© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

# Der Kreislauf des Blutes bei den Lamellibranchiern, den Aplysien und den Cephalopoden.

Von

Professor **Kollmann.**

Im Juni 1874 ging ich nach Neapel, um an der zoologischen Station eine schon längst begonnene und oft unterbrochene Arbeit über den Kreislauf bei den Lamellibranchiern zu vollenden. Ich hoffte mit Hülfe der marinen Formen endlich zu einem befriedigenden Resultat zu gelangen, das mir bei Anodonta unerreichbar schien. Mein nächster Wunsch war, die Pinna nobilis, an der schon Poli, Milne-Edwards u. A. Untersuchungen in dieser Richtung angestellt hatten, in grösserer Anzahl zu erhalten, aber es währte einige Tage bis der Fischer solche Thiere herbeigebracht hatte. Sie finden sich nicht in unmittelbarer Nähe Neapels, sondern in einiger Entfernung (Golf von Bajae) und überdies in einer Tiefe von 5—6 Metern, Umstände, die stets die Beschaffung erschweren. Um unterdessen die Zeit zu benützen, nahm ich einige Aplysien vor, die unter den Steinen des im Bau begriffenen Quai's sich in grosser Menge aufhielten. Geschützt vom Wellenschlag sassen oft lange Ketten von 4—8 Stück an der unteren Seite der Quader oder zwischen den Spalten und nährten sich von dem feuchten Grün, das dort den Stein überzog.

Ich werde meine Erfahrungen über den Kreislauf dieser Thiere bei dem vorläufigen Character dieser Mittheilung mehr erzählen statt den Apparat selbst eingehend beschreiben.

Bei der Injection der Aplysia Poli oder der A. leporina machte ich die seltsame Erfahrung, dass das arterielle System dieses Thieres vollkommen geschlossen ist. Unsere feinsten Injectionsflüssigkeiten, wie lösliches Berlinerblau oder der durch Säuren aus der ammoniakalischen Lösung gefällte Karmin, füllen niemals jene schon mit freiem Auge in der Musculatur dieses Thieres sichtbaren Lückennetze, so lange nicht durch hohen Druck Zerreissungen der Gefässe herbeigeführt werden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Dieselben Flüssigkeiten dringen aber durch die feinsten Capillargefässe der Säugethiere und des Menschen, und meine Verwunderung über das negative Resultat bei dieser Schnecke war um so grösser, als schon längst durch eine Reihe von zuverlässigen Beobachtern [1]) gerade das Gegentheil gemeldet worden war. Meine Versuche misslangen, ob ich von dem Herzen aus die Masse in die grossen Gefässe trieb oder in diese selbst einsetzte, ob das Eintreiben langsam oder schnell geschah. Der Gang der Injectionsflüssigkeit lässt sich aber an den getödteten Thieren leicht verfolgen. Sobald die feinsten Gefässe im Mantel oder den eben frei liegenden Eingeweiden gefüllt sind, fühlt die Hand, wenn sie durch gute Injectionsspritzen unterstützt ist, einen erhöhten Widerstand. Wird nun forcirt, so tritt die Farbe in die Lückennetze und von dort in die Körperhöhle über, oder ergiesst sich in die im Abdomen zwischen den Eingeweiden befindlichen Spalten, aber man hat eben durch den gesteigerten Druck Zerreissungen herbeigeführt. Niemals geht die Flüssigkeit so stetig und regelmässig aus dem arteriellen Rohr hinüber in jene buchtigen Räume, wie sie bei höheren Thieren in das venöse Rohr hinübergleitet. Man stösst nach Füllung der Arterien und Capillaren auf ein Hinderniss, nach dessen Beseitigung allerdings die ganze Körperhöhle und alle Gewebsmaschen gefärbt werden. Jenes Hinderniss kann aber nichts anderes sein, als der Verschluss des arteriellen Rohres durch die Wände der feinen Gefässe, die durch Theilung aus ihm entstanden. Ich brauche kaum hervorzuheben, dass ich mich angesichts der vielen Stimmen für den directen Zusammenhang der Arterien mit der grossen Leibeshöhle sehr skeptisch gegen dieses Resultat meiner Injection verhielt, aber neue Versuche bestätigten stets die vorausgegangenen, und meine Zuversicht wuchs, nachdem ich meine Aufmerksamkeit auch dem Kiemenkreislauf zugewendet hatte.

Bekanntlich gelangt die Flüssigkeit aus der Körperhöhle und aus den Organen in die hintere Körperhälfte, in deren oberer Wand schematisch aufgefasst, ein Rohr angebracht ist, das in die ausserhalb des Körpers liegende Kieme führt. Dieses Rohr hat bei grösseren Exemplaren eine Weite von 3—4 Mm. und derbe Wandungen. Die Einführung des Tubus oder des Spritzenendes hat also nicht die geringsten Schwierigkeiten. Von diesem Rohr gehen zahlreiche feine Aeste in die einem Federbart nicht unähnliche Kieme und die natürliche Folge ist, dass gegen das Ende des Respirationsorganes dieses zuführende Gefäss sich mehr und mehr verengt.

Setzt man in dieses Rohr ein und spritzt peripherisch, so füllen

1) Darunter in erster Reihe Milne Edwards, Voyage en Sicilie.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



sich die dendritischen Verzweigungen sehr leicht und vollkommen, aber bald stockt der Strom, er lässt sich nicht in die Branchialvene hinübertreiben.

Dieses Gefäss entwickelt sich aus der Tiefe des Respirationsorganes, durchbohrt ebenso stark als die Branchialarterie den Rücken und mündet nach kurzem Verlauf in den Vorhof; aber so oft auch schon der directe Zusammenhang zwischen den Capillaren der beiden Gefässstämme behauptet worden ist, so sehr ich anfangs davon überzeugt war, meine Injectionen zwangen mich diese Vorstellung aufzugeben. Das Resultat blieb völlig gleich, ob ich von der Branchialarterie nach der Branchialvene, die zum Herzen führt, die Farbe trieb, oder umgekehrt; blieb gleich, ob ich Karmin, Berlinerblau oder salpetersaures Silber in verdünnten Lösungen anwendete.

Die letzten Zweifel über das Ergebniss meiner Injectionen mussten aber weichen vor der Erscheinung, dass die Aplysia ausläuft und zu einem unansehnlichen warzigen Knäuel zusammenschrumpft, sobald man die Branchialarterie, dort wo sie die Körperwandung verlässt, anschneidet; dass dagegen das Thier nur wenig von seinem Umfang verliert, wenn die Branchialvene geöffnet wird.

Aus der angeschnittenen Branchialarterie strömt nach und nach die Körperflüssigkeit des ganzen Thieres aus. Alles Blut das in den Organlücken sich befindet, wird durch die Zusammenziehung der Muskeln nach diesem locus minoris resistentiae hingetrieben. Ueberraschend ist der Grad der Schrumpfung, wenn das todte Exemplar in Chromsäure oder Weingeist nach dem Oeffnen dieses Gefässes gesetzt wurde. Dann findet man am folgenden Tage statt des fingerlangen Seehasen einen wälschnussgrossen harten Klumpen.

Ganz anders ist das Bild, wenn die Branchialvene geöffnet wird. Dann entleert sich nur das in ihr und im Vorhof befindliche Blut, nicht einmal das der Herzkammer; denn zwei Taschenventile hindern den Rückfluss. Das Thier behält also seine natürliche Grösse und sogar auch dann, wenn es in die erhärtenden Flüssigkeiten gebracht wird, denn die gesammte Flüssigkeit der Körperhöhlen und der Lückennetze bleibt am Platz. Gäbe es nun einen directen Zusammenhang zwischen der Branchialarterie und Vene, so würde durch dieselbe Kraft das Blut auch in die Vene hinübergetrieben werden, die es nach der geöffneten Branchialarterie mit solcher Vollständigkeit hindrängt. Es müsste ebenso vollständig ausfliessen, wie in dem vorhergehenden Fall. Nachdem dies nicht geschieht, erhalten dadurch die Resultate der künstlichen Injectionen eine neue Stütze und führen zu dem Schluss, dass diese Mollusken zwar ein Körperherz haben, das arterielles Blut aus der Kieme

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



empfängt und durch eine Kammer in arteriellen Röhren durch den ganzen Körper verbreitet, dass aber dieser Theil des Gefässsystemes nicht offen ist, sondern geschlossen.

Unter solchen Umständen beruht die Circulation der Säfte bei diesem Thier aus dem arteriellen Gefässrohr hinaus und in dasselbe zurück auf Filtration. Bei den höheren Thieren existiren Venen und Lymphgefässe, welche die Säfte zurückbringen, hier filtrirt der arterielle Blutstrom in die Gewebe, und aus den Geweben gelangt die Flüssigkeit der Organe auf dem Umweg durch die Kiemen wieder in das Herz. Im Verlauf der arteriellen Gefässe befindet sich das Herz als Motor, auf die Körperflüssigkeit wirkt die elastische Spannung sämmtlicher Muskeln. Nachdem die Kiemen ausserhalb des Körpers liegen, herrscht in dem zuleitenden Rohr ein geringerer Druck als in der Leibeshöhle, und deshalb wird es von innen aus stets gefüllt, sobald ein Theil in die Kiemenvene filtrirt ist. Ueberdies existirt auch in den Kiemengefässen eine Anordnung, welche den Uebertritt der Flüssigkeit aus dem zuführenden Rohr in das abführende wesentlich erleichtert, nämlich die vorhandene Druckdifferenz. Durch das Herz wird das Blut aus dem abführenden Kiemenrohr beständig ausgesaugt. Es herrscht also auch in ihm beständig negativer Druck, der den Durchtritt der Flüssigkeit durch die Membranen beschleunigt. Wollte man nach einem Analogon dieses Kreislaufes in der übrigen Thierwelt suchen, so fände man, wenigstens was das Verhältniss der Gefässe zu einander in der Kieme betrifft, einige Aehnlichkeit in der Placenta der Säugethiere. Hier liegen sich, wie in der Kieme der Aplysien zwei vollkommen geschlossene Gefässbezirke gegenüber und hier wie dort geschieht der Austausch der Stoffe durch Gefässmembranen.

Fremdartig ist dagegen der Säftestrom aus den geschlossenen Arterien und ihren Capillaren in die Gewebslücken, und die Verwendung der Spannung der gesammten Körpermusculatur, um die Flüssigkeit nach und nach in das zuleitende Kiemenrohr hinein zu pressen. Freilich muss man zugestehen, dass es die einfachste und zweckmässigste Construction ist. Bei dem Fehlen irgend eines Skeletes befindet sich die Körperflüssigkeit beständig unter dem Druck der Muskeln; auch dann, wenn das Thier vollkommen ausgedehnt, ruhig liegt, übt ihre natürliche Spannung einen gewissen Druck auf den Inhalt der Leibeshöhle. Selbst am todten Thiere ist er noch wirksam, wie oben gezeigt wurde. Diese leichte Spannung genügt das zuführende Kiemengefäss beständig in vollkommener Füllung zu erhalten. Dass seine feinsten Aeste geschlossen sind, scheint mir eine Nothwendigkeit, bedingt durch den nicht selten weit über das normale Maass hinausgehen-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



den Druck. Denn bei starken Bewegungen des Thieres würde die Flüssigkeit durch eine in offener Communication stehende Kiemenvene das Herz überfluthen und Stauungen, Stillstand des Herzens, wenn nicht gar Zerreissungen bedingen.

Ich habe bisher den Ausdruck venöses Blut vermieden und nur von der Körperflüssigkeit und dem arteriellen Blut gesprochen, denn streng genommen existirt bei diesen Thieren kein rein venöses Blut. Aus dem vielverzweigten arteriellen Rohr, das die einzelnen Organe durchzieht, werden alle Gewebe fortwährend mit seröser Flüssigkeit durchtränkt, welche theils zur Ernährung, theils zur Bereitung der Secrete dient. Diese Gewebsflüssigkeit bedarf eines raschen Wechsels, gerade wie bei den höheren Thieren. Der neue Uebertritt von Flüssigkeit aus den arteriellen Gefässen bedingt eine beständige Abfuhr, und die Art und Weise, wie dies geschieht, hat nicht minder wie die ganze Art des Uebertrittes die grösste Aehnlichkeit mit dem Lymphstrom der höheren Thiere. Die Uebereinstimmung ist in der That eine vollkommene, wenn man bedenkt, dass die Gewebslücken ein Canalsystem repräsentiren, aus dem die Lymphe wieder in das Blut zurückgeführt wird. Die Art und Weise, wie dieser letzte Theil des Lymphstromes mit Kiemen in Verbindung gesetzt ist, erinnert freilich an den Lungenkreislauf höherer Thiere, bei denen die Lymphe und das venöse Blut gemischt, durch das Respirationsorgan zum Herzen gelangt, und dieser Umstand verdient die vollste Beachtung; aber der ausserarterielle Säftestrom ist einmal nicht vorzugsweise venös.

Es wäre entschieden vorzuziehen, das ganze System von Gewebslücken, grossen und kleinen buchtigen Räumen, welche bisweilen durchbrochene Röhren darstellen, unter dem Ausdruck Lacunae et sinus venoso-lymphatici [1]) zusammenzufassen; allein es ist nutzlos an der alten Gewohnheit zu rütteln; dagegen scheint es mir unerlässlich, das in die Kiemen eintretende und sich verzweigende Rohr nicht Arteria branchialis zu nennen, sondern vas branchiale afferens, und statt Vena branchialis die Bezeichnung vas branchiale efferens zu wählen. Nachdem der ganze Strom der zurückkehrenden Säfte doch einmal mit dem Rückfluss des venösen Blutes bei den höheren Thieren sich nicht vergleichen lässt, scheint es doch wünschenswerth auch auf die davon hergenommenen Namen zu verzichten.

Für die Schilderung des Kreislaufes bei diesem Opistobranchier mag diese Skizze um so eher genügen, als eine directe Aufnahme von

1) Bei anderen Mollusken könnte auch die Bezeichnung vasa venoso-lymphatica Anwendung finden, sobald wirkliche Gefässe vorliegen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Wasser in das Gefässsystem nicht existirt. Nirgends im ganzen Körper finden sich Oeffnungen, welche direct in das Gefässsystem führten, keine Complication jener Sorte, welche bei anderen Formen [1]) oder den Lamellibranchiern das Studium des Kreislaufes so sehr erschwert hat. Die Aplysien haben auch nicht die Fähigkeit sich durch Wasseraufnahme zu vergrössern; der Umfang ihres Körpers bleibt immer derselbe. Wenn sie gereizt werden, ballen sie sich zu einer Kugel zusammen, ihr Körper nimmt diejenige Gestalt an, welche die kleinste Fläche und den grössten Innenraum bietet, aber es findet dabei nur eine Aenderung der Form statt, keine Aenderung des Volumens.

## Lamellibranchier.

Ich wende mich zunächst zur Beschreibung des Kreislaufes bei den Anodonten. Sie sind leicht zu beschaffen und die Anatomie des Herzens und der grossen Gefässstämme ist allgemein bekannt, was alles von Pinna nobilis nicht in gleichem Maasse gilt.

Um an einige feststehende Thatsachen anzuknüpfen, so hebe ich zunächst hervor, dass von dem Herzen ein grosser Gefässstamm ausgeht, die sogenannte vordere Aorta, ein Verhalten, das mit dem bei den Aplysien übereinstimmt. Die hintere Aorta ist ein kleiner Stamm, der bei den Aplysien als ein Ast des arteriellen Hauptrohres sich abzweigt. Bezüglich der Verbreitung der grösseren Aeste darf ich an die mit trefflichen Abbildungen ausgestattete Monographie Langer's [2]) erinnern, oder an das Werk von v. Hessling [3]), worin die Verbreitung eingehend geschildert ist.

Ueber diesen Theil der Anatomie giebt es kaum erhebliche Zweifel. Die Frage ist, wie gestaltet sich das endliche Schicksal der feineren Aeste, wie sie Langer z. B. in dem Verlauf des Darmcanales, im Fuss, überhaupt in den Tentakeln und im Mantel abgebildet hat? Giebt es Capillaren, oder ergiesst sich das Blut in Schwellnetze, d. h. kreist es durch wandungslose Zwischenräume, welche einer enormen Ausdehnung fähig sind, in die Venen über? Meine Injectionen zeigen ein Capillarnetz als Fortsetzung der Arterien, das nach den verschiedenen Organen characteristische Verschiedenheiten aufweist und sich anders im Eierstock, anders im Darmcanal, anders in der Leber etc. darstellt. Die feinen Gefässe genügen allen Anforderungen, welche an wirkliche Capillaren gestellt werden, sie haben bestimmte Wandungen, ihre Continuität mit den Arterien und die gegenseitige Anastomose lässt sich

1) Paludina vivipara (Leydig), Pyrula (Agassiz).

2) Das Gefässsystem der Teichmuschel. Denkschr. d. k. Acad. Bd. XI u. XII.

3) Die Perlenmuscheln und ihre Perlen. Leipzig 1859. p. 212.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



an jedem Präparat, das mit den oben genannten Substanzen injicirt wurde, demonstriren, und eine Menge von untrüglichen Beweisen sind in Form mikroskopischer Präparate in meiner Hand.

Aus diesen Capillarnetzen, welche namentlich auf der Oberfläche des Fusses freilich nur unter besonderen Umständen von der Aorta aus sich füllen, tritt das Blut in Gewebslücken über, welche den Anfängen der Lymphbahnen bei den höheren Thieren gleichen. Sie lassen sich durch Einstich in der vollkommensten Weise füllen, und der Nachweis ihres Zusammenhanges mit den arteriellen Capillaren gelingt ausnahmslos, sobald man an irgend einer Stelle des Fusses die Nadel der Pravatzschen Spritze einstösst.

Im Inneren des Fusses entstehen aus diesen netzförmigen Lacunen allmälig Gefässe mit deutlich nachweisbaren Wandungen, welche sich von den verschiedensten Richtungen in ein grosses unpaares Rohr, den truncus venosus, ergiessen, der unter dem Mastdarm in den Herzbeutel einmündet, und sich durch die ganze Länge desselben hinzieht. Dieses Gefäss führt innerhalb des Herzbeutels den Namen Sinus Bojani. Sein Ursprung im Fuss und der Verlauf des Hauptstammes auf der linken Seite des Körpers ist in der Hauptsache von Langer richtig nachgewiesen worden. Die Anodonten und Unionen[1]) haben also Arterien und Capillaren, aber nur einzelne Sammelvenen, in welche die in die Gewebslücken ausgetretene Blutflüssigkeit fällt. Der venöse Theil des Gefässcirkels zwischen den Capillaren und dem Sinus Bojani ist also unvollkommen. Dieselbe Anordnung findet sich bei Pinna, Mytilus, Pecten und Spondylus, nur wechselt Grösse und Form der Venen.

Wie Langer gelingt es auch mir, mit den angewendeten Massen bei Anodonta vom Sinus Bojani aus in der Darmoberfläche Capillaren zu injiciren, aber es ist irrig, daraus den Schluss auf venöse Bahnen in allen Organen des Fusses zu ziehen.

Wenn also Langer l. c. 1856 p. 36 mittheilt, dass nach Art der Arterien dendritisch verzweigte Venenanfänge am Darmcanal von ihm beobachtet wurden, und dass überall die Anfänge der Venen ein Netz darstellen, das die ganze Dicke der Organe durchdringt, so kann ich nur, was die Sammelvene und deren Aeste betrifft, ihm beistimmen. In dem übrigen Theil des Fusses existiren nur Gewebslücken, welche den Liquor venosus zu dem nächst gelegenen truncus venosus zurückleiten. Diese dickeren Aeste, Langer's Venen, nehmen von allen Seiten den Abfluss des Gewebewassers aus den Organlücken auf. Ihre Wandungen gleichen einem Sieb mit grossen und kleinen Oeffnungen[2]).

1) Auch die Unionen habe ich genau untersucht.

2) Stomata.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Werden sie injicirt so lassen sich naturgemäss niemals die Stämme allein füllen, stets werden auch die Lücken der umliegenden Organe mitgefüllt, so dass sich der Verlauf des Hauptcanals nur schwer erkennen lässt. Doch kann man eine grosse Zahl der Aeste auch mit Scheere und Pincette verfolgen.

Bei Anodonta und Unio ist der Kreislauf im Vergleich zu Aplysia vollkommener organisirt; denn die arteriellen Gefässe stehen in continuirlichem Zusammenhang durch zweifellose Capillaren mit den Gewebslücken. Die Blutflüssigkeit kehrt, nachdem sie die Organe durchtränkt hat, nicht sofort zu den Kiemen, sondern durch einen truncus venosus zu dem Sinus Bojani, der im Grund des Herzbeutels liegt.

Ist einmal der Strom der zurückkehrenden Säfte dorthin gelangt, so geht er durch die Falten des Bojanus'schen Organes, welche die Wundernetze enthalten, nach den Kiemen, und kehrt von dort aus in den Vorhof zurück. In diesem Theil des Kreislaufes herrscht ein ununterbrochener Zusammenhang zwischen den zu- und abführenden Gefässen, und zwar in einer den höheren Thieren vollkommen analogen Weise. Die Füllung der Capillaren und der rückläufigen Gefässe macht mit den oben erwähnten Injectionsstoffen nicht die geringsten Schwierigkeiten. Sobald man in den Sinus Bojani einsetzt, füllen sich die grösseren Gefässe und die Kiemencapillaren schon bei dem leisesten Druck bis an die freien unteren Kiemenränder, dann dringt die Masse in die Queräste der Kiemen Vasa branch. eff., und kehrt aus diesen in die Sinus branch. eff.[1]) zurück zu den Vorhöfen und dem Herzen. Die Injection der Kiemen von dem Bojanus'schen Sinus, also die Füllung der dichten und zarten Netze auf der inneren Fläche der Kiemenblätter, dann derselben Netze auf ihrer äusseren Fläche gelingt so vollkommen, dass diese Thatsache ganz besonders zu Gunsten meiner Erfahrungen noch in die Wagschale fällt. Gäbe es im Fuss oder im Mantel an allen Stellen einen directen Zusammenhang zwischen den arteriellen Capillaren und dem Sinus Bojani durch Venen, so dürfte man doch erwarten, dass der Nachweis ebenso leicht wäre, als in den Kiemen. Nachdem dies aber weder mit denselben Massen noch bei ganz gleichen Umständen jemals möglich ist, sondern sich stets jene erwähnten Gewebslücken zunächst füllen, scheint mir jeder Zweifel unmöglich. Ich will jedoch nicht unterlassen, zum Beweis, wie leicht die zarten Gefässe der Kiemen sich füllen, folgendes Resultat meiner Versuche besonders zu betonen. Spritzt man in den truncus venosus, Langer's Centralvenenstamm und zwar centrifugal, so füllt sich auf Umwegen dennoch der Sinus

1) Kiemenvenen der Autoren.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Bojani; und obwohl der Hauptstrom der Flüssigkeit gegen den Fuss gerichtet ist, so dringt ein Theil derselben dennoch gleichzeitig auch durch die Falten des Bojanus'schen Organes in die sogenannten Kiemenarterien, Vasa branch. aff., dann in die Kiemencapillaren und erreicht selbst die zurückführenden Röhren, nachdem sie auch das zweite Netz der Kiemencapillaren passirt hat. Und dies geschieht an getödteten und völlig erschlafften Thieren mit einer solchen Raschheit, dass man zuerst an Extravasate denkt und nicht an eine regelmässige Ausbreitung. Bei ähnlichen Injectionen habe ich gesehen, dass der Farbstoff stets bis an die freien unteren Kiemenränder vordringt, dann erst die inneren Flächen der Kiemenblätter verlässt, um die Capillaren auf der äusseren Fläche zu erfüllen. Und dieser lange Weg wird von einer fremdartigen Flüssigkeit mit grösster Leichtigkeit zurückgelegt, es entstehen niemals Extravasate. Nachdem sich nun von den Aesten der Aorta aus, selbst unter den glücklichsten Umständen nur am Darm ein Uebergang in rückführende Gefässe constatiren lässt, sonst aller Orten im Fuss sich Gewebslücken strotzend füllen, geht meine Ueberzeugung dahin, dass die Arterien wohl in Capillaren auslaufen, dass aber dann das Blut sich in die Bindegewebslücken ergiesst und so die Organe umspült.

Unter den vielen Einwürfen, die sich mir stets wieder aufdrängten und mein mühsam errungenes Sicherheitsgefühl erschütterten, erschien die zeitweise Anschwellung des ganzen Thieres aber namentlich des Fusses der härteste von allen. Wie kommt diese enorme Ausdehnung zu Stande ohne ein Schwellnetz, wie ist sie möglich bei der Existenz so vollkommener Capillarnetze.

Thiere, welche, während der Fuss weit zwischen den Schalen hervorragte, verendet waren, lösten in befriedigender Weise die Zweifel. Bei den Injectionen zeigte sich, dass der Fuss enorm anschwoll und turgescirend die gerade Lage annahm sobald die arteriellen Gefässe gefüllt wurden. Die Füllung der arteriellen Gefässe und der Capillaren allein, deren Zahl freilich sehr bedeutend ist, genügt also um die enorme Anschwellung des Fusses herbeizuführen. Sind die Muskelzweige der Arterien mit einem Farbstoff injicirt, namentlich jene der freien Kante, so bemerkt man an den mikroskopischen Präparaten, abgesehen von der Weite, ihre Ränder wellig geknickt. Es rührt dies von Querfalten her, welche noch bei mässiger Füllung das Gefässrohr zeigt. Sie gleichen sich aus, sobald das Gefäss länger wird und die Vergrösserung des ganzen Fusses eintritt.

Ich werde gerade diesen Theil der Gefässverzweigung seiner Zeit detaillirt abbilden, weil die grosse Zahl der ausdehnbaren Arterien die Schwellung des Körpers für sich schon verständlich macht. Kommt dann

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



noch die Füllung der mit den Arterien zusammenhängenden Capillarnetze hinzu, dann ist jener Grad von Ausdehnung erreicht, der die Beobachter schon so oft in Erstaunen gesetzt hat.

Im Fuss kann also die Zunahme des Volumens durch eine stärkere Füllung der Arterien und arteriellen Capillaren schon vollkommen erreicht werden.

Besondere Schwellnetze existiren nicht.

Die arteriellen und die capillaren Bahnen besitzen allerdings einen bedeutenden Grad von Elasticität. Beim Aufhören des Injectionsdruckes wird ein grosser Theil der Flüssigkeit wieder ausgetrieben. Man kann unter günstigen Umständen das Experiment öfter wiederholen.

Füllt man die Gewebslücken im Fuss, so lässt sich auch dadurch eine Schwellung erzielen [1]), aber nicht in jenem enormen Grade, wie bei der Injection von den Arterien aus.

Anders verhält sich die Sache im Mantel der Anodonten.

Ich will jedoch auf dieses Verhalten hier nicht weiter eingehen, sondern in Kürze die Wasseraufnahme besprechen.

## Die Wasseraufnahme bei den Lamellibranchiern.

In der Hülle des Bojanus'schen Organes (untere Wand) findet sich bekanntlich dicht neben dem Eingang in die Geschlechtsdrüse die mit einem Kreismuskel versehene spaltförmige Oeffnung, das Athemloch. Die beiden Bojanus'schen Organe hängen mit dem Herzbeutel zusammen, in welchen sich ein kleiner Theil des rückkehrenden Blutes aus dem Mantel und aus dem rothbraunen Organ ergiesst. Die Communication zwischen Bojanus's Organ und dem Herzbeutel ist zweifellos, aber der Weg scheint vorzugsweise von dem Herzbeutel nach dem Bojanus'schen Organ frei zu sein. In umgekehrter Richtung stösst wenigstens die Masse auf Schwierigkeiten. Langer hat zwar gezeigt, dass ein Zusammenhang existirt zwischen dem Pericardium und dem parenchymatösen Netz des Mantels [2]) und des rothbraunen Körpers und ich kann dies vollkommen bestätigen. Ob aber durch diese Bahnen Wasser aufgenommen wird, ob ein von dem Bojanus'schen Sack in den Herzbeutel eingedrungenes Wasser schliesslich dadurch in den Vorhof gelangt, dass es in der Wand des Herzbeutels bis zu dem Sinus Bojani dringt, der mit den Vorhöfen zusammenhängen soll, ist mir nach meinen Resultaten über

1) Ich setze voraus, dass die Musculatur des Fusses in beiden Fällen völlig erschlafft sei. Am besten ist dies zu erreichen, wenn man die Thiere in einer Mischung von Wasser, Alkohol und Salzsäure langsam absterben oder nach Wegnahme der einen Schalenhälfte langsam verbluten lässt.

2) Nur einem kleinen Theile des Mantels.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



den Kiemenkreislauf sehr unwahrscheinlich. Langer beruft sich zwar nicht nur auf seine vortrefflichen Untersuchungen mittels der Injectionen sondern auch auf die Beobachtungen von Leuckart und Gegenbaur, wonach bei den Pteropoden und Heteropoden das Wasser aus der Mantelhöhle direct ins Blut gelangt und zwar durch den, dem Pericardium der Muscheln entsprechenden Pericardialsinus, der gegen die Kammern hin offen ist, aber bei den Anodonten und Unionen ist der Vorhof nicht offen, und die oben beschriebenen Gefässe im Herzbeutel hängen nicht mit den Vorhöfen zusammen. Das durch das Athemloch aufgenommene Wasser kann sich also weder in den arteriellen Schenkel des Gefässsystems ergiessen noch in die venös-lymphatischen Gebiete, deren Sammelrohr die Vena Bojani (Sinus Bojani) darstellt. Auch existirt kein Zusammenhang zwischen den zu- oder abführenden Kiemengefässen (Kiemenarterien, Kiemenvenen).

Ich glaube also nicht, dass Wasser von dem Bojanus'schen Organ aus in das Blutgefässsystem übergeht, die Wasseraufnahme geschieht vielmehr bei Anodonta ebenso wie bei Unio und der von Agassiz [1]) an der amerikanischen Küste untersuchten Mactra solidissima, ferner bei Pecten, Mytilus, Spondylus gaedr. und Pinna durch Oeffnungen an der Kante des Fusses. Solche Oeffnungen existiren, freilich sehr schwer erkennbar, mehrere bei Anodonta. Alle entgegenstehenden Behauptungen müssen sich beugen vor der Thatsache, dass man an dem vorgestreckten Fuss, ohne ihn einzuklemmen zwischen den Schalen [2]), auf der Kante solche spaltförmige Oeffnungen bemerken kann. Eine Injection derselben ist jedoch bei ihrer Kleinheit schwer auszuführen. Hierfür eignet sich von unsern heimischen Formen nur Unio margaritifer. Injectionen dieser Thiere durch den Spalt am Fuss zeigen die directe Communication des venös-lymphatischen Stromgebietes mit dem umgebenden Wasser, sobald das Thier dieselbe herstellen will. Denn die Spalte liegt im muskelreichsten Gebiet des Fusses, und jedes Zurückziehen desselben muss naturgemäss die Oeffnung verschliessen. Nur dann, wenn die Muskelbündel der Kante erschlafft sind, öffnen sich die Ränder. Nun erinnert sich wohl jeder, der Unio oder Anodonta längere Zeit be-

1) Agassiz, L., Ueber das Wassergefässsystem der Mollusken. Diese Zeitschr. Bd. VII, p. 176.

2) Im Anfang war ich ebenfalls der Ueberzeugung, dass keine solchen Oeffnungen existiren und dass die Wasserstrahlen, welche man an dem weit hervorgestreckten Fusse während des Zurückziehens sieht, auf Zerreissungen beruhen, aber nach langer Beobachtung der Thiere sah ich endlich 6—8 feine kaum 1 Mm. lange Spalten in der Mitte der Fusskante. Auf die Ursache, warum diese Spalten so schwer sichtbar sind, komme ich sogleich zu sprechen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



obachtete, dass die Kante des Fusses sich immer zuerst einzieht, sie wird geradezu warzig, wegen der vielen an den verschiedensten Stellen gleichzeitig auftretenden Contractionen. Die Oeffnungen bei Anodonta und Unio werden zugeklemmt, und ihr Auffinden an der lebenden Teichmuschel sehr erschwert. Bei Unio ist es schon um vieles leichter, weil die Oeffnung viel grösser ist und diese Thiere häufiger mit erschlafftem Fuss absterben, als die Anodonten. Dass die Aufnahme von Wasser in das Blut ganz von der Willkür des Thieres abhängt, zeigt überdies folgender Umstand. An Unionen, welche lange im warmen Wasser gelegen hatten und völlig todt schienen, erregte die Injection in die Oeffnung am Fuss oft noch eine Contraction, namentlich wenn die Injectionsmasse sich zwischen den Eingeweiden vertheilte. In demselben Augenblick schloss sich der Spalt, und es war unmöglich, selbst bei Fortsetzung des Druckes noch weitere Mengen der gefärbten Massen nachzusenden. Die Mechanik ist der Art, dass zuerst die innere Oeffnung jenes Schlauches [1]) sich verschliesst, der das Wasser in das venös-lymphatische Gebiet überführt, und dann die äussere.

Ich habe schon wiederholt erwähnt, dass die Injection also auch das aufgenommene Wasser bei Anodonta und Unio in die den Lymphcapillaren ähnlichen Bahnen des Fusses übertritt, welche sich in den Sinus Bojani ergiessen. Ich betone diese Thatsache, weil die Angaben von v. Hessling und Agassiz, welche unabhängig von einander zu demselben Resultat kamen, bezüglich eines wichtigen Punctes von meinen Erfahrungen verschieden sind. Beide Beobachter fanden, dass sich das ganze Thier injiciren lasse, namentlich auch das arterielle System, dass also das aufgenommene Wasser in alle Gefässbezirke gelange. Ich muss dagegen hervorheben, dass die Injectionsmasse zunächst stets nur in die Lücken zwischen das interstitielle Bindegewebe eindringt und mit dem aus den Arterien herbeigeführten Blut sich mischt und endlich in den Sinus Bojani gelangt. Bei meinen Injectionen füllt sich nur die rückführende Bahn der Säfte. Und die Masse gleitet so leicht, dass bei Unio sowohl durch Einstich als durch die Spalte am Fussrand sich der Sinus Bojani, und von ihm aus auch die Kiemen sich füllen, niemals dagegen die Arterien, niemals das Herz.

Das aufgenommene Wasser muss also mit dem Blut zunächst den Kiemenkreislauf durchwandern, und gelangt erst dann in die Vorhöfe und das Herz.

Wollte man annehmen, das Wasser gelange auch direct in das ar-

1) Siehe über den Verlauf dieses Schlauches, der mit der einen Oeffnung an der Fusskante beginnt, mit der andern in das Gefässsystem einmündet: v. Hessling a. a. O. p. 238.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



terielle Stromgebiet (Agassiz, v. Hessling) so musste man ferner annehmen, das Blut ströme auch in umgekehrter Richtung, und dagegen spricht die Mechanik der Herzklappen und die directe Beobachtung des Kreislaufes.

So überraschend die Erscheinung der directen Aufnahme von Wasser in das Blut auch sein mag, wir dürfen doch nicht vergessen, dass von dieser Fähigkeit doch wahrscheinlich ein mässiger Gebrauch gemacht wird.

Befinden sich unsere Süsswassermuscheln ruhig in ihren Wohnplätzen, so verharren sie wochenlang mit leicht geöffneter Schale ohne dass der Fuss jemals anschwillt. Nur dann, wenn es sich um Ortsveränderungen handelt, oder wenn sich die Thiere unter fremden Bedingungen befinden, tritt die Anschwellung ein und findet die Wasseraufnahme in grösserem Maasse statt. Wenn ferner der Fuss verhältnissmässig schnell zwischen dem Mantel hervorquillt, so darf man darum noch nicht schliessen, dass ebenso schnell auch die Wasseraufnahme stattgefunden habe. Sie kann lange vorher zwischen den Schalen geschehen, denn sie enthalten Raum genug zu einer sehr ansehnlichen Ausdehnung des Körpers. Man kann die Grösse des Binnenraumes, der vom Leib der Anodonta nicht ausgefüllt wird, leicht dadurch bestimmen, dass man ein Thier aus dem Wasser nimmt und die zwischen den Schalen hervorquellende Flüssigkeit in einem graduirten Glase misst und wird auf diese Weise 25—30 CC. erhalten. Ein anderer Beweis, dass der angeschwollene Fuss zwischen den Schalen Platz findet, liegt darin, dass die Thiere denselben zurückziehen, ohne dass mehr als 5 CC. Wasser abfliessen, sofern es geschieht, ohne gewaltthätige Reizung. Ein solches Thier kann allerdings ziemlich rasch den Fuss wieder hervorgleiten lassen, aber in diesem Falle geht nur eine Veränderung der Form vor sich, keine des Volumens.

Wie vortrefflich für die Regulirung der Wasseraufnahme bei den Lamellibranchiern gesorgt ist, zeigen namentlich marine Formen. Was bei Pecten, Spondylus und Mytilus bisher als Fuss, auch als »rudimentärer Fuss« bezeichnet wurde, ist nichts anderes als eine mit Streck- und Schliessmuskeln vortrefflich eingerichtete Röhre, welche die Zufuhr des Wassers vermittelt. Man wird also in Zukunft diese walzenförmigen (Mytilus) und schirmartigen Anhänge (Spondylus) und die trichterförmigen (Pecten), welche dem Körper aufsitzen, besser als Wasserröhren bezeichnen.

Die hier mitgetheilten Beobachtungen dürften zur Entscheidung einiger streitiger Puncte beitragen, welche den Kreislauf bei den Acephalen betreffen. Denn es geht daraus namentlich hervor, dass die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



gesammte Blutmenge, welche in den Sinus Bojani fällt, durch das Bojanus'sche Organ nach den Kiemen getrieben wird und von dort aus erst nach dem Vorhof zurückkehrt. Weder innerhalb der Kiemenscheidewand, noch in dem Dach des äusseren Kiemenganges, das ich seiner Farbe bei Anodonta wegen Membrana flava nenne, geschieht irgend welche Vermischung des nach den Athmungsorganen und aus denselben strömenden Blutes, wie bisher angenommen wurde. Ferner hat sich gezeigt, dass die Anodonten in der That dieselbe Art der Wasseraufnahme besitzen, welche man von Unio und Mactra schon lange kennt. Es hat sich überdies die Existenz von unzweifelhaften Capillaren, als Fortsetzung der Arterien, aufs Neue herausgestellt und die Aufnahme des Wassers in das lacunäre Gebiet des Kreislaufes, in die interstitiellen Lücken nachweisen lassen.

Bei den Acephalen und Gasteropoden ist der Kreislauf durch Lacunen unterbrochen. Ein ähnlich unterbrochener Kreislauf soll sich aber auch nach der geläufigen Annahme bei den am meisten entwickelten Mollusken, bei den

Cephalopoden

finden. Meine Beobachtungen stehen mit dieser Lehre im Widerspruch. Schon wiederholt ist gezeigt worden, dass bei den Cephalopoden vollkommen geschlossene capillare Bahnen das Blut aus den Arterien nach den Venen hinüberführen. Ich werde nun ferner zeigen können, dass die von Milne Edwards beschriebenen Bluträume erstlich eine viel geringere Ausdehnung haben, als er ihnen zugewiesen, und zweitens, dass sie anatomisch und physiologisch nur Erweiterungen des Venenrohres entsprechen, wie sie bei den Cephalopoden in allen Theilen des venösen Cirkels und in allen Grössen vorkommen. Diese Erweiterungen sind in die Reihe der Sinus zu verweisen. Wenn Milne Edwards meinte, dass die Eingeweide der Cephalopoden ebenso wie jene der Gastropoden im Blute schwämmen, so stellt sich jetzt bei genauerem Zusehen heraus, dass dieses weder bei den Octopoden (Octop. und Eledone) noch bei Sepia offic., noch bei den Loligineen der Fall ist.

Meine Erfahrungen über den Kreislauf bei Mollusken lassen sich, wie folgt zusammenfassen:

Aplysia besitzt nur ein arterielles Körperherz, bestehend aus Vorhof und Kammer.

Die aus dem Herzen entspringenden Gefässe verbreiten sich durch Theilung zu einem allseitig geschlossenen System feiner Röhren.

Das Blut diffundirt in die Gewebslücken und von ihnen aus in die Leibeshöhle.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Durch die natürliche Spannung der Körpermusculatur wird das Blut nach einer Oeffnung hingedrängt, welche in der oberen hinteren Körperwand sich befindet.

Diese führt in ein Kiemengefäss, Vas branch. aff., das sich in der Kieme verbreitet; seine Zweige sind jedoch ebenfalls geschlossen.

Durch Filtration dringt das Blut in das Vas branch. eff., das mit dem Vorhof zusammenhängt. Verbindungen irgend welcher Art zwischen Vorhof und den Lacunen existiren nicht; nirgends findet ein directer Uebergang von einer Abtheilung des Gefässsystemes in die andere statt. Die Lamellibranchier haben wie Aplysia nur ein arterielles Herz bestehend aus zwei Vorhöfen und einer Kammer. Die aus dem Herzen hervorgehenden Aeste verbreiten sich durch Theilung im sogenannten Fuss, gehen in Capillaren über, und diese öffnen sich in die Gewebslücken zwischen die Schläuche der Leber, der Geschlechtsdrüsen, zwischen die Muskelbündel etc. Die Blutflüssigkeit fällt gegen den oberen Rand des Fusses hin in deutlichere Gefässe grösseren Kalibers, welche sich endlich zu einem unpaaren Stamm vereinigen, dem truncus venosus, dessen Fortsetzung der Sinus Bojani ist.

Wie bei den Aplysien treibt die elastische Spannung der Musculatur jenseits der Capillaren das Blut ohne Betheiligung des Herzens nach dem Sinus Bojani, und aus diesem durch die Gefässfalten und die Wandungen des Bojanus'schen Organes nach den Kiemen. Der Kiemenkreislauf ist vollständig und ununterbrochen. Die zuführenden Kiemengefässe Vasa branchialia afferentia [1]) gehen durch ein den höheren Thieren analoges Capillarnetz in die Vasa branch. eff.[2]) über, welche sich in die Vorhöfe ergiessen. Die letzteren nehmen einen Theil des aus dem Mantel zurückkehrenden Blutes auf (und zwar aus jenem Abschnitt, der nicht mit den Kiemen und dem Körper verwachsen ist).

Unio und Anodanta haben die Fähigkeit, den Hohlraum des Bojanus'schen Organs, in welchem die gefässtragenden Falten flottiren, willkürlich mit Wasser, durch das Athemloch zu füllen.

Die in dem Herzbeutel befindliche Flüssigkeit, welche aus dem rothbraunen Körper und dem mit den Kiemen und dem Fuss verwachsenen Theil des Mantels stammt, kann nach der Bojanus'schen Vorhöhle abfliessen.

Es mischt sich also innerhalb des Bojanus'schen Organes Wasser und venös-lymphatische Flüssigkeit; diese kann sammt den Ausscheidungen im Bojanus'schen Körper ausgestossen werden.

1) Arteriae branchiales aut.
2) Venae branchiales aut.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Aus der Vergleichung ergiebt sich, dass der Kreislauf der Säfte bei den von mir untersuchten Acephalen complicirter ist, als bei Aplysia. Bei den Blattkiemern ist ein bedeutender Schritt in der Vervollkommnung dadurch geschehen, dass der Säftestrom nach den Kiemen durch Gefässe geleitet wird, welche mit einzelnen Zweigen schon an der Oberfläche des Darms beginnen, in dem übrigen Theil des Fusses (i. e. des Körpers) aber erst in den oberflächlichen Lagen deutlich nachweisbare Wandungen besitzen. Der Kreislauf ist zwar unterbrochen, wie bei den Aplysien, aber zwischen dem Arterienschenkel und den Kiemen ist ein wenn auch unvollkommener Venenschenkel eingeschaltet.

Bei den von mir untersuchten Acephalen kann willkürlich Wasser direct in das Blut durch eine Oeffnung im Fuss aufgenommen werden, ebenso bei Mactra (Agassiz).

Bei den Cephalopoden ist nach meinen zahlreichen Injectionen der Kreislauf des Blutes nicht unterbrochen, wie man bisher geglaubt hat. Das Blut tritt an bestimmten Stellen in sinöse Erweiterungen, nicht in Lacunen. Sinus ist anatomisch eine Erweiterung des Gefässes, Lacune aber ein Raum, der durch keine Gefässmembran begrenzt ist. Ich hoffe zeigen zu können, dass die Erweiterungen der Blutbahn bei den Cephalopoden sinöser Natur sind. Bei den Sepien und Kalmaren existirt nur ein grosser Sinus buccalis, bei den Octopoden ein Sinus buccalis und dorsalis, welche offenbar nicht einer Umspülung der Eingeweide wegen da sind, sondern wegen mechanischer Schwierigkeiten im venösen Rohr.

Die Octopoden besitzen zwei den Bojanus'schen Organen der Lamellibranchier verwandte Säcke (Harnblasen), in welchen die Venenanhänge im Wasser flottiren, das zu- und abgeführt werden kann. Diese beiden Säcke stehen bekanntlich in keinem Zusammenhang mit dem Sinus des Eingeweidesackes. Eine Aufnahme von Wasser direct in das Blut ist sehr unwahrscheinlich.

München, Ende Februar 1875.

---

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1875

Band/Volume: 26

Autor(en)/Author(s): Kollmann Julius

Artikel/Article: Der Kreislauf des Blutes bei den Lamellibranchiern, den Aplysien und den Gephalopoden. 87-102