(Aus dem zoologisch-vergleichend-anatomischen Institute der Universität Zürich.)

Zur Frage nach der exkretiven Funktion der Mitteldarmdrüse („Leber“) bei *Astacus fluviatilis*.

Von

Hermann Jordan, Privatdozent für Zoologie.

Die bekannte Arbeit von Kowalevsky (1) über Exkretionsorgane niederer Tiere hat eine ganze Reihe von Forschern angeregt, die von dem erstgenannten Autor angewandte Methode zur Aufindung von Exkretionsorganen zu benutzen. In der Tat schien nichts einfacher, als einem Tiere ein geringes Quantum irgendeines Farbstoffes in die Leibeshöhle zu spritzen, um festzustellen, welche Organe hierauf vital gefärbt erschienen. Dass solche Organe als „Nieren“ anzusprechen seien, stand a priori fest und bedurfte keiner weiteren Kritik.

Kowalevsky geht von einigen Erfahrungen aus, die an Wirbeltieren durch Heidenhain, Wittich und Chrzonszczewsky gewonnen wurden, und die sich so formulieren lassen: Die als exkretives Organ bekannte Niere der Säuger verhält sich sowohl den normalen Exkreten als ins Blut eingeführten Farbstoffen gegenüber wie zwei differente Organe. Die Malpighi'schen Körperchen scheiden einmal Wasser und leicht lösliche Salze, dann aber karminsaures Ammon aus, die Tubuli contorti aber Harnstoff usw. einerseits, indigschwefelsaures Natron anderseits. In seiner schönen Arbeit weist Kowalevsky nach, dass u. a. in den aus morphologischen Gründen bei Krustazeen als Nieren angesprochenen Organen ein ähnliches Verhalten den eingespritzten Farbstoffen gegenüber sich zeigt. Ich habe diese Darstellung der Resultate gewählt, um durch dieselbe die Fragestellung in das — nach meiner Ansicht — richtige Licht zu bringen: Untersucht werden mit der Methode der Injektion Organe, deren Funktion als Exkretionsorgane schon so gut wie feststeht; es wird für diese ein eigenartiges pharmakologisches

Verhalten festgestellt, ein Verhalten, welches unmittelbar analog ist den Erscheinungen, die wir bei der Säugerniere kennen.

Etwas Unerwartetes findet Kowalevsky bei *Squilla mantis* (l. c. S. 41): Indigokarmin wird nicht von der Niere, sondern von den „Leberschläuchen“ ausgeschieden, „besonders von den hintern, welche im Telson liegen“. Abgesehen von einem Hinweis auf die Analogie mit den Malpighi'schen Gefässen der Insekten wird ein allgemeiner Schluss aus diesem Verhalten nicht gezogen.

Eine Reihe von Forschern hat — wie schon angedeutet — wohl die Methode, nicht aber die Reserve des erstgenannten Autors übernommen. Ich will vorausschicken, dass es nicht meine Aufgabe sein kann, über die ganze Litteratur der „physiologischen Injektionen“ zu referieren; ich beschränke mich auf die Fälle, die für unsere Fragestellung besonderes Interesse haben.

De Saint-Hilaire (2) vertritt die Ansicht, dass die Mitteldarmdrüse von *Astacus* vornehmlich ein Exkretionsorgan sei. Farbstoffe, die in den Darm gespritzt werden, wandern in die Drüse, die sie ihrerseits wieder nach aussen befördert. Spritzt man Farbstoffe, Pepton, Propepton dem Tiere in die Leibeshöhle ein, so kann man diese Stoffe in der Leber wiederfinden. Das Hungertier erbricht nach Injektion von Pepton einen braunen Saft. Mac Munn (3) ist ebenfalls der Meinung, dass die Drüse exzerniere: „I am afraid in spite of Frenzel's opposition, it (gastric gland) must be credited with an excretory function.“ (l. c. S. 19.) Ich habe die experimentellen Belege für diese Meinung nicht finden können. Als Exkret wird das Pigment des Magensaftes angesehen.

St.-Hilaire's Ansicht fand schon 1895 eine Entgegnung von seiten Cuénot's (4). Wohl ist dieser Autor der Ansicht, dass der Farbstoff des Saftes ein Exkret der Drüse sei, da er auch in den Fäces gefunden werden könne (l. c. S. 255), doch sei die Ausscheidung in das Blut gespritzter gelöster Stoffe nur eine Nebenerscheinung der „Regulation“ der Drüse dem injizierten Wasserüberschusse gegenüber. Löse man den Farbstoff in wenig Wasser, $\frac{1}{3}$ ccm etwa, so fände keinerlei Exkretion desselben statt.

Von späteren Autoren erwähne ich Bruntz (5), der bei einer Reihe von Arthropoden eingespritzte Farbstoffe in Nieren und „Leber“ nachwies, und Darboux (6), der zwar nur am Anneliden *Aphrodite aculeata* arbeitete, für dessen „Leberschläuche“ er exkretive Funktion glaubte nachweisen zu können, dessen Resultate aber hier nicht

unerwähnt bleiben dürfen. Ich (8) habe nämlich den Nachweis erbracht, dass die sogenannten Leberschläuche von Aphrodite nichts sind, als die ausgestülpte eigentliche Mitteldarmoberfläche. Das gleiche aber gilt für die „Leber“ von Astacus (vgl. Lit. 7). Das Problem ist also ziemlich das gleiche: Exkretion durch Darmteile. Was nun Darboux' Arbeit vor den andern zitierten auszeichnet, ist der Umstand, dass der genannte Autor nicht lediglich untersucht, in welche Organe die Farbstoffe aus der Leibeshöhle gelangen. Vorab stellt er fest, dass ein bestimmter Zelltypus die Exkretion besorgt („Cellules excrétrices“, l. c. p. 224 und p. 230). Ferner weist er Harnsäure oder Urate in den Blindschläuchen nach¹⁾. Es sei bemerkt, dass auch Bruntz (5) bei Isopoden den Versuch macht, die Exkretion zu lokalisieren. Es sind nach ihm die Weber'schen „Fermentzellen“, in denen man die Farbstoffe antrifft (l. c. S. 271).

Yves Delage (9) erhebt ernste Bedenken gegen die dargetane Art, Einblick in die normalen Exkretionsverhältnisse zu gewinnen, und zwar auf Grund reiner Überlegung. Ich möchte seine Meinung so ausdrücken: Die Versuche sind nicht physiologischer, sondern pharmakologischer Natur. Bruntz (5) geht — wenn auch unbestimmt — auf diese Ansicht ein, um sie zu widerlegen. Allein, wir wollen uns mit diesem Meinungsaustausche nicht beschäftigen, da ich mir vorgenommen habe, die ganze Frage weniger durch Argumente als durch Versuche zu erklären. Und so will ich auch über meine eigenen früheren Bemühungen hinweggehen, mit Worten gegen einen zu weitgehenden Gebrauch jener Injektionsmethode Stellung zu nehmen.

Ehe wir zu unsrer eigentlichen Aufgabe übergehen können, ist folgendes festzustellen:

Es ist eine Tatsache, dass gelöste Körper, die man einem Astacus in die Leibeshöhle spritzt, im Gewebe der Mitteldarmdrüse und im Magensaft wiedergefunden werden. Der Einwand Cuénot's ist hinfällig, denn trägt man einem Astacus etwas Methylenblau in Substanz in die Leibeshöhle ein, so erscheint etwa am anderen Tage der Magensaft des Tieres schwach grün gefärbt, um beim Stehen an der Luft schwach blau zu werden. Nicht unerwähnt darf bleiben, dass Saint-

1) Eine eingehende Erörterung der Darboux'schen Ausführungen findet sich in meiner zitierten Arbeit (8).

Hilaire's Versuch, Farbstoffe in den Darm zu spritzen, bezüglich der Mitteldarmdrüse nichts beweist, denn am geöffneten Tiere überzeugt man sich, dass man bei Injektion in den Darm auch die Leber mechanisch injiziert. Genug: die Lösungen werden ausgeschieden, und wir haben uns die Frage zu stellen:

Ist es als bewiesen zu betrachten, dass der Mitteldarmdrüse von *Astacus* exkretive Funktion obliegt?

Um nun nicht wieder ins Ungewisse zu geraten, müssen wir versuchen, mit streng definierten Begriffen zu arbeiten. Ich brauche wohl nicht darauf hinzuweisen, wieviel Meinungsverschiedenheiten von verschiedener Definition der Begriffe herrühren, während es „klassische Definitionen“ doch nur in den seltensten Fällen gibt.

Wenn wir einem Organe experimentell eine Aufgabe stellen, und wir finden, dass jenes eben diese Aufgabe in einer bestimmten Weise löst, so dürfen wir, meine ich, nicht ohne weiteres von einer Funktion reden, sondern lediglich von einer Reaktion des Organs. Alle Reaktionen dieser Art aber können wir in drei Gruppen teilen:

I. **Echte Funktionen.** Es sind dies die Leistungen, für die das Organ recht eigentlich eingerichtet ist, Leistungen also, für die es besondere Zellen oder Zellerivate besitzt, z. B. die Niere zur Exkretion, der Hoden zur Spermabereitung usw.

II. **Die Nebenfunktionen.** Ich verstehe hierunter die Eigenschaft mancher Organe, neben ihrer Hauptfunktion dem Organismus noch in der Art Dienste zu leisten, dass einmal bestimmte Zellen für diese Leistung nicht vorhanden sind, derselben aber das Merkmal der Zweckmässigkeit = Anpassung zweifellos anhaftet. So wissen wir, dass bei vielen niederen Tieren die echten Exkretionsorgane nebenbei der Entleerung der Geschlechtsprodukte dienen. Die Nebenfunktion ist vielleicht (phylogenetisch) durch Zufall entstanden (vergl. auch die Auffassung bezüglich des Nebenhodens usw. der Vertebraten) und kann auch eine mehr oder weniger weitgehende Umbildung der Organe bedingt haben, nie aber so weitgehend, dass das Organ seiner ursprünglichen Funktion auch nur zum kleinsten Teile untreu wird. Sobald nämlich die Anpassung so weit geht, dass echter Funktionswechsel eintritt, dann — und das deutet jenes Wort ja implicite an — ist die neue Funktion eine echte.

Die dritte Art der Reaktionen möchte ich III. **Nebenerscheinungen** nennen. Ihre Definition ist im wesentlichen eine

negative; denn sie unterscheiden sich von den Nebenfunktionen durch das Fehlen echter, durch Anpassung entstandener Zweckmässigkeit. Es kann sich hierbei sowohl um normale Erscheinungen handeln, als um zufällige Reaktionen auf eine zufällige (Versuchs-)Bedingung. Selbstredend ist die Abgrenzung von Nebenfunktion und Nebenerscheinung oftmals eine recht schwierige, denn dass einer zufälligen Erscheinung zufällig das Merkmal der Zweckmässigkeit anhaften kann, liegt auf der Hand, und nicht immer mag es leicht sein, zu entscheiden, ob jene Zweckmässigkeit adaptativ sei.

Es wird in der Regel Aufgabe des Experiments sein, für jeden einzelnen Fall eben diese Entscheidung zu treffen. Als Beispiel einer solchen Nebenerscheinung möchte ich die Tatsache hinstellen, dass die Milchdrüse sowohl normale Exkrete, z. B. Harnstoff, in kleinen Mengen¹⁾ als auch experimentell dem Organismus zugeführte Substanzen ausscheiden kann, z. B. Anisöl, Fenchelöl, auch Farbstoffe, wie Karotin und Alizarin usw.²⁾. Dass es sich hier nicht darum handelt, auf diesem unzweckmässigsten Wege den Organismus von den genannten Stoffen zu befreien, diese vielmehr bei der Milchsekretion mitgerissen werden, liegt auf der Hand.

Ich denke, durch das Gesagte ist unsre Aufgabe festgelegt, und ich darf wohl den Versuch einer Lösung wagen:

I. Ist Exkretion eine echte Funktion der Mitteldarmdrüse?

Die Möglichkeit einer solchen Frage setzt voraus, dass die Drüse nicht als einheitliches Organ aufzufassen sei, und in der Tat wissen wir ja, dass dieselbe resorbiert und sezerniert (8). Auch steht es fest, dass diese beiden Funktionen an das Vorhandensein bestimmter Zellen, der Ferment- und Resorptionszellen, gebunden sind.

Es wäre also möglich, dass ein dritter, bisher übersehener Zelltypus vorhanden wäre, der der Exkretion als seiner eigentlichen Funktion diene. Ich will nun nicht wiederum die längst bekannten histologischen Verhältnisse der Mitteldarmdrüse von *Astacus* zur Darstellung bringen, sondern nur darauf hinweisen, dass es keiner

1) v. Soxhlet, Kuhmilch als Säuglingsnahrung. Münch. med. Wochenschr. 50. Jahrg. S. 2051—2052. 1903.

2) Dombrowsky, Einige Versuche über den Übergang von Riech- und Farbstoffen in die Milch. Arch. f. Hygiene Bd. 50 S. 183—191. 1904.

E. Pflüger, Archiv für Physiologie. Bd. 105.

grossen Erfahrung bedarf, um beide Zellarten voneinander zu unterscheiden: die Fermentzellen mit ihren meist in der Einzahl vorhandenen grossen Sekretblasen, deren Inhalt unzweifelhaft identisch ist mit dem verdauenden Saft des Tieres, und die relativ plasmareichen, kleineren Resorptionszellen mit mehreren kleineren Vakuolen, deren resorptive Funktion ich mit Bestimmtheit nachweisen konnte. Über die anderen, weniger augenfälligen Unterschiede darf ich hier wohl hinweggehen. Ich erwähnte oben bereits einige Versuche, die Zellart zu bestimmen, der die Exkretion zuzuschreiben sei. So macht Bruntz (5) für die Isopoden eine Angabe, die wir nicht verwerten können, da die entsprechenden Verhältnisse für Isopoden noch nicht in ausreichender Weise geklärt sind. Was Darboux (6) anbetrifft, so habe ich in meiner Arbeit über die Verdauung von Aphrodite (8) schon versucht, zu zeigen, dass bei diesen Anneliden diejenigen Zellen, denen Darboux exkretive Funktion zuschreibt, in Wirklichkeit die Fermentzellen sind.

Beim Flusskrebs war die skizzierte Aufgabe eine relativ leichte, und es sei mir gestattet, vorab die Technik darzutun, wenn dieselbe auch keine Neuerung bietet.

Nachdem ich eine Reihe von Versuchen mit Farbstoffen angestellt hatte, überzeugte ich mich, dass ein sicherer Nachweis derselben in den Zellen niemals möglich war. Da ausschliesslich Mikrotomschnitte in Betracht kommen dürfen, so muss eine Substanz angewandt werden, von der man mit Bestimmtheit weiss, dass sie vom Fixierungsmittel gefällt wird, da sonst postmortale Färbungen nicht auszuschliessen sind. Wenn dies nun auch einige Farbstoffe wahrscheinlich in ausreichendem Masse leisten, so erscheint anderseits eine derartig entstehende Farbvakuole nichts weniger als stark gefärbt, was bei der geringen Grösse vieler Vakuolen sehr nachteilig ist. Ich habe mich daher später ganz auf Versuche mit Eisen beschränkt, — ein Vorgehen, zu dem mich noch ein anderer Umstand veranlasste: Gerade über die Eisenausscheidung liegen für die Vertebraten interessante Tatsachen vor. Diese Exkretion ist im Wesentlichen im Dickdarm lokalisiert, und — so wenig wir da von einem Nierendarme reden können, so wenig daselbst wahrscheinlich spezifische „exzernierende“ Zellen vorhanden sind, — der Umstand, dass die Ausscheidung des Eisens ausschliesslich in einem Darmabschnitt vor sich geht, der so gelagert ist, dass eine Wiederresorption des Eisens ausgeschlossen erscheint, zwingt uns zur Annahme einer adaptativen

Zweckmässigkeit. Inwieweit hier Anpassungsmöglichkeit vorlag, das heisst: ob bei den Vertebraten die Gelegenheit häufig genug sich bot, Eisen auszuschcheiden, sich also an diese Notwendigkeit anzupassen, darüber brauchen wir hier keine Spekulationen anzustellen. Bei der Bedeutung des Eisens für den Vertebratenhaushalt liegt die Beantwortung der Frage ja sowieso nahe genug. Anders bei den Evertebraten, speziell bei *Astacus*. So war denn in zweifacher Hinsicht die Aufgabe interessant; galt es doch, die Funktionen der Mitteldarmdrüse genauer festzustellen und zugleich eine phylogenetische Etappe aufzufinden, die als Vorstufe zu jener interessanten Nebenfunktion des Vertebratendarms gedient haben mag.

Das Injizieren von Eisen ist nicht ohne Schwierigkeit. Lösungen der meisten Eisensalze werden — bis zu infinitesimalen Dosen herab — schlecht vertragen, so dass ich nach einigen Versuchen auch zur Injektion *Ferrum oxydatum saccharatum* anwandte, wie schon früher zur Fütterung, und wie dies ja schon vor mir geschehen ist. Es wurde nun eine verdünnte Lösung (hellbraun) von diesem Mittel hergestellt und hiervon 0,5 ccm den Tieren zwischen *Kephalothorax* und *Abdomen* oder in dies letztere selbst mit *Pravaz'scher* Spritze injiziert. Bei später zu beschreibenden quantitativen Versuchen ergab sich, dass in solcher Lösung nur verschwindend wenig metallisches Eisen sich befindet: etwa 1 mg. Aber mehr verträgt ein Flusskrebse nicht, und wenn man es auch erreicht, dass er mit höheren Dosen einige Zeit am Leben bleibt, so würde der Versuch doch nichts beweisen, da ein in seiner Vitalität geschwächtes Tier niemals einwandfreie Resultate gibt. Hier sei überhaupt auf die Schwierigkeit hingewiesen, die sich dem Experimentator am Flusskrebse entgegenstellt: diese Tiere müssen an den meisten Orten von Delikatesshändlern bezogen werden, es sind meines Wissens gewöhnlich Zuchtkrebse, die sich wohl besser zu kulinarischen als zu wissenschaftlichen Zwecken eignen. Ich habe selten ein derartiges Tier spontan fressen sehen; meist ist bei ihnen nicht einmal der Abwehrreflex auszulösen. Das Gesagte hat natürlich nur für solche Gegenden Geltung, wo besseres Material nicht zu erlangen ist. Ich habe — um meiner Resultate sicher zu sein — für wichtige Versuche nur solche Krebse verwandt, die sofort in Angriffsstellung übergingen, wenn sich ihnen ein Gegenstand näherte. Solche Tiere blieben bis zuletzt (event. monatelang) so frisch, dass bei ihnen die Resultate nicht anzuzweifeln sein dürften. Dabei wurde natürlich

ein enormes Material verbraucht, welches mir in freigiebigster Weise die Verwaltung des hiesigen zoologischen Instituts zur Verfügung stellte, wofür auch an dieser Stelle meinem besten Danke Ausdruck verliehen werden mag.

Ich lasse nach der Injektion die Tiere eine bestimmte Anzahl von Tagen leben; dann werden sie getötet. Tiere, die von selbst zugrunde gehen, werden nicht verwertet. Fixiert wurde in Alkohol 95 % + etwas Schwefelammon¹⁾. Die Schnitte werden dann mit gelbem Blutlaugensalz und Salzsäure behandelt und mit Karmalaun-Eosin gefärbt. Diese Farbenkombination ist wohl ungebräuchlich, eignet sich für unsere Zwecke aber ganz vorzüglich: die Berlinerblaukörnerchen heben sich scharf ab.

Etwa vom zweiten Tage an bis zum 14., ja, bis zum 36. Tage lässt sich auf diesem mikrochemischen Wege Eisenausscheidung nachweisen. Vorab zeigt sich schon sehr bald nach der Injektion Eisen in den Blutgefässen, die ja bekanntlich reich an Zahl in den von den Drüenschläuchen gebildeten Lücken anzutreffen sind, und deren Endzweige nach Cuénot (10) phagozytäre Organe enthalten. Auf die Frage, welche Rolle die Phagozytose dem Eisen gegenüber spielt, will ich nicht eingehen. In der Regel sind die Anhäufungen von Berlinerblau so massenhaft, dass die Entscheidung, wieviel hiervon in den Zellen, wieviel ausserhalb derselben sich befindet, recht schwierig ist. Einzelne Körner lassen sich als intrazellulär nachweisen, doch fragt es sich, in welchem Zustande, also auf welchem Wege sie in die Zellen gelangt sind; tatsächlich bleibt ja das Eisen — sicherlich zum grossen Teil — gelöst; es könnte ja sonst nicht durch Drüsenzellen ausgeschieden werden. Ich meine, die Frage hat für uns keinerlei Interesse.

Ich will nunmehr feststellen, dass, was die Mitteldarmdrüsenzellen anbetrifft, sich Eisen nur in den Fermentzellen nachweisen lässt. Es handelt sich vorab um eine ganze Reihe von Tieren, die nach 2—10 Tagen getötet wurden; für jeden Tag habe ich ein bis mehrere Beispiele. Da ich zugleich sehr gutes Material mit Eisen gefütterter Krebse zur Verfügung hatte, so war die Entscheidung, deren Resultat oben in gesperrter Schrift angegeben ist, durchaus einfach.

1) Vgl. S. Tartakowsky, Die Resorption des Eisens beim Kaninchen. (Eine mikrochemische Studie.) Pflüger's Arch. Bd. 100 S. 586. 1903.

Aber die Präparate lehren noch mehr: Die in den einzelnen Drüsenzellen wahrzunehmende Berlinerblaumenge war ganz verschwindend, verglichen mit dem Gehalt, den die Blutgefäße davon aufwiesen. Hier (unter starker Vergrößerung) dicke Klumpen, dort feinstes Gerinnsel, eingestreut in das normale Gerinnsel des verdauenden Saftes.

Was lehren diese Versuche? Vorab gibt es keine spezifischen Zellen, deren (echte) Funktion es wäre, das Blut von Exkreten — physiologischer oder pharmakologischer Natur — zu befreien. So wenig die Milchdrüse „Niere“ genannt werden darf, so wenig darf diese Bezeichnung für den drüsenförmigen Mitteldarm des Flusskrebsses angewandt werden. (Ich drücke dies in der Art aus, weil Darboux die Coeca von Aphrodite „reins à Indigocarmin“ nennt, gestützt auf ähnliche, wenn auch exaktere Versuche, als wie die an der Astacusleber arbeitenden Autoren sie angestellt haben.)

II. Ist die Eisenausscheidung durch die Mitteldarmdrüse eine Nebenfunktion oder eine Nebenerscheinung?

Wir haben uns also die Frage vorzulegen, ob sich bei dem dargetanen Prozess adaptive Zweckmässigkeit nachweisen lässt oder nicht. Aus zwei Gründen gehe ich auf die Frage nicht ein, wie denn überhaupt Anpassung an Farbstoffe wie Bismarkbraun, Lichtgrün usw. habe stattfinden können: Erstens will ich die spekulative Methode nach Kräften vermeiden; zweitens wäre es denkbar, dass die normale Nebenfunktion die Ausscheidung normaler Exkrete wäre, die der Farbstoffe aber Nebenerscheinung. In der Tat wird von Mac Munn und andern das Pigment des Saftes als Exkret angesehen. Als erstes Argument, welches gegen Annahme einer Nebenfunktion spricht, muss ich die Tatsache anführen, dass eine Eisenanreicherung des Saftes, verglichen mit dem Blute, nicht stattfindet, wie ich dies schon zeigte. Der ganze Prozess ist überhaupt ein enorm langsamer; noch nach 36 Tagen ist er nicht beendet. Auch nach Injektion sehr intensiv tingierender Farbstoffe findet sich, wenn man Tag für Tag den Magensaft aushebert, dieser nur eben gefärbt.

Dieses durch das Mikroskop darzutuende Verhalten macht sich auch geltend, wenn man die Vergiftungserscheinungen beobachtet. Der Trunkene zeigt die charakteristischen Symptome der Alkoholvergiftung; dann erfolgt die sehr energische Entgiftung: der „Patient“

wird nüchtern. Ganz anders beim Krebs. Gesunde Krebse vertragen kleine Eisenmengen gut. Dann zeigt nichts eine Vergiftung an; vom ersten bis 36. Tage war das Verhalten meiner Tiere in keiner Weise unnormal; auch trat dementsprechend keine Restitution zur Norm ein. Ist die Dosis zu gross, so sterben die Tiere entweder unmittelbar oder nach wenigen Tagen: die „exkretive“ Funktion hilft ihnen nichts.

Um dieser Frage experimentell näherzukommen, habe ich ein Verfahren benutzt, welches von folgender Überlegung ausgeht: Die zitierten Autoren wollen den Nachweis einer physiologischen Exkretion, etwa des normalen Pigments, erbringen, nicht bloss einer pharmakologischen; die injizierten Substanzen sollen ja nur als Indikatoren dienen. Nun scheint es aber doch, dass Stoffe, die sich im Drüsensekret befinden, in den Magen wandern müssen und von da mit den aufgenommenen Speisen teilweise wieder zur Resorption gelangen. Wenn sich nun ein derartiger Kreislauf nachweisen lässt, so kann sicherlich von einer Nebenfunktion im soeben dargetanen Sinne nicht die Rede sein, denn eine grössere Zweckwidrigkeit liesse sich kaum denken. Dass die Exkrete in den Magen gelangen, wissen wir schon. Um nun auch den Beweis einer Wiederresorption zu erbringen, habe ich eine Anzahl Krebse wesentlich länger am Leben erhalten, als dies zur Darstellung der Exkretion notwendig ist. Schon nach etwa zwei Tagen ist im Magen Eisen nachzuweisen¹⁾. Handelt es sich nun darum, die Wiederresorption dieser Substanz nachzuweisen, so müssen wir vorab auf folgenden Umstand Rücksicht nehmen. Ich habe gezeigt (7, S. 297 ff.), dass der sogenannte Pylorusmagen des Krebses einen eigenartigen Apparat enthält, dessen Aufgabe es ist, die flüssigen Bestandteile der Nahrung von den festen Rückständen abzupressen, damit jene durch eigenartige Filtervorrichtungen u. a. in die Mitteldarmdrüse gelangen. Hierfür muss nun in der eigentlichen Presse, die ich „Stauraum“ genannt habe, wie der Name sagt, eine Stauwirkung entstehen, was wieder nur möglich ist, wenn der Nahrung feste Teile beigemischt sind; in der Norm ist das natürlich stets der Fall. Um also normale Verhältnisse zu schaffen, müssen wir die

1) Ich gebe absichtlich keine Skala der Zeitdauer der einzelnen Prozesse an. Hierzu wären — um das Individuelle auszuschalten — zahlreiche Versuche notwendig, deren Interesse mir fragwürdig erscheint.

Versuchstiere füttern, und da sie spontan — wie gesagt — nicht fressen, so müssen ihnen kleine Mengen von Nährlösungen eingespritzt werden („Pepton“ Witte ist sehr geeignet), denen man Karminpulver beigibt. Diese Methode ist nichts weniger als vollkommen; ich glaube sicher, dass viel mehr Mageninhalt direkt in den Darm übertritt, der ungenügenden Stauung wegen, als in der Norm. Störend war dieser Übelstand wohl besonders bei den unten darzutuenden quantitativen Versuchen.

Es sei noch erwähnt, dass bei diesen Resorptionsversuchen die Krebse unter sehr starker Zirkulation gehalten werden, um eine Aufnahme des etwaigen eigenen eisenhaltigen Harns zu verhindern. Ich kann nun mit aller Bestimmtheit angeben, dass 12—36 Tage nach der Eiseninjektion in die Leibeshöhle sehr verdünnte Eisenlösung sich nicht nur wieder in den Luminibus der Drüse nachweisen lässt, sondern auch in Gestalt zahlreicher typischer „Vakuolen“ in den echten Resorptionszellen.

Sehe ich davon ab, dass manche Vakuolen etwas kleiner sind, der grösseren Verdünnung dieses „Exkrets“ wegen, so ist ein Unterschied zwischen derartigen Präparaten und solchen nicht nachzuweisen, die man nach Fütterungsversuchen gewonnen hat. — Es ist natürlich unmöglich, auch nur annähernd die Eisenmenge abzuschätzen, die in der erwähnten Weise wieder resorbiert wird; ich habe mich daher einer quantitativen Methode bedient.

Ich bin folgendermassen verfahren: Die Versuchstiere erhalten einen Gummibeutel (Fingerling) über das Abdomen bis etwa zum fünften Segment (von hinten gerechnet). Dieser Beutel wird eingebunden und mit Wachs luftdicht angekittet, was bei einiger Übung keine Schwierigkeit verursacht. Man überzeugt sich zu Beginn und Ende des Versuchs, dass der Verschluss gut ist, indem man unter Wasser auf den Beutel drückt, um zu sehen, ob keine Luftblasen entweichen. Nun erhält das Tier in oben dargetaner Weise 0,5 ccm einer Lösung von Ferrum oxydatum saccharatum eingespritzt, in der man den Eisengehalt vorher selbst bestimmt. Es wird also nun in dem Beutel alles aufgefangen, was den Verdauungstraktus überhaupt verlässt.

Man wird mir den Einwand machen, dass möglicherweise das in den Magen gelangende Exkret (per os) erbrochen wird. Tatsächlich macht auch Saint-Hilaire (l. c.) die Angabe, dass eingespritztes Pepton auf diese Weise den Organismus verlässt. Ich

will hier beiläufig erwähnen, dass „Pepton“ vielleicht der ungeeignetste Körper ist, um die Mitteldarmdrüse auf Exkretion zu prüfen, denn auch beim Hungertiere enthält der Magensaft stets Albumosen und Peptone. Möglich, dass diese Substanzen, ins Blut gespritzt, derartig die Sekretion befördern, dass der Magen über und über voll wird, bis (aktives oder mechanisches) Erbrechen eintritt. Bei Magenfülle ist Erbrechen möglich. Doch all das hat für uns nicht die geringste Bedeutung, da unter den von uns angenommenen Versuchsbedingungen eine derartige Magenfüllung niemals eintritt. Auf alle Fälle aber galt es, zu beweisen, dass aus dem Magen nichts austritt. Dem Tier einen Beutel über den Kopf zu kitten, ist erstens der Kiemen wegen sehr schwer, dann aber wird man wohl stets das Exkret der grünen Drüsen auffangen, welches ja — nach Kowalevsky — derartige injizierte Stoffe enthält. Ich bin daher folgendermassen verfahren: Eine ganze Anzahl mit Beutel versehener Tiere erhält das angegebene Quantum Eisen und zugleich alle Tage ein- bis zweimal Karminaufschwemmung in den Magen. Diese Krebse werden nun in kleinen Glasschalen mit ganz wenig Wasser ohne Zirkulation gehalten, was bekanntlich sehr gut geht. Das geringste Erbrechen würde sich durch Rötung des Wassers dokumentieren; doch tritt solches nie ein. Auf die eigentlichen Versuchstiere darf diese Methode nicht angewandt werden, da sie sonst möglicherweise ihren eignen, eisenhaltigen Harn trinken würden. Nach 12—36 Tagen werden die Beutel abgenommen und der Eisengehalt gewichtsanalytisch als Phosphat bestimmt. Diese Analysen wurden im hiesigen physiologischen Institute ausgeführt. Es sei mir auch an dieser Stelle gestattet, Herrn Professor Gaule für die freundliche Erlaubnis zu danken, mich der Einrichtung des Instituts bedienen zu dürfen, wie auch Herrn Privatdozent R. Höber, der mich bei diesen Analysen in liebenswürdigster Weise unterstützte.

Leider kann ich nur ein einziges genaues Zahlenbeispiel anführen. Nachdem eine Anzahl von Versuchstieren gestorben oder so matt geworden war, dass sie aus dem Versuche ausgeschaltet werden musste, blieben mir nur zwei Objekte übrig, von denen das eine nach 12, das andere nach 36 Tagen getötet wurde. Durch einen über Nacht eingetretenen Unglücksfall wurde es mir unmöglich gemacht, die entsprechenden Werte für das erstgenannte Tier genau zu bestimmen. Ich verzichte daher auf die Wiedergabe einer approximativen Zahl und gebe nur an, dass das Verhältnis zwischen ein-

gespritzter und wiedererhaltener Eisenmenge etwa das gleiche war wie bei demjenigen Tiere, welches 36 Tage lang lebte. Ich würde diese Versuche wieder aufgenommen haben, wenn sie nicht im ganzen wenig bewiesen, denn einmal ist die angewandte Eisenmenge eine zu geringe, um gröbere Fehler auszuschliessen, und dann mag ja wohl das Resultat sehr mit der Art der inzwischen aufgenommenen Nahrung schwanken (siehe oben).

Genug, das Beispiel, welches ich zu geben imstande bin, ist sicherlich ein typisches, denn das betreffende Tier hat nicht nur 36 Tage nach der Injektion gelebt, sondern es war auch während der ganzen Zeit das normalste und frischeste, welches ich bislang zu beobachten Gelegenheit hatte; auch bestätigt ja — wie gesagt — jener verunglückte Versuch, soweit möglich, das Resultat, welches ich nun folgen lasse.

Das Tier erhält 0,8334 mg Eisen

Nach 36 Tagen enthält der Beutel 0,3704 „ „

Es kann also durch die Mitteldarmdrüse ein nicht unbeträchtliches Quantum Eisen aus dem Organismus entfernt werden, jedoch keineswegs so viel, dass von einer Entgiftung die Rede sein kann. Ich darf nicht unerwähnt lassen, dass ein Teil dieses Eisens — viel ist es nicht — in Gestalt feiner Körnchen die Mitteldarmdrüse in der Hülle des „Leberkots“ verlässt, was man mikrochemisch nachweisen kann. Um wieviel es sich handelt, kann ich natürlich nicht sagen; es bildet eben einen Teil der 0,3704 mg.

Kommen wir nun zum Schlusse unserer ganzen Betrachtung:

Von einer echten exkretiven Funktion der Mitteldarmdrüse beim Flusskrebs zu sprechen, ist unzulässig, denn die Ausscheidung erfolgt durch die eigentlichen saftbereitenden Drüsenzellen.

Aber auch mit einer Nebenfunktion im Sinne unserer Definition haben wir es nicht zu tun: Einmal findet eine Anreicherung des Sekretes an Eisen relativ zum Blute nicht statt, und wenn auch im ganzen eine nicht unbeträchtliche Menge Eisen durch die Drüse nach aussen befördert wird, so ist doch von einer echten Zweckmässigkeit (Anpassung) nicht die Rede. Hierzu ist die ausgeschiedene Menge denn doch zu gering; und abgesehen von der Langsamkeit und, wie wir sahen, Nutzlosigkeit der Ausscheidung für das Leben des Tieres bedingt es der eigen-

tümliche Bau der Verdauungsorgane, dass die aus-
geschiedene Substanz zum Teile wieder resorbiert
werden muss.

Alles dieses gilt sowohl für etwaige normale als für pharma-
kologische Exkretion.

Die Mitteldarmdrüse von *Astacus* ist eben nichts weiter als der
ausgestülpte Mitteldarm des Tieres, dessen Funktionen hauptsächlich
Resorption und Saftsekretion sind; bei dieser letzteren können wir
als Nebenerscheinung das Mitgerissenwerden gewisser anormal
im Blut gelöster Stoffe konstatieren, so wie dies bei der Milchdrüse
für Harnstoff und für gewisse fremde Substanzen, z. B. Anisöl usw.,
feststeht, obwohl bei diesem Organ von Exkretion sicher nicht zu
sprechen ist.

Ich hoffe, die im obigen mitgeteilten Untersuchungen haben
nicht nur den Zweck, zu zeigen, dass die Mitteldarmdrüse von
Astacus als Exkretionsorgan nicht anzusprechen sei, — sie mahnen
zur Vorsicht bei Beurteilung ähnlicher Darmgebilde (vgl. *Aphrodite*),
wenn auch keineswegs gesagt sein soll, dass, was für *Astacus* gilt,
auch für andere Tiere zutreffend sei.

Sie zeigen ferner, dass die Methode der „physiologischen In-
jektionen“ ungeeignet ist, Exkretion von Sekretion zu unter-
scheiden. Auf notorische Exkretionsorgane angewandt (*Kowalevsky*),
vermag sie zweifellos interessante pharmakologische Resultate zu
liefern. Bei andern Organen wird es stets einer sehr strengen
Kritik bei ihrer Anwendung bedürfen, und ein für allemal sollte
man nur von einer pharmakologischen Injektion reden.

Zuletzt scheint es mir interessant, auf folgendes hinzuweisen:
Jene Eisenexkretion bei *Astacus* ist eine Nebenerscheinung, die
jedoch auf alle Fälle dem Tiere etwas leistet, wenn auch in recht
unvollständiger und unzweckmässiger Weise. Nun ist bekannt, dass
bei Vertebraten auch ein Teil des Darmes Eisen auszuscheiden ver-
mag; hier aber ist Anpassung dergestalt eingetreten, dass die Aus-
scheidung an einer Stelle lokalisiert ist, deren Lage eine Wieder-
resorption (praktisch) ausschliesst. Zweifellos ist diese Neben-
funktion aus jener Nebenerscheinung phylogenetisch hervor-
gegangen.

Ich glaube, dies ist ein interessantes Beispiel funktioneller An-
passung.

L i t e r a t u r.

- 1) A. Kowalevsky, Ein Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane. Biol. Zentralbl. Bd. 9 S. 33, 65, 127. 1889.
 - 2) C. de Saint-Hilaire, Sur la résorption chez l'écrevisse. Bull. Acad. scienc. Belgique (3) t. 24 p. 506. 1892.
 - 3) Mac Munn, On the gastric gland of Mollusca and decapod Crustacea: its structure and functions. Philos. Transact. R. Soc. vol. 193 p. 1. 1900.
 - 4) L. Cuénot, Études physiologiques sur les crustacées décapodes. Arch. Biol. t. 13 p. 245. 1895.
 - 5) L. Bruntz, Contribution à l'étude de l'excrétion chez les arthropodes. Arch. Biol. t. 20 p. 217. 1903.
 - 6) J. Gaston Darboux, Recherches sur les Aphroditens. Bull. scient. France, Belgique t. 33 p. 1. 1900.
 - 7) H. Jordan, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung: Die Verdauung und der Verdauungsapparat des Flusskrebsses (*Astacus fluviatilis*). Pflüger's Arch. Bd. 101 S. 263. 1904.
 - 8) H. Jordan, Die physiologische Morphologie der Verdauungswerkzeuge bei Aphrodite aculeata. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. 78 S. 165. 1904.
 - 9) Yves Delage, Observations à propos des injections physiologiques. Compt. rend. Acad. scienc. Paris t. 135 p. 936. 1902.
 - 10) L. Cuénot, L'organe phagocytaire des crustacés décapodes. Compt. rend. Acad. scienc. Paris t. 137 p. 619. 1903.
-