Dünndarm. Auswanderung von Lymphzellen mit Nahrungsballen aus dem Epithel ins Bindegewebe.

und ihren Zusammenhang mit den Nahrungsballen geben beide Autoren keinen Aufschluß. Auf CARRAZZI habe ich weiter unten ausführlicher zurückzukommen.

Durch Beobachtung der Basalmembran, bzw., wo eine solche fehlt, der Zellbasis, konnte ich bald eine ganze Reihe von Stadien finden, die ganz deutlich diesen Prozeß des Einwanderns von Zellen, die wir zunächst als Wanderzellen bezeichnen wollen, erkennen ließen. Einige dieser Bilder habe ich bei sehr starker Vergrößerung in den Fig. 28—32 wiedergegeben. Ich betone hier, daß die zu beschreibenden Vorgänge mit den schon erwähnten Ausnahmen für den ganzen Darmkanal gültig sind, und es kann daher von dem bisher beobachteten Prinzip, die einzelnen Darmabschnitte nacheinander durchzusprechen, hier abgewichen werden.

Fig. 28.

Dünndarm: Einwanderung von Lymphzellen ins Epithel. Die Zelle hat die Basalmembran durchbrochen.

Fig. 29.

Dünndarm. Wie Fig. 28. In den Epithelzellen Lymphzellen mit Nahrungsballen.

Um Platz zu sparen, wurden die hohen Epithelzellen nicht ganz gezeichnet, sondern ich habe mich auf den unteren Teil der Zelle bis zum Kern hin beschränkt, zumal es mir auf diesen Teil allein ankommt. Fig. 28 zeigt in der Nähe der hier sehr stark entwickelten Basalmembran (Fig. 28, 29, 30 und 31 stammen aus dem Dünndarm, Fig. 30 von der convexen Seite des Enddarms) zwei solcher Wanderzellen, die stets ein sehr helles Protoplasma besitzen. Der links gelegene Kern ist vermutlich deshalb etwas kleiner, weil ein Teil abgeschnitten ist. Bemerkenswert ist nun, daß das Protoplasma der größeren Zelle bereits die Basalmembran aufgelöst hat und sich anschickt, in das Epithel ein-

zuwandern. Daß der Prozeß, d. h. die Wanderung in dieser Richtung erfolgt, ist wohl über jeden Zweifel erhaben, denn aus dem Epithel können die Zellen schlechterdings nicht kommen. Auffallend ist ferner die langgestreckte Gestalt, die der Kern angenommen hat, wohl deshalb, um beim Einwandern der Zelle durch die Basalmembran möglichst wenig Widerstand zu bieten.

Ein ganz ähnliches Bild zeigt auch Fig. 29. Innerhalb der Epithelzellen finden wir bereits zwei solcher Wanderzellen, die die gelbbraun bis braunschwarzen Nahrungsballen in ihr Protoplasma aufgenommen haben. Eine dritte Wanderzelle hat bereits mit einem pseudopodienähnlichen Fortsatz ihres sehr hellen Protoplasmas die Basalmembran aufgelöst und ist im Begriff, in die Epithelzelle einzuwandern. Ein drittes, ganz entsprechendes Bild (Fig. 30) stammt von der Typhlosolis des Enddarms, wo die Zellen, wie schon erwähnt, einem straffen fibrillären Bindegewebe in der Regel ohne Basalmembran unmittelbar aufsitzen. Auch hier ist wieder bemerkenswert das helle Protoplasma der Wanderzelle und die Form, die der Kern angenommen hat, um möglichst ohne allzu großen Widerstand in die Epithelzelle eindringen zu können. Auch hier finden wir in einer Epithelzelle eine andre Wanderzelle, die zwei Nahrungsballen in ihr Protoplasma aufgenommen hat (Fig. 30).

Man kann natürlich darüber im Zweifel sein und es ist mit Sicherheit aus den Präparaten nicht zu entscheiden, ob die Lymphzellen direkt in die Epithelzellen eindringen oder sich zwischen sie drängen. Da jedoch die Lymphzellen die sicher innerhalb

Fig. 30.

Enddarm. Typhlosolis. Wie Fig. 28 u. 29.

Fig. 31.

Dünndarm. Lymphzelle im Epithel ohne Nahrungsballen, im Bindegewebe mit Nahrungsballen. Eine dritte Lymphzelle einwandernd gerade in der Basalmembran.

der Epithelzellen gelegenen Nahrungsballen in ihr Protoplasma aufnehmen, so dürfte wohl eine direkte Einwanderung in die Epithelzellen das wahrscheinlichere sein.

Fig. 32.

Dünndarm: Lymphzelle mit Nahrungsballen auswandernd. Innerhalb der Zelle ein weiterer großer Nahrungsballen.

Fig. 33.

Masche des lacunären Bindegewebes, in das der Darm eingebettet liegt mit Lymphzellen mit Nahrungsballen.

Häufig läßt sich indessen auch beobachten, wie diese Zellen noch frei von Nahrungsballen mit ihrem hellen Protoplasma in dem dunklen der Epithelzellen liegen. Das meint wohl EHRHARD, wenn er sagt (S. 319): «Diese erzeugen bisweilen um sich einen hellen Hof im Protoplasma.» Eine solche Wanderzelle mit hellem Protoplasma in der Epithelzelle zeigt Fig. 31, die außerdem gerade eine in der Grenze der Basalmembran liegende Zelle aufweist mit ebenfalls sehr hellem Protoplasma.

Sind diese Wanderzellen nun in den Epithelzellen angelangt, so sieht man sehr bald ihr Protoplasma mit gelbbraunen oder dunkelbraunen Nahrungsballen erfüllt, weshalb dann auch die Grenzen ihres Protoplasmas gegen das der Epithelzellen nicht mehr zu erkennen sind oder nur durch die Umrisse des aufgenommenen Nahrungsballens in etwas angedeutet werden.

Haben sie sich vollgefressen, so beginnt, ob direkt, ob später, vermag ich nicht zu sagen, da sie sich allem Anschein nach ohne merkliche Veränderung sehr lange in den Epithelzellen aufhalten können, die Auswanderung aus dem Epithel mit samt den aufgenommenen Nahrungsballen. Auch dafür habe ich eine Reihe Bilder beobachten können.

Ich verwies schon auf Fig. 27, die recht anschaulich zeigt, wie die beiden Wanderzellen den Nahrungsballen aus der Epithelzelle heraus-

befördern. Ferner verweise ich auf Fig. 32, in der eine Wanderzelle mit einem aufgenommenen Nahrungsballen eben durch die Basalmembran

Fig. 34.

Wie 33, stärker vergrößert. Lymphzellen mit und ohne Nahrungsballen auf den Maschen und innerhalb der Lumina.

Fig. 35.

Kleineres Blutgefäß aus der Nähe des Oesophagus. Lymphzellen mit Nahrungsballen im Lumen.

hindurchgewandert ist. Daß der darüber liegende umfangreiche Nahrungsballen in der Epithelzelle keinen Kern einer Wanderzelle

aufweist, wird wohl nur daran liegen, daß er fortgeschnitten ist. (Es handelt sich um eine Schnittdicke von $3\ \mu$.) In Fig. 31 ist ein solcher Nahrungsballen im Innern der Wanderzelle bereits weiter ins Bindegewebe hinein gelangt.

Es erhebt sich nun die Frage: Wo bleiben diese Wanderzellen mit ihren aufgenommenen Nahrungsballen? Vom Darm ausgehend, habe ich ihre Existenz im ganzen umgebenden Bindegewebe feststellen können und zwar mitunter sehr häufig (Fig. 20, 31, 33). Dabei konnte ich ein Abnehmen der Färbung der Nahrungsballen feststellen, je weiter sie sich vom Darmepithel entfernten. Um ihrem weiteren Schicksal auf die Spur zu kommen, beschränkte ich mich nicht auf das eigentliche Darmbindegewebe, sondern verfolgte die Wanderzellen mit den aufgenommenen Nahrungspartikelchen auch im lacunären Bindegewebe, das nach VOGT und YUNG von der Blutflüssigkeit des Tieres durchspült wird. So fand ich diese Wanderzellen zunächst auf den Maschen des lacunären Gewebes, dann aber auch frei in den Lumina liegend. In Fig. 33 habe ich eine Masche dieses Gewebes mit mehreren daraufliegenden Wanderzellen gezeichnet, die Nahrungsballen mit verschieden braunem Farbton in sich aufgenommen haben. Bedeutend stärker vergrößert habe ich einen Teil einer Masche mit angrenzendem Lumen in Fig. 34 dargestellt. Zwei Wanderzellen mit noch verhältnismäßig dunkelbraun gefärbten Nahrungsballen liegen noch auf den Maschen, während einige andre mit allen Abstufungen blasser gewordener Einschlüsse sich innerhalb des Lumens unter gewöhnlichen Lymphzellen befinden.

Weiterhin konnte ich diese Wanderzellen beobachten in den Blutbahnen, ja auch in der großen Aorta und im Herzen. Fig. 35 zeigt ein kleineres Blutgefäß aus der Nähe des Oesophagusepithels, das in seinem Lumen wiederum die Wanderzellen zeigt, mit mehr oder weniger blasser gewordenen Einschlüssen. Daher möchte ich vermuten, und ich glaube, nach meinen übereinstimmenden Beobachtungen mit einiger Wahrscheinlichkeit, daß diese Wanderzellen, in denen ich nichts andres als Lymphzellen erblicke, durch das Capillarsystem in die Blutbahnen gelangen, wo der von ihnen aufgenommene Nahrungsballen noch weiter einer intracellulären Verdauung anheimfällt. Vier solcher einzelner Amöbocyten in verschiedenen Stadien der intracellulären Verdauung der aufgenommenen Nahrung zeigen die Fig. 36—39, von denen Fig. 36, 37, 39 aus dem Darmabschnitt im Herzlumen stammen und sich in fortschreitender Entfernung vom Darmepithel nach dem Herzlumen hin fanden. Fig. 38 entstammt dem Bindegewebe der Leber. Die Figuren zeigen ein allmähliches Aufspalten des ehemals kompakten

Nahrungsbällens und einen Zerfall in kleinere kugelige Bällen mit gleichzeitigem Blasserwerden. Ob diese Verdauung bis zum Ende verläuft, oder ob Excretstoffe von den Lymphzellen noch an das BOJANUSSCHE Organ abgegeben werden, ob ferner die hier beschriebene beobachtete Phagocytose mit ähnlichen von DE BRUYNE im Mantel und den Kiemen von *Anodonta* am Lebenden beobachteten Erscheinungen in Zusammenhang steht, müßte auf Grund spezieller Untersuchung vor allem des ganzen Bindegewebes von *Anodonta* festgestellt werden.

Von den Beobachtungen habe ich nur das mitzuteilen versucht, was mir als sicher erschien. Eine Stütze finde ich dafür vor allem in

Fig. 36.

Fig. 37.

Fig. 38.

Fig. 39.

Verdauung der Nahrungsbällens innerhalb der Lymphzellen unter Zerbröckelung und Abnahme der Färbung. Fig. 36, 37 u. 39 aus der Nähe des Darmes. Fig. 38 aus dem Leberbindegewebe.

der letzten Arbeit über das Grünen der Austern von CARAZZI. Worin der Farbstoff besteht, der das Grünen hervorruft, interessiert uns hier nicht. Ich greife daher hier nur kurz das Morphologische heraus, indem ich mich auf die CARAZZISCHEN Figuren und auf die Zusammenfassung bei W. BIEDERMANN stütze.

Unter dem Wimperapparat der Darmepithelzelle der Auster sammeln sich in einer bestimmten Zone feine grüne Körnchen an, die sich nach dem basalen Ende der Zellen zu größeren Körnchen zusammenballen (CARAZZI, Fig. 12) und von Amöbocyten, die in das Epithel eindringen, aufgenommen werden. Alsdann wandern die Amöbocyten mit den grünen Körnchen aus dem Epithel in das Bindegewebe und

gelangen schließlich auch in die Blutbahnen (CARAZZI, Fig. 18). Zuletzt finden sie sich auch in der Leber, deren Grünfärbung erst sekundär von den mit grünen Körnchen beladenen Amöbocyten veranlaßt werden soll. Wir haben es also auch hier bezüglich der Phagocytose in den Darmepithelzellen mit einem ganz analogen Vorgang zu tun, wie ich ihn bei *Anodonta* beobachten konnte. Möglicherweise haben wir es in dieser Phagocytose mit einem ganz allgemeinen Vorgang bei den Lamellibranchiern zu tun, auf den nur bei den Austern infolge der damit verbundenen Grünfärbung des Tieres eher die Aufmerksamkeit gerichtet wurde. Anschließend daran, daß CARAZZI der grün gefärbten Substanz die Bedeutung eines Nährstoffes beimißt, was also mit

Fig. 40.

Amitotische Teilung von Lymphzellkernen.

meinen Beobachtungen, wo es sich um einfache Nahrungsballen handelt, vollkommen übereinstimmt, sagt BIEDERMANN (S. 1040): »Sollte es sich herausstellen, daß die erwähnte Auffassung CARAZZIS Berechtigung hat, so würde es sich um ein sehr klares Beispiel dafür handeln, daß amöboide Wanderzellen unter Umständen beim Transport von Assimilationsmaterial eine wesentliche Rolle spielen.«

Zum Schluß sei noch erwähnt: Unter den sich reichlich in der Nähe des Darmes findenden Wanderzellen fand sich eine Reihe von Stadien amitotischer Kernteilung, wie ich es in Übereinstimmung mit den Beobachtungen CARAZZIS, der für die Kerne der Wanderzellen ebenfalls amitotische Teilung angibt, deuten möchte. Eine Reihe solcher Stadien sind in Fig. 40 zusammengestellt.

Fassen wir das Ergebnis dieses Abschnittes kurz zusammen, so bietet sich die morphologische Seite der Nahrungsaufnahme folgendermaßen dar: In flüssigem Zustande wird die Nahrung ohne irgendeine sichtbare Veränderung des Wimperapparates von sämtlichen Flimmerzellen des Darmkanals, die Kristallstielalte ausgenommen, resorbiert und kondensiert sich erst unterhalb des Faserwurzelapparates zu kleinen Tröpfchen, die mit Ausnahme des Kristallstieldarmes von Osmiumsäure geschwärzt werden. Diese vermutlich Fett enthaltenden Tröpfchen ballen sich bei intensiver Ernährung zu größeren Tropfen zusammen. Das allmähliche Blasserwerden nach dem basalen Ende

der Zelle hin deutet auf eine Verarbeitung der leichter verdaulichen Fette im Protoplasma der Epithelzellen hin. Zugleich nehmen die Einschlüsse an Umfang ab. Immer mehr in einen braungelben Farbton übergehend, sammeln sie sich im unteren Teil der Zelle zu kompakten Massen, den Nahrungsbällen an. Um diesen Zeitpunkt dringen aus dem umgebenden Bindegewebe Lymphzellen mit amöboid beweglichen Protoplasma in das Epithel ein, nehmen die Nahrungsbälle in sich auf, um dann nach kürzerer oder längerer Zeit aus dem Epithel wieder ins Bindegewebe auszuwandern. Bei der nun folgenden Wanderung in das gesamte Bindegewebe des Tieres, das Capillarsystem und die Blutbahnen, nehmen die Einschlüsse des Protoplasmas unter dem Einfluß der intracellulären Verarbeitung allmählich eine blässere Färbung an und spalten sich in größere und schließlich in kleine Tröpfchen, die immer blässer werden und schließlich einen hellgelben Ton annehmen oder auch ganz zu verschwinden scheinen. Auf Grund dieser Beobachtungen vermute ich, daß der ganze Vorgang nichts anderes bezweckt, als eine möglichst gleichmäßige Verteilung von Assimilationsmaterial innerhalb des ganzen Tierkörpers. Damit soll aber nicht gesagt werden, daß die Verdauung ausschließlich auf diese Weise, sondern nicht auch innerhalb der Epithelzellen des Darmes bewerkstelligt würde, sondern es darf wohl außerdem angenommen werden, daß auch innerhalb der Darmepithelzellen eine Verarbeitung und Resorption der Nahrungsbestandteile eintritt.

d. Die Secretion.

Wurde bei Behandlung der Nahrungsaufnahme gezeigt, daß mit Ausnahme geringer Partien der gesamte Darmkanal zur Resorption verflüssigter Nahrung befähigt ist, so scheint sich die Secretion in der Verteilung auf die einzelnen Darmabschnitte nach meinen Beobachtungen anders zu verhalten. W. BIEDERMANN sagt darüber: »Überall finden sich zwischen den schlanken Flimmerzellen, wenn auch nur spärlich, secernierende Elemente (Schleimzellen) in verschiedenen Entwicklungsstadien eingestreut.« Inwieweit die Angabe für *Anodonta* gültig ist, wird im folgenden zu erläutern sein.

1. Oesophagus.

Stets haben sich hier secernierende Zellen gefunden in einer Anzahl, die man, wie es scheinen will, nicht gerade als spärlich bezeichnen kann, wenn sie einen nicht allzu kleinen Bruchteil des ganzen Epithels ausmachen.

Für alles weitere gültig, sei schon hier betont, daß diese secernierenden Zellen sowohl bei Hämatoxylin, als auch bei Safraninfärbung stets durch ihr bedeutend helleres Protoplasma sich von den übrigen Zellen auszeichnen und dadurch leicht erkenntlich sind. Während in demselben Präparat die einzelligen Drüsen des Fußepithels bei Hämatoxylin violett-blau, bei Safranin kirschrot gefärbt sind, nimmt diese Färbung beim Übergang des Körperepithels in das Oesophagusepithel allmählich ab, um einer ganz hellen Färbung, bzw. völligen Farblosigkeit Platz zu machen. In einigen Fällen ließ sich allerdings auch eine Färbbarkeit der secernierenden Elemente eine Strecke weit in den Oesophagus hinein feststellen. Betrachten wir ein secernierendes Epithel im Querschnitt (Fig. 41), so erkennen wir zunächst, daß die in Secretion befindlichen Zellen sich gegen die im Querschnitt polygonalen Nachbarzellen abgerundet haben und hier

Fig. 41.

Oesophagus. Secernierendes Epithel im Querschnitt mit Schlußleisten. Die secernierenden Zellen abgerundet.

ebenfalls durch ihre auffallend helle Färbung geradezu als Lücken im Epithel erscheinen können. Ist das Querschnittsbild gerade in der Höhe der Basalkörper geführt, so bemerkt man, daß die abgerundeten Zellquerschnitte durch einen stärkeren Ring gegen die Nachbarzellen abgegrenzt sind. Wir haben hier nichts andres als die sogenannten Schlußleisten vor uns, d. h. um den oberen Teil unter-

halb des Zellsaumes herumlaufende Verdickungen der Zellmembran, die besonders an secernierenden Zellen in verstärktem Maße hervortreten, aber auch an den ruhenden Zellen mitunter sehr deutlich zu erkennen sind (vgl. darüber auch EHRHARD, S. 316 und Fig. 1 in IV u. M). Für ihre Bedeutung gibt es nach EHRHARD drei Ansichten: Erstens, sie sollen das Eindringen schädlicher Substanzen in die Interzellularlücken verhindern, zweitens, sie sollen zur Zellvermittlung, drittens als formhaltende Einrichtungen dienen. Wie schon erwähnt, erweist sich das Darmepithel als durchaus lückenlos, d. h. Interzellularräume existieren nicht, also wird dadurch die erste Auffassung für uns hinfällig. Die Annahme einer Vermittlung ist nach EHRHARD aus dem Grunde mit Schwierigkeiten verknüpft, weil es zahlreiche Epithelien ohne diese Schlußleisten gibt. Im folgenden wird sich wiederholt Gelegenheit finden, auf Grund meiner Beobachtungen

auf die formerhaltende Bedeutung der Schlußleisten hinzuweisen, zumal die Vorgänge der Secretion mit ihren wechselnden Druckverhältnissen dafür besonders geeignet sind.

Kehren wir zurück zur Betrachtung der secernierenden Zellen im Oesophagus. Schon hier will ich bemerken, daß das äußere Bild der Secretion in weitem Maße abhängig ist von den wechselnden Seitendruckverhältnissen, welche die secernierende Zelle in den einzelnen Darmpartien zu überwinden hat. Aus dem Übergang des Körper-epithels in das Oesophagusepithel stammt Fig. 42. Die beiden secernierenden Zellen haben bedeutend größeren Querdurchmesser angenommen als die Nachbarzellen und haben durch ihren Seitendruck die Nachbarzellen concav zusammengedrückt. Bemerkenswert ist, daß sich der Durchmesser nach der Außenseite hin bedeutend verkleinert. Es ist diese Erscheinung auf die zusammenhaltende Wirkung der allerdings hier nicht sichtbaren Schlußleisten zurückzuführen. Die Kerne der beiden secernierenden Zellen sind im Gegensatz zu denen der Nachbarzellen mehr basalwärts gelagert, lassen aber hinsichtlich ihres Aussehens und ihrer Färbung keinen Unterschied vor denen der Nachbarzellen erkennen, wenn man davon absieht, daß sie sich infolge des ihnen gebotenen größeren Raumes etwas abgerundet haben.

Fig. 42.

Secernierende Zellen vom Übergang des Oesophagusepithels in das Körner-epithel.

Auschaulicher noch tritt die Form der secernierenden Zellen an den hohen schmalen Zellen aus dem Oesophagus zutage (Fig. 43): Schon früher wies ich darauf hin, daß diese gleichwohl im basalen Teil noch Lymphzellen mit Nahrungsballen beherbergen. Über die Form der Zellen läßt sich im Oesophagus folgendes sagen: Im basalen Teil den mannigfachsten Veränderungen unterworfen, verengert sich der Durchmesser in der Region zwischen Kern und Faserwurzelapparat beträchtlich, um dann wieder anzuschwellen, wobei die Nachbarzellen durch den Druck eingebuchtet werden (Fig. 43), um mit einer engeren Öffnung gegen das Darmlumen hin zu münden. Diese Verhältnisse scheinen überall da zu herrschen, wo die Zellen unter hohem seitlichen Druck stehen, wie es hier (Fig. 43) bei den hohen Zellen aus dem Oesophagus der Fall ist.

Recht deutlich sind hier zum Teil die Schlußleisten zu erkennen, als etwas stärkere Verdickungen als die Basalkörperchen, in deren Höhe sie liegen. Ferner tritt auch hier die mehr basale Lage der Kerne hervor. Im unteren Teil zeigen die Zellen unregelmäßige, alveoläre Strukturen des Protoplasmas, die Kerne eine mehr abgerundete Gestalt. Von dem ehemals vorhandenen Wimperapparat ist in diesen Zellen keine Spur mehr zu erkennen. Über die allmähliche Umwandlung von Wimperzellen in secernierende Zellen vergleiche die Ausführungen weiter unten.

Den oberen Teil einer secernierenden Zelle bei stärkerer Vergrößerung mit den beiden Nachbarzellen zeigt Fig. 44. Zunächst weise ich hin auf

Fig. 43.

Oesophagus. Hohe, secernierende Zellen. Im basalen Teile Lymphzellen mit Nahrungsbällen. Deutliche Schlußleisten.

Fig. 44.

Oesophagus. Oberer Teil einer secernierenden Zelle mit wabiger Struktur. Starke Schlußleiste.

die eigenartige Form. In der Region zwischen Kern und Faserwurzelapparat eng, drückt die secernierende Zelle in der Region der Faserwurzeln die Nachbarzellen concav zusammen, um dann im obersten Teil von der hier außerordentlich kräftig entwickelten Schlußleiste zusammengehalten zu werden, die EHRHARD recht anschaulich mit einem Faßreifen vergleicht. Zugleich tritt hier (Fig. 44) unverkennbar ihre Lage unterhalb des Zellsaumes, der Cuticula hervor. Dadurch ist der hinausgepreßte Secrettropfen außerstande, die Zellen

an ihrer oberen Grenze zu deformieren, wodurch die Nachbarzellen ungehindert um die Secretion weiter die Locomotion der Nahrung besorgen können. In recht klarer Weise trat hier (Fig. 44) das nach GURWITSCH durch Auflösung der Mucingranula entstandene wabige Bild des Protoplasmas zutage. (Vgl. damit auch GURWITSCH, Fig. 104, die zu meinem Bilde im oberen Teil ein direktes Analogon liefert.) Besonders deutlich trat diese Struktur im oberen faßförmig angeschwollenen Teil hervor und wurde nach unten hin undeutlicher. Solche Bilder, wenn auch nicht mit derselben schematischen Klarheit, konnte ich wiederholt beobachten.

2. Magen, Kristallstieldarm, Dünndarm.

Im Magen scheinen die sezernierenden Elemente, im Gegensatz zum Oesophagus, nur sehr spärlich vorzukommen. In den meisten Präparaten fehlten sie trotz sonstiger normaler Ernährungsbedingungen ganz und in den übrigen konnte ich sie mit Sicherheit auch nicht feststellen. Wenn wir daran denken, daß hier ja die Mitteldarmdrüse ihre umfangreichen Secretmassen in den Magen ergießt, so darf das nicht weiter befremden. Allerdings habe ich dabei den schon oft erwähnten besonderen Fall der Secretion im Magen ausgenommen, d. h. diejenigen Zellen, die den Secretbelag absondern. Hier liegen lauter secernierende Zellen nebeneinander (Fig. 14) und noch deutlicher als im Oesophagus treten hier die im Vergleich zum Zelldurchmesser sehr kräftig entwickelten Schlußleisten hervor. Mit GOLDSCHMIDT (nach EHRHARD, S. 316) möchte ich sie hier mit einem auf die Zellen aufgelegten Drahtgitter vergleichen. Hier kommt die formerhaltende Bedeutung der Schlußleisten wohl am anschaulichsten zum Ausdruck, indem dadurch ein Zusammenfließen der Zellen an ihrem oberen Ende verhindert wird. Aus den Zellen quellen Secrettropfen hervor, die offenbar dann miteinander verschmelzen und zu der Schichtung des Secretbelages Veranlassung geben. Die Kerne lagen hier nicht basalwärts, sondern alternierend in mittlerer Zellhöhe.

Was für den Magen gilt, läßt sich auch vom Kristallstieldarm aussagen; auch hier konnte ich secernierende Elemente nur sehr spärlich feststellen, in den meisten Fällen jedoch überhaupt nicht. (Auf die von mir vermutete Secretionstätigkeit des Epithels der Kristallstiefalte habe ich in dem speziellen Kapitel näher einzugehen.) Auch das ist wiederum erklärlich, wenn wir wohl mit Recht annehmen, daß die Versorgung mit den Secretmassen der Leber sich nicht allein auf den Magen, sondern auch noch auf den Kristallstieldarm erstreckt. Aber

auch im Dünndarm zeigen sich secernierende Elemente keineswegs häufig, in manchen Präparaten fehlten sie ganz. Gleichwohl scheinen sie je nach dem Ernährungszustande häufiger vorkommen zu können,

Fig. 45.

Dünndarm. Secernierende Zellen. — Fettresorption. Wimperzellen concav eingedrückt.

wie ein Blick auf Fig. 45 lehrt, die dem Dünndarm entnommen ist. Ich hatte schon früher zu erwähnen, daß diese Secretzellen eigentümlicherweise noch reichlich aufgenommene Nahrungströpfchen zeigen, woraus man also schließen kann, daß diese secernierenden Zellen vor nicht allzulanger Zeit noch als Wimperzellen funktioniert haben müssen. Abgesehen von den Nahrungsballen, die, wie schon erwähnt, sich sehr lange im Epithel halten können, fand ich ältere secernierende Zellen stets frei von Einschlüssen. Auch hier haben die Secretzellen die Nachbarzellen concav zusammengedrückt und zeigen am oberen Ende nur eine enge Öffnung in das Darmlumen. Im übrigen kommt die an den betreffenden Elementen im Oesophagus ausgeprägte Form hier nicht so stark zur Geltung. Auch kann man hier nicht von einer mehr proximalen Lage des Kernes reden. Außerdem beschränkt sich hier die helle Färbung der secernierenden Zellen mehr auf den oberen Teil der Zelle, alles Anzeichen dafür,

daß wir es hier mit ziemlich jungen Entwicklungsstadien zu tun haben. Auf älteren Stadien greift die helle Färbung auch auf den unteren Teil der Zelle über.

3. Enddarm.

Hier ändern sich sofort die Verhältnisse. Konnten wir schon im Oesophagus kaum mehr von einem spärlichen Auftreten secernierender Elemente reden, so wird dies hier bei dem massenhaften Vorkommen von Zellen, die sich in lebhaftester Secretion befinden, gänzlich hin-fällig. Ich betone das mit Rücksicht auf die zu Anfang des Kapitels zitierte BIEDERMANNsche Angabe. Dasselbe gilt auch für die Angabe von C. SCHNEIDER: »Das Enteroderm besteht aus hohen cylindrischen Nährzellen, zwischen denen in geringer Zahl, am Rectum gar nicht, Schleimzellen vorkommen.« Ich bemerke dazu nur, daß sämtliche noch von mir in diesem Abschnitt zu besprechenden Figuren (46—51)

aus dem Enddarm stammen und zwar die meisten aus dem letzten Teil. Da ich am Rectum secernierende Zellen nie vermißt habe, so ist mir diese Angabe SCHNEIDERS unverständlich.

Hatte ich früher gelegentlich der Mitteilungen über Wimperapparat und Mitose von Flimmerzellen darauf hingewiesen, daß secernierende Zellen auf der concaven Seite bei weitem häufiger vorkommen, als auf der Typhlosolis und im Anschluß daran bemerkt, daß ich darin eine gewisse Arbeitsteilung erblicke, indem die Zellen der concaven Seite mehr die Secretion, die der Typhlosolis mehr die Fortbewegung der Nahrung übernehmen, so wurde mir bei speziellerem Studium der Secretionserscheinungen im Enddarm diese Auffassung immer wahrscheinlicher. Die größte Anzahl secernierender Zellen jedoch fand ich in den beiden Falten, d. h. dort, wo die Typhlosolis in die concave Seite übergeht. Ausnahmslos war dort die Ansammlung von secernierenden Elementen mit Zottenbildung verbunden. Ich erinnere daran, daß das Epithel der Typhlosolis sich von dem der concaven Seite durch die stärkere Ausbildung seines Wimperapparates und durch die Convergenz seiner Faserwurzeln auszeichnet. Da bei der Umbildung von Wimperzellen zu secernierenden Elementen, wie wir sehen werden, die stärkere oder schwächere Ausbildung des Wimperapparates auf die Form der Umwandlung von Einfluß ist, so möchte ich die Verhältnisse auf der Typhlosolis und auf der concaven Seite gesondert besprechen.

α. Typhlosolis.

In einer zusammenfassenden Arbeit über die blasenförmige Secretion hat HENSCHEN Beobachtungen aus verschiedenen Tiergruppen zusammengestellt und da findet sich bei ihm über *Anodonta* folgendes: Erstes Zeichen beginnender Secretion dürfte auch hier dasjenige sein, daß eine helle Partie unter der Cuticula aufzutreten scheint. Dann sieht man kleine Bläschen, die sich zwischen den Basalknoten hervor-drängen, indem sie die Cuticula vor sich hertreiben. Nach größerem oder kleinerem Zuwachs werden sie abgeschnürt, um dann zu bersten oder zu zerfallen.« Leider gibt HENSCHEN nicht genau an, welcher Gegend des Darmes er das Bild entnommen hat, und ich habe es trotz Bemühen auch aus dem beigegebenen Bilde (Fig. 5) nicht entnehmen können, da es an Schärfe zu wünschen übrig läßt. Da ich ähnliche Verhältnisse, wie sie HENSCHEN beschreibt, an den Zellen der Typhlosolis des Enddarmes beobachten konnte, so möchte ich vermuten, daß seinen Untersuchungen diese Zellen zugrunde gelegen haben. Mit

HENSCHEN konnte ich auf der Typhlosolis ein Austreten von relativ großen Secretblasen aus den Flimmerzellen beobachten, ohne daß diese zuvor den Wimperapparat verloren hätten. Indessen konnte ich trotz vielem Bemühen nicht beobachten, daß die Secretblasen, wie es HENSCHEN beschreibt, zwischen den Basalkörperchen austreten sollen, und in dieser Beziehung scheint mir HENSCHENS Bild wenig überzeugend. Vielmehr bleibt der ganze Wimperapparat als solcher ein geschlossenes Ganze und die Secretblasen treten in dem freien Raum zwischen

Fig. 46.

Enddarm: Typhlosolis. Secretion bei konvergenten Faserwurzeln. Zwischen Schlußleiste und Wimperapparat austretende Tropfen.

Wimperapparat und Schlußleiste aus, der sich an den Zellen der Typhlosolis in der Regel findet. Diese Art des Austrittes der Secretblasen konnte ich sehr häufig beobachten. Dadurch kommen Bilder zustande, wie ich eines in Fig. 46 wiedergegeben habe. Beiderseits aus der im oberen Abschnitt etwas heller gewordenen Zelle sehen wir zwischen Wimperapparat und Zellmembran Secrettropfen von ganz hellem Aussehen austreten, die sich durch ein dünnes Häutchen gegen das Darmlumen hin abgrenzen. Der ganze Wimperapparat zeigt kaum eine merkliche Veränderung. Während die Secrettropfen den über ihnen lagernden Teil der Cuticula vermutlich durch Auflösung beseitigt haben, ist sie oberhalb der Basalkörperchen noch vollständig erhalten. Nur die Wimpern sind, wohl infolge der Konservierung, untereinander verklebt.

Ich weise ferner wieder hin auf das deutliche Hervortreten der Schlußleiste (Fig. 46). Allerdings ist hier die Zelle im oberen Teil trotz der Schlußleiste verbreitert, aber wir müssen im Auge behalten, daß es sich hier um Zellen der Typhlosolis handelt, die unten notwendig auch unter normalen Bedingungen einen kleineren Querschnitt haben müssen als oben.

Ich suchte nun zu ergründen, ob die Wimperzelle nach einer solchen Secretion sich wieder restaurieren kann, oder ob sie einmal als Secretzelle fungierend weiter secerniert, den Wimperapparat zurückbildet und nach einer mehr oder weniger langen Tätigkeit schließlich degeneriert.

Nach meinen Beobachtungen möchte ich mich für das letztere entscheiden. Ich konnte nämlich auf der Typhlosolis, dem hier im allgemeinen spärlichen Auftreten von Secretionserscheinungen entsprechend, allerdings nicht allzu häufig Zellen beobachten, die ihren Wimperapparat vollkommen verloren hatten und sich in lebhaftester Secretion befanden. Andererseits finde ich auf der Typhlosolis degenerierende Zellen in demselben Umfang wie die sezernierenden Zellen, natürlich in verschiedenen Zuständen des Epithels. Diese lassen in ihrer Verteilung und ihrer Form sowie in ihrer Struktur keinen Zweifel daran aufkommen, daß wir es hier mit degenerierenden Secretrzellen zu tun haben.

Auf die speziellen Vorgänge bei der Degeneration habe ich weiter unten ausführlicher zurückzukommen. Nur soviel sei hier erwähnt, daß ich an den degenerierenden Secretrzellen niemals auch nur eine Spur des einstigen Wimperapparates entdecken konnte. Deswegen nehme ich an, daß der Wimperapparat während der Secretion allmählich zugrunde geht und sich nicht wieder restauriert. Bei genauerem Absuchen des Epithels fand ich dann auch Bilder, die das allmähliche Degenerieren des Wimperapparates zeigten. Ein solches Übergangsstadium bei starker Vergrößerung zeigt Fig. 47, in der ich die Verhältnisse kaum schematisiert und möglichst genau wiedergegeben habe. Ich nehme an, daß der große, der Zelle aufliegende Secretpfropf durch Vereinigung mehrerer, zwischen Wimperapparat und Zellmembran ausgestoßener Tropfen entstanden ist. Der obere Teil der Zelle ist von deutlichen Bläschen erfüllt, und das Bemerkenswerte ist, daß sie sich in längsgestellten Reihen angeordnet haben, entsprechend dem Verlaufe der Faserwurzeln, die stellenweise noch deutlich, aber ohne scharfe Konturen vorhanden sind. Sehr deutlich ließ das Bild fernerhin noch die Basalkörperchen hervortreten. Von Wimpern war indessen keine Spur zu entdecken. Der Secretpfropf selbst zeigte deutlich wabige Struktur, ähnlich wie bei dem oben erwähnten Bilde aus dem Oesophagus (Fig. 44).

Fig. 47.

Enddarm: Typhlosolis.
Wimperapparat in Rückbildung. Wabige Struktur des großen die Zelle überdeckenden Tropfens.
Schlußleiste.

Zuletzt weise ich noch auf die wiederum sehr deutlichen Schlußleisten hin, denen gegenüber der Rest des Wimperapparates von dem Secret etwas aus der Zelle herausgehoben erscheint. Ich erwähne noch,

daß ich derartige Verhältnisse mehrfach, wenn auch im ganzen ziemlich selten beobachten konnte, was mit Rücksicht auf das nicht häufige Vorkommen von secernierenden Elementen auf der Typhlosolis und mit Rücksicht darauf, daß es sich hier um Übergangsstadien handelt, nicht weiter befremden darf. Zusammenfassend möchte ich also die Secretionserscheinungen auf der Typhlosolis so ansehen: Infolge der Resistenz des Wimperapparates und der Convergenz der Faserwurzeln müssen die Secrettropfen in dem Raum zwischen Wimperapparat und Schlußleiste aus der Zelle austreten, vereinigen sich aber bei gesteigerter Secretion zu einem großen Tropfen, der dann abgeschnürt wird und platzt. So kann möglicherweise die Zelle noch eine Zeitlang ihren Wimperapparat behalten, doch glaube ich nach meinen Beobachtungen annehmen zu dürfen, daß auch er allmählich zugrunde geht. Die Zelle funktioniert dann als Secretzelle, bis sie in der unten näher zu beschreibenden Weise degeneriert und ihre Substanz von den Nachbarzellen resorbiert wird.

β. Concave Seite.

Weit häufiger, wie schon erwähnt, und besser zu verfolgen sind die Secretionserscheinungen auf der concaven Seite. Das massenhafte Auftreten secernierender Zellen ruft hier sehr häufig eine Zottenbildung auf der ganzen concaven Seite hervor, wodurch ein schon bei schwächeren Vergrößerungen auffallendes Bild entsteht. Zwei solcher Zotten habe ich bei stärkerer Vergrößerung in Fig. 48 wiedergegeben. Im unteren Teil nicht wesentlich von den benachbarten Wimperzellen unterschieden, zeichnen sie sich nach oben hin allmählich durch ihre hellere Färbung aus, falls das Secret noch nicht aus der Zelle ausgetreten ist, sonst durch einen aufsitzenden Secretpfropf.

Es können, wie das auch aus Fig. 48 hervorgeht, mehrere nebeneinander liegende Wimperzellen zu secernierenden Elementen werden, indessen ist zu betonen, daß ich stets noch intakte Wimperzellen in wenigstens gleicher Anzahl unter die Secretzellen eingestreut fand (Fig. 48). Da infolge der Secretmassen die Konservierung der Wimpern nicht immer gelingt und die Feststellung der Faserwurzeln hier größere Schwierigkeiten macht, als auf der Typhlosolis, so kann bei oberflächlicher Betrachtung der Eindruck entstehen, als ob die ganze concave Seite in Secretion begriffen sei. Ich hatte früher erwähnt, daß in den sezernierenden Zellen die Kerne mehr basalwärts lägen. Hier tritt indessen eine Abweichung von dieser Regel ein, indem hier infolge der Zottenbildung eine Verschiebung der Kerne nach dem distalen

Ende zu eintritt. Der seitliche Druck äußert sich ferner in der Gestalt der Zellkerne, die eine länglichere Form annehmen (vgl. Fig. 48 die Kerne in den Zotten und in den Krypten).

Untersuchen wir das Epithel auf der concaven Seite genauer, so können wir leicht alle Stadien des Übergangs von Flimmerzellen zu secernierenden Zellen feststellen. Das erste Anzeichen beginnender Secretion besteht darin, daß die betreffende Zelle besonders im oberen Teile eine hellere Färbung annimmt als die Nachbarzellen. Dann scheinen zuerst die Faserwurzeln, die, wie erwähnt, auf der concaven Seite bedeutend schwächer entwickelt sind als auf der Typhlosolis, zu verschwinden. Im einzelnen konnte ich ihre Rückbildung nicht verfolgen, sie beginnt indessen schon auf einem ziemlich frühen Stadium und mit dem Hellerwerden der Zelle verschwinden sie ganz. Wann die Wimpern verloren gehen, konnte ich mit Bestimmtheit nicht feststellen, jedenfalls aber sehr früh, da sie an den meisten Übergangsstadien nicht mehr zu beobachten waren. Zudem ist gerade bei einem secernierenden Epithel sehr schwer zu entscheiden, inwieweit Einwirkungen der Konservierungsflüssigkeit mit im Spiele sind. In Analogie jedoch mit meinen früheren Beobachtungen gelegentlich der Mitose von Flimmerzellen, wo ich eine Abstoßung der Wimpern feststellen konnte, welche Beobachtung nachträglich durch weitere ganz ähnliche Bilder, wie ich sie dort gegeben habe, bestätigt wurde, möchte ich auch hier vermuten, daß die Wimpern abgestoßen werden, aus dem Grunde, weil, wie mir scheint, eine beginnende Secretion und eine Resorption nicht gerade leicht zu vereinbaren sind.

Fig. 48.

Enddarm: concave Seite. Zottenbildung durch reichliche Secretion. Secernierende Zellen mit intakten Wimperzellen abwechselnd.

Länger als Wimpern und Faserwurzeln lassen sich die Basalkörnchen

in den Übergangsstadien verfolgen. Im weiteren Verlauf färbt sich die Zelle nun im oberen Abschnitt immer heller und bald haben wir das Bild einer typischen Becherzelle vor uns. In Fig. 49 sind zwei solcher Zellen mit ihren Nachbarzellen abgebildet und zwar nur der oberste Teil der Zellen. Die linke der beiden Zellen zeigt auf diesem Stadium noch gut sichtbar die Basalkörperreihe mit der darüber liegenden Cuticula, die bereits ihre scharfe Begrenzung verloren hat und von den Zwischenstücken nichts mehr erkennen läßt.

Für die concave Seite allgemein gültig ist, daß hier die Schlußleisten in ihrer Entwicklung hinter denen der Typhlosolis bedeutend zurückstehen und deshalb in der Regel nur mit Mühe zu erkennen sind.

Fig. 49.

Enddarm: concave Seite. Übergang von Wimperzellen zur Secretion. Ausbildung von Becherzellen. Basalkörper noch teilweise erhalten.

Kehren wir zurück zu Fig. 49, so zeigt die rechts gelegene Zelle ein etwas weiter vorgeschrittenes Stadium. Die Stelle der Basalkörperreihe nimmt zum großen Teil ein Abschlußhäutchen

ein, wie ich es auch bei der Degeneration des Wimperapparates bei den mitotischen Vorgängen beobachten konnte. In der linken Ecke der Zelle jedoch ist noch ein Rest des ehemaligen Wimperapparates erhalten und sind noch einige Basalkörperchen vorhanden. Die Cuticula lagert nur noch in dürrigen Resten darüber. Zugleich ist die den Becher ausfüllende Secretmasse heller geworden. An den Nachbarzellen sind die Wimpern deshalb nicht eingezeichnet, weil sich nicht mit Sicherheit entscheiden ließ, ob es sich um natürliche oder künstliche Abstoßung der Wimpern handelte. Allerdings konnte ich in der Cuticula keine Zwischenstücke mehr feststellen und die Faserwurzeln waren nur sehr schwach zu erkennen.

Drei ziemlich aufeinanderfolgende Stadien der Umwandlung von Flimmerzellen in secernierende Zellen zeigt auch Fig. 50, der obere Abschnitt dreier nebeneinander liegender Zellen von der concaven Seite aus der Herzgegend. In der rechten Zelle sieht man noch Faserwurzeln, Basalkörperchen und Zwischenstücke erhalten, in der mittleren, im oberen Teile schon etwas heller gewordenen Zelle sind die

Faserwurzeln nur noch kaum erkennbar angedeutet und die Cuticula läßt keine Zwischenstücke mehr erkennen. Die linke Zelle schließlich ist dadurch bemerkenswert, daß sie im Secretpfropf das Begrenzungshäutchen vor sich herschiebend, dieses zum Platzen gebracht hat, und so das Secret frei geworden ist. Hier nimmt, das konnte ich wiederholt beobachten, der Tropfen nicht die ganze Breite der Zelle ein, sondern in der rechten Hälfte der Zelle lassen sich, wenn auch etwas verschwommen, noch eine Reihe von Basalkörperchen feststellen über denen noch ein Rest der ehemaligen Cuticula lagert. Die in den Zellen befindlichen

Fig. 50.

Wie Fig. 49. Abstoßung eines Secretpfropfs. Die Nachbarzellen zeigen Übergangsstadien zur Secretion.

Fig. 51.

Enddarm: concave Seite. Ausstoßung von Secrettropfen. Reste aufgenommenen Fettes. Nahrungsballen.

mit Osmiumsäure geschwärzten Nahrungströpfchen sind schon früher erwähnt.

Liegen mehrere secernierende Zellen nebeneinander, so kommen Bilder zustande, wie deren eines in Fig. 51 wiedergegeben ist. Die Zellen haben teils die Secrettropfen schon völlig entleert, d. h. das sie anfänglich umgebende Häutchen ist geplatzt und es ist nur noch der Eindruck in dem Protoplasma wahrnehmbar (Fig. 51 links), teils sitzen die Tropfen den Epithelzellen unmittelbar auf. Die Fremdbestandteile der Zelle habe ich schon früher erwähnt.

Wie lange die Zellen so als secernierende Zellen funktionieren können, ist natürlich kaum möglich zu entscheiden. Jedenfalls halte ich eine Wiederherstellung des Wimperapparates nach meinen Beobachtungen für sehr unwahrscheinlich, um nicht zu sagen, ausgeschlossen, sondern nehme an, daß diese Zellen nach kürzerer oder längerer Zeit degenerieren. Die hierbei auftretende Schwierigkeit will ich indessen nicht verhehlen. Wir sahen (Fig. 48, 51), daß ganze Komplexe ununterbrochen nebeneinander liegender Zellen secernieren können. Diese müßten dann alle wohl einmal degenerieren. Wie wird dafür Ersatz geschaffen? Darauf ist zu erwidern: Erstens bleibt trotz der Anhäufung von secernierenden Elementen ein sehr großer Teil Wimperzellen. Zweitens brauchen die secernierenden Elemente nicht alle gleichzeitig zu degenerieren und die Wimperzellen können wachsen auf Kosten der Substanz der degenerierenden Zellen. Drittens hat sowohl EHRHARD (auf der Typhlosolis des Kristallstieldarmes) als auch ich im Oesophagus Mitosen in reicher Menge gefunden. Schließlich erwähne ich, daß ich nachträglich auch dort Mitosen, wenn auch nur vereinzelt, gefunden habe, wo ein Ersatz der Epithelzellen am angebrachtesten erscheint, nämlich in dem Übergang der concaven Seite zur Typhlosolis, wo nach meinen Beobachtungen secernierende Zellen am meisten vorkommen. Andererseits erwähne ich schon hier, daß die degenerierenden Zellen mitunter einen ganz erheblichen Bruchteil des Epithels ausmachen.

Es bestehen also zwischen den secernierenden Zellen des Oesophagus, der Typhlosolis und der concaven Seite gewisse Unterschiede, die mir durch die histologische Beschaffenheit des Epithels bedingt erscheinen. Im Oesophagus konnte ich die Ausbildung becherförmiger Secretzellen, wie ich sie von der concaven Seite des Enddarmes beschrieben habe, nicht beobachten, sondern dort bleibt die Zelle bis zum Grunde ziemlich gleichmäßig hell gefärbt. Andererseits haben wir gesehen, daß auf der Typhlosolis infolge der Widerstandsfähigkeit des hier mit konvergenten Faserwurzeln ausgestatteten Wimperapparates Modifikationen eintreten. Ferner scheinen mir auch die Druckverhältnisse auf die Form der Secretion von wesentlicher Bedeutung zu sein. Vergleichen wir den Durchmesser der Zellen in der Basalkörperhöhe aus dem Oesophagus und aus dem Dünndarm mit dem auf der concaven Seite des Enddarmes, wo der Seitendruck infolge der Falten des Epithels weit geringer ist, so sehen wir, daß die betreffenden Elemente im Oesophagus und im Dünndarm (Fig. 42—45) mit enger Öffnung ins Darm-lumen münden, die der concaven Seite des Enddarmes hingegen (Fig. 48 bis 51) mit verbreitertem Durchmesser.

Zum Schluß bemerke ich: Da, wie schon anfangs erwähnt, die secernierenden Elemente sowohl bei Hämatoxylin- wie bei Safraninfärbung stets auf allen Stadien farblos bleiben, so scheint mir der Ausdruck »Schleimbzellen«, den ich bei BIEDERMANN und SCHNEIDER finde, nicht angebracht zu sein, da eben die Mucinreaktion negativ ausfällt. Nur im Oesophagus beobachtete ich an dessen Mündung bisweilen eine schwache Färbbarkeit der secernierenden Elemente in kontinuierlichem Übergang zu den stark tingierten Schleimdrüsen des Fußes, wie sie sich reichlich in den Crypten zwischen Fuß und vorgestülptem Oesophagus finden.

e. Die Degeneration von Epithelzellen.

Mit den Vorgängen der Secretion sind aufs engste verbunden die Erscheinungen der Degeneration. In einer mehr nebensächlichen Bemerkung sagt EHRHARD darüber (S. 319): »Geht die Zelle zugrunde, so geschieht dies unter den typischen Erscheinungen des 'körnigen Zerfalls'; desgleichen erfolgen die Kerndegenerationen genau in der Art, wie sie BRASIL aus dem Polychaetendarm geschildert hat.« Was EHRHARD unter dem körnigen Zerfall des Protoplasmas verstanden hat, ist mir trotz Bemühen nicht verständlich geworden, und ich habe in meinen Präparaten nichts gefunden, was ich etwa als körnigen Zerfall des Protoplasmas hätte auffassen können. Was weiter die Kerndegenerationen anbetrifft, so gibt BRASIL für den Polychaetendarm nicht nur eine Art an, sondern mehrere. Durch Vergleich meiner Bilder mit dem betreffenden Abschnitt bei BRASIL (S. 168—172) suchte ich die Kerndegenerationen unter eine der von BRASIL beschriebenen Arten zu bringen, jedoch ohne Erfolg. BRASIL gibt hauptsächlich folgende Arten an: 1. Degeneration durch Chromatinausstoßung (*émission de volumineux hyalosphères avec enclave chromatique*). 2. Caryorhexis. 3. Fragmentation des Kernes (*fragmenter et diminuer*). 4. Pycnose und Auflösung. 5. *Grosses boules hyalines avec enclaves chromatiques toujours associées à un noyau*.

An meinen Präparaten konnte ich mit Sicherheit im Anschluß an die Secretionserscheinungen nur einen Degenerationsmodus verfolgen, der allerdings auch aus andern Tiergruppen bekannt ist. Damit soll indessen nicht in Abrede gestellt werden, daß nicht auch andre Arten vorkommen können. Dieser von mir beobachtete Modus verläuft folgendermaßen:

Die ehemals als secernierende Elemente funktionierenden Epithelzellen, die sich durch ihr helleres Aussehen vor den übrigen Zellen aus-

zeichnen, nehmen unter Aufhören der Secretion nach und nach dunklere Färbung an und fallen infolgedessen ebenfalls wieder vor den übrigen Epithelzellen auf, unter denen sie einen nicht unerheblichen Bruchteil ausmachen können. Aus seiner mehr basalen Lage rückt der Kern

Fig. 52.

Enddarm, concave Seite. Zellen in Degeneration.
Kerne und Protoplasma vacuolisiert. Kerne der
Nachbarzellen mit vergrößertem Nucleolus.
ly, Lymphzelle ohne Nahrungsballen.

dem distalen Ende zu. Das anfänglich noch scharf ausgeprägte Chromatinnetz des Kernes nimmt dann, ohne daß ich Umlagerungen zwischen Chromatin und Nucleolarsubstanz beobachten konnte, undeutlichere Konturen an. Ausnahmslos konnte ich dann beobachten, wie Kern und Protoplasma der degenerierenden Zelle stark vacuolisieren. Dabei nimmt der Kern gewaltig an Umfang zu, sein Durchmesser gegenüber dem Kern der aktiven Zelle nahezu auf das Doppelte. Ein solches Bild, wie ich sie sehr zahlreich auf der concaven Seite des Enddarms beobachten konnte, weit weniger häufig auf der Thyphlosolis (entsprechend dem Vorkommen von secernierenden Zellen) zeigt Fig. 52. In dem oberen Teil der beiden degenerierenden Zellen sind ohne schärfere Umrisse innerhalb des namentlich im oberen Teil stark vacuolisierten Protoplasmas die ebenfalls vacuolisierten Kerne an dunklerer Färbung zu erkennen. Der Kern der rechten Zelle zeigte außerdem noch deutlich die Umrisse des

ebenfalls stark vacuolisierten Nucleolus. Auch das konnte ich mehrfach beobachten. Die Nucleolen bleiben also, und wie mir scheint, ohne merkliche Größenveränderung noch ziemlich lange erhalten.

Ein Vergleich mit den Kernen der Nachbarzellen zeigt das bedeutende Anschwellen der vacuolisierten Kerne in den degenerierenden Zellen. Besonders auffällig war mir beim Studium dieser Degenerations-

erscheinungen die immer zu machende Beobachtung, daß die in unmittelbarer Nachbarschaft der degenerierenden Zelle liegenden Kerne eine auffallende Hypertrophie des Nucleolus zeigten, und zwar stets nur in diesen unmittelbar benachbarten Zellen. Infolge zahlreich aufgelaagerter Chromatinbröckchen zeigten diese vergrößerten Nucleolen eine maulbeerförmige Gestalt (s. Fig. 52 die in unmittelbarer Nachbarschaft gelegenen Kerne). Anfangs hielt ich diese Kerne ebenfalls für Degenerationserscheinungen, kam aber bald davon wieder zurück, da dieses Anwachsen sich nur bis zu einer gewissen Grenze verfolgen ließ und dann keine Veränderungen mehr am Kern wahrgenommen wurden, vielmehr schien dann eine allmähliche Abnahme des Nucleolus bis wieder zur normalen Größe stattzufinden. Während in den degenerierenden Zellen die Konturen des sich auflösenden Kernes immer mehr im Protoplasma verschwinden und der Umfang der degenerierenden Zelle bis zum gänzlichen Verschwinden abnimmt, behielten die Kerne der Nachbarzellen mit dem vergrößerten Nucleolus stets ihr frisches Aussehen. Aus dem Umstande, daß von dieser Hypertrophie des Nucleolus stets nur die Kerne befallen waren, die in unmittelbarer Nachbarschaft der degenerierenden Zellen lagen, vermute ich, daß diese Erscheinung irgendwie durch die Resorption der Bestandteile der degenerierenden Zelle bedingt ist.

3. Der Kristallstiel.

a. Form und Struktur.

Ohne über die funktionelle Bedeutung des Kristallstieles eigne Untersuchungen hinzuzutragen, was mehr in das Gebiet der Physiologie und physiologischen Chemie gehört, beschränke ich mich im folgenden auf die rein morphologischen Befunde, die ich an meinem Material (*Anodonta cellensis* und *Unio pictorum*) machen konnte. Dabei nehme ich im wesentlichen Stellung zu der, wie mir scheint, bedeutungsvollsten Arbeit über den Kristallstiel der Lamellibranchiaten von S. B. MITRA: »The crystalline style of Lamellibranchias«, die auch in der gut orientierenden Zusammenfassung von W. BIEDERMANN entsprechend berücksichtigt wird. Nach MITRA sind in neuester Zeit zwei kurze Mitteilungen erschienen, die sich im wesentlichen mit der Reaktion des Kristallstieles auf FEHLINGSche Lösung beschäftigen und die uns wegen ihres rein chemisch physiologischen Charakters hier weniger zu beschäftigen haben (MAILLARD & VLÈS, 1907 und VAN RYNBERK, 1908). Ein ziemlich vollständiges Verzeichnis der über den Kristallstiel erschienenen Literatur gibt VAN RYNBERK an.

Um Wiederholungen zu vermeiden, werde ich im folgenden MITRAS

Untersuchungen mit den meinigen zusammen besprechen, zumal ich im wesentlichen seine Beobachtungen bestätigen konnte.

Der Kristallstiel von *Anodonta* ist im frischen Zustande ein glashelles, fadenförmiges, außerordentlich geschmeidiges Gebilde, das höchstens in einem dünnen centralen Strang eine milchige Trübung aufweist. (Dasselbe gilt für *Unio*, bei *Magaritana* hingegen zeigt der Kristallstiel in der Regel milchig weiße Färbung). In einem Bruchteil seiner Länge (etwa ein Viertel) ragt er mit seinem dickeren Ende frei in den Magen hinein, mit seinem dünneren Ende liegt er in einer besonderen Falte des Kristallstieldarmes eingeschlossen, die ich als Kristallstiefalte bezeichnet habe. Von diesem Darmabschnitt gibt MITRA (Fig. 7) eine allerdings sehr schematische Abbildung. Genauer habe ich dieses schon oft erwähnte typische Querschnittsbild mit dem Querschnitte eines einliegenden Kristallstieles in Fig. 9 dargestellt. Ich wiederhole hier: Durch eine kleinere und größere Typhlosolis (die dorsal und ventral ridge MITRAS) wird der Darm in zwei Falten gegliedert, eine Kristallstiefalte und eine weitere, die von MITRA aus später näher zu erklärenden Gründen mit Nahrungsrinne bezeichnet wird. Die Gliederung dieses Darmabschnittes in die beiden Falten ist also noch viel schärfer und ausgeprägter, als MITRAS Schema das erkennen läßt. Was die Größenverhältnisse des Kristallstieles und seine äußere Form anlangt, so erscheinen mir die Stiele MITRAS im Verhältnis zur Breite etwas verkürzt, was indessen durch die Auflösung eines Teiles am hinteren Ende in destilliertem Wasser bedingt sein mag. W. BIEDERMANN gibt an (S. 1032), daß der Kristallstiel von *Anodonta* bei großen Exemplaren oft die Länge von 7—8 cm erreiche. Ferner sagt MITRA darüber (S. 591): "It (the crystalline style) is fully three fourths as long as is the animal itself (*Anodon*)". Nach meinen Messungen am frischen Kristallstiel ergab sich bei einer Schalenlänge des Tieres von 130—140 mm eine Kristallstiehlänge von 60—75 mm. Das würde mit der Angabe BIEDERMANN'S in Einklang stehen, nicht aber mit derjenigen MITRAS, die mir etwas reichlich erscheint. Es ist indessen möglich, daß die Abweichungen durch die Species und die Jahreszeit bedingt sind. (Über das letztere weiter unten.)

Wie mir ganz natürlich erscheint, ist die maximale Länge des Kristallstieles in eine Grenze eingeschlossen durch die Länge des Kristallstieldarmes, der, wie ich zeigen konnte, sich bis zu dem ersten schwachen Knick des Darmkanals erstreckt (Fig. 1). Einen nach dem Leben gezeichneten Kristallstiel stellt Fig. 53 dar in etwa zweifacher linearer Vergrößerung, einen andern Fig. 54 in konserviertem Zustande, der an

seinem hinteren Ende lang und dünn ausgezogen war, wie ich es wiederholt beobachten konnte. In Übereinstimmung mit MITRA beobachtete ich ferner stets sowohl bei *Anodonta*, wie bei *Unio* und *Margaritana*

Fig. 53.

Kristallstiel nach dem Leben. Doppelt vergrößert. Durchscheinende, gallertige Struktur.

Fig. 54.

Kristallstiel nach einem konservierten Exemplar mit Nahrungspfropf und langem dünnen Ende.

Fig. 55.

Kristallstiel, vorderes Ende, durch Nahrung in Auflösung begriffen. Sehr stark vergrößert. Verschwinden der konzentrischen Schichtung innerhalb des Nahrungspfropfens.

am vorderen Ende eine innige Verschmelzung des Kristallstieles mit Nahrungspartikelchen und ein allmähliches Verschwinden der Kon-

turen des Kristallstieles innerhalb dieses Nahrungspfropfes. In Fig. 55 habe ich den Eindruck eines solchen mit Nahrungspartikelchen innig vermengten Vorderendes eines Kristallstieles, das, wie erwähnt, frei in den Magen hineinragt, wiederzugeben versucht. In diesem Nahrungspfropf sehen wir die Konturen des Kristallstieles undeutlicher werden

Fig. 56.

Optischer Längsschnitt durch ein Stück des Kristallstieles. Regelmäßige konzentrische Schichtung.

und schließlich nach vorn hin ganz verschwinden. Denselben Nahrungspfropf läßt auch Fig. 54 erkennen und schwach angedeutet Fig. 53 (vgl. auch MITRA, Fig. 4 und 5).

Gehen wir dazu über, die feineren Verhältnisse im Bau des Kristallstieles zu betrachten, so erkennt man unter dem Mikroskop am frischen und konservierten Objekt eine sehr regelmäßige konzentrische Schichtung, die ich stets noch weit regelmäßiger gefunden habe, als es MITRA in seinen Figuren erkennen läßt, und stets beobachtete ich streng konzentrische Schichtung (Fig. 9).

Fig. 56 zeigt einen kaum schematisierten optischen Längsschnitt durch ein Stückchen des Kristallstieles. Eine Abweichung von der konzentrischen Schichtung habe ich niemals beobachtet im Gegensatz zu MITRA, der darüber sagt (S. 595): "The striation is due to the fact, that the style is composed of concentric or rather co-axial (placed round a common axis) layers of a colloid substance of greater and lesser density."

Weiterhin sagt MITRA über eine Erscheinung bei frisch gebildeten Kristallstielen (S. 595): "Very often, one notices in the style of *Anodon* a central much softer core, which is much less perfectly striated and which has embedded in it particles of food material." Diese Beobachtung MITRAS kann ich vollauf bestätigen. Nicht immer ist der ganze Kristallstiel von der konzentrischen Schichtung vollauf erfüllt, sondern zeigt im frisch gebildeten Zustande im Innern eine körnige Masse von zähflüssiger Konsistenz, die erst allmählich erstarrt. In Fig. 57 habe ich einen Querschnitt durch einen solchen Kristallstiel gegeben (vgl. auch MITRA, Fig. 5). Wir finden hier außen die konzentrische Schichtung, innen die zähe, körnige Flüssigkeit. Bemerkenswert ist hier,

daß indessen auch schon im inneren Teil die konzentrische Schichtung angedeutet ist, durch die Anordnung der feinen Tröpfchen in konzentrischen Kreisen. Das meint wohl auch MITRA, wenn er von "much less perfectly striated" spricht. Mit MITRA stimme ich ferner darin überein, daß ich an älteren Stielen diese Struktur in keinem Falle mehr vorfand, sondern nunmehr eine den ganzen Stiel einnehmende konzentrische Schichtung. Ebenso verhält es sich mit den häufig im centralen Strang eingeschlossenen Nahrungspartikelchen. Auch sie finden sich nur bei frischen Stielen, bei älteren verschwinden sie.

Bisweilen sah MITRA das Innere des Kristallstieles von gelben Zellen erfüllt, die er als Leber-elemente ansieht. Er sagt darüber (vgl. Fig. 10, S. 601): "Yellow pigment cells from the liver are

occasionally seen to form the axial zone of freshly formed styles." Mitunter glaubte ich auch solche Pigmentzellen zu beobachten, war aber stets im Zweifel darüber, ob es sich wirklich um Leber-elemente handelte oder um zufällig mehr gelb gefärbte Nahrungspartikelchen. Nach meinen Untersuchungen über die Leber scheint mir ein strenger Beweis, daß es sich um Leber-elemente gehandelt hat, allein auf Grund der helleren Färbung für ausgeschlossen.

Ehe ich nun dazu übergehe, einen Überblick über die neueren Ansichten über die Funktion des Kristallstieles zu geben, möchte ich dem Gesagten einige weitere Befunde hinzufügen. Ich ging dabei von der Erwägung aus, daß vielleicht an den Zellen der Kristallstiefalte und der Nahrungsrinne sich weitere Aufschlüsse finden ließen. Die Zellen der Kristallstiefalte habe ich hinsichtlich ihres Baues schon weiter oben einmal besprochen. Ich erwähnte bereits, daß sich im oberen Teil der Zelle zwischen Kern und Faserwurzelapparat gelbbraune Körnchen finden, allerdings in spärlicher Anzahl. Nie habe ich da-

Fig. 57.

Kristallstiel, frisch gebildet, im Querschnitt. Innere zähflüssige Zone mit Andeutungen der konzent. Schichtung.

gegen in diesen Zellen die oben ausführlich besprochenen Nahrungsbällen gefunden und niemals habe ich daher auch in diesen Zellen einen Amöbocyten entdeckt. Die Nahrungsrinne hingegen zeigt die Nahrungsbälle in dem Protoplasma der Amöbocyten, wenn auch nicht sehr reichlich, und ebenso, nur bei weitem häufiger, die beiden Typhlosolen. Die Zellen der Kristallstielfalte sind also, von den Körnchen in der oberen Zone abgesehen, die ich allerdings fast immer gefunden und die mir in der Färbung deutlich heller erschienen als die entsprechenden körnchenartigen Einschlüsse in den Zellen der beiden Typhlosolen, frei von jeglichen Fremdbestandteilen. Besonders auffallend war mir indessen die schmutzig dunklere Färbung im unteren Teile der Zelle, während im allgemeinen die Darmepithelzellen nach unten hin etwas heller werden. Noch einen, wie mir scheint, bei der Bedeutung des Kristallstieles zu beobachtenden Umstand möchte ich hier mitteilen; nämlich, daß ich eine Reaktion auf Fett mit Osmiumsäure bis auf wenige Ausnahmen, die sich auf den hintersten Abschnitt des Kristallstieldarmes beschränken, nicht beobachtet habe. An diese Befunde möchte ich zunächst keine weitere Deutung anschließen.

b. Seine Funktion.

Zur Funktion des Kristallstieles übergehend, bemerke ich im Anschluß an die BIEDERMANNsche Zusammenfassung, die sich zum großen Teil auf die Arbeit von MITRA stützt und im Anschluß an die MITRASche Arbeit selbst, folgendes: Zunächst ein Überblick über die MITRASchen Ergebnisse, soweit ich sie nicht schon zu erwähnen Gelegenheit hatte. Nach MITRA sind es hauptsächlich vier Ansichten, die über die Bedeutung des Kristallstieles aufgestellt worden sind:

- 1) die GEGENBAURS, der ihn für ein Secretionsprodukt des Darmepithels hielt;
- 2) die Anschauung BALFOURS, der ihn als rudimentären Radulasack der Glossophoren auffaßt;
- 3) die Ansicht CLAUS', der ihn als ein Excretionsprodukt des Endothels ansieht;
- 4) SEDGWICKS Anschauung als eines Nahrungsreservoirs.

MITRA fand nun einen auffallenden Zusammenhang des Kristallstieles mit den Ernährungsvorgängen. Unter Aufwendung reichen Materials beobachtete er folgendes: Muscheln, die unter längerem Transport gelitten, also keine Nahrung hatten aufnehmen können, zeigten in keinem Falle einen Kristallstiel. Brachte er diese Tiere in günstige Ernährungsbedingungen, so konnte er schon nach 2—3 Stunden (!) in

jeder der untersuchten Muscheln (er verwandte immer je 50 dazu) einen wohl ausgebildeten Kristallstiel feststellen. Dadurch kommt er zu dem Schluß (S. 594): "These observations show conclusively, that a functional relationship exists between digestion and the cristalline style, — that the style either aids digestion or else is a waste-product of digestion."

Auf Grund der vorhin schon geschilderten Strukturverhältnisse des Kristallstieles, wobei vor allem die Auflösung des Kristallstieles an seinem vorderen Ende durch Nahrungspartikelchen in Betracht kommt und auf Grund chemischer Reaktionen (conversion of starch into reducible sugar) kommt dann MITRA zu dem Ergebnis (S. 601): "The conclusion that is to be drawn from the foregoing observations and experiments is. that the cristalline style is an active amylolytic ferment; that it is secreted as a viscous liquid, most probably by the liver; that it is stored up as a flexible solid in the coecum, or in a compartment of the alimentary canal itself; that the end of it that projects into the stomach is slowly and gradually dissolved there and is mixed there with particles of food material, the starchy portion of which is transformed by it into reducible sugar."

Diejenige Anschauung, die neben der MITRAS heute wohl noch die meiste Berechtigung hat, ist die eines Nahrungsreservoirs, die LEUCKART, SEDGWICK, HAZAY, BARROIS u. a. vertreten haben. Nach einer Besprechung der chemischen Eigenschaften des Kristallstieles, wonach er in der Hauptsache aus Eiweißsubstanzen besteht, sagt BIEDERMANN darüber (S. 1033): »Die Deutung, welche zuerst HAZAY dem fraglichen Gebilde gegeben hat, erscheint nicht gerade unwahrscheinlich. Aus dem Umstande, daß bei den Süßwassermuscheln (Najaden) der Kristallstiel sowie die mit ihm zusammenhängende gallertige Füllmasse des Magens im Frühjahr ganz fehlt oder doch nur rudimentär entwickelt erscheint und im Herbst (Oktober—November) seine größte Ausbildung erreicht, sowie mit Rücksicht auf seine chemische Beschaffenheit schließt HAZAY, daß es sich im wesentlichen um gespeichertes Reservematerial, einen Vorrat für den Winter, handelt.«

Nun hat aber auch schon BARROIS im Widerspruch mit HAZAY darauf hingewiesen, daß von einem Fehlen des Kristallstieles in den Frühlingsmonaten keine Rede sein kann. Dies konnte ich vollkommen bestätigen. Ich untersuchte im Anfang März, nach dem Auftauen des Eises in der zweiten Hälfte des Februars gefangene Tiere, die unter nicht gerade guten Ernährungsverhältnissen gehalten wurden. Zehn untersuchte Tiere zeigten ausnahmslos den Kristallstiel, der wenigstens die Hälfte des Kristallstieldarmes einnahm. Um Mitte März unter-

suchte ich weiterhin frisch aus der Lahn gefangene Unioniden, teils *Unio*, teils *Anodonta*. Von sieben Tieren zeigten sechs einen Kristallstiel. Es war das um so auffallender, als die Tiere durch Hochwasser stark gelitten hatten. Außerdem untersuchte ich ebenfalls im März eine Anzahl *Margaritana*, mit dem Resultat, daß jede einen wohlausgebildeten Kristallstiel zeigte. Bei den von mir innerhalb eines ganzen Jahres untersuchten Tieren habe ich eine direkte Abhängigkeit des Kristallstieles von der Jahreszeit in solcher Ausprägung, daß man darüber eine Regel aufstellen könnte, nicht gefunden. Vollständig vermißt habe ich den Kristallstiel in keiner Periode.

In direktem Widerspruch mit der Angabe HAZAYS steht auch eine Bemerkung BIEDERMANNs, die dieser einige Seiten vorher macht (S. 1027): »Die Nahrungsaufnahme scheint sich hauptsächlich auf die Herbst- und Wintermonate zu begrenzen. Während um diese Zeit Magen und Darm meist wohlgefüllt gefunden werden, ergaben die im März untersuchten Tiere regelmäßig einen leeren Verdauungskanal; vom April bis Juni scheint dann wieder eine reichlichere Nahrungsaufnahme zu erfolgen, um zur Fortpflanzungszeit ganz aufzuhören.«

Daß in den Monaten April bis Juni *Anodonta* reichlich Nahrung aufnimmt, ließ sich, allerdings nur an frisch gefangenen und entweder einige Stunden später oder an Ort und Stelle untersuchten Tieren vollkommen bestätigen. Indessen war der von BIEDERMANN angegebene Unterschied in der Nahrungsaufnahme dem Monat März gegenüber nicht festzustellen. Vielmehr ergaben auch die im März untersuchten Tiere einen mit Nahrung gefüllten Darmkanal. Was ferner das gänzliche Aufhören der Nahrungsaufnahme zur Fortpflanzungszeit angeht, so zeigten die Ende Juli — zur Zeit der ersten Embryonalstadien — ebenfalls an Ort und Stelle untersuchten Tiere gerade das Gegenteil, indem der Enddarm ausnahmslos, der Magen und Dünndarm in den meisten Fällen mit Nahrung gefüllt war. Zu betonen ist auch hier bei diesen Beobachtungen, daß Hand in Hand mit einem gefüllten Darmkanal sich auch ein wohlausgebildeter Kristallstiel feststellen ließ. Besonders auffallend war dies auch für die im Juli untersuchten Exemplare. In den selteneren Fällen, in denen der Darminhalt spärlich war, ließ sich auch durchgehend eine rudimentäre Beschaffenheit des Kristallstieles feststellen.

Andererseits dürften doch wohl die beiden Angaben: daß der Kristallstiel nach HAZAY als Reservoir für die Wintermonate dienen soll und diejenige BIEDERMANNs, daß die Nahrungsaufnahme sich hauptsächlich auf die Wintermonate beschränke, unmöglich miteinander zu verein-

baren sein. Dieser offenbare Widerspruch, zusammen mit der guten Ausbildung des Kristallstieles unmittelbar nach den Wintermonaten, wie ich sie beobachten konnte, wird gelöst, wenn man mit MITRA die Substanz des Kristallstieles als Verdauungsferment betrachtet. Dann ist es erklärlich, daß nach HAZAY der Kristallstiel vor den Wintermonaten seine größten Dimensionen erreicht, daß nach BIEDERMANN die reichlichste Nahrungsaufnahme in den Wintermonaten stattfindet und daß nach meinen Beobachtungen der Kristallstiel sich auch nach den Wintermonaten in guter Ausbildung vorfindet.

Neben diesen beiden Hauptauffassungen: Die eines Verdauungsfermentes und die eines Nahrungsreservoirs treten die andern Anschauungen heute vollkommen zurück. Außer den von MITRA diskutierten Ansichten erwähne ich nur noch (nach BIEDERMANN) S. 1034: »v. HEIDE und CAILLAUD setzen den Kristallstiel zur Fortpflanzung in Beziehung, während andre in ihm eine Art von Endoskelet erblickten. Nach POLI sollte er zum temporären Verschuß wenigstens einiger Lebermündungen dienen und so den Eintritt der Galle in den Magen beschränken. MECKEL, CARNER und BALFOUR hielten ihn für ein Analogon der Radula der Cephalophoren, also ein Kauorgan. Eine ähnliche Auffassung vertrat auch SABATIER, indem er meinte, daß die Nahrungsteilchen zwischen dem Kristallstiel und der Cilienbekleidung des ihn umschließenden Darmabschnittes mechanisch zerkleinert werden.« Alle diese Auffassungen haben heute nur noch historisches Interesse, da sie sich durch die morphologischen Befunde der neueren Arbeiten von selbst erledigen.

Aus weiteren rein morphologischen Überlegungen möchte ich mich der Auffassung MITRAS anschließen. Nach ihm ist der Vorgang der, daß am vorderen Ende des Kristallstieles die Nahrung zum Teil in leichter verdauliche Stoffe umgewandelt wird, die sich daraufhin in der andern Falte des Kristallstieldarmes weiter bewegt, weshalb er für diese Falte den Namen »Nahrungsrinne« eingeführt hat. Daß die Nahrung wirklich in einem veränderten Zustande den Kristallstieldarm passieren muß, geht aus meiner Beobachtung hervor, wonach Fettreaktion durch Osmiäure in den Epithelzellen des Magens reichlich, im Kristallstieldarm dagegen überhaupt nicht vorkommt und wieder im Dünndarm beginnt. Nimmt man an, daß die den Kristallstieldarm passierende Nahrung unter der fermentativen Wirkung des Kristallstieles gestanden hat, so ist es verständlich, daß bei den im Kristallstieldarm von Epithelzellen aufgenommenen Nahrungströpfchen die Schwarzfärbung durch Osmiäure unterbleibt und erst

im Dünndarm wieder beginnt, wenn durch die allmähliche Auflösung der Cellulosemembranen weitere Nahrung zur Resorption frei wird.

Noch von einem weiteren Gesichtspunkt komme ich zu der Auffassung MITRAS. Das vordere Ende des Kristallstieles ist stets mit einem großen Nahrungsbrei versehen. Anderseits ragt er zu ein Viertel seiner Länge frei in den Magen hinein. Diese Beobachtungen lassen zwei Möglichkeiten zu. Entweder, die Nahrung bildet sich mit Hilfe des Verdauungssecretes der Leber in den Kristallstiel um (Nahrungsreservoir) oder, der Kristallstiel löst sich auf und wirkt auf den Nahrungsklumpen ein (Verdauungsferment). Weitere Möglichkeiten scheinen mir unwahrscheinlich, wenn man den Kristallstiel als vorhanden annimmt.

Ich greife zurück auf die konzentrische Schichtung des Kristallstieles. Im Magen habe ich trotz vieler Bemühungen keine Einrichtung finden können, durch die eine konzentrische Schichtung zustande kommen könnte. Anderseits ragt aber der Kristallstiel frei in den Magen hinein. Wie soll also die Schichtung zustande kommen? Diese Schwierigkeit läßt sich nicht umgehen, wie mir scheint, wenn man den Kristallstiel als Nahrungsreservoir auffaßt. Verständlich jedoch wird dieser Umstand, wenn man in ihm ein Verdauungsferment sieht, das (ob mit oder ohne Einwirkung der Leber, lasse ich zunächst dahingestellt) in der Kristallstiefalte entsteht und entsprechend der Auflösung am vorderen Ende in den Magen hinein vorgeschoben wird.

c. Seine Entstehung.

Das führt uns hinüber zu der Frage nach der Entstehung des Kristallstieles. Dazu bemerkt BIEDERMANN (S. 1038): »Wenn man berücksichtigt, daß im Epithel des ganzen Verdauungstractus sich, abgesehen von spärlichen, wahrscheinlich Schleim absondernden Zellen, (vgl. darüber den vorausgegangenen Abschnitt über die Secretion) nur flimmernde Elemente finden, deren Secretionstätigkeit mehr als zweifelhaft ist, lenkt sich die Aufmerksamkeit naturgemäß auf die Mitteldarmdrüse (»Leber«), von der es als sicher gelten darf, daß sie ein wahrscheinlich wie bei den andern Mollusken eiweißreiches Secret liefert. Immerhin erscheint die Vermutung wohl berechtigt, daß der Kristallstiel nicht sowohl als ein Secret des Darm- bzw. Cöcalepithels aufzufassen ist, sondern sozusagen ein Kondensationsprodukt der von der Mitteldarmdrüse gebildeten Absonderung darstellt.«

Auf Grund der schon erwähnten Beobachtung MITRAS, wonach er gelbe Pigmentzellen aus der Leber in der axialen Zone des Kristallstieles wahrnehmen zu können glaubte und auf Grund des Nachweises

eines amylyotischen Fermentes in der Leber kommt dieser zu derselben Auffassung.

Indessen ist mit dieser Anschauung die konzentrische Schichtung nicht vollauf erklärt. Nimmt man ferner an, daß die Leber ihr Secret in die Kristallstiefalte ergießt, so müßten schon die Wimperzellen die konzentrische Schichtung des Secretes hervorrufen. Damit ist aber die streng konzentrische Schichtung, wie mir scheinen will, nicht genügend erklärt; außerdem ist nicht einzusehen, wie die in der Kristallstiefalte offenbar vorher vorhandenen Verunreinigungen durch Nahrungspartikelchen immer gerade in die axiale Zone des Kristallstieles zu liegen kommen sollen. Andererseits kann das körnige, zähflüssige Innere bei frischgebildeten Kristallstielen kein Gegenargument liefern, denn MITRA spricht ihm nicht absolut jede Schichtung ab, sondern spricht von "much less perfectly striated". Also doch geschichtet, wie ich es mit MITRA übereinstimmend beobachten konnte. Auch das periodische Hineinergießen des Lebersecretes in die Kristallstiefalte scheint mir nicht genügend, um die konzentrische Schichtung zu erklären (s. Fig. 56). Diese Schwierigkeiten lösen sich, wenn man eine Abscheidung des Kristallstieles in der Kristallstiefalte selbst annimmt. Dann ist es verständlich, daß die gerade in der Falte vorhandenen Verunreinigungen genau central eingeschlossen werden.

Es ist dann auch erklärlich, daß am hinteren Ende, wo der Kristallstiel entsprechend seiner Auflösung am vorderen Ende successiv weiter gebildet wurde, die konzentrische Schichtung noch nicht so deutlich auftritt wie an den dickeren Teilen. Es wäre dann auch verständlich, daß der Kristallstiel bei *Pholas* u. a., wo er in einem besonderen Blindsack eingeschlossen liegt, niemals Verunreinigungen zeigt, nach MITRA u. a., während, wie mir scheinen will, kein Grund vorhanden sein dürfte, nicht anzunehmen, daß beim Erguß des Lebersecretes in den Kristallstielblindsack nicht auch Verunreinigungen mit hinein kommen sollen.

Stellt man sich indessen, wie auch BIEDERMANN hervorhebt, auf den Standpunkt der Abscheidung vom Epithel der Kristallstiefalte, so ist die Schwierigkeit zu überwinden, daß dann flimmernde Zellen secernieren müssten.

Wir haben gesehen, daß flimmernde Zellen des ganzen Darmkanals zur Resorption befähigt sind, ohne merkbare Veränderung im Wimperapparat zu zeigen. Da man aber auch sonst gezeigt hat, daß Resorptions- und Secretionsvorgänge sehr viel analoges haben und nur in entgegengesetzten Richtungen verlaufen, so ist die Möglichkeit einer Secretion flimmernder Elemente nicht ohne weiteres von

der Hand zu weisen. Daß wir in der Kristallstiefalte so stark entwickelte Wimpern haben, darf nicht weiter befremden, da, wie man den Kristallstiel auch auffassen will, als Nahrungsreservoir oder als Fermentträger, sie stets die Aufgabe haben, den Kristallstiel weiter zu bewegen, da dies durch eine peristaltische Bewegung infolge der spärlich entwickelten Muskulatur ausgeschlossen erscheint.

Für diese Vermutung, daß der Kristallstiel als Secretionsprodukt des Epithels der Kristallstiefalte aufzufassen sei, fanden sich bei genauerem Studium weitere Anhaltspunkte. Auf einer ganzen Strecke innerhalb des betreffenden Epithels ergaben sich in einem Präparat, das einen frisch gebildeten Kristallstiel aufwies, Bilder, wie ich sie in Fig. 58 wiedergegeben habe. Wir haben wiederum die schon oben besprochenen Verhältnisse vor uns: sehr dichte Wimpern, Basalkörper und Faserwurzeln. Das proximale Ende der Zellen zeigte die schon öfter erwähnte schmutzig dunkle Färbung, trotz sonstiger starker Ausziehung des Präparates. Außerdem zeigten die Kerne eine dunklere, verschwommenere Färbung als sonst. Ein Chromatinnetz war nicht festzustellen. Das Bemerkenswerteste jedoch war mir, daß sich zwischen den Kernen und dem Faserwurzellapparat hellere bläschenförmige Gebilde vorfanden, und zwar durchgehends in all den Zellen, deren Kerne die erwähnte dunkle Färbung aufwiesen, und das nicht nur bei Hämatoxylin, sondern auch bei Safraninfärbung. Durch die verschiedenen Färbungen erscheint mir ein Kunstprodukt ausgeschlossen. Das ganze Bild, das ich nicht nur einmal, sondern mehrmals beobachten konnte, machte mir durchaus den Eindruck von Secretionserscheinungen. Eine Degeneration scheint mir wegen des ununterbrochenen Vorkommens solcher Zellen nebeneinander ausgeschlossen. Ferner konnte ich sehr häufig in den Epithelzellen der Kristallstiefalte eine unregelmäßige Gestalt des Zellkernes feststellen (vgl. Fig. 59), wie sie sonst in secernierenden Zellen während deren Tätigkeit häufig vorkommen. Bei der guten Konservierung der Objekte konnte es sich kaum um mechanische Veränderungen handeln.

In Übereinstimmung mit MITRA möchte ich also den Kristallstiel für ein Reservoir eines Verdauungsfermentes halten, hinsichtlich aber seiner Entstehung möchte ich im Gegensatz zu der Auffassung MITRAS und BIEDERMANNs, um die Strukturverhältnisse des Kristallstieles befriedigend erklären zu können, und wegen der eben mitgeteilten Beobachtungen eine Abscheidung des Kristallstieles von dem Epithel der Kristallstiefalte für wahrscheinlicher halten.

Zum Schluß sei erwähnt, daß LIST bei *Mytilus* zu derselben Auf-

fassung des Kristallstieles gelangt, d. h. ihn als innerhalb des Kristallstieldarmes entstehend annimmt und sich ebenfalls für eine fortgesetzte Lösung am vorderen Ende ausspricht, wobei ihn die kräftigen Wimpern der Kristallstiefalte in Rotation versetzen und ihn gleichzeitig in den

Magen vorschieben. Hinsichtlich des genaueren Vorganges der Secretion vertritt er jedoch eine etwas andre Auffassung. Er schreibt nicht, wie hier, den sämtlichen Zellen der Kristallstiefalte secretorische Tätigkeit zu, sondern den beiderseitigen hohen Epithelwül-

Fig. 58.

Epithelzellen aus der Kristallstiefalte mit secretorischen (?) Erscheinungen.

Fig. 59.

Epithelzellen aus der Kristallstiefalte mit stark veränderten Kernen.

sten am Eingang der Kristallstiefalte (S. 272 und Taf. XXII, Fig. 2). Diese höheren Zellen wurden weiter oben erwähnt (Fig. 15), scheinen aber hier bei *Anodonta* bei weitem nicht die hervortretende Ausbildung zu besitzen wie bei *Mytilus*.

An diesen Zellen selbst hat LIST keine Secretionserscheinungen feststellen können, vielmehr auf die secernierende Tätigkeit dieser Zellen geschlossen durch Fütterungsversuche mit Tusche, wobei zu beob-

achten war, daß die Tuschekörnchen auf dem Wege der Übertragung durch die beiden Epithelwülste mit deren Secret zusammen auf den in beständiger Rotationsbewegung befindlichen Kristallstiel gelangen. Demgegenüber dürfte wohl nicht ohne weiteres als zwingend anzusehen sein, daß die Tuscheteilchen nur so, d. h. durch Vermischung mit dem Secrete der beiden Epithelwülste in den Kristallstiel hineingelangen, vielmehr halte ich es auf Grund anderer feinerer Einschlüsse auch in peripheren Zonen des Kristallstieles für durchaus möglich, daß die Tuscheteilchen auch in die Kristallstiefalte selbst zwischen die Wimpern und den Kristallstiel hineingeraten und erst dort mit dem Secret der Zellen der Kristallstiefalte zusammen dem Stiele aufgelagert werden.

II. Die Mitteldarmdrüse von *Anodonta cellensis*.

Über die Leber, oder besser gesagt, die Mitteldarmdrüse der Mollusken sind wir genauer orientiert durch die Mikrographie von J. FRENZEL, der seine Untersuchungen weniger dem Aufbau und der Lagerung des Organes als vielmehr einer eingehenden Beschreibung der die Drüsen zusammensetzenden Zellelemente gewidmet hat. Da er indessen bei dem umfangreichen von ihm bearbeiteten Material die Unioniden nicht mehr in den Kreis seiner Untersuchungen gezogen hat, so mußte versucht werden, die folgenden Beobachtungen durch Vergleich mit den Befunden J. FRENZELS an nahe verwandten Formen zu stützen.

Neben diesen Untersuchungen kamen, wenn auch weit weniger, die zusammenfassenden Ausführungen W. BIEDERMANNs in dem WINTERSTEINschen Handbuche der Physiologie in Betracht über die Gastropodenleber. Indessen besitzt die Mitteldarmdrüse der Gastropoden nach den übereinstimmenden Angaben J. FRENZELS und W. BIEDERMANNs einen bedeutend komplizierteren Bau als die der Lamellibranchier, weshalb von der BIEDERMANNschen Zusammenfassung für den hier vorliegenden Zweck nur ein kleiner Teil zu berücksichtigen ist.

1. Aufbau der Mitteldarmdrüse.

Schon früher wurde erwähnt, daß die umfangreiche Mitteldarmdrüse den Magen allseitig umgibt. Bei oberflächlicher Betrachtung und ohne weitere Präparation erscheinen die Lebermassen als einheitlich und zusammenhängend. Nach dem Abpräparieren der die Drüse überziehenden dünnen Körperhaut, die im wesentlichen nur aus einem

Epithel besteht, lassen sich jedoch, entsprechend der Anzahl der Leberöffnungen, drei größere Lappen unterscheiden, deren Abgrenzungen gegeneinander allerdings nicht an allen Stellen gleich deutlich zu erkennen sind. Im allgemeinen läßt sich sagen, daß die Lebermassen insofern von der symmetrischen Ausbildung abweichen, als sie auf der linken Seite des Tieres, wenn auch nicht erheblich, die der rechten Seite überwiegen. Das hat wohl seinen Grund darin, daß auf der rechten Seite des Tieres die früher eingehend besprochene Magenfalte (Fig. 4 *fa*) einen großen Raum einnimmt, der an der entsprechenden Stelle der linken Seite der Leber zur Verfügung steht.

Nach diesen Vorbemerkungen läßt sich über die Lage und Ausdehnung der Leberlappen folgendes aussagen (vgl. Schemata Fig. 60*a* u. *b* und Fig. 3 u. 4): Es sei hier wiederholt, daß zwei der schon erwähnten drei Leberöffnungen von *Anodonta* in einigermaßen symmetrischer Anordnung am ventralen Teile des Magens anzutreffen sind, während ein dritter kleinerer Gang mehr dorsal mündet. Dieser Lage der Lebermündungen entsprechend findet sich auf der rechten Seite des Tieres, ventral vom Magen, ein größerer Leberlappen (Fig. 60*a la*₂), der seine Secretmassen durch die mit *loc*₂ bezeichnete Öffnung in den Magen ergießt. Die beiden andern Leberöffnungen treten in diesem Schema (Fig. 60*a*) nicht zutage. Wohl aber ist weiter ein Teil des dem Magen dorsal aufgelagerten, der dritten Leberöffnung zugehörigen Lappens zu erkennen (Fig. 60*a, la*₃). Außerdem ist hervorzuheben, daß, wie Schema 60*a* ebenfalls erkennen läßt, der zur linken Seite gehörende Lappen noch teilweise über die Medianlinie hinaus auf die rechte Seite hinübergreift, worin wiederum eine gewisse Asymmetrie zu erblicken ist (Schema 60*a, la*₁).

Ist hier auf der rechten Seite die Grenze zwischen dem ventralen und dem dorsalen Lappen (*la*₂, *la*₃) ganz deutlich zu erkennen, so tritt uns nun bei Betrachtung der linken Seite anscheinend ein mächtiger einheitlicher Lappen entgegen. Bei weiterer Präparation läßt sich indessen feststellen, daß der obere Teil dieser scheinbar einheitlichen Masse dem dorsalen Leberlappen angehört, der seine Secretmassen durch die in Schema 60*b* mit *loc*₃ bezeichnete Öffnung in den Magen ergießt, während der ganze übrige, ventrale Teil des Lappens seine Secretmassen in zwei größere Lebergänge sammelt, denen entsprechend dieser Lappen nach unten hin schwach geteilt erscheint. Indessen wurde schon früher betont, daß diese beiden großen Lebergänge sich kurz vor dem Eintritt in den Magen (Fig. 3) zu einem einzigen Lebergang vereinigen, weshalb man, wie schon gelegentlich der Besprechung

der Magenform ausgeführt, zweckmäßiger von drei Leberöffnungen spricht, anstatt sie zu vier anzugeben (VOGT und YUNG, BIEDERMANN).

Über die räumliche Ausdehnung dieser Lebermassen läßt sich, bei allen Exemplaren übereinstimmend, folgendes bemerken: Vorne bis dicht an den vorderen Adductor heranreichend, erstrecken sie sich

Fig. 60a.

Fig. 60b.

Schema der vorderen Hälfte des Tieres zur Demonstration der Leberlappen. a, Rechte Seite des Tieres; *la1*, *la2*, *la3*, Leberlappen; *ma*, Magen; *lae2* rechte ventrale Leberöffnung; *oe*, Oesophagus; *vd. ad*, vorderer Adductor; *m*, Mantel; *sch*, Schale; *f*, Fuß; *crd*, Kristallstieldarm; *dd*, Dünndarm; *cd*, Enddarm; *gdr*, Geschlechtsdrüse. b. Linke Seite des Tieres: *lae1*, linke ventrale Leberöffnung; *lae3*, dorsale Leberöffnung. Sonst wie bei a.

in dem dorsalen Lappen bis dicht an die scharfe Umbiegungsstelle des Enddarms kurz vor dem Eintritt ins Herz, während die beiden größeren einigermaßen symmetrisch angeordneten, ventralen Lappen mit ihren äußersten Verzweigungen in das Geschlechtsgewebe des Fußes hineindringen und gegen dieses nicht scharf abgegrenzt sind. Zu erwähnen wäre noch, daß nur eine kleine Stelle des Magens nicht von der Mitteldarmdrüse überdeckt wird, nämlich ein Teil der Falte (Fig. 4) und zwar dort, wo auf der rechten Seite des Tieres die drei Leberlappen zusammenstoßen (Schema 60a).

Die weitgehenden baumförmigen Verästelungen der Lebergänge in diesen Lappen lassen sich besonders leicht durch Injektionen des Organes mit gefärbtem Paraffin von niedrigem Schmelzpunkt und nachheriges Abmacerieren des Lebergewebes in Kalilauge feststellen.

An solchen Präparaten erkennt man leicht ein dichtes Gewirr baumförmiger Verästelungen der Lebergänge, bei deren Verzweigungen sich indessen eine Konstanz nur in allernächster Nähe des Magens und auch dort nur in gewissen Grenzen feststellen läßt. Weiter als in Fig. 3 die Lebergänge eingezeichnet sind, dürfte diese Konstanz kaum reichen. Entsprechend den drei großen Leberlappen verzweigen sich die Lebergänge unmittelbar hinter der Mündung in den Magen, indem sie sich

Fig. 61.

Letztes Ende eines Leberganges mit den ansitzenden Tuben, die die zahlreichen Secretklumpen durchschimmern lassen.

baumartig in immer dünnere Gänge verästeln. Dabei stellt jeder der drei Lappen ein solches baumförmiges Geäst der Lebergänge dar. Irgendein bestimmtes Verzweigungsschema läßt sich nicht darauf anwenden. Man kann sowohl beobachten, daß von einem größeren Gang mehrere kleinere Gänge abgehen, als auch, daß ein Gang sich in zwei gleich große Äste gabelt und diese sich wieder verzweigen, indem sie an Durchmesser allmählich abnehmen.

An die letzten Verzweigungen dieser Lebergänge schließen dann die Drüsenschläuche an, die einen typischen tubulösen Bau aufweisen und von der Einmündungsstelle in den Lebergang bis zu ihrem blind geschlossenen Ende ihren Durchmesser in keiner Weise verändern, also streng röhrenförmigen Bau besitzen. Diese Drüsenröhrchen vereinigen sich nicht untereinander, sondern münden getrennt in großer

Anzahl in einen gemeinsamen Lebergang. Diese Verzweigungsform kommt zum Ausdruck in Fig. 61, einem nach dem Leben gezeichneten kleinen Stück eines Leberläppchens. Man sieht hier zahlreiche Drüsen-schläuche, die eine typisch röhrenförmige Gestalt erkennen lassen, getrennt von einander in das letzte Ende eines Leberganges münden. Besonders bei jungen Tieren läßt sich diese Art der Verzweigung an jedem Stückchen der Leber feststellen, wird jedoch bei alten Tieren undeutlicher. Diese ganze Masse nun ist eingebettet in ein lacunäres Bindegewebe, auf das weiter unten noch einmal zurückzukommen ist.

Damit wäre die Mitteldarmdrüse zerlegt in ihre drei wesentlichen Bestandteile: 1. die Lebergänge, 2. die Drüsenröhrchen, 3. das Bindegewebe. Da uns die Drüsenröhrchen am eingehendsten zu beschäftigen haben, so stellen wir ihre Besprechung hier voran.

2. Das Epithel der Drüsenröhrchen.

Betrachtet man einen Querschnitt durch einen solchen Tubus, wie sie in ganz gleichmäßiger Ausbildung die ganze Mitteldarmdrüse zusammensetzen, so erkennt man auch bei starker Secretion eine durch-

Fig. 62.

Querschnitt durch einen Lebertubus. Große keulenförmige Fermentzellen mit kleineren dunkleren Zellen abwechselnd. In den Keulenzellen nur wenige kleine Secretklumpen.

aus regelmäßige Anordnung in je drei Partien (Fig. 62). Von diesen bestehen die einen aus hell gefärbten Zellen, die dazwischen liegenden Komplexe aus bedeutend niedrigeren, nach oben spitz zulaufenden

Zellen, die sich durch ihr außerordentlich stark tingiertes Protoplasma von den benachbarten hellen Zellen unterscheiden. Da die Zellen kleiner sind, tritt in diesen Partien eine größere Anzahl von Kernen hervor. Von dieser sehr regelmäßigen, beinahe mathematisch genauen Dreiteilung des kreisförmigen Tubenquerschnittes fand sich nur in seltenen Fällen eine Abweichung, indem die Zellkomplexe gelegentlich in der Vierzahl auftraten.

Nach den eingehenden Untersuchungen J. FRENZELS über die Mitteldarmdrüse der Mollusken lassen sich in den Tuben im allgemeinen drei Arten von Zellen unterscheiden: 1) Die sogenannten Körnerzellen: »Sie enthalten außer dem Protoplasma und dem Kern einen meist gesonderten kugeligen Ballen von blasenartigem Aussehen, welcher eine Anzahl mehr oder minder stark und verschieden gefärbter Körner, größere und kleinere Fettkügelchen und je nach den Umständen mehr oder weniger zahlreiche Eiweißklümpchen enthält« (J. FRENZEL, Teil I, S. 115). 2) Die sogenannten keulenförmigen Fermentzellen: »Gerade wie die Körnerzellen besitzen die keulenförmigen Fermentzellen gleichfalls einen Secretballen, welcher als ihr Hauptbestandteil anzusehen ist. Auch dieser enthält mehr oder minder stark gefärbte Einschlüsse, jedoch von flüssiger oder etwas schleimiger bis halbfester Konsistenz und von höchst verschiedener, meist aber von annähernd kugeliger oder tropfenartiger Gestalt« (Teil I, S. 173). 3) Die Kalkzellen, d. h. Zellen mit kleinen stark lichtbrechenden Kugeln, von denen es heute noch einigermaßen zweifelhaft ist, ob es sich um Calciumcarbonate oder -phosphate handelt.

Von diesen drei Zellarten nun gibt J. FRENZEL das gänzliche Fehlen der Kalkzellen bei den Lamellibranchiern an und das Überwiegen der Körnerzellen im allgemeinen über die keulenförmigen Fermentzellen. Da J. FRENZEL seine Untersuchungen nicht auf die Unioniden ausgedehnt hat, so mußten die Befunde an der Mitteldarmdrüse von *Anodonta* mit denen FRENZELS an benachbarten Formen verglichen werden. Für die den Unioniden nächststehende von ihm untersuchte Form, *Cardium edule*, gibt FRENZEL ein von der sonstigen Verteilung abweichendes bedeutendes Überwiegen der keulenförmigen Fermentzellen über die Körnerzellen an und für die Form *Venus decussata* das Vorhandensein der keulenförmigen Fermentzellen allein (Teil II, S. 332). Diese Formen scheinen nun eine Überleitung zu bilden zu den bei *Anodonta* gemachten Befunden, insofern, als sich hier nirgends eine Zellart nachweisen ließ, die sich unter den Begriff der FRENZELSchen Körnerzellen hätte bringen lassen. Und deshalb erscheint die Leber von

Anodonta, wenn wir zunächst einmal von den kleineren Zellen mit dunkler tingiertem Protoplasma absehen, aufgebaut aus nur einer einzigen Zellart, den keulenförmigen Fermentzellen J. FRENZELS.

Betrachtet man die Leber eines normal ernährten Tieres an Zupfpräparaten, so fallen enorme Mengen von gelbbraun gefärbten klumpigen Ballen auf, die in einer mehr homogenen, etwas heller gefärbten, zähen Flüssigkeit unregelmäßige, meist aber kugelige Einschlüsse bergen. Wir haben es hier mit den einen großen Teil der Zellen einnehmenden Secretklumpen zu tun, die bei jedem Schnitt durch die Leber sich außerordentlich leicht aus den Zellen herauslösen und bei geringem Druck auf ein kleines Stückchen der Mitteldarmdrüse unter dem Deckglas in enormer Menge das ganze Gesichtsfeld überschwemmen. Dabei halten die gänzlich aus dem Protoplasma losgelösten Secretklumpen noch lange ihre kugelförmige Gestalt bei, was auf eine ziemlich zähflüssige Konsistenz der Ballen schließen läßt. Erst bei längerer Einwirkung der umgebenden Flüssigkeit tritt eine Lösung der Fermentballen ein.

Vergleicht man diese Zupfpräparate mit konservierten Objekten (am geeignetsten erwies sich hierfür, mit W. BIEDERMANN übereinstimmend, ein Osmiumsäure enthaltendes Gemisch), so läßt sich die Lage dieser Secretklumpen innerhalb keulenförmiger an der Basis verjüngter Zellen feststellen. Allerdings sind die Secretballen dabei zum Teil extrahiert und in der Form der Einschlüsse stark verändert. Bei reger Secretionstätigkeit der Leber die ganzen Zellen ausfüllend (Fig. 63) können sie im Ruhezustande an Zahl und Größe ganz bedeutend zurücktreten (Fig. 62). In der Regel scheint in jeder Zelle nur ein Fermentklumpen vorzukommen, indessen ließen sich auch häufig Bilder beobachten, die es unzweifelhaft erscheinen ließen, daß mitunter zwei solcher Secretklumpen in der Zelle auftreten können (Fig. 63). Bei stärkerer Vergrößerung ist ein solcher Secretklumpen nach dem Leben mit den unscharf begrenzten und fein granulierten Einschlüssen in Fig. 64 zur Darstellung gebracht.

Das massenhafte Auftreten dieser Ballen bedingt es, daß von ihrer Färbung die Gesamtfärbung des Organes fast ausschließlich abhängt. Dem Umstande entsprechend, daß die Mitteldarmdrüse in aktivem Zustande bei jüngeren Tieren heller braungrün, bei älteren mehr dunkelbraun gefärbt ist, läßt sich an jungen Drüsen eine mehr gelbliche, bei älteren eine mehr gelbbraune Färbung der Fermentballen feststellen. Andererseits nimmt die Färbung des Organes ab bei längerem Hungern des Tieres, was dem allmählichen Verschwinden der Secretklumpen entspricht.

Hat der Sekretklumpen seine definitive Größe erlangt, so rückt er immer weiter dem distalen Ende der Zelle zu und wird alsdann als Ganzes aus der Zelle ausgestoßen. So findet man denn auch am konservierten Exemplar bei reger Tätigkeit der Drüse das Lumen der Tuben von Sekretklumpen erfüllt, die in ihrem Bau mit den in der Zelle liegenden noch vollkommen übereinstimmen. Bei sehr starker Produktion erscheint dann häufig das Lumen der Tuben nicht mehr in der dreibis vierstrahligen Gestalt, wie sie in der Fig. 61 zum Ausdruck kommt,

sondern zeigt sich im Querschnittsbilde kreisförmig aufgetrieben, um die gewaltigen Secretmassen aufnehmen zu können.

Fig. 63.

Fermentzellen stärker vergrößert mit großen Sekretklumpen. Einzelner Sekretklumpen stärker vergrößert.

Fig. 64.

Über die Entstehung der Fermentklumpen innerhalb der Zelle läßt sich mit J. FRENZEL nur soviel aussagen, daß sie im basalen Teile der Zelle durch allmähliches Wachstum aus kleineren Ballen entstehen. Über die feineren Vorgänge dabei sind wir ebensowenig imstande etwas Gesichertes auszusagen, wie über die Secretionsvorgänge im allgemeinen. Indessen scheint man nicht fehlzugehen, diese Fermentklumpen auf Grund ihrer Gestalt und ihrer Abscheidung in toto ohne protoplasmatische Grundsubstanz anzusehen, was der Auffassung der Abscheidung der Fermentklumpen in einer Art Vacuole des Protoplasmas einige Wahrscheinlichkeit gibt.

Durch die einen sehr großen Teil des Zellraums einnehmenden Klumpen sind nicht nur die Zellgrenzen häufig sehr weitgehend deformiert, sondern auch die in ruhendem Zustande kugelfunden Kerne, die in den Zellen stets eine basale Lage annehmen. Neben der gewöhn-

lichen Sonderung in Chromatinpartikelchen und Nucleolus ist hier im Gegensatz zu den Zellen des Darmkanals häufig eine andre Verteilung gegeben. In allen Darmepithelzellen war eine schwächere Färbung des Nucleolus als bei den dem Gerüstwerk aufgelagerten Chromatinpartikelchen unverkennbar. Hier indessen ist häufig auf dem ganzen Kerngerüst mit Sicherheit keine Spur von Chromatin nachzuweisen. Es erscheint vielmehr als ein ganz blasses, zartes Maschenwerk (Fig. 67 und 68). Hingegen ist der Nucleolus sehr stark färbbar und im Verhältnis zur Kerngröße bedeutend stärker ausgebildet als in den Darmepithelzellen. Es scheint daher, als ob wir es hier mit einer Kombination von Chromatin und Nucleolarsubstanz, einem Amphinucleolus zu tun haben. Dafür lieferten die in dem Komplex der jungen Zellen aufgefundenen Mitosen, auf die weiter unten noch einmal zurückzukommen ist, insofern einen Anhaltspunkt, als sich bei der Bildung des Spiremfadens nunmehr neben dem Spirem ein in seinen Umrissen verschwommener, kleinerer, vor allem blasser gefärbter Nucleolus vorfand. Man gewinnt den Eindruck, als ob das Chromatin sich hier also zur Bildung des Spirems von dem Nucleolus abgesondert hätte und dieser sich nunmehr durch seine weniger intensive Färbung als echter Nucleolus dokumentierte.

Zu erwähnen wäre hier noch, daß, ähnlich wie in den Darmepithelzellen, zwei Nucleolen vorkommen können, die sich, wie gut zu beobachten war, in ganz analoger Weise wie dort aus einem Nucleolus durch einfache Längsdehnung und Durchschnürung bilden.

Von den durch die Sekretklumpen entstehenden Deformationen abgesehen, zeigt das Protoplasma der Fermentzellen einen grobmaschigen Bau, der besonders im oberen Teile häufig deutlich ausgebildet ist. Der oberste Teil der Zelle wird erfüllt von einer Lage dichteren Protoplasmas (Fig. 63), die nach unten hin allmählich in die gröbere maschige Struktur übergeht. Bemerkenswert ist, daß häufig die obere Grenzlinie bis weit in die Röhrchen hinein aus dicht nebeneinander liegenden Körnchen zusammengesetzt erscheint, über denen man nach den Lebergängen zu noch einen sehr schwach entwickelten Zellsaum erkennen kann. Da die Darmepithelzellen aus typischen Wimperzellen mit gut ausgebildeten Basalkörperchen bestehen, so möchte man vermuten, daß es sich hier um Andeutungen eben jener Basalkörperchen handelt, zumal sich zwischen diesen Zellen auf dem Wege über die Lebergangszellen bis hin zu den eigentlichen Darmepithelzellen alle möglichen Übergänge finden. Für den allmählichen Übergang zwischen den Fermentzellen und den Lebergangszellen sei hin-

gewiesen auf Fig. 65. Ganz rechts haben wir typische Wimperzellen mit sehr schwach entwickelten Faserwurzeln. Unter allmählichem Abnehmen der Basalkörperchen, sowie des schmalen Zellsaumes gehen diese Zellen nach links hin über in die Fermentzellen. Dabei erscheint dann häufig, wie schon erwähnt, die Grenzlinie der Fermentzellen gegen das Tubuslumen ein Stück weit aus dicht nebeneinanderliegenden Körnchen zusammengesetzt. Da die einwandfreie Konservierung des Lebergewebes stets große Schwierigkeiten bereitet, so ließ sich nur sehr schwer feststellen, ob Wimpern in den Tuben selbst vorhanden sind oder nicht. Da sich indessen auch an gut konservierten Objekten wie auch am lebenden Material niemals in den eigentlichen Tuben auch nur eine Andeutung von Wimpern feststellen ließ, so dürfte man die Existenz

Fig. 65.

Übergang von den Wimperzellen der Lebergänge zu den Fermentzellen der Tuben. Rechts die Lebergangszellen, links die Fermentzellen, dazwischen Übergangsstadien.

von Wimpern für die keulenförmigen Fermentzellen mit großer Wahrscheinlichkeit verneinen können.

Dies stimmt mit den Angaben FRENZELS durchaus überein. Zwar hat er, wie schon erwähnt, speziell die Unioniden nicht untersucht. Er gibt indessen für *Cardium edule* an, daß »an den keulenförmigen Fermentzellen eine Wimperung nicht wahrgenommen werden konnte«, wie er denn ganz allgemein über die von ihm untersuchten Formen bemerkt: »Bei den Mollusken ist der Zellsaum in der Mehrzahl der Fälle, so bei allen Lamellibranchiern, Prosobranchiern, Pulmonaten, Heteropoden und Pteropoden, sowie bei den meisten Opisthobranchiern außerordentlich dünn (niedrig) und so leicht zerstörbar, daß er nur unter besonders günstigen Umständen sichtbar ist« (Teil I, S. 168).

Für die ganze Auffassung der Mitteldarmdrüse ist es von großer Bedeutung, daß diese Fermentzellen nicht nur der Abscheidung der

Secretballen dienen, sondern zugleich eine resorptive Funktion besitzen. Konserviert man Leberstückchen eines gut genährten Tieres in einer Osmiumsäure enthaltenden Flüssigkeit, so bemerkt man, falls noch ein Stück des Magenepithels mitgeschnitten ist, das früher schon diskutierte Bild: Nicht nur die Epithelzellen des Magens, sondern auch die sämtlichen Zellen der Lebergänge und, das ist das Bemerkenswerte, auch die Zellen der eigentlichen Tuben sind dicht erfüllt von geschwärzten, also Fett enthaltenden Tröpfchen (Fig. 66). Nach dem

Fig. 66.

Keulenförmige Fermentzellen mit Secretklumpen und zahlreichen aufgenommenen Fetttropfen.

durchaus analogen Aussehen mit den gelegentlich der Nahrungsaufnahme der Darmepithelzellen diskutierten Bildern und auf Grund des ganz kontinuierlichen Übergangs zwischen den Erscheinungen an Magenepithelzellen und Fermentzellen steht es wohl außer Zweifel, daß es sich hier um aufgenommene Nahrung handelt. Die Reaktion auf Fett, das ist hier zu betonen, erstreckt sich auf alle Zellen der Leber auch auf die dunkleren kleineren Zellen.

Die anfänglich kleinen Fetttropfchen ballen sich

besonders in der Nähe der Zellkerne zu verhältnismäßig großen Klumpen zusammen. Hinsichtlich der Verdauung scheint aber hier, gegenüber den Erscheinungen bei den Darmepithelzellen, ein Unterschied zu herrschen. Die dort besprochenen Nahrungsballen, die in Menge das untere Ende der Zellen einnehmen und stets in das Protoplasma eines Leucocyten eingelagert sind, fehlen hier vollkommen. Nur in ganz seltenen Fällen war ein einem Nahrungsballen ähnliches Gebilde, das sich durch seine abweichende Färbung von den Fermentklumpen unterschied, aufzufinden, und auch in diesen Fällen war die Deutung des Befundes als wirklichen Nahrungsballens höchst zweifelhaft. Indessen fanden sich wohl recht zahlreiche solche Nahrungsballen innerhalb des Protoplasmas der Leucocyten im Bindegewebe der Leber, die nach der früher ge-

äußerten Ansicht auf dem Wege über das den Darm umhüllende capillare Blutgefäßsystem durch die Blutbahnen dorthin gelangt sind. Für die eigentlichen Tuben also läßt sich die Existenz von Nahrungsbällen, wie sie bei den Darmepithelzellen auftreten, mit einiger Wahrscheinlichkeit verneinen.

Die Resorption der großen kompakten Fetttropfen läßt sich an entsprechenden Präparaten leicht verfolgen. Die ursprünglich tief-schwarze Farbe geht vom Rande nach der Mitte fortschreitend, oder unter Vacuolisierung und Bildung von Fettringelchen, wie sie auch BIEDERMANN für *Helix* beschreibt (vgl. Fig. 300) in ein helleres schmutziges Grau über. Zwischen diesen und unregelmäßigen Protoplasmaklumpchen, in die ein großer Teil des Zellinhaltes zerfallen zu sein scheint, existieren dann alle möglichen Übergänge, so daß man wohl nicht fehl gehen wird, die Klumpchen Protoplasma als die ehemaligen Träger der Fettsubstanz anzusprechen. Wie die überaus häufigen Bilder von der in Fig. 66 dargestellten Art erkennen lassen, scheinen die beiden Vorgänge der Bildung der Secretbällen und der Fettaufnahme nebeneinander her laufen zu können, denn es finden sich sehr häufig neben den zahlreich aufgespeicherten Nahrungsbällen auch die Fermentklumpen in größerer Anzahl. Zu betonen ist also hier, daß infolge des Fehlens der Körnerzellen hier eine Trennung in Secretzellen und Resorptionszellen, wie es BIEDERMANN bei *Helix* vornimmt, nicht angebracht ist, daß hier vielmehr bei dem gegenüber den Gastropoden außerordentlich vereinfachten Bau der Mitteldarmdrüse von *Anodonta* secretorische und resorptive Funktion der einzigen sie aufbauenden Zellart, eben jenen Fermentzellen zukommt.

Hat die Fermentzelle eine Zeitlang der Secretion gedient, so geht sie zugrunde. Die hierbei auftretenden Degenerationserscheinungen der Kerne erinnern auffallend an den Typus, den BRASIL (S. 168—172) beschrieben hat als «émission de volumineuses hyalosphères avec enclave chromatique». An einem Objekt, daß einerseits zahlreiche Mitosen, anderseits umfangreiche Degenerationserscheinungen des secernierenden Epithels aufwies, fielen mehr oder weniger diffus gefärbte chromatische Ballen auf, die mit den von BRASIL gegebenen Abbildungen weitgehendste Ähnlichkeit besaßen. Es ließ sich weiter beobachten, wie diese Degenerationsvorgänge eingeleitet werden durch eine Vergrößerung, unregelmäßigere Färbung und Zerbröckelung des Nucleolus, der dann aus dem Kern ausgestoßen wird. So fand sich dann häufig der chromatische Ballen in unmittelbarer Nachbarschaft des Kernrestes, d. h. eines nur noch das Lininggerüst enthaltenden

Bläschens, das sich dem Ballen anschmiegt, ganz ähnlich, wie es in den BRASILSchen Abbildungen zum Ausdruck kommt. Unter allmählicher Größenabnahme scheint sich dann nach und nach dieser chromatische, unregelmäßig gefärbte Ballen im Protoplasma aufzulösen.

Wie schon erwähnt, finden sich neben den Fermentzellen, die die Träger der enormen secretorischen Tätigkeit sind, innerhalb der »Crypten« kleinere dunkle Zellen (Fig. 62). Ihr Komplex ist, besonders mit Eisenhämatoxylin stark dunkel gefärbt und geht ohne scharfe Grenze in die größeren helleren Zellen über. Ein Blick auf das Querschnittsbild (Fig. 62) lehrt, daß dieser Zellenkomplex, der an seiner Basis zahlreiche Kerne enthält, nach oben hin nur mit einer ganz schmalen Zone in dem spitzen Winkel an das Lumen des Tubus angrenzt. Dadurch ist einmal eine nach oben hin verjüngte, d. h. spitz dreieckige Gestalt dieser Zellen notwendig, anderseits läßt sich leicht beobachten, daß ein sehr großer Teil dieser Zellen das Lumen des Tubus gar nicht erreicht.

Diese Zellen haben wohl eine doppelte Funktion. Einmal können sie, da sie noch nicht secernieren und infolgedessen widerstandsfähiger sind, als Stützleisten angesprochen werden, die bei starker Secretproduktion den Tubus vor allzu starker Deformation schützen sollen, eine Ansicht, die allerdings bisher nicht ausgesprochen wurde, die aber bei der regelmäßigen Abwechselung zwischen secernierenden und noch nicht secernierenden Zellen nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen ist. Denn auffallend ist, daß gerade immer die Dreizahl auftritt, d. h. eine solche Anzahl Leisten, die gerade ausreicht, um eine Verbiegung nach allen Richtungen zu vermeiden.

Weit wichtiger aber als diese mögliche Bedeutung ist die Auffassung der »Crypten« als Regenerationsherde für das secernierende Epithel. Zwar sagt J. FRENZEL darüber (Teil I, S. 165): »Eine andre Kernstruktur als die oben angegebene ist niemals aufzufinden, so namentlich keine, welche als caryokinetische Figur zu deuten wäre. Auch direkte Kernteilungsbilder, wie etwa eine Halbierung des Kernes, eine Einschnürung oder etwas dergleichen kann man kaum beobachten. Tatsächlich findet man vergesellschaftet mit reiferen Zellen zahlreichere jüngere, d. h. solche von bedeutend geringerer Größe, deren Kern sich von demjenigen ersterer Zellen in keinem Punkte unterscheidet. Es findet unzweifelhaft eine rege Zellproduktion statt, da die Körnerzellen bei der Secernierung ihres Inhaltes zugrunde gehen. Bei *Chiton* und *Patella*, wo die andern, die Fermentzellen fehlen und eine Verwechslung

mit diesen daher ausgeschlossen ist, sieht man auch in den Schnitten zahlreiche junge Zellen, meist von spitz dreieckiger Form und mit stark tingiertem Protoplasma. Wie aber diese Zellen entstehen, ist noch völlig unaufgeklärt.« und weiter (S. 238): »Schon bei den Körnerzellen wurde darauf hingewiesen, daß es ganz unmöglich war, an jenen Zellen Kern- und Zellteilungen irgendwelcher Art aufzufinden, und das gleiche muß nun auch für die Keulenzellen behauptet werden. Wie also die Epithelzellen in unsrer Drüse entstehen, ist das noch zu lösende Rätsel, auf welches ich schon an andrer Stelle hingewiesen hatte (Mitteldarmdrüse der Crustaceen).«

Da mir trotz dieser negativen Befunde J. FRENZELS die Auffassung der »Crypten« als Regenerationsherde für das nach der Secretion zugrunde gehende Epithel wahrscheinlich dünkte, so suchte ich nach Kernteilungsbildern und fand sie nach langem vergeblichem Bemühen in drei verschiedenen Präparaten in einer Anzahl, die man durchaus nicht als selten bezeichnen kann. Diese Mitosen, denn es handelte sich stets nur um indirekte Kernteilungsbilder, lagen ausgesucht an den Stellen, an denen sie vermutet wurden, d. h. in den »Crypten« und zwar an den scharfen Umbiegungsstellen. Von weiterem Interesse dürfte sein, daß sich bei demjenigen Objekte die meisten Mitosen fanden, welches auch die meisten Degenerationserscheinungen

Fig. 67.

Mitose in den »Crypten«. Kerne mit sehr großem Nucleolus.

aufwies, so daß hier die Bedeutung der »Crypten« als Regenerationsherde für das Epithel offensichtlich zutage trat. Diese Erscheinungen erinnern an die beim Mitteldarm einiger Insekten beobachteten Verhältnisse, wo die Neubildung des Darmepithels von Crypten kleinerer dunkler Zellen aus erfolgt, die sich durch mitotische Teilung vermehren und zu den Epithelzellen auswachsen.

Ohne die speziellen Einzelheiten der indirekten Kernteilung weiter zu verfolgen, was sich bei dem sonst wenig charakteristischen Objekt nicht verlohnt, sei hier nur darauf hingewiesen (Fig. 67 u. 68), daß zu Beginn der Mitose bei der Bildung des Spirems der Nucleolus sich noch ziemlich lange verfolgen läßt, daß die sich teilende Zelle von der Basis ablöst, und ganz ähnlich, wie es uns bei den Darmepithelzellen entgegentrat, gegen das Lumen hin wandert. Gegenüber den Verhältnissen der Chromosomen in den Darmepithelzellen, die bereits eine ausführlichere Darstellung gefunden haben (»Wimperapparat und Mitose von Flimmerzellen«), scheint hier insofern ein kleiner Unterschied vorzuliegen, als die dort bandförmigen Chromosomen hier einen mehr grob granulierten Eindruck machen. Als Beleg für die Lage und das Vorkommen der Mitosen sei auf die Fig. 67 und 68 verwiesen, die sich beliebig hätten vermehren

Fig. 68.

Wie Fig. 66. Tochterplattenstadium.

Fig. 69.

Vereinigung eines Lebertubus mit einem Lebergang. *leg.*, Lebergang; *tu*, Tubus; *kr.*, »Cryptenzellen«, die Regenerationszellen für das Epithel.

lassen. Zur Deutung der »Crypten« als Regenerationsherde genügt hier indessen einfach die Tatsache, daß, entgegen den Befunden FRENZELS, Mitosen wirklich und durchaus nicht selten, möglicherweise aber periodisch, je nach dem Ernährungszustande des Tieres vorkommen, und somit wären diese Befunde eine sichere Lösung des FRENZELSchen »Rätsels«.

Zwischen diesen Zellen, die wir also mit Sicherheit als nichts anderes als junge Fermentzellen aufzufassen haben, und den fertig ausgebildeten Fermentzellen finden sich denn auch in der Tat alle möglichen Übergänge, indem die Zellen größer und zugleich heller werden und an ihrem basalen Ende erst klein, dann allmählich größer werdend, die Fermentklumpen auftreten.

So erkennt man also die ganzen Drüsenröhrchen zusammengesetzt aus einer einzigen Epithelart, den keulenförmigen Fermentzellen J. FRENZELS. Schon eingangs wurde erwähnt, daß sich nirgends auch nur eine Andeutung der bei den marinen Formen allerdings häufiger vorkommenden Körnerzellen auffinden ließ. Die Existenz der dritten Gruppe von Zellen, der Kalkzellen verneint J. FRENZEL für sämtliche Lamellibranchier.

Diese Beobachtungen wurden mir beim Studium der Mitteldarmdrüse von *Anodonta* vollkommen bestätigt. Nie wurde etwas gefunden, was sich als Kalkzellen hätte deuten lassen. Es soll indessen nicht verschwiegen werden, daß sich in wenigen Fällen im zerzupften Lebergewebe von *Unio* Gebilde fanden, die eine konzentrische oder exzentrische Schichtung aufwiesen und mit pflanzlichen Stärkekörnchen größte Ähnlichkeit besaßen. Die Reaktionen auf Stärke fielen indessen negativ aus, während sich die Körner in Salzsäure bis auf eine schwächer lichtbrechende Grundsubstanz auflösten. Möglicherweise haben wir es hier also mit Kalkkörnern zu tun. Indessen ließ sich trotz größter Bemühungen in Zupfpräparaten der Leber von *Anodonta* nie etwas derartiges feststellen. Es ist daher den Befunden, zumal sie auch bei *Unio* nicht häufig zu machen waren, keine weitere Bedeutung beizumessen. Ob es sich in den fraglichen Fällen wirklich um Kalkkörner gehandelt hat, müßte Gegenstand einer besonderen Untersuchung sein.

3. Die Lebergänge.

Bei der Mündung in die Lebergänge geht das Epithel der Drüsenröhrchen kontinuierlich in das der Lebergänge über. Zu betonen ist indessen, daß die Zellen der Lebergänge an der spezifischen Secretion der Fermentzellen keinen Anteil nehmen. Vielmehr gleicht das Epithel bis in die feinsten Verästelungen der Lebergänge hinein durchaus dem Darmepithel, weshalb eine Besprechung der früher schon ausführlich behandelten Einzelheiten hier unterbleiben kann. Der Anschluß eines Lebertubus an einen Lebergang ist in Fig. 60 zur Darstellung gebracht. Der Schnitt ist (vgl. mit Fig. 61) so geführt, daß der Tubus möglichst

längs, der Lebergang infolgedessen etwas schräg geschnitten ist. Innerhalb des Leberganges (*leg*) erkennt man hier die gleichförmigen hohen Epithelzellen, die wie erwähnt, aus Flimmerzellen bestehen und nach dem Tubus (*tu*) hin allmählich in die Fermentzellen übergehen. Der Tubus selbst ist, entsprechend der Dreiteilung des Querschnittes (vgl. mit Fig. 62) derart längsgeschnitten, daß die rechte Seite im wesentlichen die Fermentzellen mit den Fermentklumpen zeigt, die linke hingegen aus den kleineren, dunkler tingierten Cryptenzellen besteht. Zu betonen ist hier, daß auf der Übergangszone von Lebertubus und Lebergang sich eine scharfe Grenze zwischen den Fermentzellen und den flimmernden Lebergangszellen nicht feststellen läßt. Ist auch im allgemeinen die Bewimperung der Zellen infolge der Einflüsse der Konservierungsflüssigkeit schwer festzustellen, so lassen sich doch die Basalkörperchen stets, die Wimpern unter günstigen Umständen beobachten. Es handelt sich also um Wimperzellen mit sehr schwach entwickelten parallel verlaufenden Faserwurzeln, die daher ohne Besonderheiten in die Zellen des Magens übergehen.

Ganz entsprechend wie auf der concaven Seite des Darmkanals im Enddarm lassen sich in den Lebergängen, wenn auch nicht sehr häufig, Secretionserscheinungen feststellen, die mit den früher diskutierten vollkommen übereinstimmen (d. h. unter Verlust des Wimperapparates und Auftreten hellerer Färbung im oberen Teil stoßen die Zellen große Secrettropfen aus, wie es früher in dem Kapitel über die Secretion für die concave Seite des Enddarms eingehender ausgeführt wurde).

Ebenso stimmen die Bilder, die bei reichlicher Aufspeicherung von Fett entstehen, mit den früheren Befunden an den Darmepithelzellen durchaus überein. Auch hier bleibt die dem intracellulären Faserapparat entsprechende Zone frei von geschwärzten Tröpfchen.

Zu erwähnen wäre noch, daß das Epithel der Lebergänge häufig Zottenbildung von der Art zeigt, wie wir sie früher aus dem Dünndarm kennen gelernt haben.

4. Das Bindegewebe.

Die Gesamtheit der Lebergänge mit den ihren letzten Verzweigungen ansitzenden Tuben ist eingebettet, ganz analog wie der Darmkanal, in ein großmaschiges lacunäres Gewebe, das die Stelle des capillaren Blutgefäßsystems vertritt. In seiner Form gleicht es durchaus dem lacunären Gewebe des Fußes. Injektionen des Blutgefäßsystems lassen nach den Untersuchungen von Herrn SCHWANECKE aus dem

hiesigen Institut erkennen, daß die Lebermassen von außerordentlich zahlreichen Blutgefäßen durchzogen werden, die ein beinahe ebenso weit verzweigtes Netz bilden, wie die Lebergänge mit den Tuben. Es wurde ferner schon erwähnt, daß sich auf den Maschen des Bindegewebes häufig Leucocyten mit klumpigen Einschlüssen finden, die gelegentlich der Besprechung der Nahrungsaufnahme als Leucocyten gedeutet wurden, die in das Darmepithel eingewandert sind, sich dort mit den Nahrungsballen beladen haben und unter allmählicher Verdauung ihres Inhaltes durch die Blutbahnen bis hierher gelangt sind (vgl. oben S. 488).

Gegen das Bindegewebe hin zeigen die Tuben keine andre Begrenzung als eine mehr oder weniger dünne Basalmembran. Irgendwelche dichtere Anordnung des Bindegewebes in nächster Nachbarschaft der Tuben läßt sich nicht feststellen. Nur in der nächsten Umgebung der Lebergänge läßt sich eine Verdichtung des sonst lacunären Gewebes beobachten und sind einige schwächere ringförmig angeordnete Muskelzüge zu verfolgen.

Für die Anregung zu dieser Arbeit und das ihr entgegengebrachte Interesse sei mir an dieser Stelle gestattet, meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. E. KORSCHULT, meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Marburg, im Juli 1911.

Literaturverzeichnis.

1. STEPHAN APÁTHY, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitteil. der Zool. Stat. Neapel. Bd. XII. S. 697 ff.
2. TH. BARROIS, Le stylet cristallin des Lamellibranches. Revue biol. du Nord de la France, Lille. T. II. 1889/90. p. 209.
3. W. BIEDERMANN, Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung. Handbuch d. vergl. Physiologie, hrsg. von H. Winterstein. Bd. II. Jena 1910 u. 1911. S. 929—1040.
4. LOUIS BRASIL, Contribution à la connaissance de l'appareil digestif des Annélides. Arch. de Zool. expér. 4. Série. T. II. 1904. p. 168—172.
5. C. DE BRUYNE, De la phagocytose observée, sur le vivant, dans les branchies des Mollusques lamellibranches. Compt. rend. T. CXVI. 1893. p. 65.
6. DAVID CARRAZZI, Contributo all' istologia e alla fisiologia dei Lamellibranchi. Mitteil. der Zool. Stat. Neapel. Bd. XII. 1897. S. 381—431.
7. HUBERT EHRHARD, Studien über Flimmerzellen. Arch. f. Zellforschung. Bd. IV. 1910. 2. u. 3. Heft. S. 309—442.

8. JOH. FRENZEL, Mikrographie der Mitteldarmdrüse der Mollusken. I. Teil: Allgemeine Morphologie u. Physiologie des Drüsenepithels. Nova Acta Acad. Leop. Carol. Bd. XLVIII. 1886. II. Teil: Spezielle Morphologie des Drüsenepithels. ibid. Bd. LX. 1893.
9. A. GURWITSCH, Morphologie u. Biologie der Zelle. Jena 1904.
10. GUTHEIL, Über Wimperapparat und Mitose von Flimmerzellen. Zool. Anz. Bd. XXXVII. 1911.
11. J. HAZAY, Die Molluskenfauna von Budapest. III. Biol. Teil. Malakol. Blätter von L. PFEIFFER, Cassel, N. F. Bd. IV. 1881.
12. — Die Molluskenfauna von Budapest, mit besonderer Berücksichtigung auf die embryonalen und biologischen Verhältnisse. II. Biol. Teil. Cassel. 1881. S. 159.
13. FR. HENSCHEN, Zur Kenntnis der blasenförmigen Secretion. Anat. Hefte. I. Abt. Bd. XXVI. 1904.
14. KOLACEV, Über den Bau des Flimmerapparates. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXVI. 2. Heft. 1910. S. 349—372.
15. A. LANG, Lehrbuch der vergl. Anatomie d. wirbellosen Tiere. 2. Aufl. Jena 1910. S. 299 ff.
16. CARL LANGER, Das Gefäßsystem der Teichmuschel. Denkschr. Kgl. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. Bd. VIII u. XII. 1855 u. 1856.
17. LENHOSSEK, Über Flimmerzellen. Anatom. Anzeiger. Bd. XIV. 1898.
18. THEODOR LIST, Die Mytiliden des Golfes von Neapel, aus Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 27. Monogr. Berlin 1902.
19. MAILLARD u. VLÈS, Présence, dans le stylet cristallin de Cardium edule, d'une substance réduisant la liqueur de Fehling. C. R. Soc. Biol. Paris. T. LXII. p. 316.
20. S. B. MITRA, The crystalline style of Lamellibranchia. Quat. Journ. Mikrosk. Sc. Vol. XLIV. p. 591—602.
21. PETER, Centrum für die Flimmer- u. Geißelbewegung. Anatom. Anzeiger. Bd. XV. 1899. S. 271—283.
22. RAY LANKESTER, A Treatise on Zoology. Part V. p. 218—228.
23. VAN RYNBERK, Sul significato funzionale dello »Stilo Cristallino« dei Molluschi. Bollet. della R. Accad. Med. di Roma. 1908.
24. CARL C. SCHNEIDER, Lehrbuch der vergl. Histologie der Tiere. Jena 1902. S. 546—548.
25. CARL VOGT und EMIL YUNG, Lehrbuch der vergl. Anatomie. Bd. I. Braunschweig 1880. S. 745—749.
26. HANS WALLENGREN, Zur Kenntnis der Flimmerzellen. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. V. 1905. S. 351—414.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

Soeben erschienen:

Einführung in die Tropenwelt

Erlebnisse, Beobachtungen und Betrachtungen eines Naturforschers auf Ceylon, zugleich ein Handbuch für den Reisenden

von

Dr. Konrad Guenther

Privatdozent an der Universität Freiburg i. Br.

25 Bogen 8° mit 107 Abbildungen nach photographischen Original-Aufnahmen des Verfassers und einer Karte von Ceylon
In elegantes engl. Leinen gebunden **M. 4.80**

Inhalt: 1. Kapitel: Auf der See. — 2. Kapitel: Europäische und tropische Landschaft, Temperatur, Gesundheitsregeln, sogenannte Gefahren. — 3. Kapitel: Das Leben auf Ceylon. Einkäufe und Ausrüstung. — 4. Kapitel: Vogelleben auf Peradeniya. — 5. Kapitel: Reptilien, Insekten und andere Tiere. — 6. Kapitel: Die großen Tiere und die Jagd auf Ceylon. — 7. Kapitel: Vom tropischen Urwald. — 8. Kapitel: Im Hochland. — 9. Kapitel: Am Mangrovesee. — 10. Kapitel: Am Indischen Ozean. — 11. Kapitel: Kulturpflanzen. — 12. Kapitel: Das Volk. — 13. Kapitel: Versunkene Städte. — 14. Kapitel: Der Buddhismus. — Register.

Einführung in die Vererbungswissenschaft

In zwanzig Vorlesungen für Studierende, Ärzte, Züchter

von

Dr. Richard Goldschmidt

a. o. Professor der Zoologie an der Universität München

Mit 161 Abbildungen im Text

IX, 502 S. Gr. 8. Geheftet M 11.—; in Leinen geb. M 12.25.

Vorlesungen über vergleichende Anatomie

von

Otto Bütschli

Professor der Zoologie in Heidelberg

In drei Lieferungen

Erste Lieferung: **Einleitung, vergleichende Anatomie der Protozoen,
Integument und Skelet der Metazoen**

Mit den Textfiguren 1—264. VIII, S. 1—401. Gr. 8. Geheftet M 12.—.

Zoologisches Praktikum

von

August Schuberg

In zwei Bänden

I. Band:

Einführung in die Technik des Zoologischen Laboratoriums

Mit 177 Abbildungen

XII, 478 S. Gr. 8. Geheftet M 11.—. In Leinen geb. M 12.20

Anatomische und entwicklungsgeschichtliche Monographien

herausgegeben von

Prof. Wilhelm Roux

2. Heft:

Die Hernia Mesenterico-Parietalis dextra

**Versuch einer kausalen Analyse der atypischen Lagerung
des Darmes**

von

Paul Eisler und Joh. Fischer

Mt 3 Figuren im Text. V, 84 S. Lex. 8. Geheftet M 7.—

LBC 88

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

3 9088 00557 8034