

Zur Regeneration des Weichkörpers bei den Gastropoden.

Von

G. Techow.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel XV—XVIII.

Eingegangen am 7. Juli 1910.

Hinsichtlich der Regeneration des Weichkörpers möchte ich auf die einleitenden Worte in der Arbeit über die Schalenregeneration verweisen¹⁾. Es gibt ältere Angaben darüber, bezüglich deren ich mich auf CARRIÈRES Ausführungen beziehe, wo von den schon im Jahre 1771 von SCHRÖTER ausgeführten Versuchen an Schwänzen und Fühlern, sowie von denen SPALLANZANIS (1768) über die Regenerationsfähigkeit des Mantels und Fußes, und von denjenigen GIRARDIES (1782) die Rede ist.

Aus der neueren Literatur sind die Angaben über Regenerationsversuche an Fuß und Mantel von MORGAN nach Versuchen an *Physa*, *Limnaea* und *Planorbis* hervorzuheben, wonach der abgeschnittene Fuß regeneriert wird. Bemerkenswert ist eine Mitteilung SEMPERS, der auf seinen Reisen auf den Philippinen eine an Bäumen lebende Schneckenart (*Helicarion*) beobachtete, die bei unsanfter Berührung mit dem Schwanz hin und her schnellte, bis dieser abfällt, ohne dem Tier irgendeine Störung zu verursachen. Derselbe Vorgang ist nach PRZIBRAM von *Harpa ventricosa* durch QUOY und GAYMARD bekannt geworden, durch RAYMOND bei einer Lungenschnecke (*Prophysaon hemphilei*) und nach CROSSE und PFEIFFER durch GUNDELACH von drei auf Cuba lebenden Arten von Landschnecken (*Helix crassilabris*, *Imperator* und *Apollo*). Bei diesen zeigten die autotomierten Schwänze noch nach 54 Stunden Leben. Hernach trat wieder Regeneration der abgestoßenen Fußteile ein. Wir haben es hier anscheinend mit einem sogenannten physiologischen Regenerationsvorgang zu tun, der für die Tiere gewiß von großem Nutzen ist.

Daß Gehäuse- und Nacktschnecken ihre Fühler und größere Partien des Kopfes regenerieren können, hatte schon SPALLANZANI im Jahre 1768 festgestellt. Seine Behauptung jedoch, daß Schnecken vollständige Köpfe wiederbilden, wurde nach A. F. SCHWEIGER später dadurch widerlegt, daß man

¹⁾ Dieses Archiv. Bd. XXXI. S. 258.

SPALLANZANIS konservierte Schnecken anatomisch untersuchte und das Gehirn unverletzt fand.

Älteren Datums sind auch die Versuche, die J. POWER in Messina vom Spätsommer bis in den Herbst hinein an Meeresschnecken (*Triton nodiferum*, *Murex trunculus* und *Fusus lignarius*) anstellte. Die mitsamt dem Auge abgeschnittenen »Tentakel« wurden in allen Fällen neugebildet. Unter zehn operierten Muriciden wurden innerhalb von 5 Wochen vier vollständige Kopfregenerate erzielt.

Die gleichen Experimente wurden nun in der Folgezeit häufiger, teils mit, teils ohne Erfolg ausgeführt, doch sind sie zum großen Teil so wenig exakt ausgeführt worden, daß hier über sie hinweggegangen werden darf, zumal schon CARRIÈRE sie eingehend behandelt hat. Auf CARRIÈRES Arbeit selbst muß ich näher eingehen, da sich meine Versuche naturgemäß an sie anschließen.

CARRIÈRE trennte einer größeren Anzahl von Gehäuseschnecken den Kopf mit dem ganzen oder größten Teil des Schlundringes ab. Diesen Eingriff vertrugen die Tiere jedoch nicht und gingen nach einigen Tagen daran zugrunde. Günstiger verliefen die Resultate, wenn CARRIÈRE nur die Augenfühler mit verbindendem Hautflappen abtrennte. Nach solchen Operationen erhielt er schon nach 41 Tagen Fühlerregenerate von $\frac{1}{2}$ —1 mm Länge, die in beiden Fällen mit einem Auge versehen waren. Der Wiederersatz der verloren gegangenen Teile nahm bei den einzelnen Individuen verschieden lange Zeiträume in Anspruch. Eine Schnecke brauchte z. B. zur vollständigen Erneuerung des Epithels 27 Tage, eine andre dagegen 69 Tage. Für Augenregenerate hält CARRIÈRE die Monate April und Mai für die günstigsten. Am 22. April trennte er einer Anzahl Schnecken mit gebogener Schere die Epithelkuppen, wie er es nennt, mitsamt dem Auge ab. Die Tiere zeigten sich in ihrem Gebaren durch diesen operativen Eingriff wenig beeinträchtigt. Nach 55 Tagen untersuchte CARRIÈRE vier Tiere, die in jeder Beziehung unter gleichen Bedingungen regeneriert hatten, und fand vier auf ganz verschiedener Entwicklungsstufe stehende Augenregenerate. Diese Ungleichheit in der Augenbildung glaubt CARRIÈRE auf individuelle Verschiedenheit zurückführen zu müssen. Von den zu seinen Experimenten benutzten Species zeigten sich *Tachea hortensis* und *memoralis* für derartige Versuche am geeignetsten. Ganz erfolglos blieben seine Bemühungen an Nacktschnecken, denen er nicht die natürlichen Lebensbedingungen völlig ersetzen konnte, und an Wasserschnecken, unter denen er mit *Limnaeus auriculatus* und *Planorbis carinatus* experimentierte.

Neueren Datums sind die Arbeiten von ČERNÝ und MEGUŠAR.

ČERNÝ hat Planorben, Limnäen und Paludinen der Tentakeln beraubt und erhielt bei Planorben schon nach 14 Tagen Regenerate in Form eines kleinen spitzen Kegels am Regenerationsstumpf. Vergeblich waren die Versuche an *Limnaeus stagnalis*, was er einer Wundinfektion zuschreibt. Den Männchen der Paludinen schnitt er den rechten Copulationsfühler ab. 40% der Tiere gingen daran zugrunde. Unter den Weibchen war die Sterblichkeit nicht so groß. Erst nach 2—3 Monaten zeigte sich ein spitzer Regenerationskegel, der bis zur halben Länge des normalen Fühlers heranwuchs, aber nie dessen keulenförmige Verdickung aufwies. Unter den Nacktschnecken wählte sich ČERNÝ *Limax arborum* für seine Versuche. Er schnitt 24 Exemplaren den halben rechten Fühler ab und erhielt nach 3—4 Wochen Augenregenerate. Der regenerierte Fühler wurde erst wieder nach Bildung eines Auges ausgestülpt. Durch diese Versuche bestätigt ČERNÝ die von SPALLANZANI an Nacktschnecken angestellten Experimente.

MEGUŠAR schließlich operierte vier Limnäen, denen er die Fühler teilweise oder gänzlich abschnitt. Er erhielt in jedem Falle Regenerate, und zwar bis zu 4 mm Länge. Eine Spitzschlamm Schnecke erneuerte auch ein Auge. Bei diesem Exemplar war an Stelle des entfernten Fühlers eine Doppelbildung entstanden. 3 Wochen nach der Operation waren alle Regenerate deutlich ausgeprägt.

Auf beide Arbeiten wird im nachfolgenden noch einzugehen sein.

Zum Schluß sei noch eine Beobachtung SCHÜLKES erwähnt, wonach *Planorbis corneus* abgeissene Fühler regeneriert.

Material und Methode.

Von den zu den Versuchen dienenden Schnecken war schon in der Arbeit über Schalenregeneration die Rede, doch kommen hier noch hinzu: *Helix arbustorum*, *Arion empiricorum* und *Limax maximus*. Die Operationen am Mantel wurden derart ausgeführt, daß mit einer Pinzette teils Mantel und Schale festgeklammert, und dann mit einer Schere ein keilförmiges Stück beider Teile herausgeschnitten wurde, teils wurde auch nur der Mantel in der angegebenen Weise entfernt.

Um Teile des Fußes abzutrennen, war es vorteilhaft, das Versuchstier über den einen Schnabel einer geöffneten Schere kriechen zu lassen. Im geeigneten Augenblick wurde dann mit möglichster Schnelligkeit die Schere geschlossen, so daß das Fußende in gewünschter Länge glatt vom übrigen Körper abgeschnitten war.

Die Entfernung der Fühler geschah bei den Landschnecken teils nach CARRIÈRES Angaben, indem ich die Tiere an einem Glase emporkriechen ließ und ihnen, sobald sie am oberen Rande mit weit ausgestülpten Fühlern angelangt waren, den Augenträger mit scharfer Schere und mit schnellem Schlage dicht an der Basis abtrennte. Teils wurde diese Operation an Tieren ausgeführt, die über eine horizontal liegende Glasplatte krochen. Der Erfolg war der gleiche.

Mehr Geduld und Geschicklichkeit erforderte die Abtrennung der Tentakeln bei den Wasserschnecken, da diese Tiere selten weit genug aus dem Gehäuse hervorkommen und sich andererseits bei Berührung sehr schnell wieder in ihr Haus zurückziehen. Die härteste Geduldsprobe verlangen die Paludinen, die mitunter stundenlang ihr Haus geschlossen halten. Am zweckmäßigsten legt man diese Tiere einige Stunden vor der Operation in verdorbenes Wasser. Dann öffnen sie das Gehäuse meist bald und strecken den Körper weit genug hervor. Am sichersten arbeitet man, wenn die Tiere zur Operation in eine große, flache Glasschale gesetzt werden. Sobald die Tiere am Boden des Gefäßes entlang gleiten, ist der entscheidende Augenblick gekommen. Mit schnellem Scherenschlage trennt man dem Tier den Fühler möglichst dicht vom Rumpf, wobei man sich am besten mit dem Instrument dem Tiere entgegen bewegt. Ein Auge damit zu erhaschen, ist mir nicht oft gelungen. Nach der Operation ziehen sich die Tiere blitzschnell in ihr Haus zurück, um erst nach längerer Zeit wieder zu erscheinen. MEGUŠAR schlägt folgende Methode vor: Er nahm seine Limnäen aus dem Wasser und setzte sie dem Sonnenlicht aus, worauf die Tiere weit aus dem Gehäuse hervor kamen, so daß er ihnen die Tentakeln am Grund abschneiden konnte.

Aufbewahrt und gepflegt wurden die Tiere in der schon früher angegebenen Weise, in der auch die Bezeichnung der Schnecken stattfand.

I. Regeneration am Mantel.

54 Exemplare verschiedener Arten wurden der Manteloperation unterworfen. Bevorzugt wurden die Arten *Helix pomatia* und *ar-bustorum*, und zwar letztgenannte aus dem Grunde, weil sich auch die zarteste Neubildung scharf vom dunkel pigmentierten Mantel absetzen mußte. 39 Tiere starben ohne Regeneration. Dieser Eingriff scheint also schon sehr die Lebensfunktionen des Tierkörpers zu beeinflussen. Denn die Tiere ziehen sich danach tief in das Gehäuse zurück, teils für immer, teils, um erst nach einigen Tagen ihre gewohnte Lebensweise wieder aufzunehmen.

Der Neubildungsvorgang spielt sich derart ab, daß vom keilförmigen Wundrand her jederseits Regenerationszapfen medianwärts in die Lücke vorspringen, um sich in der Mitte zu vereinigen. War von dem unterliegenden Gehäuse ebenfalls ein Stück entfernt worden, so wurde dieses in der Regel schneller wieder hergestellt, als das unterliegende Gewebe. In einigen Fällen wurde auch nur das Gehäuse ausgebessert, während die dazugehörigen Mantelteile nicht ersetzt wurden. Dieser Vorgang ist dadurch erklärlich, daß der Mantel leicht verschiebbar ist und infolgedessen die dem Schalendefekt benachbarten Mantelteile die Schalenbildung an Stelle des unterliegenden Gewebes übernehmen. Die neugebildeten Schalenteile zeigen in den von mir beobachteten Fällen ein recht unregelmäßiges Relief.

Am 29. April 1907 wurden sechs Exemplaren von *Helix pomatia* keilförmige Mantelstücke mitsamt der darüberliegenden Schale herausgeschnitten, nachdem ausnahmsweise die Tiere zuvor in abgekochtem Wasser schwach betäubt worden waren. Die Schnitte mußten schnell ausgeführt werden, damit sich die Schnecken nicht zurückzogen. Mit dem Verschwinden in die Schale stieß sie bedeutende Schleimmassen aus. Erst nach einigen Tagen der Zurückgezogenheit nahmen sie die gewohnte Lebensweise wieder auf, wobei aber noch der Mantel für einige Zeit in der Tiefe des Hauses zurückgehalten wurde. Am 4. Juni wurde ein Tier tot aufgefunden, während die andern mit dem Schalenersatz begonnen hatten. Am Mantel war aber noch keine Veränderung eingetreten. Erst am 8. Juli hatten zwei Exemplare den Schalendefekt ausgebessert und mit der Mantelregeneration merklich begonnen, während die übrigen Tiere in der Neubildung mehr oder minder weit zurückgeblieben waren. Der Schalenersatz ging von den intakten Mantelteilen aus, die, wie schon erwähnt, unter der Schale verschiebbar sind. Am 7. September hatten sich die in

der Neubildung zurückgebliebenen Schnecken den weiter vorgeschrittenen genähert, entzogen sich nun aber mit diesen allen weiteren Beobachtungen durch den Winterschlaf.

Am 17. Januar 1908 wurde eine Schnecke in der Ruhe gestört (Fig. 1), der Deckel durchstoßen und das Tier in lauwarmes Wasser gebracht. Am Mantel war äußerlich kein Unterschied mehr wahrnehmbar, da sich das Regenerat in Gestalt und Farbe vollkommen den umliegenden Weichteilen anschloß. Auch die Schale war in allen ihren Teilen wieder hergestellt, nur daß sie nach dem Mantel hin auswich, also von außen beobachtet, eine tiefe Furche bildete (siehe Figur). Die über dem Mantel liegenden Schalenteile wurden nun weggebrochen, wobei sich herausstellte, daß das Mantelregenerat, das an der Peripherie 5 mm lang und ebenso tief war, sich nur am Rande als pigmentiert erwies und sich im übrigen durch seine Pigmentlosigkeit scharf von der dunklen Umgebung abhob. Auch hatte es rückwärts nach dem Lungensack hin die normale Breite noch nicht erreicht. Die übrigen Tiere wurden dem Winterschlaf ungestört überlassen, um möglichst vollendete Regenerate zu erhalten. Anfang Mai kamen noch drei Exemplare dieser Serie mit vollendeter Neubildung aus dem Winterschlaf hervor und wurden am 20. Juni, also fast 14 Monate nach der Operation, konserviert.

Von Anfang bis Mitte Mai 1907, also wenige Wochen später als die soeben beschriebene Versuchsserie, wurden weitere Exemplare verschiedener Species (*H. pomatia*, *hortensis*, *nemoralis*, *fruticum*) in gleicher Weise operiert. Mit Ausnahme von *Helix pomatia* gingen die Angehörigen der kleinen Arten schon in den nächsten Tagen zugrunde. Zwei Weinbergschnecken brachten es noch bis Mitte September zu einem teilweisen Schalenregenerat, das aber unregelmäßig und blättrig ausfiel (Fig. 2). Sie starben jedoch bald, nach 4 Monaten, ohne den Mantel regeneriert zu haben.

Ende Juni bis Ende Juli wurden nochmals 15 Weinbergschnecken einer Manteloperation unterworfen. Bis zum 7. September war bei allen Tieren von einem regenerativen Vorgang noch nichts zu bemerken. Drei Exemplare waren gestorben, und die übrigen schickten sich zum Winterschlaf an. Während dieser Zeit gingen noch sechs Tiere zugrunde. Am 29. April hatten die noch lebenden sechs Schnecken den Mantel vollkommen ersetzt.

Von den im Laufe des Sommers 1907 operierten 36 Tieren hatten also 10 Stück den Manteldefekt vollkommen ausgebessert, wozu ein Mindestmaß von 5 Monaten erforderlich war.

Anfangs Mai 1908 wurde von neuem eine Schalen- und Mantelresektion an 18 Exemplaren von *Helix arbustorum* vorgenommen, jedoch mit recht geringem Erfolg. Am sechsten Tage nach der Operation begann ein allgemeines Sterben. Innerhalb von 3 Wochen gingen 13 Tiere zugrunde. Nach 50 und 54 Tagen erhielt ich zwei Regenerate, die zwar vollständig, aber noch unpigmentiert waren. Dieser Neubildungsprozeß hatte sich in 4 Wochen abgespielt. Er setzte mit je einem weißlichen Zapfen ein, der jederseits vom Manteldefekt aus dem stehengebliebenen Mantelgewebe hervorsproßte. Beide Zapfen wuchsen sich nach der Mitte der Lücke zu entgegen, um hernach zu einem einheitlichen Mantelregenerat zu verwachsen. Zu bemerken wäre hier noch, daß der Schalenverlust 16 Tage früher in der gewöhnlichen unregelmäßigen Weise ersetzt war. Drei Exemplare dieser Serie brachten es in derselben Zeit nur zu einem deutlichen Regenerationszapfen und starben dann.

Für diese Species ist im Gegensatz zur *Pomatia* die so schnell wirkende regenerative Fähigkeit charakteristisch, die in den folgenden Versuchen noch viel deutlicher zutage treten wird. Während die Weinbergschnecken zu einem vollständigen Ersatz im günstigsten Falle 5 Monate brauchten, vollzog sich der gleiche Prozeß bei dieser Art in 50 bis 54 Tagen.

II. Regeneration am Fuß.

Erfolgreicher gestalteten sich die Regenerationsversuche am Fuß, die an 63 Tieren ausgeführt wurden, von denen nur 20 ohne Regenerat zugrunde gingen. Vom 5. bis zum 22. Juli 1907 wurden 41 Tiere in der früher angegebenen Weise operiert (*H. pomatia* 17, *T. hortensis* 10, *H. fruticum* 10, *H. arbustorum* 4). Bis zum 29. Oktober zeigten die Weinbergschnecken auch nicht die geringste Spur einer Neubildung, während *Tachea hortensis* und *Helix arbustorum* mit einem deutlich abgesetzten Regenerationskegel in den Winterschlaf gingen. *Helix fruticum* kommt nicht weiter in Betracht, da am genannten Termin nur noch zwei lebende Tiere vorhanden waren, die schließlich noch während des Winterschlafes starben.

Leider gingen auch die Gartenschnecken im Laufe des Winters ein.

Als nun am 18. März 1908 die Ruheperiode bei zwei noch lebenden Exemplaren von *Helix arbustorum* unterbrochen wurde, erwies sich bei beiden der Fuß als vollkommen regeneriert, nur daß die

neugebildeten Teile noch ganz pigmentlos waren und sich somit vom dunkel pigmentierten Körper scharf und deutlich abhoben. Da diese Tiere nur eine schwache Lebensenergie zeigten, wurden sie sofort konserviert.

Viel widerstandsfähiger waren die Weinbergschnecken. Denn als ich sie am 29. April ihrer Lagerstätte entnahm, waren fast alle lebend und zeigten gut fortgeschrittene Regenerate. Um den Umfang der Neubildungen genau festzustellen, wurden sie mit den anliegenden Fußteilen nach Messungen am lebenden Körper möglichst naturgetreu wiedergegeben. Es sei auf die Fig. 3 *a—d* verwiesen. Die regenerierte Partie war frei von Pigment und jeder äußeren Zeichnung. Das Niveau der oberen Fläche des Regenerats sprang gegen das des Körpers etwas zurück. Die letzten Exemplare wurden nach 11monatlicher Gefangenschaft am 20. Juni konserviert, ohne daß die Neubildungen einen nennenswerten Fortschritt gezeigt hätten.

Einige der bei diesen Versuchen erhaltenen Ergebnisse müssen hier genauer besprochen werden.

Bei einer am 5. Juli operierten Weinbergschnecke war bis zum Antritt des Winterschlafes die Regeneration noch nicht begonnen. Am 29. April des folgenden Jahres war ein deutlich sichtbares Regenerat vorhanden, das bis zum 24. Mai im gestreckten Zustand des Tieres 7 mm lang war und mit 1 mm breiter Basis dem Fuß ansaß (Fig. 3 *a*).

In entsprechender Weise erfolgte die Regeneration bei einer am 15. Juli operierten Schnecke (Fig. 3 *b*). Am 4. Mai zeigte das völlig gestreckte Tier eine 7 mm lange und an der Basis 2,1 cm breite Neubildung.

In Fig. 3 *c—d* sind die Fußregenerate zweier am 22. Juli operierter Weinbergschnecken wiedergegeben. Der Ersatz zeigte am 30. April bei Fig. 3 *c* an der Basis eine Breite von 1,6 cm und eine Länge von 1,1 cm, bei Fig. 3 *d* eine Breite von 1,5 cm und eine Länge von 1,4 cm.

Da eine Kontrolle über die Neubildung während des Winters ohne Schaden für die Tiere nicht gut möglich war, so nahm ich vom 30. April bis zum 11. Mai 1908 die gleichen Versuche an 22 Exemplaren von *Helix arbustorum* nochmals auf. Ich wählte diese Art deshalb, weil der dunkel pigmentierte Körper einen schönen und übersichtlichen Kontrast zu dem hellen Regenerat bietet. Bei diesen Versuchen war ich bemüht, das Fußende möglichst an der Wurzel abzutrennen. Nach Verlust ihres Fußendes zogen sich die Tiere unter starken Schleimabsonderungen in ihr Gehäuse zurück, um nach einiger

Zeit wieder in gewohnter Weise umherzukriechen. Die abgeschnittenen Fußenden hatten eine Länge von $\frac{1}{2}$ —1 cm. 1 Woche nach der Operation waren wohl die Wundflächen vernarbt, aber von einer Regeneration war noch nichts zu bemerken. Erst nach 5 Wochen zeigten 13 Tiere einen kleinen weißlichen Regenerationskegel, der aus der Mitte der Wundfläche hervorsproßte. Nach 7 Wochen war der Wiederersatz bei allen Schnecken in vollem Gange. Nach 10 Wochen betrug der Mindestersatz 4 mm und der Höchstersatz 1 cm. Auf die Zwischenzeit verteilen sich die Tiere entsprechend der Länge des ihnen abgeschnittenen Fußteiles. Nur zwei Exemplare waren während dieser Zeit ohne den geringsten regenerativen Ansatz gestorben.

Ein am 30. April operiertes erwachsenes Tier, dem ein 1 cm langes Stück des Fußes abgeschnitten wurde, ist in Fig. 4 *a* dargestellt. Am 11. Mai war der Neubildungsprozeß noch nicht im Gange. Die Schnecke war jedoch in der Begattung begriffen. Am 17. Mai war noch keine Veränderung eingetreten. Erst am 18. Juni war ein deutlicher Regenerationszapfen vorhanden. Am 3. Juli war das Regenerat 9 mm lang, und am 13. Juli hatte der Fuß wieder die normale Länge, da die Neubildung die Länge von 1 cm erreicht hatte. Nur die ursprüngliche dunkle Pigmentierung fehlte. In diesem Zustand wurde das Tier am 31. Juli gezeichnet.

Am 30. April wurde auch das in Fig. 4 *b* abgebildete ausgewachsene Exemplar operiert. Auch hier war bis zum 17. Mai von Regeneration nichts zu beobachten. Am 18. Juni trat ein kleiner weißlicher Regenerationszapfen auf, der bis zum 13. Juli die normale Länge von 5 mm erreichte, aber noch unpigmentiert war. Die in Fig. 4 *c* abgebildete Schnecke wurde am 11. Mai operiert und zeigte am 17. Mai die Wundfläche vernarbt. Am 18. Juni war ein deutlich abgesetzter Regenerationszapfen vorhanden. Bis zum 13. Juli wuchs dieser zu einem 4 mm langen unpigmentierten Regenerat heran und blieb in diesem Zustand bis zum 31. Juli. Auch bei der in Fig. 4 *d* abgebildeten Schnecke erreichte bis zum 13. Juli das Regenerat die Länge von 4 mm.

III. Histologische Veränderungen beim Regenerationsprozeß.

1. Untersuchungsmethode.

Es handelte sich darum, das Verhalten der Wundfläche nach der Operation festzustellen und die Entstehung der Schleimdrüsen im

Fußregenerat zu verfolgen. Um fortlaufende Stadien zu erhalten, wurde $\frac{1}{2}$ Stunde nach der Operation mit der Konservierung begonnen. Die Fixation wurde anfangs stündlich vorgenommen und nach Ablauf von 24 Stunden nur noch täglich fortgesetzt. Den Tieren wurde zu diesem Zweck bei gestrecktem Körper das Fußende mit der Schere abgetrennt und dieses in Sublimat-Eisessig (auf 100 Teile Sublimat 5 Teile Eisessig) fixiert. Die Färbung geschah in der Weise, daß von jedem Stadium der eine Teil der Schnitte nach vorheriger Kernfärbung mit Hämatoxylin in VAN GIESONS Gemisch, bestehend aus 45 cem einer konzentrierten wässerigen Pikrinsäure und 5 cem einer 2 %igen Säurefuchsinlösung, tingiert wurde, während der andre Teil der Schnitte mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt wurde. Speziell als Mucinreagentien kamen Färbungen mit Kresylviolett R und Orange-Eosin-Thionin zur Anwendung. Die Schnittfläche der in Paraffin eingebetteten Objekte betrug 6 μ .

2. Der Wundverschluß.

Kurz nach der Operation ist an der Wundstelle mit unbewaffnetem Auge keine Veränderung wahrzunehmen. Erst nach einigen Stunden erheben sich die Wundränder wulstartig über die Wundfläche, so daß diese eine vertiefte Lage erhält und dadurch wohl besser geschützt ist.

Auch auf Sagittalschnitten sieht man die Wundfläche zwischen ihren Rändern eine vertiefte Lage einnehmen und je nach der Schnittführung eine mehr oder weniger scharfe Linie bilden. Ist der Schnitt nicht scharf geführt worden, so ragen hier und dort Gewebsetsen und angeschnittene Muskelfasern aus der Wundfläche heraus.

Die Gewebelemente an der Schnittfläche lassen noch keine Veränderung erkennen und von einem Wundverschluß ist also noch nicht die Rede. Erst nach einiger Zeit beobachtet man in den zur Wundfläche hinleitenden Blutbahnen eine Fülle von Zellen, die nur an den Stellen, wo sie weniger gedrängt liegen, ihre Umrisse erkennen lassen. Fig. 5 zeigt ein zur Schnittfläche führendes Gefäß, vollgepfropft mit Zellen, während Fig. 6 den Teil eines Gefäßes stark vergrößert darstellt, um die Zellen besser hervortreten zu lassen. Es sind teils runde, in der Hauptsache aber ovale bis spindelförmige Zellen, deren Kerne exzentrisch am stumpfen Pol liegen, während das gegenüberliegende Ende der Zelle spitz ausgezogen ist. Die Kerne sind rund bis oval. Die Zellen sind in der Regel mit dem spitz auslaufenden

Ende nach der Wundfläche hin gerichtet. Das übrige Gewebe jedoch zeigt immer noch ein normales, unverändertes Aussehen. 5 bis 7 Stunden nach der Operation beginnt die Auflösung der oberflächlich an der Wundfläche gelegenen verschiedenartigen Zellen, die sich durch den Zerfall der Kerne zu erkennen gibt. Im Gegensatz zu den normalen, in Hämatoxylin blau tingierten Gewebskernen zeigen diese eine braune Färbung, wobei die Umrisse der Kerne undeutlich und zerklüftet werden. Schließlich zerfallen die Kerne in einzelne Brocken.

Nunmehr treten in dem die Wundfläche begrenzenden Gewebe Zellen in großer Zahl auf, die es allenthalben durchsetzen. Diese Zellen zeigen in ihrem Bau und in ihrem Verhalten gegen Farbstoffe eine auffällige Identität mit den Zellen, die wir soeben in den Gefäßen kennen gelernt haben. Man sieht, wie sich diese Zellen auf der Wundfläche ablagern, wobei sie sich stark abplatten und mit ihrem Längsdurchmesser der Oberfläche parallel einstellen, wie dies schon O. RABES während der Wundheilung bei Regenwürmern beobachtet hat. Diese Zellen treten nach Färbung im GIESONschen Gemisch deutlich hervor und lassen sich leicht im Präparat verfolgen.

In der Folgezeit wächst die Zahl der Zellen, die sich auf der Wundfläche ausbreiten, enorm schnell, ohne daß sich ein Kernteilungsvorgang bemerkbar macht. Es verwischen sich die Zellgrenzen, so daß nur noch von einer einheitlichen Plasmamasse gesprochen werden kann, in der zahlreiche Kerne von einheitlichem Gepräge eingebettet liegen. Dieses Blastem setzt sich gegen das umgebende normale Gewebe scharf ab, wie aus Fig. 7, einem Sagittalschnitt, hervorgeht. Die oberflächlichsten Zellen legen sich in regelmäßiger Anordnung aneinander. Unter dieser Decke lagern sich die Blastemzellen in wechselnder Zahl ab, bis eine genügend starke Zellschicht gebildet ist. Indem nun die Ausbildung des Blastems zum Abschluß gelangt, findet in dem darunterliegenden Gewebe eine deutliche Abnahme der vorher hier vorhandenen freien Zellen statt. Die zuführenden Gefäße zeigen ungefähr wieder den gewöhnlichen Zustand hinsichtlich ihres Gehalts an Zellen.

Das im vorhergehenden geschilderte plötzliche Auftreten von zahllosen Zellelementen in den Gefäßen in der Nähe der Wundfläche, an der zurzeit keine weitere Abweichung von der Norm feststellbar ist, dann das Erscheinen identischer Zellen im Wundgewebe selbst und ihre Ablagerung auf der Wundfläche lassen die Vermutung auf-

kommen, daß man es mit einer und derselben Zellart zu tun hat. Diese Vermutung gewinnt fast an Wahrscheinlichkeit, wenn man das Schwinden der das unterliegende Gewebe und die Gefäße füllenden Zellen nach Ausbildung des Blastems in Betracht zieht. Der ganze Vorgang läßt also an eine Herkunft des Blastems aus den Blutgefäßen denken. RABES nennt diese Blastem bildenden Zellen bei Anneliden Lymphzellen und läßt aus ihnen sein Narbengewebe hervorgehen. Fast scheint es, als wenn dort ähnliche Verhältnisse vorlägen, und ich konnte keine andern Elemente auffinden, denen die Blastembildung obliegt. Bedenklich erscheint bei diesen für so differenzierbar gehaltenen Zellen, daß sie vorher schon in Blutgefäßen vorhanden und aus ihnen erst an den Ort ihrer weiteren Umbildung gelangt sein sollten.

3. Das Epithel.

Am Grunde des Ringwulstes, also dort, wo normales Gewebe die Wundfläche begrenzt, verhält sich das Epithel während der Bildung des Blastems noch völlig passiv. Erst ungefähr 7 Stunden nach der Operation platten sich die dem Wundrande zunächstliegenden Epithelzellen ab (Fig. 8), wobei sich die Kerne seitlich umlegen, also aus der Vertikalstellung in die Horizontallage übergehen. Hiermit ist die Teilnahme des Epithels am Regenerationsprozeß eingeleitet. Dieses schiebt sich — übereinstimmend mit CARRIÈRES Angaben — über die Wundränder auf die Wundfläche selbst hinüber. Am Wundrande treten im Epithel zahlreiche Kernteilungsfiguren auf (Fig. 9), die auf eine schnelle Vermehrung der epithelialen Elemente schließen lassen. Nach ungefähr 2 Tagen hat sich das rings über die Wundfläche wachsende Epithel in der Mitte geschlossen und bildet nun einen einheitlichen, aus sehr platten Zellen bestehenden Epithelüberzug. Schon nach 3 Tagen geht dieses Plattenepithel in ein kubisches über, wobei sich die Zellen in der Flächenausdehnung verkürzen. Die Kerne werden voluminöser und nehmen die normale Vertikalstellung ein. Nunmehr erstreckt sich auch der Kernteilungsvorgang im Epithel, der vorläufig erst in der Fläche erfolgt, indem die Spindachse der Oberfläche immer parallel gerichtet ist (Fig. 9), über das ganze junge Epithel, wobei es am Wundrande immer noch die größte Intensität zeigt. RABES stellt für Anneliden Ähnliches in seiner Fig. 8 dar.

In der Folgezeit prägt sich an den distalen Enden der Epithelzellen ein sich einheitlich schwach färbender Saum aus (Fig. 10).

Neben den bisher beobachteten tangential gerichteten Teilungsfiguren gewinnen solche mit radialwärts liegender Spindelachse die Oberhand, die mit ziemlicher Sicherheit für eine Zellabgabe aus dem Epithel an das Blastem sprechen.

Während CARRIÈRE für die Herstellung des Epithels bei Gartenschnecken mindestens 29 Tage beansprucht, habe ich ungefähr nach 8 Tagen ein normales Epithel bei meinen Objekten feststellen können. Dieses setzt sich aber nicht scharf gegen das unterliegende Gewebe ab und die Zellen selbst sind nicht immer gleichartig gestaltet. Bald kürzer, bald länger, bald breiter, bald schmaler zeigen sie teilweise flaschenförmige, teilweise trichterförmige Gestalt und senden lange Fortsätze in das unterliegende Gewebe hinein, an Größe die Nachbarzellen weit überragend (Fig. 10). Die großen ovalen Epithelkerne liegen in verschiedener Höhe und gehen nicht allzu selten zur direkten Kernteilung über. Sie enthalten meist ein bis zwei große Nucleoli: Bisweilen lösen sich aus dem ausgebildeten Epithel Zellen los, um in der Tiefe des Gewebes zu verschwinden (Fig. 11 und 12). Die Zellen trennen sich von den Nachbarzellen, spitzen sich nach beiden Enden hin zu und nehmen Spindelgestalt an, wie aus den Figuren zu ersehen ist. Sie schieben sich langsam tiefer in das Gewebe hinein. Diesen Zellen werden wir noch im folgenden Abschnitt begegnen.

4. Die Muskulatur.

Auf diese soll nur kurz eingegangen werden. An den zerschnittenen Muskelfasern läßt sich bald nach der Operation keine Veränderung wahrnehmen. Erst nach einiger Zeit zeigen diese oder jene Muskelfasern an den verletzten Enden starke Quellungserscheinungen, die wohl auf eine rückläufige Umwandlung schließen lassen. Anfangs frei aus der Wundfläche ragende Muskelfasern werden allmählich von Blastem eingehüllt und scheinen auf dessen Kerne einen richtenden Einfluß auszuüben, da sich diese mit ihrer Längsachse den Muskelfasern parallel anordnen.

Ungefähr nach 7 Tagen beobachtet man große ovale Kerne im Blastem, die in der Regel mit einem deutlich sichtbaren Nucleolus versehen sind. Nicht selten lassen diese Kerne die zu ihnen gehörenden Zellgrenzen gut erkennen. Dadurch, daß diese länglichen Zellen in der Regel nach beiden Enden hin spitz ausgezogen sind (Fig. 13 und 14), tritt ihre Spindelgestalt klar zutage. Der große ovale Kern liegt gewöhnlich dem einen Ende der Zelle genähert. In

Anbetracht der Größe, die diese Zellen erreichen, gelangt man unwillkürlich zu der Überzeugung, es mit jungen Muskelzellen zu tun zu haben, besonders da ihr Plasma nach der Färbung mit Hämatoxylin-Eosin die rote Farbe der ausgewachsenen Muskelfasern annimmt. Fig. 13 *a—d* zeigt solche Muskelzellen auf verschiedener Höhe der Entwicklung. Ein Urteil über ihre Zugehörigkeit zur Muskulatur läßt sich wohl nur mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit aussprechen, da die Muskelfasern zerstreut im Gewebe liegen und selten geschlossene Züge bilden. Fig. 14 zeigt im Blastem zerstreut liegende junge Muskelzellen. Wenn es sich um solche handelt, wie zu vermuten steht, so möchte man annehmen, daß es die aus dem Epithel eingewanderten Zellen sind, welche die Muskelzellen liefern, mit denen sie eine gewisse Übereinstimmung der Form zeigen. Ein Beweis läßt sich freilich kaum führen. Vielleicht ließe sich als Stütze für eine derartige Herkunft der Muskelzellen der Befund an einem andern Objekt, nämlich *Lumbricus*, verwenden, bei welchem die Entstehung der Muskelzellen eine ähnliche zu sein scheint. RABES spricht sich über diesen Punkt folgendermaßen aus: »Nach meiner Überzeugung, die sich auf ein genaues und eingehendes Studium dieser Verhältnisse stützt, und von der ich ausdrücklich bemerken möchte, daß sie mir von Anfang an wenig wahrscheinlich war, kommen für die Ringmuskulatur die auswandernden Hypodermiszellen in erster Linie in Betracht.«

5. Die Entwicklung der Schleimdrüsen im Regenerat.

Mit dem Studium der Schleimdrüsen bei Pulmonaten haben sich zahlreiche ältere Forscher befaßt, ohne jedoch ihre Entstehungsweise genauer zu verfolgen. Ich brauche nur an Namen wie M. SCHULTZE, FLEMMING, BOLL, SIMROTH, LEYDIG zu erinnern. In der Ansicht über die Entstehungsweise der Schleimdrüsen sind sich diese Autoren keineswegs einig. Die einen vertreten die bindegewebige, die andern die epitheliale Herkunft. Die gegenteiligen Anschauungsweisen hat PLATE in seiner Arbeit: »Beiträge zur Anatomie und Systematik der Janelliden« zusammengestellt. PLATE selbst kommt zu dem Ergebnis, daß die Hautdrüsen der Mollusken in vielen Fällen zweifellos aus dem Bindegewebe hervorgehen, und zwar sind dies stets bauchige »Flaschenzellen«. Dieser Anschauung glaubte ich anfangs betreffs der Schleimdrüsen beipflichten zu müssen, gelangte aber bei genauerem Studium der betreffenden Verhältnisse später doch zu einer andern Auffassung.

Ungefähr 3 Wochen nach der Operation kann man die ersten Entwicklungsstadien der Schleimdrüsen beobachten. Es senkt sich nämlich eine Epithelzelle aus dem Zellverbände in das unterliegende Gewebe, ohne sich jedoch völlig vom Epithel zu trennen, wie dies von jenen früher erwähnten, in die Tiefe wandernden Zellen mitgeteilt wurde. Vielmehr bleibt die betreffende Zelle mit breiter Basis am Epithel haften (Fig. 15 und 20), oder es bezeichnet nur ein zarter Stiel oder Faden die Verbindung zwischen der auswandernden Zelle und dem Epithel (Fig. 21). Mit der wachsenden Entfernung der Zelle von ihrer Matrix wird der Verbindungsstrang zu einem sehr dünnen Faden ausgezogen, der nicht immer leicht aufzufinden ist.

Bleibt die Verbindung der auswandernden Zelle mit dem Epithel eine breite, so wird mit der zunehmenden Entfernung die Zelle trichterförmig ausgezogen, wobei der Kern die Spitze des Trichterkanals einzunehmen sucht. Häufig gleiten, wohl infolge des durch die sich loslösende Zelle entstandenen verminderten Gegendrucks, einzelne benachbarte Epithelzellen mit hinab (Fig. 19, 20 und 26). Solche Zellen geben dann die Veranlassung zur Entstehung einer mehrzelligen Schleimdrüse, wie man solche an der Oberseite des Fußes nicht selten beobachtet, und wie solche an der Fußunterseite wohl zur Regel werden.

In Fig. 22 und 23 sieht man eine dreizellige, in der Entwicklung begriffene Schleimdrüse. Die Zellgrenzen sind auch hier nicht sichtbar an der Oberseite eines Fußregenerats, die mit dem Epithel in Verbindung steht. In Fig. 24 sind zwei zweikernige Drüsen aus einer normalen Partie des Fußes im Anschnitt wiedergegeben, wo die Epithelverbindung nicht in der Schnittebene liegt. Demnach finden sich also auch an der Rückenseite des Fußes hier und dort mehrkernige, in der Entwicklung begriffene Schleimdrüsen.

Die Zusammensetzung aus mehreren Zellen habe ich an ausgewachsenen und in Tätigkeit befindlichen Drüsen nicht mehr feststellen können. Immerhin steht diese Beobachtung mit der Ansicht von SIMROTH im Einklang, der für die Mehrkernigkeit der Schleimdrüsen eintritt, gleichzeitig aber ihre bindegewebige Entstehung befürwortet. Vielleicht haben wir es auch mit sekundär an der Entwicklung beteiligten Epithelzellen zu tun, die späterhin wieder zugrunde gehen, so daß schließlich doch nur mit HOYER von einer Einkernigkeit der Drüsen gesprochen werden kann, diese somit in der Hauptsache nur aus einer Zelle bestehen.

Hat sich die Schleimzelle genügend weit vom Epithel entfernt,

wobei sich der dünne Stiel zuweilen nicht mehr verfolgen läßt, was besonders dann der Fall ist, wenn er einen geschlängelten Verlauf nimmt und infolgedessen nur teilweise auf dem Schnitt enthalten ist, so beginnt der eigentliche Übergang der Zelle zur Drüse (Fig. 25 bis 30). Dies gibt sich dadurch zu erkennen, daß die Zelle am blinden Ende, also dort, wo der Kern liegt, durch Produktion von Secret etwas anschwillt. Diese Auftreibung setzt sich von innen nach außen zu fort, so daß auch der Stiel selbst aufgetrieben erscheint; er ist zum Ausführungsgang der Drüse geworden (Fig. 29 und 30). Damit ist die Form der ausgewachsenen Schleimdrüse erreicht, wie sie in Fig. 31 von einem Mantelregenerat der *Helix pomatia* wiedergegeben wurde. Auffallend ist in den Jugendstadien die enorme Größe des Kerns, wie sie z. B. in Fig. 28 hervortritt. Sie dürfte der Ausdruck seiner erhöhten funktionellen Inanspruchnahme sein. Ein bis zwei große Kernkörperchen lassen sich im Innern des Kerns feststellen. Erst dann, wenn die Drüse mit der Ausscheidung des Secrets beginnt, wird der Ausführungsgang als solcher deutlich, während sich sein Vorhandensein auf jüngeren Stadien nicht konstatieren ließ. Solange man es mit den jüngeren Schleimzellen zu tun hat, ist die Färbung eine mit derjenigen der Epithelzellen übereinstimmende, erst mit der Umwandlung zur eigentlichen Drüse treten auch die charakteristischen Schleimfärbungen hervor, die anfangs zart sind und erst an der ausgebildeten Drüse ihre höchste Intensität erreichen. Jetzt erfüllt der Schleim in wolkigen Massen den ganzen Drüschlauch, an dessen Grunde der abgeplattete längliche Kern, von wenig Protoplasma umgeben, der Membran dicht anliegt.

Eine andre, anscheinend weniger häufige Differenzierung der Zellen zu Schleimdrüsen scheint sich im Bereich des Epithels selbst abzuspielen, worauf einige histologische Befunde mit Sicherheit hinweisen. In einigen Fällen ließ sich nämlich mit Bestimmtheit im Epithel ein bläschenförmiges Gebilde feststellen, dessen Inhalt in Gestalt zarter Wolken deutlich die Farbreaktion des Schleimes zeigte und sich als modifizierte Epithelzelle zu erkennen gab, denn der zugehörige Kern ließ sich an der aufgetriebenen Zelle mit Sicherheit nachweisen. Ein Ausführungsgang bzw. eine Öffnung nach außen war nicht zu erkennen, was vielleicht für die noch nicht völlige Ausbildung der Drüse spricht. Die Ausdehnung dieser im Epithel liegenden Drüsen, von denen eine in Fig. 32 wiedergegeben ist, erstreckt sich über fünf Schnitte von 5μ Stärke. Indem die Drüse in diesem Falle auf das Epithel beschränkt bleibt, wird die Auffassung

von der epithelialen Entstehungsweise der Schleimdrüsen noch mehr gestützt.

IV. Regeneration an den Fühlern.

1. Wasserpulmonaten und *Paludina*.

a. *Limnaea*.

Die Limnäen zeigten in dieser Versuchsgruppe die höchste Sterblichkeitsziffer und die geringste Regenerationskraft. Von 60 operierten Exemplaren starben in einem Zeitraum von 4 Monaten 42 Tiere, und nur zwei Schnecken erreichten ein Regenerat von 2 mm Länge. Die meisten beschränkten sich auf einen $\frac{1}{2}$ —1 mm langen Regenerationszapfen, während 30 Schnecken überhaupt nicht regenerierten. Auffällig war die enorme Langsamkeit, mit der der Wiederersatz verlorengegangener Teile vor sich ging. Es verstrichen durchschnittlich 8 Wochen, ehe sich die ersten Zeichen einer Neubildung bemerkbar machten. Meine Ergebnisse waren also in dieser Beziehung weniger günstig, als die von MEGUŠAR erzielten, insofern dieser schon nach einigen Tagen den Regenerationsprozeß im Gange fand, und bereits nach einem Monat 1 mm lange Regenerate erzielte.

Gegenüber den erfolglosen Experimenten ČERNÝS an Limnäen bilden die hier erhaltenen Resultate eine Vermittlung. Jedenfalls glaube ich den Limnäen ein geringeres Regenerationsvermögen zuschreiben zu müssen, als den Planorben und Paludinen, vorausgesetzt, daß sie, wie in diesem Falle, unter gleichen Bedingungen in einem kühlen Raum gehalten werden. An erwachsenen Tieren habe ich selbst nach einem Vierteljahr nicht die geringste Spur einer Neubildung gefunden, was wohl eher auf das Alter der Tiere zurückzuführen ist, als auf eine Wundinfektion. Denn an einer solchen wären die verhältnismäßig empfindlichen Tiere sicherlich zugrunde gegangen, während sie sich ganz munter zeigten, wie ihre übrigen Genossen, die noch im Besitze ihrer Fühler waren.

Der regenerative Prozeß beginnt mit dem Hervorsprossen eines weißlichen Kegels aus der vernarbten Wundfläche, der er mit breiter Basis aufsitzt. Seltener erhebt sich nur aus ihrer Mitte eine konische Neubildung. In wenigen Fällen war das Regenerat in zwei Spitzen ausgezogen, wie dies schon MEGUŠAR beschrieben und in Fig. 4 seiner Arbeit abgebildet hat. Diese Abnormität erklärt sich wohl daraus, daß in der Wundfläche zwei Centren eines stärkeren regenerativen Wachstums vorhanden sind.

Am 7. Mai 1908 wurde einer *Limnaea* die Hälfte des rechten Fühlers abgeschnitten. Bis zum 23. Juni war nichts von einem Neubildungsprozeß wahrzunehmen. Erst am 10. Juli ließ sich ein aus der Mitte der Operationsfläche hervorragender weißlicher Kegel feststellen, der ungefähr $\frac{1}{2}$ mm lang war und mit seiner Basis nicht die ganze Breite der Wundfläche einnahm (Fig. 33 a). Am 24. Juli hatte sich wenig an dem früheren Zustand geändert, und am 11. August war das Tier tot.

Ähnlich verhielt sich ein Exemplar, das am 6. Mai am linken Fühler operiert wurde. Bis zum 10. Juli zeigte sich keine Veränderung. Erst von diesem Termin ab begann sich ein kleiner Regenerationskegel aus der Wundfläche zu erheben, der am 28. Juli die Länge von 1 mm erreicht hatte (Fig. 33 b), nun in seinem Wachstum still stand, dafür aber etwas Pigment in der Neubildung zerstreut ablagerte.

Eine andre Schnecke, der am 1. Mai der rechte Fühler an der Basis abgeschnitten wurde, begann erst vom 19. Juni ab ein zartes Regenerat zu bilden, das bis zum 11. Juli 2 mm lang wurde (Fig. 33 c), in diesem Wachstumszustand jedoch bis zum 1. September verharnte, bis das Tier starb.

Abweichend von dem bisherigen Verhalten vollzog sich der Regenerationsprozeß bei einem Tier, dem ich am 22. Mai den rechten Fühler an der Basis entfernte. Am 15. Juli erhob sich nämlich ein zarter, schlanker Zapfen aus der Wundfläche, der am 12. August die Länge von $1\frac{1}{2}$ mm erreicht hatte (Fig. 33 d), ohne dabei an Umfang zugenommen zu haben. In diesem Zustand verharnte die Neubildung bis zum 17. März 1909. Bald darauf starb das Tier.

Am 17. Juni wurde einer *Limnaea* der rechte Fühler teilweise entfernt. Am 25. Juli zeigte sich ein Regenerat, das in zwei Spitzen ausgezogen war (Fig. 33 e). 4 Tage später war die Schnecke gestorben.

Eine ähnliche Bildungsweise offenbarte sich bei einem am 13. Mai operierten Tiere. Am 29. Juni war der rechte Fühlerstumpf noch unverändert. Dagegen beobachtete ich am 11. Juli ein 1 mm langes zweizipfliges Regenerat (Fig. 33 f), das mit breiter Basis der Operationsfläche aufsaß und bis zum 31. August unverändert blieb.

b. Planorbis.

Beträchtlich günstiger gestalteten sich die Resultate bei *Planorbis*. Auch die Sterblichkeitsziffer war bei dieser Species viel geringer als

bei *Limnaea*. Denn von 64 Versuchstieren lebten am Ende meiner Beobachtungszeit, die sich über 4 Sommermonate erstreckte, noch 42 Tiere. Nur bei dieser Art habe ich völlig ausgebildete Fühlerregenerate erzielt, die sogar in einigen Fällen an Länge die normalen Fühler übertrafen. Immerhin gab es auch hier Individuen, welche keinerlei Regeneration an den Fühlern zeigten. Bis auf zwei Mißbildungen vollzog sich der Wiederersatz bei allen Versuchstieren in derselben Weise. Es sproßte ein zarter, weißlicher Zapfen mit breiter Basis aus der Wundfläche hervor und setzte sich scharf gegen seine Unterlage ab. Er wuchs zu einem dünnen, zarten Tastfaden heran, der schließlich in jeder Beziehung dem normalen Fühler glich. Im Gegensatz zu den Limnäen waren hier schon nach 14 Tagen die ersten Stadien der Neubildung festzustellen.

Am 8. Mai wurde einer *Planorbis* der rechte Fühler entfernt. Bis zum 29. Juni hatte der Ersatzfühler die Länge des normalen Fühlers erreicht und blieb bis zum 27. Juli unverändert. An diesem Tage wurde der rechte Fühler nochmals abgeschnitten und hatte am 11. August, also schon nach 14 Tagen — ein Zeitraum, der auch von ČERNÝ angegeben wird — auf 2 mm regeneriert. Am 1. September war die Länge von 5 mm erreicht, so daß die Größendifferenz zwischen dem normalen linken 7 mm langen Fühler und dem Ersatz nur 2 mm betrug.

Am 8. Mai wurde einem andern Tier gleichfalls der rechte Fühler an der Basis abgeschnitten. Bis zum 10. Juli war noch keine Andeutung eines Wiederersatzes vorhanden. Erst am 27. Juli trat ein 1 mm langer Zapfen hervor. Er verlängerte sich bis zum 10. August auf 2 mm und zeigte sich am 1. September unverändert, ebenso am 21. Oktober. Er war zarter als der normale 4 mm lange Tastfaden der linken Seite.

Am 9. Mai wurde einer *Planorbis* der rechte Fühler entfernt. Am 16. Juli war das Regenerat normal ausgebildet und wurde am 25. Juli wieder entfernt. Am 10. August war abermals ein Regenerationszapfen von 1 mm Länge gebildet, der bis zum 1. September auf 3 mm auswuchs. Somit war er nur 2 mm kürzer, als der 5 mm lange linke Fühler. Von nun ab war bis zum 21. Oktober ein Stillstand zu verzeichnen. Kurze Zeit später war das Tier tot. Der gleiche Effekt wurde bei einem am 13. Mai des rechten Fühlers beraubten Tiere erzielt. Bis zum 29. Juni war ein neuer Fühler von normalem Aussehen gebildet, der am 27. Juli wieder entfernt wurde. Am 10. August war an der vernarbten Wundfläche noch nichts wahr-

zunehmen, dagegen war am 1. September eine 3 mm lange Neubildung vorhanden.

Am 15. Mai wurde einer *Planorbis* der linke Fühler an der Basis abgeschnitten. Am 30. Juni war die Neubildung schon ziemlich weit und erlangte am 28. Juli die Länge von 11 mm. Somit überragte sie den 10 mm langen rechten Fühler, erschien aber noch heller und zarter als dieser. Am 10. August glich der neue Fühler dem linksseitigen vollkommen (Fig. 34 a) und zeigte sich bis zum 21. Oktober in nichts verändert.

Am 28. Mai wurde einer *Planorbis* der rechte Fühler an der Basis entfernt. Dieser war bis zum 29. Juni auf 5 mm wiedergebildet, während der linke Fühler 8 mm maß. In diesem Zustand blieben beide Fühler bis zum 10. August (Fig. 34 b). Am 1. September war auffälligerweise der Ersatzfühler auf 2 mm zurückgebildet und zugleich mit ihm auch der linke Fühler von 8 mm auf 4 mm. Diese nachträgliche Verkürzung der Fühler habe ich des öfteren beobachtet und glaubte sie anfangs auf Messungsfehler oder Kontraktionswirkung zurückführen zu müssen, bin aber jetzt nicht im geringsten mehr zweifelhaft, daß hierbei regressive Vorgänge eine Rolle spielen.

c. Paludina.

Im ganzen recht günstige Resultate ergaben auch die an Paludinen angestellten Versuche. Von 50 operierten Tieren lebten nach 3½ Monaten noch 42 Exemplare. Sie scheinen gegen Wundinfektion ziemlich widerstandsfähig zu sein. Ein vollständiges Fehlen des Regenerationsvermögens habe ich nur an einem Individuum beobachtet. Alle übrigen hatten regeneriert, wenn auch nicht mit der Intensität, wie dies bei den Planorben der Fall war. Das längste Regenerat maß 3 mm, das kürzeste ¼ mm. Zwischen diesen beiden Grenzwerten verteilten sich die an der Wundfläche erzeugten Neubildungen.

Die ersten regenerativen Vorgänge habe ich erst nach Ablauf von 6 Wochen beobachten können. Es scheint hier also ein längerer Zeitraum für die Neubildung erforderlich zu sein, als wir ihn bei den Planorben kennen lernten. ČERNÝ gibt bis zur Bildung eines Regenerationskegels einen noch weiter bemessenen Zeitraum von 2 bis 3 Monaten an, was wohl auf weniger günstige Lebensbedingungen zurückzuführen ist. Jedenfalls spielt sich der ganze Wachstumsvorgang viel langsamer ab, als wir es bisher kennen gelernt haben. Von der Norm abweichende und über das Maß hinausgehende Bil-

dungen, wie solche bei den Planorben anzugeben waren, wurden nicht wahrgenommen.

Am 30. Mai wurde an einer *Paludina* rechterseits die Fühler-
spitze entfernt. Am 30. Juli hatte sich ein Regenerationskegel von
 $\frac{1}{2}$ mm gebildet (Fig. 35 a). Dieser zeigte sich am 15. August unver-
ändert und blieb so bis zum 21. Oktober.

Am 29. Mai war einem Exemplar der linke Fühler oberhalb des
Auges abgeschnitten worden. Bis zum 30. Juli war er auf $2\frac{1}{2}$ mm
Länge wiedergebildet worden (Fig. 35 b), zeigte sich aber gleich-
zeitig etwas hakenförmig nach außen umgebogen. Bis zum 15. August
hatte sich darin nichts geändert. Am 2. September war normale
Pigmentierung eingetreten, so daß der Ersatzfühler dem normalen
im Aussehen glich.

Einer andern *Paludina* wurde am 29. Mai der linke Fühler dicht
über dem Auge weggenommen. Sie zeigte am 30. Juli eine 1 mm
lange Neubildung (Fig. 35 c). In diesem Entwicklungsstadium ver-
blieb das Regenerat.

Ein am 29. Mai einer *Paludina* in gleicher Höhe entfernter lin-
ker Fühler war bis zum 30. Juli auf 3 mm wiedergebildet worden
(Fig. 35 d). Am 13. August war die Pigmentierung annähernd nor-
mal. Bis zum 18. März des folgenden Jahres ergab die Kontrolle
keine Veränderung.

Am 28. Mai wurden einer Sumpfschnecke beide Fühler in Augen-
höhe entfernt. Am 30. Juli war links ein 3 mm langer und rechts
ein 2 mm langer Ersatz gebildet. Am 17. August trat bei beiden
eine, wenngleich auch spärliche Pigmentierung hinzu. In diesem
Stadium verharrte das Tier bis zum 18. März (Fig. 35 e).

Am 31. Mai wurde einer *Paludina* der rechte Fühler mit dem
Auge abgeschnitten. Am 30. Juli erhob sich auf breiter Basis ein
schmaler Zapfen von 1 mm Länge (Fig. 35 f). Bis zum 4. September
war das Regenerat spärlich pigmentiert. Hiermit war aber der Neu-
bildungsprozeß, wie weitere Kontrollen bis zum 18. März ergaben,
zum Abschluß gelangt.

Am 29. Mai war einem Exemplar der linke Fühler unterhalb des
Auges abgeschnitten worden. Am 30. Juli war eine kleine regene-
rative Spitze von $\frac{1}{2}$ mm Länge angelegt worden (Fig. 35 g¹). Diese
wuchs bis zum 17. August auf 1 mm aus (Fig. 35 g²). Weitere Be-
obachtungen ergaben denselben Befund.

Am 29. Mai wurde einer *Paludina* der linke Fühler dicht an der
Basis abgeschnitten. Am 30. Juli ergab die Kontrolle einen 1 mm

langen regenerativen Kegel (Fig. 35 *h*). Am 14. August war das Regenerat unverändert. Am 4. September ergab die Nachprüfung eine 2 mm lange Neubildung, die scharf nach außen gekrümmt war und eine schwache Pigmentierung aufwies.

d. Histologisches der Augenregenerate von *Paludina vivipara*.

Unter den operierten Paludinen befanden sich zehn Tiere, bei denen eine mehr oder minder weit vorgeschrittene Augenregeneration zu erwarten war. Von diesen ließ nur eine Schnecke schon äußerlich ein neugebildetes, stark pigmentiertes Auge erkennen, während die histologische Untersuchung noch vier weitere, auf verschiedener Höhe stehenden Augenanlagen ergab.

1) Das jüngste Stadium der Augenentwicklung rührte von einer *Paludina* her, der der linke Fühler mit dem Auge am 30. Mai entfernt worden war. Bis zum 13. August erreichte die Neubildung eine Länge von 1 mm, blieb aber in diesem Stadium bis zum 18. März des folgenden Jahres stehen. Das Regenerat wurde am 20. April abgeschnitten und in Chrmsäure gehärtet, welche Methode ich deshalb anwendete, weil sie von CARRIÈRE unter anderm benutzt wurde. Ich brauche nicht zu erwähnen, daß auch andre, geeignetere Konservierungsmittel verwendet wurden. Das Studium der nach DELAFIELD-GIESON gefärbten Schnittserie ließ eine noch nicht differenzierte, aus gleichförmigen Cylinderzellen bestehende Augenblase erkennen, die sich vollständig vom Epithel losgelöst hatte. Im äußeren Umriß ein unregelmäßiges Oval zeigend, war der Hohlraum der Blase in zwei Kammern geteilt, die durch einen engen Kanal verbunden waren. Ein gleiches Verhalten fand ich auch bei einer *Helix arbustorum* und verweise auch auf die dazugehörige Fig. 41, die in ihren Details ein übereinstimmendes Bild mit dem hier beschriebenen Auge von *Paludina* abgibt, nur daß die dort schon vorhandene Pigmentbildung hier noch völlig ausgeblieben ist, und mit diesem auch die Linsenbildung.

2) Eine Stufe höher in der Entwicklungsreihe stand die Augen-neubildung einer *Paludina*, der am 20. Mai der linke Fühler unterhalb des Auges entfernt worden war. Bis zum 14. August erreichte die Neubildung die Länge von 2 mm, ohne sich weiter zu entwickeln. Das Regenerat wurde am 20. April in Chrmsäurelösung gehärtet. Die wie zuvor gefärbten Schnitte ließen ein scharf abgesetztes, durch die Pikrinsäure der GIESON-Färbung gelb gefärbtes Auge erkennen, dessen Retinateil aus hohen Cylinderzellen bestand, während der

Corneateil einen mehr kubischen Zelltypus aufwies. Eine Pigmentierung schien ganz zu fehlen. Dagegen war eine homogene, etwas unregelmäßig begrenzte, dunkelgelb gefärbte Linse vorhanden. Zwischen ihr und dem Retinateil des Auges lagen leicht rötlich gefärbte, flockige Massen, die wohl die geronnene Augenflüssigkeit darstellen, in der die Linse suspendiert ist. Eine Nervenversorgung des Bulbus war gleichfalls schon vorhanden.

3) Ein weiteres Stadium wurde bei einer am 1. Juni operierten Schnecke beobachtet. Diese zeigte am 30. Juli ein 2 mm langes Fühlerregenerat. Unverändert geblieben, wurde dieses am 20. April in der schon bekannten Weise fixiert und gefärbt. Das histologische Bild zeigte ein Auge, das auf der gleichen Entwicklungsstufe stand, wie das in Fig. 43 wiedergegebene 47tägige Stadium einer *Helix arbustorum*. Das vor der Cornea liegende Epithel hatte nach innen eine Falte gebildet. Infolgedessen war auch der Corneateil des Auges, wenn auch in geringem Maße, nach innen eingebuchtet. Dieser setzte sich aus kubischen Zellen zusammen, die rundliche Kerne enthielten, und zeigte eine äußerst geringe Flächenausdehnung, was schon von A. KROHN 1837 richtig erkannt worden war. Nach den centralen Teilen der Retina hin nahmen die Zellen an Höhe zu. Hand in Hand mit dieser Höhenzunahme der Zellen ging auch eine stets zunehmende Pigmentierung an den die Augenkammer begrenzenden Zellenden. Im Augenlumen selbst lag eine etwas unregelmäßig begrenzte, ziemlich homogene Linse. Eine Nervenversorgung des Auges ließ sich nicht feststellen, da der Augennerv in einiger Entfernung vom Ziel plötzlich in äußerst feine Fibrillen auslief, die sich nicht weiter verfolgen ließen.

4) Interessant war die Doppelbildung einer Ende Mai operierten *Paludina*. Bis zum 17. August hatte sich an der Stelle des rechten Fühlers ein Regenerat entwickelt und mit 2 mm Länge seinen Abschluß erlangt. Am 19. April wurde es in Sublimat fixiert und nach der schon bekannten Methode gefärbt.

Es waren zwei Augenbildungen von fast gleicher Größe vorhanden, die dicht aneinander gepreßt an einer gemeinsamen Epithelfalte lagen. Beide Augen waren von rundlicher Gestalt. Der Corneateil setzte sich bei beiden aus Cylinderzellen zusammen, die allmählich in die hohen Zellen der Retina übergingen. Hier war auch die Pigmentierung am stärksten und nahm zur Cornea hin an Intensität ab. Ein kleiner Linsenkern war nur im linken Auge wahrnehmbar, während sich im rechten eine äußerst lockere, flockige Masse ausbreitete.

Jedes Auge wurde selbständig von Nervenfasern versorgt. Das Bild glich in seiner Gesamtheit der in Fig. 45 von einer *Helix arbustorum* wiedergegebenen Doppelbildung.

5) Als letztes Stadium kommt das vollständig ausgebildete Auge einer *Paludina* in Betracht. Der Tag der Operation ließ sich nicht feststellen, da die Kontrollnummer des Tieres leider ausgelöscht war. Nach vorheriger Fixation des Objekts in Sublimat wurden die Schnitte in Hämatoxylin-Eosin gefärbt. Leider ging die Schnittführung der Oberfläche parallel, also senkrecht zur Augenachse (Fig. 36). Die Retina ist bis $\frac{1}{3}$ ihrer Zellenlänge pigmentiert. Die peripher liegenden Kerne sind rundlich bis oval und mit ein bis zwei Kernkörperchen versehen. Die im Binnenraum des Auges gelegene Linse zeigt eine rundliche Gestalt und ein homogenes Aussehen.

2. Landpulmonaten.

Ursprünglich sollte das Verhalten der Augen bei der Fühlerregeneration im Hinblick auf das Vorhandensein oder Fehlen des Gehirns geprüft werden. Leider waren aber die einer solchen Untersuchung sich entgegenstellenden Schwierigkeiten so große, daß ich mich auf das Studium der Fühler- und Augenregeneration beschränken mußte.

Von Landpulmonaten wurden im Laufe des Sommers 147 Exemplare operiert. Darunter brachten es 19 Tiere zu einer äußerlich deutlich sichtbaren Augenneubildung. Anfangs August wurden nochmals 169 Exemplare von *Helix arbustorum* operiert, von denen leider alle bis auf zwei im Laufe des Winters zugrunde gingen, und nur sechs Tiere brachten es noch in den ersten Herbstmonaten zu einem Augenregenerat.

Allgemeiner Verlauf des Regenerationsprozesses.

Die Versuchstiere zogen sich direkt nach der Operation unter reichlicher Schleimabsonderung in ihr Haus zurück; kamen aber sehr bald wieder zum Vorschein und verhielten sich von unverletzten Tieren nicht wesentlich verschieden. Die unberührt gelassenen normalen Fühler suchten sie dabei möglichst in eine Mittelstellung zum Körper zu bringen. Die an der Basis des entfernten Fühlers gelegene Wundfläche wurde tief eingezogen und auf diese Weise gegen äußere Einflüsse geschützt. Infolgedessen habe ich die erste Spur einer Neubildung niemals vor Ablauf von 5 Wochen am lebenden Tiere beobachten können. Der Vorgang machte sich in der Regel durch eine

kleine Vorwölbung bemerkbar, die stets mit breiter Basis der Unterlage aufsaß, wie dies schon SPALLANZANI beobachtet und beschrieben hat. Diese Vorwölbung wuchs mehr und mehr zu einem Kegel aus, dessen Spitze sich allmählich knopfartig erweiterte. Dabei blieb das Regenerat zart und unpigmentiert und zeigte ein milchweißes Aussehen, das sich auch späterhin an den Neubildungen nicht änderte, so daß sich diese scharf von ihrer Unterlage abhoben. Hat der Fühlersproß nun eine Länge von $1\frac{1}{2}$ bis 2 mm erreicht, so wird auch das Auge als dunkler Pigmentfleck äußerlich sichtbar, falls ein solches überhaupt zur Ausbildung gelangt.

a. *Helix arbustorum*.

Von 20 zu Beginn des Sommers operierten Tieren waren sechs ohne einen regenerativen Ansatz gestorben und fünf hatten ein deutlich sichtbares Auge gebildet.

Am 6. Mai schnitt ich sechs Exemplaren den rechten Augenfühler an der Basis ab. Bis zum 18. Juni war von einem Neubildungsprozeß nichts wahrzunehmen. Erst am 4. Juli wurde bei allen Tieren ein kleiner Regenerationskegel sichtbar. Am 13. Juli war bei einer *Helix* die Neubildung bis zu 2 mm Länge herangewachsen (Fig. 37 a) und trug an ihrem knopfartig erweiterten Ende ein Auge. Am 31. Juli fand ich das Regenerat unverändert, und am 8. August war die Schnecke tot.

Am 11. Mai wurde einem andern Tier der rechte Augenfühler an der Basis entfernt. Bis zum 4. Juli war an der Operationsstelle von einem Ersatz noch nichts wahrzunehmen. Erst am 13. Juli erhob sich ein kleiner Buckel von jungem Gewebe aus der Wundfläche, der bis zum 31. Juli auf 1 mm ausgewachsen war (Fig. 37 b). Am 10. August war das Tier verendet.

Am 11. Mai Entfernung des rechten Fühlers. Erst am 4. Juli wurde eine Regenerationskuppe sichtbar, die bis zum 31. Juli auf 3 mm ausgewachsen war, ohne daß ein Auge bemerkbar wurde (Fig. 37 c). Am 15. August war auch dieses Tier gestorben.

Eine am selben Tage in gleicher Weise behandelte *Helix arbustorum* zeigte am 13. Juli einen $1\frac{1}{2}$ mm langen Ersatzfühler, der noch des Auges zu entbehren schien. Bis zum 15. August erreichte das Regenerat die Länge von 2 mm (Fig. 37 d) und wurde konserviert.

Ein letztes Exemplar dieser Art, das gleichfalls am 11. Mai den rechten Fühler einbüßte, hatte bis zum 31. Juli einen Regenerations-

kegel von 1 mm Länge gebildet (Fig. 37 e). Am 15. August maß der Ersatzfühler 2 mm und war mit einem Auge ausgerüstet. Das Tier wurde konserviert.

Von den zur Überwinterung bestimmten 169 Exemplaren, die am 6. August operiert wurden, und zwar 84 mit Verlust des rechten Fühlers und 85 unter Fortnahme beider Augenfühler mit verbindenden Hautlappen, hatten bis zum letzten Beobachtungstermin am 24. Oktober sechs Individuen — je drei jeder Versuchsreihe — an einem $1\frac{1}{2}$ —2 mm langen Fühler die Augen wiedergebildet. Dagegen hatten 62 Tiere den Regenerationsprozeß gar nicht eingeleitet.

Bei der Kontrolle fand ich auffälligerweise eine Schnecke, der an Stelle der beiden entfernten Augenträger mitten aus dem Kopf ein ungefähr $\frac{1}{2}$ mm langer Regenerationskegel hervorgesproßt war. Zwei ähnliche Fälle sind von P. FISCHER und J. RÖMER beschrieben worden und habe ich auf diese vor kurzem in einem kleinen Aufsatz über Fühlermißbildungen bei Wasserschnecken (Zool. Anzeiger. Bd. 35. Jahrg. 1910) hingewiesen. Bei näherer Betrachtung bemerkte ich, daß die Pigmentscheiden der Fühler nervenstümpfe, die sehr deutlich durch das zarte Regenerationsgewebe hindurchschimmerten, nach der Neubildung hin zusammenliefen, um sich dort scheinbar zu vereinigen. Es war also hier die Bildung nur eines einzigen centralen Ersatzfühlers im vollen Gange. Eine Erklärung für diese Bildungsanomalie kann ich nicht angeben.

b. *Helix pomatia*.

Von 50 Weinbergschnecken hatten 11 das Auge wieder ersetzt, während bei 22 Tieren die Neubildung vollständig unterblieb.

Am 25. Mai wurde einer Weinbergschnecke der rechte Fühler in der früher beschriebenen Weise etwas oberhalb der Basis entfernt. Bis zum 13. Juli schien die regenerative Tätigkeit des Tieres noch nicht im Gange zu sein. Erst am 24. Juli erhob sich eine $\frac{1}{2}$ mm hohe Regenerationskuppe. Am 3. August besaß der Ersatzfühler eine Länge von 4 mm und war mit einem Auge versehen (Fig. 38 a). Am 20. August maß das Regenerat 5 mm und wurde zur Konservierung abgeschnitten.

Ein anderes Exemplar, am gleichen Tage operiert, zeigte am 24. Juli ebenfalls eine kleine regenerative Vorwölbung. Am 3. August ließ die 2 mm lange Neubildung ein Auge erkennen (Fig. 38 b). Bis zum 20. August verblieb das Tier in diesem Stadium und wurde konserviert.

Eine am 26. Mai in gleicher Weise operierte Schnecke zeigte am 14. Juli einen kleinen Sproß. Am 24. Juli war die Neubildung 4 mm lang und von plumper Gestalt (Fig. 38 c). Ein Auge war noch nicht sichtbar. Dieses trat erst am 3. August scharf hervor. Am 15. August zeigte der Ersatzfühler die stattliche Länge von 6 mm und wurde am 20. August konserviert.

Eine am selben Tage operierte *Pomatia* hatte bis zum 24. Juli noch nichts regeneriert. Am 3. August fand ich einen 4 mm langen und mit einem Auge versehenen Ersatzfühler vor, der dicht unterhalb des Knopfes eine kleine Knickung nach außen aufwies (Fig. 38 d). Am folgenden Tage wurde das Tier konserviert.

Eine am 27. Mai operierte Weinbergschnecke zeigte am 24. Juli einen 2 mm langen Regenerationszapfen, an dem sich bis zum 5. September nichts veränderte (Fig. 38 e).

c. *Arion empiricorum*.

I. Serie. Von 20 Tieren bildeten nur zwei ein Regenerat, das aber in beiden Fällen noch des Auges entbehrte. Der Erfolg war also recht gering.

Am 20. Juni wurde den Schnecken der rechte Fühler entfernt. Am 4. August waren nur noch 11 Exemplare vorhanden, und von diesen eins mit einem 2 mm langen weißlichen Regenerat. Ein Auge war noch nicht sichtbar. Am 13. August war dies Tier leider gestorben. Bis zum 5. September gingen auch die übrigen Nacktschnecken bis auf eine zugrunde. Diese letzte ihrer Art zeigte ein 1 mm langes Regenerat und wurde konserviert.

II. Serie. Am 6. Juli operierte ich nochmals 50 Tiere dieser Art in der gleichen Weise. Am 23. Juli lebten noch 41 Stück mit vernarbter Wundfläche. Am 5. August trat bei zwei Arionen eine $\frac{1}{2}$ mm große Vorwölbung hervor. Am 17. August lebten noch 33 Tiere, zwei davon mit einer 1 mm langen Neubildung und zwölf mit einer solchen von ungefähr $\frac{1}{2}$ mm Länge. Jetzt begann die Zahl stark abzunehmen, so daß am 26. August nur noch zehn Arionen vorhanden waren. Von diesen hatte ein Exemplar an dem $1\frac{1}{2}$ mm langen Ersatzfühler ein Auge gebildet und wurde konserviert. Ein andres Individuum zeigte einen 2 mm langen Ersatzfühler, aber scheinbar ohne Auge. Alle übrigen Schnecken waren mit einer ungefähr 1 mm langen Neubildung versehen. Am 31. August lebten nur noch drei Tiere, die nun auch konserviert wurden, da sich an ihrem Zustand nichts verändert hatte.

Die Resultate waren also in dieser Versuchsreihe günstiger, was wohl darauf zurückzuführen ist, daß die Tiere im Freien, die der ersten Serie jedoch in einem geschlossenen Raum gehalten wurden.

d. *Limax maximus*.

Am 6. Juni wurden sieben Exemplaren dieser Art die rechten Fühler abgeschnitten. Von diesen Tieren, die im Garten aufbewahrt wurden, entschlüpften leider fünf Tiere. Auch die beiden übrigen Schnecken waren eines Tages verschwunden. Als nun am 29. August die Kiste von ihren Stützklötzen entfernt wurde, fanden sich die beiden Tiere in einer Vertiefung dicht nebeneinander liegend. In dieser Zwangslage hatten sie über zwei Monate, ohne Schaden zu nehmen, zugebracht. Trotz der recht ungünstigen Lebensbedingungen und des gänzlichen Mangels an Licht und Nahrung während der langen Zeit ihrer Gefangenschaft, hatten dennoch beide Tiere einen 2 mm langen weißlichen Ersatzfühler gebildet, der sogar mit einem deutlich sichtbaren Auge versehen war.

V. Augenregeneration.

Der schon oben erwähnte Versuch, eine Abhängigkeit der Augenregeneration vom Nervensystem festzustellen, mußte leider nach langen vergeblichen Bemühungen aufgegeben werden. Die Lagebeziehungen der in Betracht kommenden Organe sind bei den Schnecken für eine derartige Untersuchung sehr ungünstig, wenigstens ist es mir nicht gelungen, an den wenigen erhaltenen Objekten durch histologische Untersuchung Sicheres festzustellen. An der operierten Seite ist der Fühlernerv mitsamt der ihn umgebenden Muskulatur vollständig zurückgezogen und bisweilen wegen seiner Verlagerung gar nicht aufzufinden. Dazu kommen noch die ungünstigen Einflüsse des der Fixation vorangehenden Betäubungsverfahrens, das nicht zu umgehen war, um die betreffenden Teile in möglichst gestrecktem Zustand zu erhalten. Eine weitere Schwierigkeit für das Studium dieser Verhältnisse liegt in dem ungleichmäßigen Verlauf der Regenerationsvorgänge, der unter dem Einfluß schwer kontrollierbarer Faktoren bei den einzelnen Individuen ein zeitlich sehr verschiedener ist. Wie schwer es ist, durch differente Färbungen, die ich nach Möglichkeit verwandte, die Gewebsbestandteile des Regenerats auseinander zu halten, wurde auch schon von CARRIÈRE hervorgehoben, und diese Schwierigkeiten verhinderten leider die Lösung der ge-

nannten Frage, so daß ich im folgenden nur meine über die Neubildung der Augen gemachten Beobachtungen mitzuteilen vermag.

Die mit Sublimat-Eisessig und andern Gemischen (ZENKER, HERMAN, FLEMMING, HENNINGS) konservierten Kopfteile wurden mit Hämatoxylin und mit nachfolgender Tinktion im GIESONschen Gemisch am besten gefärbt.

Frühestens nach 20 Tagen, vom Operationstermin gerechnet, ließen sich an der Fühlereinstülpung die ersten Bildungen feststellen, die mit einem ziemlich hohen Grad von Wahrscheinlichkeit als die ersten Augenanlagen angesprochen werden dürfen. Eine bestimmte Frist läßt sich freilich bei der großen individuellen Verschiedenheit nicht angeben. Die Augenbildung kann verhältnismäßig recht früh beginnen, so daß ungefähr nach 50 Tagen ein neugebildetes fertiges Auge vorhanden sein kann, doch findet man in andern Fällen zu dieser Zeit eine erst kurz zuvor vom Epithel abgeschnürte, also noch ganz junge Augenblase. Weiter kommt es vor, daß selbst nach mehr als 3 Monaten die Augenbildung noch nicht begonnen hat. In diesem Falle ist dann der bisweilen schon auf 2 mm herangewachsene Fühler gut differenziert, während mit dem Auge auch die Bildung seines Nerven und Muskels fehlt. Die Angabe CARRIÈRES, der im günstigsten Falle nach 50—60 Tagen ausgebildete Augen bei *Tachea hortensis* wahrnahm, kann ich für *Helix arbustorum* bestätigen. CARRIÈRE beobachtete die erste für die Augenbildung in Betracht kommende Epitheleinstülpung nach 29 Tagen an der Furche des Fühlerknopfes, wo normalerweise das Auge liegt. Bei meinen Versuchen sind die Verhältnisse etwas andre, da meine Versuchstiere den ganzen Fühler verloren hatten und das Regenerat mehr oder minder weit im Kopf zurückgezogen und stark gefaltet war. Die Augengrube ist an der Spitze des Fühlers oder in deren nächster Nähe zu suchen, und sie an dem eingezogenen Fühlerregenerat aufzufinden, ist nicht ganz leicht, doch gelingt es durch genaues Aufzeichnen der in der Serie aufeinander folgenden Schnitte. Man findet dann an den Stellen, wo die Augenanlage voraussichtlich auftreten wird, eine Einsenkung, die sich mit Sicherheit von den zufälligen Faltungen unterscheiden läßt. Ein Vergleich mit den von CARRIÈRE für die frühesten Stadien der Augenregeneration sowie mit den für die Embryonalentwicklung für *Limax maximus* von MEISENHEIMER gegebenen Bildern (Taf. XXXIII, Fig. 55—57) macht die Annahme noch sicherer, daß man es hier mit den ersten Stadien der Augenbildung zu tun hat. Ich darf erwähnen, daß ich außerdem an den

im Institut befindlichen Originalpräparaten des Herrn Professor MEISENHEIMER die Übereinstimmung festzustellen vermochte.

Fig. 39 *a—c* (nach 20, 35 und 45 Tagen) zeigt die erste Augenanlage beginnend mit einer leichten Einsenkung des Epithels (Fig. 39*a*), die sich mehr und mehr vertieft (Fig. 39*b*), um in Fig. 39*c* fast zur Abschnürung zu gelangen, wobei sich an der späteren Verlötungsstelle des Epithels der Eingang in das Lumen der Falte stark verengt. Die vollständige Loslösung der zur Augenblase geschlossenen Epithelfalte zeigt Fig. 40 (56 Tage nach der Operation). Die junge Augenblase entfernt sich zugleich von ihrer Matrix, wobei aber der epitheliale Charakter der Zellen völlig gewahrt bleibt. Erst wenn die Augenblase ihren definitiven Platz in der Nähe des Epithels eingenommen hat, beginnen sich ihre der Abschnürungsstelle diametral gegenüberliegenden Zellen zu verlängern, wobei die Kerne allmählich peripherwärts wandern. Mit der Höhenzunahme dieser Retinazellen setzt auch die Pigmentierung an ihren central gerichteten, das Augenumen begrenzenden Enden ein. Während die Pigmentkörnchen an diesen Zellpartien am dichtesten liegen, wird ihre Anordnung nach der Zellmitte eine immer lockere, um schließlich ganz zu verschwinden. In Fig. 41 nach 56 Tagen sehen wir die Pigmentablagerung im Gange. Gleichzeitig tritt hier die gar nicht so seltene Eigentümlichkeit zutage, daß nämlich das Auge in zwei Kammern geteilt ist, die auf einigen Schnitten, wie in diesem Falle, zwei selbständige Augenblasen vortäuschen. Beide Kammern sind durch einen schmalen Gang verbunden, und an ihren Retinateilen hat, wie schon erwähnt, die Pigmentierung begonnen. Die Zellen der Augenblase sind hier insgesamt hoch cylindrisch mit peripher gelegenen rundlichen Kernen. Eine Differenzierung zwischen den Zellen der späteren Cornea und Retina ist auf diesem Bilde nicht wahrnehmbar. Ein ähnliches Bild, nur aus drei Kammern bestehend, gibt CARRIÈRE auf Taf. II in Fig. 22 wieder, und ich habe eine ähnliche Beobachtung schon bei Besprechung der Augenregenerate von *Paludina* erwähnt.

Sehr schnell nach der Pigmentierung des Auges folgt nun die Linsenbildung. In umgekehrter Reihenfolge, also vor der Pigmentierung, wie dies von CARRIÈRE hervorgehoben wird, habe ich die Entstehung der Linse nicht feststellen können. In Fig. 42, einem 50-tägigen Stadium, zeigt die Linse nicht die normale homogene Struktur, sondern ist von zahlreichen Vacuolen erfüllt. CARRIÈRE hält diese Bildungen für Kunstprodukte, die durch den Einfluß der Reagentien entstanden sein sollen. Gleichzeitig liegt die Linse seitlich verdrängt,

während der übrige Raum der Augenkammer mit einer homogenen Flüssigkeit erfüllt ist. Auch bemerkt man, daß sich der retinale Teil nur durch die Pigmentierung vom cornealen Teil des Auges unterscheidet, sonst aber völlig epithelialen Charakter beibehält. Das Auge selbst erscheint nach der der Linse gegenüberliegenden Seite hin etwas verjüngt.

Auf späteren Stadien geht das Auge mehr und mehr seiner normalen Ausbildung entgegen. In Fig. 43 ist ein in der Entwicklung sehr schnell fortgeschrittenes Stadium wiedergegeben, das schon nach 47 Tagen den abgebildeten Entwicklungsstand erreicht hatte. Das durch eine zarte Bindegewebslage vom Epithel getrennte Auge ist nicht ganz regelmäßig gebildet, indem nämlich die Retina in das Innere der Augenkammer vorspringt, so daß diese einen dreieckigen Raum darstellt, dem auf der einen Seite ein blind endender schmaler Kanal anhängt. Die Cornea, bestehend aus hohen Cylinderzellen mit großen peripher gelegenen ovalen Kernen, geht auf der rechten Seite in mehr kubische Zellen über. Ihr Protoplasma ist im Gegensatz zu dem der Retinazellen homogen, klar und durchsichtig. Die Retina selbst ist zwar normal pigmentiert, stellt aber einen in keiner Weise abgegrenzten, mit reichlichen Kernen versehenen Zellkomplex dar. Die die Augenkammer erfüllende Linse erscheint als ein hohles Gebilde, wie es CARRIÈRE an einem 48 Tage alten Augenregenerat beobachtet und in seiner Fig. 9 wiedergegeben hat. In nächster Nähe des Auges ließen sich zarte Nervenzüge erkennen, die aber nicht bis zum Sehapparat hin zu verfolgen waren.

Erst mit der Innervierung des Auges scheint die völlige Differenzierung der Retina in die Licht perzipierenden Stäbchenzellen und die indifferenten Pigmentzellen einzutreten. Dies ist in Fig. 44 der Fall. Man hat hier also ein vollständig ausgebildetes Auge von einer *Helix pomatia* vor sich, das drei Monate alt und in einem 3 mm langen Fühler geborgen ist. Das Auge zeigt hier an seinem Grunde, abweichend von der Norm, eine trichterförmige Vertiefung, die wohl mehr zufälliger Natur ist und durch Kontraktionswirkung entstanden sein dürfte. Während seitlich Muskelfasern an das Auge herantreten, breitet sich am Grund des Bulbus der Augennerv aus, wenn auch noch nicht in der früheren Stärke. In der Retina ist die Differenzierung in Stäbchen- und Pigmentzellen nunmehr eingetreten. Die Zellen der Cornea zeigen die schon bekannte Cylindergestalt und sind infolge ihres homogenen, protoplasmatischen Inhalts heller und durchsichtiger als die Retinazellen. Ihre Kerne liegen peripher. Die

Linse ist homogen und von länglicher Gestalt, die Augenkammer fast ausfüllend. Außerdem befindet sich im hinteren Teil der Augenkammer eine bei schwächerer Vergrößerung homogen erscheinende Substanz, die als breiter Saum der Retina aufgelagert ist und wohl als die Summe des nicht scharf hervortretenden Stäbchensaums und gerade in Ausscheidung begriffener Linsensubstanz aufzufassen ist.

Während nach FLEMMING und SIMROTH das Auge unter der Einschnürung liegt, die den Fühler in eine kleinere und größere Hemisphäre teilt, fand ich in meinen Regeneraten eine Verschiebung des Sehorgans bald nach dieser, bald nach jener Seite des Fühlerknopfes. In Fig. 44 z. B. liegt das Auge unter dem Epithel der größeren Hemisphäre, während es in andern Fällen unter dem der kleineren zu suchen war, allerdings immer in nächster Nähe der Furche.

Anhang.

Augenmißbildungen im Regenerat.

1) Am 11. Mai wurde einer *Helix arbustorum* der rechte Augenfühler entfernt. Am 13. Juli wurde das Tier mit 3 mm langer Neubildung konserviert. Die histologische Untersuchung des eingestülpten Regenerats ergab, daß sich zwei Augen von gleicher Größe nebeneinander angelegt hatten. Jedes von ihnen gehörte zu einer Epithelfalte (Fig. 45). Beide Augen zeigen eine pigmentierte Retina. Die Größendifferenzen zwischen den Elementen der Cornea und Retina sind nicht sehr bedeutend. In beiden Fällen liegen die Zellkerne peripher. Die Cylinderzellen der Cornea sind heller und durchsichtiger als die der Retina. Jedes Auge beherbergt eine gut ausgebildete homogene Linse von ovaler Gestalt, die hier auf dem Schnitt nur in dem einen Auge dem Epithel anliegend getroffen ist. An jedes Auge treten eigne Muskelfasern heran. Ebenso verhält es sich mit den Nervenfasern, die nicht in der gleichen Schnittebene liegen.

2) Am 6. August wurden einem andern Exemplar derselben Art die Augenträger mit dem sie verbindenden Hautlappen abgeschnitten. Am 24. Oktober wurde die Schnecke konserviert, da jederseits ein 1½ mm langes mit einem Auge versehenes Regenerat vorhanden war. Aus der Schnittserie ergab sich, daß im rechten Fühler die Augenbildung eine normale war, aber noch der Linse entbehrte, während der linke Fühler zwei ineinander geschaltete Augenbildungen zeigte (Fig. 46). Hier liegt nämlich in der Retina der schon mit Linse

versehenen Augenanlage eine kleine pigmentierte Augenblase ohne Linse. Eine Verbindung beider Augenumina ist nach wiederholter genauer Durchsicht der Schnittserie nicht feststellbar. Das Hauptauge zeigt in der äußeren Form einige Unregelmäßigkeiten, wie sie aus der Fig. 46 ersichtlich sind. Die ovale homogene Linse liegt dem Epithel an und füllt die Augenkammer nur zum kleinen Teil aus. Die Retina ist normal pigmentiert, während die Cornea, abweichend von der Norm, aus flachen kubischen Zellen besteht.

Diese Doppelbildung ist offenbar dadurch zustande gekommen, daß, während eine Epithelfalte die eine Augenanlage lieferte, das benachbarte Epithel eine nochmalige Einfaltung zur Bildung einer zweiten Augenblase erfuhr. Beide Anlagen haben sich dann selbständig weiter entwickelt.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor E. KORSCHULT, für die gütige Unterstützung und das meiner Arbeit stets bewiesene Interesse meinen wärmsten Dank aussprechen zu dürfen. Herzlichen Dank auch Herrn Professor J. MEISENHEIMER und Herrn Dr. C. TÖNNIGES für ihre freundliche Unterstützung.

Zusammenfassung der Resultate.

1) Von den Landschnecken werden bis 1 cm breite und ebenso tiefe Teile des Mantelsaumes regeneriert.

2) Der Fuß der Landschnecken zeigt eine bedeutende Regenerationsfähigkeit. Fußabschnitte von 1 cm Länge werden ohne Mühe wieder gebildet.

3) Der Regenerationsprozeß verläuft derart, daß sich wenige Stunden nach der Operation ein Blastem an der Wundfläche bildet, über das sich das Epithel vom Rande her hinüberschiebt. An der Muskelbildung scheinen ausgewanderte Epithelzellen beteiligt zu sein. Ungefähr 3 Wochen nach der Operation beginnt die Schleimdrüsenentwicklung, die entweder durch Umwandlung von Epithelzellen in Schleimzellen an Ort und Stelle erfolgt, oder in der Weise sich vollzieht, daß Epithelzellen in das unterliegende Gewebe hineinwandern, immer in protoplasmatischer Verbindung mit ihrer Matrix bleibend, und sich erst hier in Schleimdrüsen umwandeln.

4) Die Wasserschnecken regenerieren verlorengegangene Fühler, und zwar die Planorben am schnellsten und vollkommensten, die Lymnäen am schwächsten und unvollkommensten. Bei den Paludinen

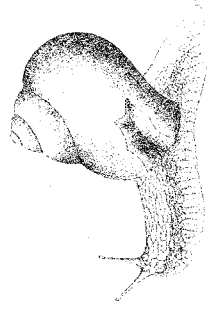


Fig. 1



Fig. 2



Fig. 3a



Fig. 3b



Fig. 3c



Fig. 3d



Fig. 4a

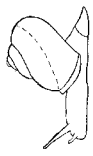


Fig. 4b

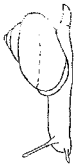


Fig. 4c



Fig. 4d



Fig. 6



Fig. 7



Fig. 8



Fig. 9



Fig. 10



Fig. 11



Fig. 12



Fig. 13a Fig. 13b Fig. 13c Fig. 13d

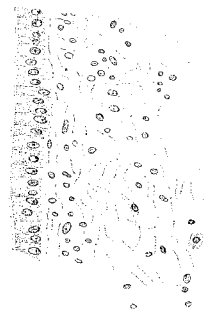


Fig. 14



Fig. 15



Fig. 16



Fig. 17



Fig. 18



Fig. 19



Fig. 20

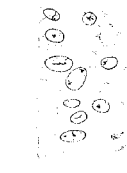


Fig. 21

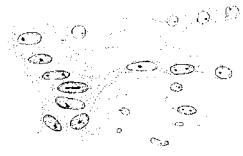


Fig. 22

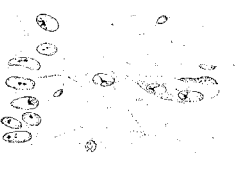


Fig. 23

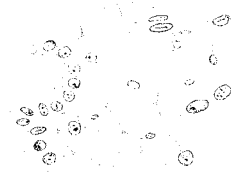


Fig. 24



Fig. 25

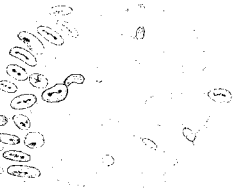


Fig. 26

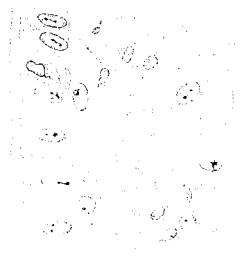


Fig. 27

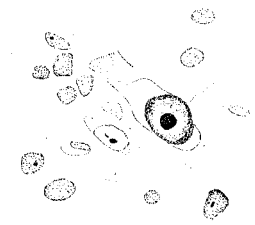


Fig. 28

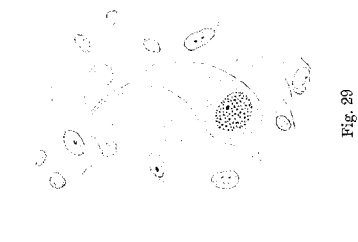


Fig. 29

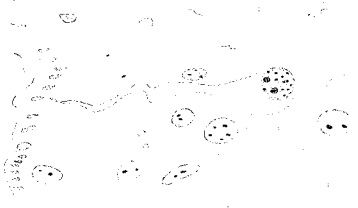


Fig. 30

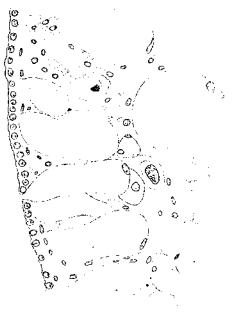


Fig. 31



Fig. 32



Fig. 33a

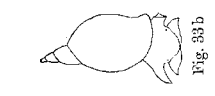


Fig. 33b

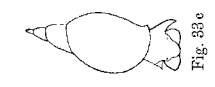


Fig. 33c



Fig. 33d



Fig. 33e



Fig. 33f



Fig. 34a



Fig. 34b

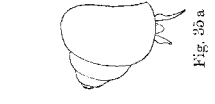


Fig. 35a



Fig. 35b

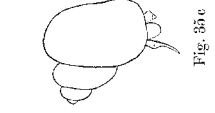


Fig. 35c

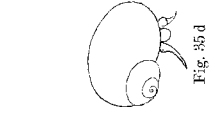


Fig. 35d



Fig. 36e



Fig. 36f



Fig. 36g



Fig. 36h



Fig. 36i



Fig. 36j



Fig. 36k



Fig. 36l



Fig. 36m



Fig. 36n

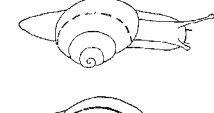


Fig. 36o



Fig. 36p

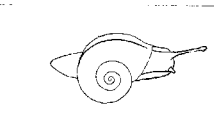


Fig. 36q



Fig. 38a



Fig. 38b



Fig. 38c



Fig. 38d



Fig. 38e



Fig. 38f



Fig. 38g



Fig. 38h

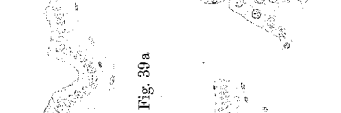


Fig. 38i



Fig. 38j



Fig. 38k



Fig. 38l

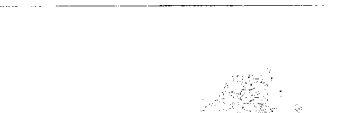


Fig. 38m

Fig. 39a



Fig. 39b



Fig. 39c



Fig. 39d



Fig. 39e



Fig. 39f

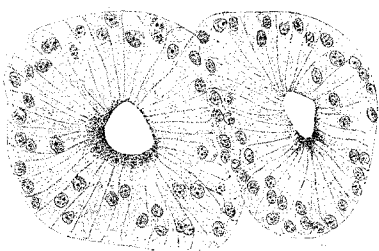


Fig. 41

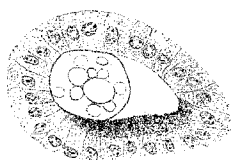


Fig. 42

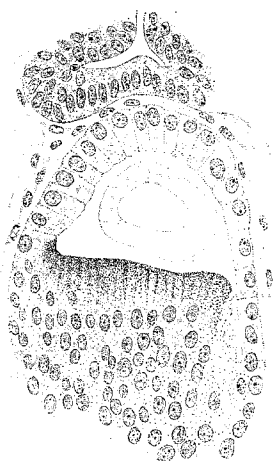


Fig. 43

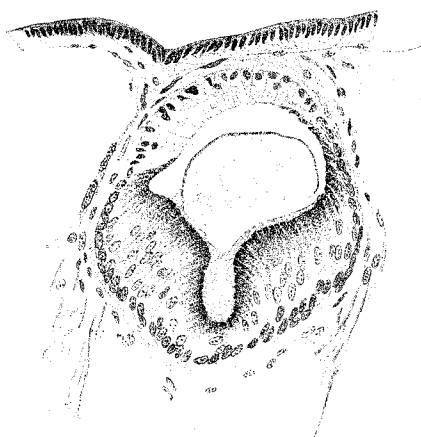


Fig. 44

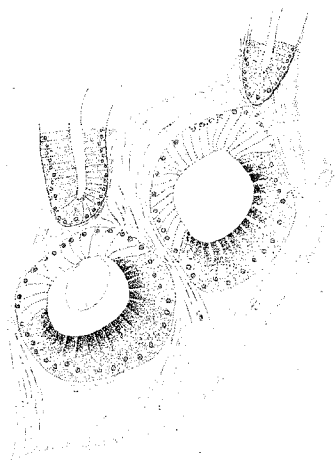


Fig. 45

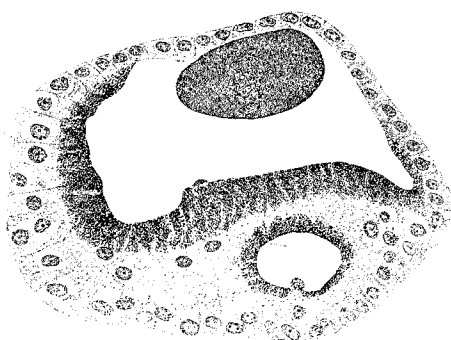


Fig. 46

konnte auch die Regeneration des Auges festgestellt werden, von der einige Stadien bis zur Vollendung des Auges histologisch beschrieben werden konnten.

5) Bei den Landschnecken ist die Ersatzfähigkeit des Augenfühlers und seines Sehapparates eine recht gute. Fühlerregenerate bis zu 6 mm Länge wurden beobachtet. Die Augenentwicklung geschieht in der von CARRIÈRE angegebenen Weise, der normalen Entwicklung folgend. Es schnürt sich eine Augenfalte vom Epithel ab und wandelt sich zur Augenblase um, wobei sich die Zellen der künftigen Retina verlängern und an den centralen Zellenden pigmentieren. Es kommt durch Secretion zur Linsenbildung; darauf folgt die Differenzierung der Retina und mit ihr die Innervierung und Muskelverbindung des Auges. Kleine Abweichungen von der Norm, die schließlich zu Doppelbildungen und Mißbildungen des Auges führen, gehören nicht zu den Seltenheiten.

Literaturverzeichnis.

- 1) BOLL, F., Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus. Archiv f. mikr. Anat. Bd. V. 1869. Supplement.
- 2) CARRIÈRE, J., Studien über die Regenerationserscheinungen bei den Wirbellosen. I. Regeneration bei Pulmonaten. Würzburg 1880.
- 3) ČERNÝ, A., Versuche über Regeneration bei Süßwasserschnecken. Erste Mitteilung. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. XIX. 1905.
- 4) — Versuche über Regeneration bei Süßwasser- und Nacktschnecken. Ebenda. Bd. XXIII. 1907.
- 5) CROSSE, H., Note sur les animaux de trois Hélices de Cuba. Journ. de Conchyliologie. Paris 1860.
- 6) FISCHER, P., Quelques mots sur la Tératologie conchyliologique. Journ. de Conchyliologie. Paris 1858. Tome VII. p. 237.
- 7) FLEMMING, W., Untersuchungen über Sinnesepithelien der Mollusken. Archiv f. mikr. Anat. Bd. VI. 1870. S. 462—465.
- 8) HOYER, H., Über den Nachweis des Mucins in Geweben mittels der Färbemethode. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXVI. 1890.
- 9) KROHN, A., Das Auge der lebendig gebärenden Sumpfschnecke. Archiv f. Anat. u. Physiol. 1837. S. 479—485.
- 10) LEYDIG, Die Hautdecke und Schale der Gastropoden. Archiv f. Naturgesch. XLII. 1876.
- 11) MEGUŠAR, F., Regeneration der Tentakel und des Auges bei der Spitzschlamm Schnecke (*Limnaea stagnalis*). Archiv f. Entw.-Mech. Bd. XXV. 1907.
- 12) MEISENHEIMER, JOH., Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus*. Teil II. Die Larvenperiode. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. LXIII. Heft 4.
- 13) MORGAN-MOSZKOWSKI, Regeneration. Leipzig 1907. S. 144.

- 14) PFEIFFER, L., Zur Molluskenfauna der Insel Cuba. Malakozoolog. Blätter. Bd. VI. Kassel 1860. S. 82.
 - 15) PLATE, H., Beiträge zur Anatomie und Systematik der Janelliden. Zoolog. Jahrbücher. Bd. XI. 1898.
 - 16) POWER, J., FRORIEPS neue Notizen aus dem Gebiete der Natur- und Heilkunde. Bd. VI. Nr. 14. 1838. S. 210—211.
 - 17) PRZIBRAM, H., Experimental-Zoologie. 2. Regeneration. Leipzig u. Wien 1909.
 - 18) RABES, O., Transplantationsversuche an Lumbriciden. Archiv f. Entw.-Mech. Bd. XIII. Leipzig 1901.
 - 19) RÖMER, J., Natur und Haus, illustrierte Zeitschrift für alle Naturfreunde. 1903. Heft 16 u. 19. S. 253 u. 300.
 - 20) SCHULTZE, M., Über secernierende Zellen in der Haut von Limax. Archiv f. mikr. Anat. Bd. III. 1867. S. 204.
 - 21) SCHÜLKE, H., Blätter für Aquarien- u. Terrarienkunde. XVII. Jahrg. Heft 10. S. 100.
 - 22) SCHWEIGGER, A. F., Handbuch der Naturgeschichte der skeletlosen ungegliederten Tiere. 1820. S. 685.
 - 23) SEMPER, C., Reisen im Archipel der Philippinen. Teil II. Bd. III. Heft 1. Wiesbaden 1870.
 - 24) SIMROTH, H., Über die Sinneswerkzeuge unsrer einheimischen Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XXVI. 1876.
 - 25) SPALLANZANI, Prodomo di un opera ad impremeri sopra le riproduzioni animali. Modena 1768.
 - 26) TECHOW, G., Mißbildungen bei der Fühlerregeneration von Süßwasserschnecken. Zool. Anzeiger. Bd. XXXV. Jahrg. 1910.
-