

# Der Bau und die Circulationsverhältnisse der Acephalenkieme.

Von

**Robert Bonnet,**

ausübendem Arzt in Augsburg.

---

Mit Tafel XIV — XVI.

Ich betrete mit der Beschreibung des Baues und der Kreislaufverhältnisse der Kiemen verschiedener Acephalen ein Gebiet, über welches die vorliegende Literatur, wenigstens soweit sie die marinen Formen betrifft, trotz ihrer Spärlichkeit doch zahlreiche Widersprüche aufweist. Die über unsere Teich- und Perlmuschel vorliegenden Arbeiten sind zwar ebenso zahlreich als gründlich, ergeben aber eine noch reichlichere Auslese von Meinungsdivergenzen über den Character der Blutbahnen in den Kiemen dieser Bewohnerinnen unserer Teiche und Bäche. Die Ursache hiervon liegt wohl ebenso in der Schwierigkeit der Anfertigung von wirklich brauchbaren Injectionen, als auch selbst bei dem Gelingen derselben in der nicht geringeren Schwierigkeit die allerdings eminent complicirten Bahnen richtig zu deuten. Man gewöhnte sich in Folge der zahlreichen Untersuchungen dieser beiden Najaden daran, sie als »Prototyp« des Kiemenbaues und seiner Circulationsbahnen zu betrachten und von diesem Gesichtspuncte geleitet an die Bearbeitung mariner Formen zu gehen, denen dann meist ohne Injection und überhaupt ohne eingehende Untersuchung ähnlicher Bau und ähnliche Blutbahnen vindicirt wurden. — Wie ich beim Beginn meiner Arbeit von Literatur nur POSNERS Inauguraldissertation »Ueber den Bau der Najadenkieme«<sup>1)</sup> kannte, gebe ich auch jetzt nicht mehr von Literatur.

---

<sup>1)</sup> Die Najadenkieme. (Separatabdruck.) Arch. f. mikroskop. Anat. 1875.  
Morpholog. Jahrbuch. 3.

Ich begnügte mich absichtlich mit der Kenntnissnahme ersterer, um möglichst vorurtheilsfrei an meine Aufgabe zu gehen und erst schliesslich meine Resultate mit denen Anderer vergleichend zusammenzuhalten. Es war mir aus dieser Abhandlung vollkommen klar geworden, dass die alte Streitfrage, ob das Blut in den Kiemen der Lamellibranchier in einem geschlossenen System von Gefässen kreise oder seinen Weg durch regellos ins Gewebe eingestreute Lücken nähme, noch keineswegs endgültig entschieden sei, sondern beide Ansichten noch in lebhaftem Kampfe um die Berechtigung ihrer Existenz begriffen seien.

POSNER, der sich hauptsächlich mit der Untersuchung der Teich- und Perlmuschel beschäftigte, während er die marinen Formen seiner eignen Aussage nach <sup>1)</sup> nur ungenügend zu untersuchen Gelegenheit hatte, stellt ihre Kiemen als Prototyp des Kiemenbaues und seiner Blutbahnen hin. Er definirt in Folge dessen die Kiemen der lamellibranchiaten Mollusken überhaupt als »bindegewebige, in lacunären Räumen blutführende Platten, mit innerem, aus parallelen, geraden soliden Stäbchen bestehendem Chitin (?) skelet und durchzogen von zahlreichen, der Aufnahme respiratorischen Wassers dienenden Canälen«<sup>2)</sup>. Mit dieser Definition tritt er LANGER entgegen, der in seiner Arbeit »über das Gefässsystem der Teichmuschel« gerade den Kiemen auf Grund seiner Injectionspräparate die schönsten Capillaren zuerkennt, und schliesst sich den Vertretern der lacunären Theorie an, die in MILNE-EDWARDS Fussstapfen tretend ihre Ansicht zur jetzt so ziemlich dominirenden erhoben.

Ich begann vor der Hand der Ansicht über den »prototypen« Character von Anodonta folgend, in jeder anderen Hinsicht mich aber noch vollständig neutral verhaltend, meine Untersuchungen mit ihr. Ich liess mich dabei von der Absicht leiten zunächst die Blutbahn in der Kieme festzustellen und dann der histiologischen Beschaffenheit des sie begrenzenden Gefässsystems und dem eigentlichen Kiemengewebe meine Aufmerksamkeit zu widmen. An die Feststellung dieser Verhältnisse schloss sich dann eine vergleichende Reflexion über die untersuchten Formen überhaupt.

Ich gelangte auf diesem Wege bald zu der Ansicht, dass ein so complicirtes Respirationsgefässsystem, wie es Anodonta aufweist unmöglich das einfachste Schema für den Kiemenkreislauf repräsen-

---

<sup>1)</sup> a. a. O. pag. 33.

<sup>2)</sup> a. a. O. pag. 42.

tiren könne, eine Ansicht, die sich im Laufe meiner Arbeit mit der wachsenden Anzahl der untersuchten Formen mehr und mehr bestätigte. Ein weiterer Beweis hierfür ist auch, dass wir es bei unseren Süßwassermuscheln wohl zweifellos mit Relikten mariner Formen zu thun haben, die beim allmäligen Zurückweichen des Meeres sich an ganz neue Existenzverhältnisse accommodiren und dem entsprechend metamorphosiren mussten.

Ich werde versuchen in diesen Zeilen meine Resultate so vorzulegen, dass sie mit der einfachsten Art des Kreislaufs beginnend und zur complicirteren fortschreitend, wenn ich so sagen darf, eine Art Entwicklungsreihe vom Niederen zum Höheren, soweit sie sich auf die Kiemen und ihren Bau beziehen, darstellen. Dieser Versuch wird jedoch bei der beschränkten Anzahl der bearbeiteten Formen nur Bruchstücke zu liefern im Stande sein. Es lassen sich bei einer ausgedehnteren Untersuchung gewiss noch einfachere Typen finden und ebenso passendere weniger erasse Uebergangsformen, welche die ganze Reihe zu einer aus zahlreicheren aber harmonischer in einandergreifenden Gliedern zusammensetzen.

Die

### Methode der Untersuchung

war in Kurzem skizzirt folgende. Nicht nur für Anodonta und Unio sondern auch für die marinen Formen standen mir fast ausnahmslos frische von der zoologischen Station in Triest bezogene Exemplare zur Verfügung. Nach Entfernung der Kieme aus der Muschel wurde zunächst ihr makroskopischer Bau untersucht und auf die Anordnung der schon mit bloßem Auge sichtbaren größeren zu- und abführenden Gefäße geachtet. Zur Klarlegung der feineren Circulationsbahnen dienten frische mit kaltflüssigem Berlinerblau oder Carmin von Herrn Professor Dr. KOLLMANN mit vollendetster Technik injicirte Exemplare, die bis zum Gebrauche in Alkohol conservirt wurden. Zum Nachweise der die innere Gefäßwand bedeckenden Endothelien wurden ebenfalls Injectionen mit 1 % Höllensteinlösung angewandt. Bei einigen Formen jedoch, wie z. B. *Mytilus* ersetzte schon das Uebergießen mit Lapislösung die misslungene Injection, indem schon durch sie allein die Endothelien in schärfster Weise sichtbar wurden, wenn man die circa 10 Minuten der Lösung ausgesetzte Kieme mit destillirtem Wasser gut abspülte und



einige Zeit der Wirkung des Lichtes aussetzte. Zu bemerken ist hierbei, dass die Kiemen schon vor der Uebergiessung mit süßem Wasser abgewaschen werden müssen, um nicht durch den bei Anwesenheit von Seewasser rasch entstehenden Niederschlag von Chlorsilber den Erfolg illusorisch zu machen. Pinselt man zugleich vorher die Epithelien vorsichtig ab, so wird die Silbereinwirkung überaus scharf. Nur *Ostrea* und *Venus* untersuchte ich an Exemplaren, die frisch in Chromsäure 'gehärtet' und dann in Alkohol aufbewahrt waren. Sie waren jedoch so gut erhalten, dass sogar die Cilien ihrer Flimmerzellen meist noch intact waren. Imbibitionen mit Carmin, Hämatoxylin und Osmiumsäure erleichterten in dubiösen Fällen wesentlich die Orientirung. Namentlich die Osmiumsäure empfiehlt sich zum Studium histologischer Details aufs Beste. Man muss sich nur hüten, sie zu lange einwirken zu lassen, da dann das betreffende Object zu dunkel und sehr brüchig wird, wodurch es die Anfertigung von Querschnitten ausserordentlich erschwert. Nicht minder empfiehlt sich die Hämatoxylinbehandlung, die ebenfalls Bilder von grösster Schärfe und Zierlichkeit liefert. Nebenbei hat sie die angenehme Eigenschaft das »Stützgerüst« nur sehr wenig oder gar nicht zu färben, so dass sie fast als eine Art Reagens auf diese Gebilde verwendet werden kann. Leider dunkeln aber die so gefertigten Präparate in verhältnissmässig kurzer Zeit so stark nach, dass die erst so erfreuliche Deutlichkeit in der unangenehmsten Weise getrübt wird. Von den in der angegebenen Weise behandelten Kiemen wurden dann Quer- und Längsschnitte gemacht; meist mussten sie zu diesem Zwecke in Paraffin eingebettet werden. Bei Kiemen jedoch von ganz besonders zartem Bau wie z. B. *Arca*, *Mytilus* und namentlich *Pecten*, deren Querschnitt eigentlich bloss eine Summe von einzelnen durch sehr spärliches und zartes Gewebe verbundenen Gefässquerschnitten ist, empfiehlt sich die Einbettung in Glycerin-gelatine, ohne welche es nahezu unmöglich sein dürfte einen nur einigermaßen befriedigenden Querschnitt herzustellen. Diese Masse dient aber abgesehen davon, dass sie sich äusserst weich und angenehm schneidet noch nachgeführtem Schnitt als Bindemittel für die in ihr eingeschlossenen zarten Gebilde, die sie zugleich in ihrer natürlichen gegenseitigen Lage erhält ohne eine Verschiebung zu gestatten. Allerdings muss vorher eine genügende Härtung in absolutem Alkohol erfolgt sein, damit die ganze Masse durch und durch gleiche Consistenz erlangt habe. — Zerzupfungspräparate leisteten

sowohl zur Sicherstellung des Festigkeitsgrades des Stützgerüsts und der Gefässwandungen, sowie zur Klarlegung der in letzteren eingeschlossenen Endothelien die besten Dienste. Um die chemische Zusammensetzung d. h. den eventuellen Kalkgehalt der sogenannten Stäbchencanäle zu prüfen, wurde Essigsäure als Reagens verwendet, die den Zupfpräparaten tropfenweis zugesetzt wurde. — Bei der grossen Complicirtheit der untersuchten Gebilde musste ich darauf bedacht sein durch Abbildungen die beschreibende Feder zu unterstützen. Es ist bei früheren dieses Thema behandelnden Abbildungen vielfach darin gefehlt worden, dass man durch zu grosses Schematisiren manches Characteristische verwischte oder nur Abbildungen von einzelnen Präparaten gab, die Details darstellten, ohne dass der Bau im Allgemeinen vorher entsprechend klar gelegt oder verstanden war. Ein Beweis hierfür sind die vielfach verkehrt nachgedruckten Abbildungen einzelner Autoren, auf welche ich schliesslich noch eingehen werde. Die beiliegenden Bilder habe ich selbst nach Präparaten gefertigt und war dabei mein Hauptbestreben bei einer naturgetreuen möglichst wenig schematischen Darstellung der Circulationsbahnen auch das für den Bau jeder Kieme Characteristische so scharf als möglich auszudrücken. Um manche wichtige Details zugleich mit gröberen Verhältnissen klar zur Anschauung zu bringen entwarf ich die Bilder auf Taf. XIV erst in Metergrösse und liess sie dann auf das beiliegende Format photographisch reduciren. Ich hielt es zugleich von Belang die zu- und abführende Blutbahn auf den ersten Blick kenntlich zu machen und stellte deshalb die zuführenden Gefässe blau, die abführenden roth dar. Ich will damit einigermassen die Beschaffenheit des in ihnen circulirenden Blutes characterisirt haben, dessen Gasaustausch sich jedoch nicht so striete auf die erwähnten gesonderten Bahnen localisiren lässt, sondern wohl an allen Puncten der feineren Gefässe vor sich geht. Die histologischen Details Taf. XV und XVI wurden ebenfalls nach Präparaten von mir abzubilden versucht. Sie bedürfen bei der Ungeübtheit des Zeichners wie die Bilder auf Taf. XIV gütiger Nachsicht.

Leider herrscht in Beziehung auf die zur gegenseitigen Verständigung gewählten Definitionen noch eine solche Willkür, dass man die über den ganzen Stoff bestehenden Missverständnisse leicht begreiflich findet. Es muss eine möglichst einheitliche und einfache Art der Bezeichnung angebahnt werden, ohne deren scharfes Aus-



einanderhalten ein gegenseitiges Verstehen noch lange nur ein schönes Ideal bleiben dürfte.

Ich bezeichne das ganze Respirationsorgan als »Kiemenapparat«. Dieser Kiemenapparat besteht meist aus je zwei auf jeder Seite zwischen Fuss und Mantel übereinanderliegenden blattartigen Ausbreitungen, den »Kiemen«. Jede dieser Kiemen hat eine obere und untere Fläche und einen mehr oder weniger convexen gegen den Schalenrand zu gelegenen »freien Rand« der in dem in der Schale stehenden Wasser flottirt, während der medianwärts gelegene Rand, an welchem sämmtliche Kiemen entweder durch Gewebszüge oder starke kurze Gefässäste mit einander verbunden sind »Insertionsrand« heisst. Die zwei Kiemen jeder Seite werden je nach ihrer Lage zum Fuss oder Mantel im ersteren Falle als »innere« im letzteren als »äussere« bezeichnet.

Die vier Kiemen unterliegen an Grösse, Gestalt und Dicke sowohl bei Individuen einer Art als auch bei verschiedenen Arten untereinander mannigfachen Schwankungen. Die Form der Kiemen richtet sich im Grossen und Ganzen so ziemlich nach der Form der Schale, die sie ungefähr um ein Dritttheil verkleinert darstellen. Der Einfachheit halber wird in Folgendem stets die innere Kieme abgehandelt werden.

Jede Kieme besteht wieder aus zwei am freien Rande in einander umbiegende, am Insertionsrand aber etwas auseinanderweichenden »Kiemenlamellen« oder »Kiemenblättern«<sup>1)</sup>. Je nach ihrer Lage gegen Fuss oder Mantel bezeichne ich sie in ersterem Falle als »mediale« im anderen als »laterale« Lamelle. Die mediale Lamelle wird also jedesmal die untere Fläche die laterale die obere einer Kieme darstellen. Zwischen diesen beiden eine Kieme bildenden Lamellen kann man vom Insertionsrand zum freien Rand hin eindringen und dieser Raum heisst »Interlamellarraum«. Ist er, wie es häufig der Fall ist, durch parallele Scheidewände in einzelne Fächer getheilt, die am freien Rande blind endigen, so heissen diese »Kiemenfächer«. Am Insertionsrand verlaufen die grossen »zu- und abführenden Gefässe, Sinns

<sup>1)</sup> Meine Bezeichnung »Kieme« deckt sich mit POSNER's »Kiemenblatt,« das er dann wieder aus zwei Lamellen bestehen lässt. Da aber eine Lamelle eben ein Blatt ist, und bei dieser von ihm gewählten Bezeichnung ein Verständniss sehr schwer, ein Missverständniss sehr leicht ist, zog ich es vor die obige Definition zu geben.

branchialis afferens und efferens«. Ist derselbe im Verhältniss zu den an ihm sitzenden Kiemen sehr massig entwickelt, wie z. B. in Fig. 4, so bezeichne ich ihn als »Kiementräger«. Die zuführenden, venöses Blut aus dem Körper in die Kiemen leitenden Gefässe sind früher als »Kiemenarterien« die abführenden als »Kiemenvenen« bezeichnet worden. Letztere leiten das mit Sauerstoff gesättigte Blut zum Herzen zurück. Zwischen beide hatte man entweder ein System von echten Capillaren, oder von blutführenden Gewebslücken eingeschoben und dadurch an den respiratorischen Apparat der höheren Wirbelthiere erinnert. Nachdem nun aber die Acephalen kein Lungenherz, sondern nur ein Aortenherz haben und überdies der Character der zuführenden Gefässe durchaus nicht eruthigt, sie »Arterien« zu nennen, so haben schon MILNE-EDWARDS u. A. vorgeschlagen einfach von zu- und abführenden Gefässen zu sprechen, welchem Vorschlage ich mich in den folgenden Zeilen anschliessen werde.

Die einfachste Anordnung der Circulationsbahnen bieten nach meiner Beobachtung die Kiemen von

### Arca Noë.

Schon bei makroskopischer Betrachtung stellt sich heraus, dass die einzelnen Lamellen nur durch eine grosse Anzahl zahlreicher fadenartiger in einer Ebene neben einanderliegender Gebilde entstehen, die sich bei genauerer Untersuchung als feine am freien Rande umgebogene blutführende Röhrechen manifestiren. Fig. 7 gibt schematisch einen vom Insertionsrand *IR* gegen den freien Rand *FR* senkrecht auf die Fläche der Kiemen gelegten Schnitt. Sie zeigt also den Querschnitt der zwei Kiemen einer Seite in der Weise, dass 1 den Querschnitt der medialen Lamelle, 2 denselben der lateralen Lamelle, beide zusammen den Querschnitt der inneren Kieme 1 + 2 darstellen, während 3 die mediale, 4 die laterale Lamelle der äusseren Kieme 3 + 4 geben. *IL* bezeichnet den zwischen 1 und 2 und 3 u. 4 befindlichen Interlamellarraum, der bei *FR* durch die Umbiegungsstellen *U* und *U*<sub>1</sub> der Kiemenröhrechen abgeschlossen in der Richtung der Pfeile unter *RW* aber dem umspülenden Wasser zugänglich ist. Der Insertionsrand *IR* ist ziemlich massig im Vergleich zur Lamellendicke entwickelt, verdient also den Namen eines Kiementrägers. Auf seinem Querschnitte sieht man die Lumina des grossen zuführenden (*Sba*) und der beiden abführenden



Gefässe (*Sbe* [Sinus branchialis afferens und efferens]). Durch die ganze Länge des Kiementrägers entspringen nun parallellaufende seitlich comprimirt Röhrechen, die dicht neben einander liegend auf diese Weise die laterale Lamelle der inneren (2) und die mediale (3) der äusseren Kieme bilden. Am freien Rand biegen sie um, laufen gegen den Insertionsrand zurück und vervollständigen so durch Bildung der medialen Lamelle (1) der inneren und der lateralen 4 der äusseren Kieme die Kieme 1 + 2 und 3 + 4. Die Abschnitte 2 und 3 sind die »aufsteigenden«, die Abschnitte 1 u. 4 die »absteigenden Schenkel« je eines solchen Kiemenröhrechens. Die absteigenden Schenkel inseriren sich jedoch nicht am Kiementräger sondern laufen in flache seitlich comprimirt Häkchen aus, die in ihrer Gesamtheit den die Lamelle 1 u. 4 begrenzenden Randwulst darstellen, als dessen Querschnitt *RW* auf Fig. 1 zu betrachten ist. Unter ihm gelangt man in den Interlamellarraum.

Die sämtlichen Röhrechen lassen sich bei vorsichtiger Behandlung leicht von einander isoliren und bieten dann bei stärkerer Vergrösserung folgende Details. Das ganze Röhrechen ist mit feinem regelmässigen Flimmerepithel überzogen und nur in regelmässigen Abständen finden sich zu beiden Seiten des Röhrechens sowohl am auf- als absteigenden Schenkel kleine rundliche Anschwellungen von grösseren Flimmerzellen, deren Wimpern wie die Borsten zweier gegen einander gehaltener Bürsten in die des nebenan liegenden Röhrechens eingreifen. Fig. 10 *FB* zeigt eine solche Flimmerbürste. In Fig. 7 sind sie durch die rundlichen Knötchen *FB* schematisch ausgedrückt. Hiedurch ist eine wenn auch schwache doch sehr häufige Verbindung der in einer Lamelle nebeneinanderliegenden Röhrenschenkel gegeben, so dass eine ganze Lamelle ein rostartiges mit schmalen rechteckigen Spalten versehenes Gitterwerk darstellt. Diese Spalten sind rechts und links durch die Röhrechen, oben und unten durch je 2 Flimmerbürsten begrenzt. Durch diese schmalen von den Wimperhaaren der Flimmerzellen noch mehr verengten Spalten wird das Wasser gleichsam filtrirt und fliesst durch sie aus den Interlamellarräumen in den Zwischenkiemenraum je zweier Kiemen einer Seite (*ZR* Fig. 7), oder durchspült die Kiemen in der Richtung des Pfeiles auf derselben Figur bei *IL*. Pinselt man nun diese Epithelien an Osmium- oder Carminpräparaten vorsichtig ab, um die Structur der Kiemenröhrechen kennen zu lernen, so sieht man, dass der aufsteigende Schenkel mit weitem etwas faltigem Ursprung vom Kiementräger ausgeht. Diese faltenartige Er-



weiterung reicht bis circa ein Dritttheil des ganzen aufsteigenden Schenkels hinauf, wo sie sich dann zu einem bis zur Umbiegungsstelle sich gleichbleibendem Caliber des Röhrehens verjüngt. Diese faltige Ursprungsstelle besteht (Fig. 3) aus einer sehr zarten structurlosen Membran, die eine sehr feine Streifung zeigt und, wie Zupfpräparate beweisen, eine ziemliche Elasticität und Festigkeit besitzt. An ihrer gegen den Zwischenkiemenraum zu gelegenen Kante zeigt sich namentlich sehr schön an Carminpräparaten ein scharf begrenzter durch glänzend schwarze Pigmentkörper markirter Streif (*SG* Fig. 9), der die ganze Länge der faltigen Ursprungsstelle hinaufreicht. Gegen das zuführende Gefäss zu verschmälert er sich und senkt sich in dasselbe ein. An dieser Stelle scheinen zahlreiche Muskelzüge sich kreuzend von einem solchen Streif (dieselbe Figur *M*) zum anderen zu ziehen. Querschnitte, welche man an dieser Stelle durch die Ursprungsfalten legt, zeigen ähnliche Gestalt wie der Querschnitt einer sehr breiten Messerklinge. Das hintere rundlichere gegen den Zwischenkiemenraum gekehrte Ende zeigt zwei pigmentirte rundliche Wülste, dicht neben einander liegend, die Querschnitte von *SG*. Sie isoliren sich nie scharf von der Membran, sondern erscheinen nur als eine partielle Verdickung von ihr, in welche Pigment eingelagert ist und welche ihr eine Art Stütze geben. Im Gefässlumen finden sich dem feinen Saum der structurlosen quergeschnittenen Membran dicht anliegend, ovale an Carminpräparaten tief roth gefärbte glänzende Kerne. Legt man einen Querschnitt in der Höhe des Pfeiles bei *IL* Fig. 1 durch die Röhre, so wird er entsprechend ihrer bereits stattgefundenen Verjüngung mehr oval werden (Fig. 8). Die Wülste, die Querschnitte der Stützbalken, sind gegen die Mitte der Röhrenflächen gerückt *SG* und nicht mehr pigmentirt. Sie berühren sich entweder vollständig oder sind durch einen feinen Gewebszug mit einander verbunden, wodurch das Lumen des Rohrs in einen vorderen und hinteren Abschnitt geschieden wird. Im Lumen selbst finden sich wieder die schon erwähnten wandständigen Kerne. Den ganzen ziemlich elliptischen Querschnitt umgrenzt schönes Flimmerepithel.

Aeusserst interessant ist die Umbiegungsstelle am freien Rand. Während der ziemlich spitze Winkel zwischen auf- und absteigendem Röhrenschenkel an vielen Röhren kaum durch eine kleine Falte ausgefüllt ist (Fig. 1 *U*), findet sich an jeder dritten bis vierten Röhre diese Falte so stark entwickelt, dass sie ein Viertel des auf- und absteigenden Schenkels einnimmt (Fig. 1 *U*<sub>1</sub> und Fig. 4).

Sie zeigt eine gewisse Aehnlichkeit mit der faltigen Membran an der Ursprungsstelle, ist jedoch in zahlreichere und tiefere Falten gelegt und viel hinfalligerer Natur als jene. Ihr gegen den Kiementräger zu gelegener Rand *R* ist schwach gekerbt und von stärkerem Gewebe durchzogen, wodurch es geschieht, dass sich an vielen Präparaten, wo am freien Rand die Röhrenschenkel aus ihrer Continuität sich trennten, nur der gekerbte Rand noch als Verbindung zwischen beiden Schenkeln bestehen bleibt. Sie zeigt eine an Osmiumpräparaten sehr deutliche äusserst feine Streifung und in ihrem Rand einzelne feine runde Kerne.

Am absteigenden Schenkel, der wie erwähnt in seiner ganzen Länge gleiches Caliber behält und in regelmässigen Abständen ebenfalls die Flimmerbürsten zeigt, fällt nur der flache Haken auf, in den er ausläuft (Fig. 1 *RW*). Er ist etwas nach aufwärts gebogen, seitlich comprimirt und ziemlich spröder Natur, da er, wie das Röhrechen mit Ausnahme der faltigen Stellen überhaupt, leicht splittert. Auch er zeigt feine Streifen und kleine runde Kerne. Die durch ihn gemachten Quer- und Längsschnitte zeigten, dass sein Inneres von feinen Gewebszügen durchsetzt ist, wodurch ein spongiöses Netzwerk entsteht, das noch eine Strecke in den absteigenden Schenkel hinaufreicht.

Ich habe schon mehrmals die in allen Röhrenabschnitten befindlichen ovalen wandständigen Kerne erwähnt, die sich in Carmin tief roth färben. Sie sind nichts anderes als die Kerne von Endothelzellen. Ich hatte schon, ehe ich die Arcakieme untersuchte, in den Röhrechen von *Mytilus* die schönsten Endothelien gefunden und richtete auch hier mein Augenmerk auf ihren Nachweis nach abgepinseltem Epithel. Injectionen mit salpetersaurer Silberlösung förderten die Zellgrenzen zwar nicht in der Schärfe zu Tage, die ich schon früher zu bewundern Gelegenheit hatte, doch konnte man hier und da ihre unregelmässig in einandergreifende Contourirung auffinden. Nur eine einzige in Fig. 5 circa 300 mal vergrösserte Endothelzelle war in voller Schärfe abgegrenzt. Sie zeigt einen centralen Kern und unregelmässige sternförmige Ausläufer <sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Sowohl im vorderen als im hinteren Röhrenabschnitt fand ich häufig runde scharf contourirte, flache glänzende Zellen, mit centralem Kern, die, wie Zupfpräparate bewiesen, deutlich im Gefässlumen lagen und mit Froschblutkörperchen die grösste Aehnlichkeit hatten. Ich weiss sie nicht anders zu deuten als Blutkörperchen, was um so auffallender erscheinen mag, als die Mollusken doch sonst nur den weissen Blutkörperchen ähnliche Protoplasmaklumpchen als geformte Gebilde des Blutes besitzen.



Das Blut strömt also bei *Area* in der in Fig. 1 durch Pfeile angedeuteten Richtung durch die Kiemenröhrchen. Diese sind an manchen Stellen faltig erweitert und hier und da von spongiösem Netzwerk durchzogen. Ihre Innenwand ist mit Endothel bekleidet. Die Blutbahn ist vollständig auf den auf- und absteigenden Schenkel je einer Röhre isolirt, nirgends finden sich Gefäßverbindungen zwischen je zwei Röhren einer Lamelle oder zwischen denselben zweier Lamellen.

Eine überraschende Aehnlichkeit mit der eben beschriebenen zeigt die Kieme von

### *Mytilus edulis.*

Fig. 12 gibt einen in derselben Weise wie bei *Area* durch beide Kiemenflächen gelegten Querschnitt und Fig. 1 einen solchen durch eine Kieme nach abgepinseltem Epithel (halbschematisch). Wieder bestehen die Kiemen hier aus einer Summe nebeneinander liegender, durch ihre auf- und absteigenden Schenkel die beiden Lamellen einer Kieme bildender allseitig geschlossener Röhren, die ebenfalls rechtwinklig vom zuführenden Gefäß *Sba* entspringen. Die absteigenden Schenkel aber sind hier länger als die aufsteigenden und überragen mit ihrem Randwulst, der diesmal je einen Sinus branchialis efferens einschliesst (Fig. 1 *Sbe*), den im Insertionsrand verlaufenden zuführenden Sinus. Beide Gefässe sind in dieser Figur geschlitzt dargestellt, in Fig. 12 sind sie im Querschnitt gezeichnet.

Das Kaliber der Röhren ist circa um das Doppelte gröber, als das der *Areakiemenröhrchen*. Die Ursprungsstelle des aufsteigenden Schenkels in Fig. 1 — blau — ist mehr rundlich, im weiteren Verlauf jedoch wird und bleibt jedes Röhren seitlich comprimirt. Es zeigt demnach eine laterale und mediale Kante. Die Umbiegungsstelle am freien Rand *FR* bietet wesentlich einfachere Verhältnisse als die bei *Area*. Man kann sie so auffassen, dass auf- und absteigende Schenkel durch ein kurzes Querstück (Fig. 13) verbunden werden. Beide überragen jedoch dieses Querstück um ein Weniges, indem sie sich einander hakenförmig entgegenkrümmen.

Die Röhren stehen weniger dicht als bei *Area* nebeneinander, aber in regelmässigen Abständen verbinden Gewebszüge (*QV* Fig. 1) nicht nur die Schenkel einer Lamelle, sondern auch die Schenkel

beider Lamellen, indem sie den Interlamellarraum durchsetzen (Fig. 1  $QV_1$  u. Fig. 12  $QV_1$ ). Diese Gewebsbänder, welche aus zartem Gallertgewebe mit eingelagerten Kernen bestehen, inseriren sich an kleinen maulbeerförmigen Erhabenheiten, die wie die Flimmerbürsten bei *Arca* in regelmässigen Abständen an den Seitenflächen der Röhren oder ihren einander zugekehrten Kanten stehen (Fig. 1 u. Fig. 12  $E$ ). Diese Bänder sind mehr oder weniger eingekerbt und äusserst zerreisslicher Natur. Gefässhaltig sind sie nicht, da sie an den bestgelungenen Injectionspräparaten auch nie eine Spur von Füllung zeigten. Auf diese Weise kommt auch hier die Bildung von rechtwinkligen Fenstern nicht nur in der Fläche einer Lamelle, sondern auch in der Quere im Interlamellarraum zu Stande, die mit Flimmerepithel umgrenzt dem Wasser dieselbe Bahn durch die Kieme gestatten, wie bei *Arca*. Die Zartheit und Zerreisslichkeit der Gewebsbänder erklärt es, warum man sie nur an ganz frischen oder mit der grössten Vorsicht tingirten Kiemen zu sehen bekommt. In kürzester Zeit zerfällt die Kieme bei weniger zarter Behandlung in ein Büschel einzelner Fäden. Doch selbst wenn dies am lebenden Thiere durch irgend welche Verhältnisse eintreten sollte, und es scheint in der That bisweilen zu geschehen, so wäre es bei der vollständig geschlossenen Blutbahn gewiss ohne jeden Belang auf dessen Circulation und Athmung.

Pinselt man das aufsitzende Flimmerepithel vorsichtig ab, um einen klaren Einblick in den Bau der Röhren zu bekommen, so sieht man einen breiten hellen Streif in der Mitte jeder Seitenfläche hinziehen (Fig. 13). Er ist rechts und links von dunkleren Contouren eingefasst und zeigt wieder die feine schon erwähnte Streifung. Wie Querschnitte lehren ist er der optische Ausdruck verschiedener Dickenverhältnisse des Rohres. Fig. 14 zeigt drei Querschnitte von Röhren, die in einer Lamelle liegen und ein Gewebiband ( $QV_1$ ), das eines derselben mit einem solchen der anderen Lamelle verbindet. Ich habe Dutzende solcher Querschnitte angefertigt und immer dieselbe charakteristische Form erhalten, nie aber eine solche wie sie POSNER Taf. XXXII Fig. 22 und 27 abbildet. Diese Querschnitte zeigen, dass auch hier ein Stützgerüst in die Röhren eingefügt sich findet, das an verschiedenen Stellen eine verschiedene Dicke besitzt. Dieses Stützgerüst besteht aus zwei rinnenförmigen Leisten, die sich mit ihrer concaven Seite so zugewendet sind, dass sie ein ovales Lumen zwischen sich fassen (Fig. 14  $SG$ ). Ihre hinteren dickeren Enden legen sich mit scharf abgesetzter Fläche eng anein-



ander. Nach vorn verjüngen sie sich etwas, schwellen dann aber wieder zu einer auf Querschnitten schlegelförmig erscheinenden verdickten Kante an, mit welcher sie sich ebenfalls dicht aneinander legen. Sie sind glänzend weisslich und, wie Essigsäurereaction beweist, ohne eine Spur von kohlensaurem Kalk. Von ihrer inneren Fläche gehen in keinem Abschnitt des Röhrchens Gewebsbälkchen wie bei *Arca* ab, wohl aber liegen auch ihnen die schönen ovalen Kerne an (*E*).

Die Stützrinnen sind durch äusserst spärliches sie umgebendes Gewebe zusammen gehalten, das namentlich an der vorderen Kante massig entwickelt ist und eine grosse Anhäufung von kleinen ovalen Kernen zeigt. POSNER lässt es dahingestellt ob es blutführend sei oder nicht<sup>1)</sup>, ich muss mich auf Grund von Injectionen entschieden für letztere Ansicht erklären, da ich nie, wenn das Lumen noch so schön mit Injectionsmasse gefüllt war, in dem umliegenden mit Carmin tingirtem Gewebe auch nur eine Spur desselben nachzuweisen im Stande war.

Die vordere und hintere Kante, sowie einen Theil der Seitenflächen der Röhrchen überziehen Flimmerzellen, die jedoch ganz eigenthümlich angeordnet sind. Den hinteren Rand umsäumen 5 bis 6 Flimmerzellen von gewöhnlicher Grösse, dann folgt ein Abschnitt epithellosen Gewebes, dann eine weitere Lage von Zellen in der Mitte der Seitenflächen, deren Haare in die der nebenliegenden ähnlich wie bei den Epithelbürsten von *Arca* hinübergreifen. Auf diese folgt wieder ein epithelfreier Streifen, an der vordern Kante aber nehmen die Zellen allmähig von der normalen Grösse bis zum Dreifachen zu und ebenso ihre starken Borsten, die sich mit denen des nächsten Röhrchens kreuzen. Gegen die Mitte der vorderen Kante setzen sie wieder plötzlich scharf ab und fassen 4—6 Zellen gewöhnlicher Grösse zwischen sich. Ich hatte Gelegenheit, die Bewegung dieser Zellen an lebenden Thieren zu sehen. Die kleinen flimmerten ununterbrochen im lebhaftesten Tempo, über ihnen aber peitschten die langen Borsten der grossen Zellen in langsameren doch kräftigeren Schlägen hin und her, als ob sie sich in einem Charniere bewegten, an welcher Bewegung das Zellenprotoplasma durch Formveränderung sich energisch betheiligte. Einen ganz ausserordentlich zarten Anblick boten die nach Abpinselung des Epithels schon

---

<sup>1)</sup> a. a. O. pag. 41.

durch Höllesteintinction der frischen Kiemen in präzisester Schärfe nachweisbaren Endothelien. Sie bilden eine Mosaik von äusserst scharf contourirten mit unregelmässigen Fortsätzen in einandergreifender flacher Zellen mit centralem runden Kern. Sie fallen sofort durch eine grosse Aehnlichkeit mit der bei *Arca* gefundenen Zelle auf, was mit der grossen Aehnlichkeit des ganzen Kiemenbaues zusammen auf eine ziemlich nahe Verwandtschaft beider Thiere deuten dürfte. Das Blut steigt also bei *Mytilus* springbrunnenartig aus dem zuführenden Gefäss in den aufsteigenden Röhrenschenkel und durch den absteigenden in den grossen abführenden Kiemensinus und durch ihn zum Herzen zurück. Bei dem Fehlen eines das Gefässlumen theilenden Septums und der spongiösen Gewebslücken in den Röhren, wäre die Art der Circulation noch einfacher als bei *Arca*, durch das Vorhandensein von wirklichen Gewebsverbindungen zwischen den einzelnen Röhren aber stellt sich diese Kieme, wie in der Folge gezeigt werden wird, auf eine bereits vorgeschrittenere Entwicklungsstufe.

Bei den beiden abgehandelten Formen bestand jede Kieme aus zwei flachen nebeneinander liegenden Lamellen, die am freien Rande eine sehr seichte feine Kerbung zeigen (Fig. 1 *FR*), entsprechend den Abständen der einzelnen Röhren von einander. All diese Verhältnisse erleiden bei

### Venus Chione

eine wesentliche Veränderung. Bei ihr liegen die Kiemen flügel förmig ausgebreitet zwischen Fuss und Mantel und die innere übertrifft die äussere gewöhnlich um die Hälfte an Grösse. Das Verhalten der zu- und abführenden Sinusse im Insertionsrand ist unverändert (Fig. 2). Es lässt sich aber nicht mehr eine Lamelle von der andern aufheben, da jetzt an die Stelle der schwachen Gewebsbänder wie bei *Mytilus* Septa getreten sind, die in regelmässigen Abständen zwischen den zwei Lamellen einer Kieme gegen den freien Rand hinziehen. Es wird hierdurch der Interlamellarraum in eine Anzahl paralleler Fächer getheilt, die seitlich vollkommen geschlossen am freien und Insertionsrand offen sind, und das Wasser ein- und ausströmen lassen »Kiemenfächer« (*KF*). Vom zuführenden Gefäss aus, das in Fig. 2 im Interesse der Deutlichkeit weggelassen wurde, verlaufen nun rechtwinklig durch die ganze Länge jedes Septums ebensoviele parallele Gefässe (*KG*) als Septen vorhanden sind. Diese



Gefässe liegen in ihrer Gesamtheit wie die Zähne eines Kammes neben einander und wurden deshalb schon von früheren Autoren treffend als »Kammgefässe« bezeichnet. Die Zwischenräume zwischen je zwei Septen und den in ihnen verlaufenden Kammgefässen werden durch circa 20—30 parallel in gleichen Abständen neben einander liegenden seitlich stark comprimierten Röhren eingenommen, die circa ein Dritteltheil des *Mytilus*-Kalibers stark sind, circa  $50\ \mu$ . (Auf der angeführten Figur sind der Klarheit halber nur fünf Kiemenröhren zwischen die zwei Kammgefässe gezeichnet und das letztere umgebende Septalgewebe ist aus demselben Grunde weggelassen. Auf dem Querschnitt Fig. 16 dagegen ist es als *S* in seiner vollen Mächtigkeit abgebildet.) Diese Röhren liegen aber nicht wie bisher in einer Ebene nebeneinander, sondern wie Querschnitte (Fig. 16) beweisen, in schwach wellenförmiger Anordnung zwischen je zwei Septen. Eine ähnliche wellenartige Anordnung zeigt der freie Rand. Die in der Mitte zwischen zwei Septen liegenden Röhren sind höher als die den Septen zunächst liegenden, wodurch der freie Rand wie gezackt erscheint. Die Umbiegungsstellen derselben sind etwas kolbig aufgetrieben und zeigen einen schwachen Anklang an eine faltige Membran (Fig. 2 *FR*).

Von den Kammgefässen rechtwinklig in regelmässigen Abständen abzweigend durchsetzen parallele Querverbindungen von viel stärkerer Entwicklung als bei *Mytilus* die Röhren in der Art, dass sie dieselben am hinteren Dritteltheil ihrer Seitenflächen durchbohrend von einem Kammgefäss zum anderen ziehen (*QA*). Hierdurch entsteht wieder eine Unzahl rechteckiger Fenster, die die ganze Kieme in ein Gitter verwandeln. Diese Querverbindungen sind aber jetzt wirkliche Queranastomosen, oder Quergefässe, umgeben von einer ziemlich bedeutenden Muskelschicht, die in Carminpräparaten eine deutliche Streifung zeigt. Auf Querschnitten lässt sich das Gefässlumen unzweifelhaft nachweisen. Von der Fläche gesehen zeigen sie eine eigenthümlich regelmässige Zeichnung, welche theils durch die Streifen der Muskelfasern, theils durch die Mündungen der Quergefässe in die Röhren entstehen. Diese Mündungsstellen sind auf Fig. 2 neben dem Kammgefässe unter dem abgeschnittenen Röhren gezeichnet. Es kann hier nicht mehr von einem auf- und absteigenden Röhrenschenkel wie bei *Area* und *Mytilus* die Rede sein, da ja die Kammgefässe die aufsteigenden, sämtliche Röhren aber, in welche das Blut durch die Queranastomosen einfliesst, die absteigenden Schenkel vertreten würden. Denkt man sich die bei-

den Lamellen der zuführenden Schenkel bei *Mytilus* (Fig. 12 blau) in eine zusammengeschoben, dabei die Zahl der zuführenden Schenkel bedeutend reducirt, ihr Caliber aber bedeutend vergrössert, so sind von 2 Lamellen jeder Kieme nur mehr die rothen d. h. die mediale der inneren und die laterale der äusseren stehen geblieben, die laterale der inneren und die mediale der äusseren (blau) sind zu einer verschmolzen, die zwischen den restirenden liegt. Denkt man sich ferner diese Lamelle durch Quergefässe mit den beiden andern in Communication gesetzt, so haben wir unsere Venus, bei der die Summe der Kammgefässe als eine eingeschobene Lamelle betrachtet werden könnte. Der *Mytilus*kiemenapparat würde aber durch diese Modification auf je eine Kieme zu jeder Seite reducirt, während wir bei Venus beiderseits deren zwei haben.

Die Septa finden sich, wie Querschnitte (Fig. 16), ziemlich massig und schliessen die Kammgefässe ein. Durch diese Breite und Massigkeit kommt es, dass man bei Versuchen, zwei Lamellen von einander abzuheben, jedesmal die zwischen zwei Septen liegenden Röhren abreisst, während erstere stehen bleiben.

Die Röhrenquerschnitte haben wieder ein Stützgerüst in Form von Leisten, welche gegen das Lumen vorspringen. Es ist elastischer Natur und nur eine partielle Verdickung der structurlosen Gefässwand. Kohlensaurer Kalk ist in ihnen nicht nachweisbar. Der auf Fig. 16 die Röhrenquerschnitte verbindende dunkle Streif ist ein Querparallelgefäss, über welchem der Schnitt dicht wegging. Die Endothelkerne schienen an Carmininctionen theilweise vorhanden zu sein. Ein endgültiger Nachweis durch Höllesteinbehandlung war, da die Kiemen bereits in Alkohol conservirt waren, nicht mehr möglich.

Das die Röhren umkleidende Flimmerepithel zeigte nichts Erwähnenswerthes.

Von einem secundären Stützgerüst im Sinne POSNER'S<sup>1)</sup> konnte ich nichts finden, ebenso wenig die bei ihm erwähnten in die Septalräume hineinragenden Röhren, die seine Fig. 15 im Querschnitt zeigt.

Die Röhren münden in das abführende Gefäss auf meinen Präparaten einfach durch eine schlitzförmige Oeffnung und ohne eine Andeutung des arkadenförmigen Stäbchenursprungs wie ihn POSNER allen seinen untersuchten Formen zuerkennt.

---

<sup>1)</sup> a. a. O. pag. 38.



In dem Schema dieses Kiemenbaues haben wir eine Uebergangsform nach zwei Seiten hin erreicht. Einmal durch das Auftreten der Septa und der in ihnen eingeschlossenen Kammgefässe, sowie der Queranastomosen, dann aber auch durch die bereits wellenartig zwischen den Septen angeordneten Kiemenröhrchen. Denken wir uns diese schwach wellige Erhebung soweit reducirt, dass beide Lamellen flach und parallel stehen, so werden wir mit einiger Modification eine Uebergangsstufe zum Kiemenbau von *Anodonta* und *Unio* bekommen. Denken wir uns aber die Wellen höher und zu Falten werdend, so bekommen wir die von tiefen Furchen eingekerbten Querschnitte von *Ostrea*, *Pinna* und endlich die freistehenden Coulissen von *Pecten*. POSNER bezeichnet diese Wellenlinien sehr passend mit Wellenberg und Wellenthal, indem er unter ersterem die faltige Erhebung unter letzterem die zwischen den Falten liegenden Einsenkungen versteht. Diese Faltenbildung ist bei

### *Ostrea hippopus* und *edulis*

um circa das Doppelte stärker prononcirt als bei *Venus*. Auch unterscheidet sich ihr Kiemenapparat von letzterer durch das Vorhandensein eines wulstigen Mundtentakels, an dessen Bildung sich die äusseren und inneren Kiemen betheiligen. Ferner besitzt sie je drei Kiemen auf jeder Seite. Die Streifung der Kiemen ist durch die tiefere Einsenkung der Wellenthäler deutlicher geworden und fällt namentlich an Tinctionspräparaten auf, an welchen sich das in ihnen verlaufende Stützgerüst wenig gefärbt hat. Zugleich lassen die 12—15 Kiemenröhrchen, welche eine Falte bilden, wie es scheint keine Fenster mehr zwischen sich, sondern diese durch Kiemenröhrchen und Queranastomosen gebildeten sehr langen und schmalen Maschen sind durch zartes Gallertgewebe ausgefüllt. So zeigt es wenigstens Fig. 17 im Querschnitt als *G* neben den übrigen Verhältnissen. Die Röhrchenquerschnitte sind vollständig rund, aber von ungleicher Dicke, indem sie an ihrer dem Interlamellarraum zugekehrten Hälfte ein rinnenartiges Stützgerüst aufweisen (*SG*). Ausser diesem Röhrchenstützgerüst findet sich aber noch ein weiteres in den Wellenthälern, als Leisten, die mit einer hinteren abgerundeten Kante divergiren, mit ihrer vorderen scharfen aber sich aneinanderlegen. Ihr Querschnitt (*SG*<sub>1</sub>) ist mandelförmig. In dem durch diese Anordnung zwischen ihnen frei bleibenden Raum verläuft je ein Kammgefäss für jede Lamelle (*KG*). Diese regelmässig ange-

ordneten Kammgefässe verbindet stets ein kurzes Septum (*S*). PosNER behauptet<sup>1)</sup>, dass diese Septa nicht regelmässig je zwei Wellenthäler zweier Lamellen mit einander verbänden, sondern unregelmässig mit Ueberspringung von je 1 oder 2 derselben. Ich habe sie immer regelmässig gefunden, gebe jedoch zu, dass die leichte Zerreislichkeit der Septa Bilder zu Tage fördern kann, die zu der angeführten Anschauung führen. Die Queranastomosen entspringen in regelmässigen Abständen aus den Kammgefässen (Fig. 18 *QA*) und zeigen eine ganz auffallende Zeichnung, die am deutlichsten bei Hämatoxylinbehandlung sichtbar wird. Sie entsteht theils durch die Streifung, welche die ihnen eingelagerten Muskelbündel bedingen, theils durch die Gliederung der Kiemenröhrchen.

Bei sämmtlichen bisher abgehandelten Formen bestand das Stützgerüst nur in einer partiellen Verdickung der Röhrenwandungen, hier tritt aber noch eine Complication desselben durch die in den Wellenthälern gelegenen Leisten auf. Wir haben also hier ein primäres Stützgerüst (*SG*) und ein secundäres bedeutend stärkeres (*SG*<sub>1</sub>), welches noch seitlich durch schwächere Leisten verstärkt ist, die regelmässig zu beiden Seiten der grossen Stützleisten stehen und ebenfalls einen blutführenden Canal zwischen sich fassen (*SG*<sub>2</sub> Fig. 11).

Löst man zwei Lamellen vorsichtig aus ihrer Continuität und betrachtet sie vom Interlamellarraum (*IL*) aus (Fig. 12), so zeigt sich, dass das secundäre Stützgerüst eine deutliche Gliederung (*GL*) aufweist, wodurch es in eine Anzahl einzelner aneinander gefügter Stücke zerfällt. Jedes dieser Stücke ist mit dem entsprechenden des nächsten Wellenthales durch ein stark entwickeltes Gewebsbündel verbunden, das zahlreiche Muskelfasern einschliesst (*M*). Diese in den Gewebsbrücken von einer Leiste zur anderen ziehenden Muskelbündel verlaufen theils bogenförmig, theils kreuzen sie sich. Durch die regelmässige Anordnung der Gewebsbrücken kommt es zur Bildung von Fenstern, die aus dem Interlamellarraum in die Falten führen. Da die Falten selbst nicht von Fenstern durchsetzt sind bespült sie das Wasser nur auf ihrer Aussenfläche. Auf ihrer Innenfläche werden sie von dem im Interlamellarraum fliessenden Wasser, das durch die durch die Muskelbrücken gebildeten grossen Fenster in die Falten gelangt, bespült.

Das Stützgerüst zeigt einen grossen Grad von Elasticität, namentlich das bedeutend reducirte der Kiemenröhrchen. Ich sah sie in manchen Präparaten aus ihren Verbindungen gerissen und drei

<sup>1)</sup> a. a. O. pag. 38.



bis viermal ohne einzureissen um ihre Längsaxe torquirt. Die secundären Leisten zeigen einen matten Glanz, knorpelähnliche Consistenz und keine Spur von kohlensaurem Kalk. Einen Stützleistenquerschnitt, wie ihn POSNER Fig. 26 *c* abbildet, bekam ich nie zu Gesicht.

Der Uebergang der Röhren am freien Rande von einer Lamelle in die andere ist der bereits bekannte bogenförmige. Ein Endothelnachweis in irgend einem Abschnitt des Gefässsystems musste aus denselben Gründen, wie bei Venus unterbleiben.

Die Anordnung des Flimmerepithels zeigt in keiner Hinsicht Abweichungen von der gewöhnlichen bereits beschriebenen.

Zu

### *Anodonta piscinalis*

bilden Venus Chione und Ostrea den Uebergang durch ihre Septa, ihre Kammgefässe, Queranastomosen und das bei letzterer alle diese Gebilde bereits verbindende spärliche Gallertgewebe. Dieses überwiegt aber bei *Anodonta* in solcher Weise, dass ihre Kieme zwei mit Gefässen versehene Gewebslamellen darstellt, während bei den beiden letzten Formen noch die Gefässe als das überwiegende Kiemelement hervortraten. Ein Unterschied von ihnen ist dadurch gegeben, dass keine Faltenbildung vorhanden ist, sondern beide Lamellen flach neben einander liegen. Nachdem das Blut vom Eingeweidesack kommend ohne jede Herzthätigkeit das BOJANUS'sche Organ passirt hat, ergiesst es sich in die grossen zuführenden Gefässe im Kiemeninsertionsrand — Vasa branchialia afferentia. Fig. 5 gibt diese Verhältnisse in der Weise, dass sie die mediale Lamelle einer inneren Kieme halb umgeschlagen darstellt und hierdurch einen Blick in den Interlamellarraum und auf die innere Fläche der äusseren Lamelle gestattet.

Im Insertionsrand *IS* verlaufen das grosse zu- (*Sba*) und abführende Gefäss (*Sbe*). Von ersterem aus fliesst das Blut in die in regelmässigen Zwischenräumen abgehenden Kammgefässe *KG*, welche die Septa in ihrer ganzen Länge durchsetzen. Von diesen gehen von Zeit zu Zeit kurze Aeste ab, um als Kammgefässe auf die mediale Fläche überzugehen (Fig. 5 *IA* und Fig. 6 *IA*). Von LANGER sind diese Verhältnisse bereits trefflich abgebildet worden. Ich habe an Anodontenkiemen zwischen 40 bis 60 Kammgefässe gezählt, woraus ersehen werden kann, dass, da sich an jedem Kammgefässe solche Anastomosen finden, derartige Gefässverbindungen sehr zahlreich sind. Es ist durch die bisher angestellten Untersuchungen

hinreichend constatirt worden, dass durch diese Kammgefäße auf den den Interlamellarraum begrenzenden Flächen zweier Lamellen ein dichtes respiratorisches Netz entsteht. In Fig. 5 blau. Die Anordnung dieses Netzes ist eine sehr regelmässige, indem die Kammgefäße unter einander durch circa 30—50 parallele rechtwinklig von ihnen abgehende Quergefäße durch die ganze Kiemenbreite anastomosiren (*QA*). Die Länge einer solchen Queranastomose ist entsprechend den geringen Abständen der Kammgefäße von einander nur gering, aber trotzdem strömt das Blut von beiden Endpuncten in diesen Canal. Eine weitere Communication, die sich in Form von Längsanastomosen (*LA*) zwischen je zwei Queranastomosen findet, vertheilt die Blutbahn auf eine noch grössere Oberfläche. Hierdurch entsteht ein viereckiges Maschennetz von Gefässen. Jede dieser Maschen umrahmt eine circa  $\frac{1}{10}$  Mm. hohe und  $\frac{1}{20}$  Mm. breite Oeffnung, welche die Lamelle durchsetzt. Sie nehmen in einer Anzahl von je 10—20 in einer Linie in paralleler Anordnung den Raum zwischen zwei Septis ein und münden auf der dem Interlamellarraum zugekehrten Fläche mit kleineren und rundlicheren Oeffnungen (*RL<sub>1</sub>*). Sie stellen demnach kurze Canäle dar, welche die Dicke einer Lamelle durchsetzend, das Wasser aus dem Interlamellarraum leiten und eine allseitige Bespülung der Gefässverbindungen erleichtern. Sie sind mit Flimmerepithel ausgekleidet, das in den Flimmerbeleg des Interlamellarraums übergeht (Fig. 6 *RC*). POSNER<sup>1)</sup> hat diese Canäle »Wassercanäle« genannt, kein sehr glücklicher Name, weil trotz seiner beigegebenen Erklärung eine Verwechslung mit Wassergefässen stets naheliegen wird. Ich nenne sie in Hinsicht auf ihre physiologische Bedeutung »respiratorische Canäle«. Ich habe auf einem halben □ Centimeter 612 solcher Oeffnungen gezählt. Nimmt man nun den Flächeninhalt einer normal entwickelten Kieme zu 12 □ Centimeter an, so ergibt sich die Summe von 14688 respiratorischen Canälen auf einer Lamelle, also für die 8 Lamellen des ganzen Kiemenapparates in runder Summe 100000. —

Die Längsanastomosen (Fig. 5 *LA*) verlaufen bald einfach bald gegen die Queranastomosen zu gabelig getheilt und besitzen in das Gewebe hinein eine gewisse Tiefe, die sich an Injectionspräparaten sehr häufig und deutlich constatiren lässt (*LA<sub>1</sub>*). Sie setzen das zuführende respiratorische Netz mit einem ihm aufliegenden congruenten abführenden Netz auf der medialen Lamellarfläche (Fig. 5 roth)

<sup>1)</sup> a. a. O. pag. 11.



in Verbindung. Die Verbindung dieser beiden Gefässbahnen kommt dadurch zu Stande, dass die Längsanastomosen häufig in derselben gabeligen Theilung, die sie in der Fläche einer Lamelle zeigen, die Dicke des Lamellengewebes durchsetzen und mit einem Schenkel im zu- mit dem andern im abführenden Netz wurzelnd die Communication beider bewerkstelligen. Dieses äussere abführende respiratorische Netz ist aber noch durch ein ihm aufliegendes System von parallelen regelmässigen die ganze Kiemenbreite durchsetzenden Canälen, den sogenannten Stäbchenanälen, erweitert. Sie stehen durch kurze Anastomosen, wie Fig. 5 in der Nähe von  $LA_1$  unter dem entfernten Canal zeigt, mit den Längsgefässen in Verbindung. Am Insertionsrand ergiessen sie sich direct in das abführende Gefäss. Jeder Canal verläuft zwischen einem Stützgerüst von zwei Stäbchen (Fig. 6 S), die wulstig hervortretend wie niedere Leisten auf den Lamellen aufliegen. Am freien Rand gehen sie bogenförmig in die der anderen Lamelle über. Wir haben in ihnen eine Erinnerung an das bisher in keiner Kieme fehlende Stützgerüst. Der Querschnitt dieser Stäbchen ist oval, und zeigt an den einander zugekehrten Seiten je zweier eine leichte Einkerbung. In der Mitte des Querschnittes (Fig. 6 S) zeigt sich regelmässig, namentlich deutlich an Osmiumpräparaten, eine feine Spaltung, die zusammengehalten mit der erwähnten Kerbung den Eindruck macht, als ob das ganze Stäbchen durch Einrollung einer flachen Leiste, wie wir sie z. B. bei *Ostrea* gehabt haben, zu Stande gekommen wäre.

Wesentlich aber unterscheiden sie sich von den bereits abgehandelten Stützleisten dadurch, dass sie nicht elastisch sondern spröde und zerbrechlich und sehr reich an kohlensaurem Kalk sind. Es finden sich häufig quere sich kreuzende Muskelbündel von einem zum anderen ziehend, die an die Muskelbänder bei *Ostrea* erinnern. An der Stelle wo sie die Queranastomosen überbrücken, sind die Stäbchen gegliedert, um bei Formveränderungen der Kieme nicht zu zerbrechen. Ihr Ursprung im abführenden Gefäss ist arcadenförmig, wie er bereits von LANGER und POSNER geschildert wurde.

Der zwischen ihnen verlaufende Canal ist mit zartem und spärlichem Schleimgewebe überbrückt und mit Flimmerepithel überzogen, wodurch es zur Bildung von den zwischen je zwei Stäbchen liegenden sogenannten Flimmerrinnen kommt. Im abführenden Gefäss münden sie in eine Art spongiöses Maschenwerk, welches den oberen Abschnitt desselben einnimmt, während die Kammergefässe sich in den unteren Abschnitt direct ergiessen.

Es stimmt diese Darstellung des Kiemenkreislaufs in der Hauptsache mit LANGER's Angaben überein, der vollkommen klar das äussere und innere respiratorische Netz mit seinen breiten Quer- und schmalen aber tiefen Längsanastomosen und dem aufliegenden System der Stäbcheneanäle beschrieb. Neu ist der Nachweis, auf welche Weise die Längsanastomosen die Verbindung der beiden respiratorischen Netze herstellen und mit den Stäbcheneanälen communiciren. Als wichtig ist ferner hervorzuheben, dass, wie Injectionspräparate beweisen, in jede der breiten Queranastomosen von ihren Endpuncten am Kammgefässe aus, also von zwei Seiten her das Blut einströmt und erst nach vollständiger Füllung derselben in die viel engeren Längsanastomosen übertritt, von welchen es dann in das äussere Netz geleitet wird.

Man kann bei allen Injectionen die Erfahrung machen, dass sich zuerst die zuführende Bahn füllt und erst nach einem gewissen Füllungsgrad der Farbstoff in das äussere Netz hinausgeleitet wird. KOLLMANN<sup>1)</sup> betont bei Injectionen vom Sinus Bojani aus wiederholt gesehen zu haben, dass der Farbstoff auf der zuführenden Bahn bis an die freien Kiemenränder vordringt, dann erst die innere Lamellarfläche verlässt, um das äussere respiratorische Netz zu füllen. POSNER<sup>2)</sup> hat LANGER und VON HESSLING unrichtig aufgefasst, wenn er meint, diese beiden Beobachter nähmen in jeder Lamelle ein inneres arterielles oder zuführendes und zwei äussere venöse oder abführende Capillarsysteme an. LANGER<sup>3)</sup> erwähnt ausdrücklich nur die Anwesenheit zweier Netze in einer Lamelle und hebt nur hervor, dass zu dem System der zurückführenden Gefässe auch die Stäbcheneanäle gehören.

Der injicirte und mit Osmiumsäure behandelte Querschnitt (Fig. 6) zeigt die beiden Kiemenlamellen und zwischen ihnen den Interlamellarraum (*IL*) begrenzt von den Querschnitten der Septa (*Sp*). In diesen Septis steigen, wie schon oben erwähnt, die von den Kammgefässen ausgehenden Verbindungsäste (*VA*) von einer Lamelle zur anderen herüber. Die eine Lamelle zeigt den Schnitt durch die breiten Queranastomosen (*QA* und *QA<sub>1</sub>*) und durch ein abführendes Sammelgefäss nebst den Querschnitten der Stäbcheneanäle und ihren Verbindungen mit *QA<sub>1</sub>*. Die andere Lamelle ist so getroffen, dass man von oben in die feinen respiratorischen Canäle hineinsieht,

<sup>1)</sup> a. unten anzuführenden Ort pag. 95.

<sup>2)</sup> a. a. O. pag. 10.

<sup>3)</sup> a. a. O. pag. 47.



welche durch die Fenster in den Interlamellarraum führen. In diese Schnitte sind zugleich die histologischen Details, bestehend aus Spindel- und Sternzellen, hinein gezeichnet, nebst den sich häufig findenden, namentlich an Osmiumpräparaten sehr schön sichtbaren pigmentirten krümeligen Concrementen. Jeder Schnitt an gut injicirten Präparaten zeigt, dass die Ausbreitung der Queranastomosen sich auf die äussere und innere Lamellarfläche beschränkt und dass das eigentliche Lamellengewebe an allen zwischenliegenden Stellen blutleer ist. Dieses Gewebe zeichnet sich aus durch seinen Reichthum kugelig durchsichtiger Gebilde von kohlensaurem Kalk, welche die Zwischenräume zwischen den Gefässen ausfüllen. Nur jene schmalen Stellen zwischen den respiratorischen Canälen, welche die Längsanastomosen tragen, die das Blut vom inneren zum äusseren Netz herüberführen, sind blutführend. Aber auch hier wird weder die ganze Länge noch die ganze Breite von den Anastomosen ausgefüllt. Es bleibt stets noch ein Theil des Parenchyms frei.

Diese Querschnitte zeigen entgegen POSNER auf das deutlichste, dass eine scharfe Grenze existirt zwischen den zu- und abführenden respiratorischen Netzen, eine Thatsache, die er geneigt ist<sup>1)</sup> zu bestreiten, obwohl er zugibt, dass das einströmende Blut sich zunächst in gleicher Ebene hält und erst später ins abführende Netz übertritt. Seine Ansicht, dass das ganze Gewebe ein blutführendes System von Lücken sei, aus welchen sich nur Epithelien und die Lumina der respiratorischen Canäle abheben, dürfte wohl eine Folge zu starker Injectionen sein, bei denen Extravasate stattgefunden haben. Die naturgetreuen Bilder hat er dann vor sich, wo er — pag. 14 — auf dem Querschnitt nur die Septa und den zunächst anstossenden Theil der Lamellen injicirt sah. Er führt für seine Ansicht die Beobachtung von gut durchschnittenen Septen nahe der Basis auf, an welchen leiterartig angeordnete Bindegewebsbalken quer das Bild durchziehen. Die Lücken zwischen ihnen bezeichnet er als Blutbalm. Dieser Angabe steht zunächst die anatomische Thatsache entgegen, dass man gerade an einem Septum in der Nähe der Kiemenbasis nur ein bestimmt begrenztes Gefäss sieht (Fig. 6 *VA*), welches von einer Lamelle zur andern herüberzieht. An entsprechenden Präparaten konnte ich auch bei starker Vergrösserung nicht constatiren, dass die Injectionsmasse diffus in das Gewebe übertreten wäre. Ich bestreite nicht die leiterartig angeordneten

---

<sup>1)</sup> a. a. O. pag. 15.

Züge des Schleimgewebes, welche von einer Fläche des Septums zur anderen herüberziehen und deren Nachweis namentlich an der mit Brut gefüllten Kieme leicht ist, aber ich habe niemals gesehen, dass in die Gewebslücken Injectionsmasse eingedrungen wäre. — Eine andere Frage ist es, ob das respiratorische Netz der Quer- und Längsanastomosen, ferner der Stäbchencanäle mit Endothel ausgekleidet sei oder nicht. POSNER vertritt entschieden letztere Meinung, wodurch diese ganze Blutbahn in das Gebiet der lacunären, also endothelfreien Räume gehörte. Aber diese Anschauung könnte zu Recht bestehen, trotz der unbestreitbaren Regelmässigkeit und Symmetrie dieser respiratorischen Bahn. Hat doch POSNER selbst hervorgehoben, die Aehnlichkeit mit echten Capillaren sei geradezu täuschend. Die Annahme eines lacunären Netzes kann also richtig sein, ohne dass doch der Verbreitung des Blutes in der Kieme jegliche bestimmte Grenze entzogen wird. Ich betone, in jeder Kiemenlamelle existiren zwischen äusserem und innerem respiratorischen Netz und den Septis ansehnliche Gebiete, von denen der directe Blutstrom ausgeschlossen ist. Er bewegt sich vielmehr innerhalb gewisser Grenzen, von denen hier noch unentschieden bleiben soll ob sie lacunär sind oder capillar. Nach meinen Untersuchungen existirt also in der Kieme noch intervasculäres Gewebe. Es ist entschieden ein Verdienst POSNERS auf Schnitten parallel zur Oberfläche der Kiemen nachgewiesen zu haben, dass die Bahnen des respiratorischen Netzes von Zügen des Schleimgewebes durchsetzt sind, zu weit aber ging er gewiss, als er die Existenz eines Gewebes überhaupt zwischen diesen scharf begrenzten Lacunen läugnete.

Was die Endothelfrage betrifft, so misslangen mir leider alle Versuche dasselbe nachzuweisen und doch bin ich überzeugt, dass es vorhanden ist und nur durch den grossen Schleimreichtum der Kieme der Erfolg einer Injection mit Höllensteinlösung vereitelt wird.

Bei

### **Unio margaritifera**

finden sich vollständig dieselben Verhältnisse. Merkwürdig ist bei ihr die kurze Anastomose (VA Fig. 5) entwickelt, welche an Injectionspräparaten jedesmal als ein kleiner mit Injectionsmasse gefüllter aufgetriebener Sack erscheint. Die Stäbchen sind etwas grö-



ber als bei Anodonta und zugleich brüchiger. Schneidet man eine Kieme mit der Scheere durch, so fühlt man ein deutliches Knirschen, welches eben durch die stark kohlensauren Kalk haltigen Stäbchen verursacht wird, die auf Essigsäurezusatz, nachdem man sie möglichst isolirt hat, einer bedeutenden Veränderung unterliegen, indem ihre Contouren uneben und theilweise verwischt werden.

Kehren wir nach der Betrachtung dieser beiden Najadenkiemen wieder zu unserer Venus und Ostrea zurück, so sehen wir sie

- 1) was Faltenbildung anlangt
- 2) durch das Auftreten eines secundären Stützgerüsts — Ostrea — den Uebergang zu

### **Pinna nobilis**

bilden. Schon das unbewaffnete Auge bemerkt, dass die Kieme durch tiefe feine Furchen der Quere nach gerieft ist. Bei schwacher Vergrösserung wird deutlich, dass Falten, dicht aneinandergereiht, die freien Kiemenflächen besetzen. Diese Faltenbildung culminirt bei Pinna in einer Weise, dass die Flächenvergrösserung durch die coulissenartig aneinandergestellten Falten eine wahrhaft erstaunliche wird. Fig. 3, welche nach links zwei solche Falten (*F* und *R*) darstellt, die gegen den freien Rand zu auf der Figur abgeschnitten sind. In Wirklichkeit nehmen sie gegen diesen zu an Höhe bedeutend ab und verleihen ihm ein eigenthümlich krausenartig gefälteltes Ansehen. Die mediale Lamelle der inneren und die laterale der äusseren sind breiter als die laterale der inneren und die mediale Lamelle der äusseren Kieme und müssen sie daher, sowie die im Insertionsrand verlaufenden grossen zu- und abführenden Gefässe überragen. Sie setzen sich daher mit dem grossen abführenden Gefäss, welches auf Fig. 3 weggesehritten ist, durch zahlreiche kurze Anastomosen in Verbindung (*A*), welche den in den betreffenden medianen Rändern der genannten Lamellen bandartig verlaufenden abführenden Sammelcanal (*SC*) mit dem abführenden Hauptcanal in Verbindung setzen.

Die Septa mit ihren Kammgefässen (Fig. 3 *KG*) finden sich wie bei Anodonta. Ebenso das innere respiratorische Netz der zuführenden Gefässe mit seinen Längs- und Queranastomosen (*LA* u. *QA*). Erstere verlaufen aber oberflächlich, nicht die ganze Dicke einer Lamelle durchsetzend und lassen ferner die gabelige Theilung vermissen.

Wieder findet sich in jeder Gefässmasche ein mit Flimmerepithel ausgekleidetes Respirationsloch ( $RL$ ), das in den Interlamellarraum führt. Eine solche die Lamellenbreite durchsetzende Reihe von circa 52 Respirationslöchern entspricht jedesmal einem Wellenthal zwischen je zwei Falten, in deren Basis die zuführenden Längsgefässe verlaufen. Betrachten wir nun das äussere respiratorische Netz, so sehen wir im freien Rand jeder Falte ein starkes abführendes Gefäss ( $LA_1$  dem zuführenden ( $LA$ ) in der Faltenbasis entsprechen. Das erstere ( $LA_1$ ) steht mit letzterem ( $LA$ ) durch Quergefässe ( $QA_2$ ) ebenso in Verbindung wie die zuführenden ( $LA$ ) durch die schon erwähnten tiefen Queranastomosen ( $QA_1$ ). Diese Queranastomosen ( $QA_2$ ) leiten aber das Blut ausser in die mit  $LA_1$  bezeichneten Gefässe in ein System von aufliegenden feinen Röhren, die 10—12 an Zahl jede Falte umgrenzen (Fig. 19  $R$  im Querschnitt und Fig. 3  $R$  von der Fläche gesehen, bei  $QA_2$  sind die Einmündungsstellen in dieses aufliegende Röhrensystem abgebildet, das lebhaft an die Stäbchen-canäle von *Anodonta* und *Unio* erinnert, aber viel feiner ist und der Stäbchen entbehrt). Diese Röhren zeigen vielmehr einen auf allen Seiten gleich dicken vollständig runden Querschnitt einer sehr zarten Wand. Sie haben eine zähe elastische Consistenz und können vermöge ihrer durch diese Eigenschaft bedingte Festigkeit auf eine Stufe mit den Kiemenröhren von *Venus* und *Ostrea* gestellt werden. Das ganze System der abführenden Gefässe mündet in den den medianen Lamellenrand bandartig einfassenden Sammeleanal ( $SC$ ). Ein zweiter aber nicht ebenso grosser Sammeleanal durchsetzt in geringer Entfernung vom freien Rand die ganze Lamellenlänge. Mit ihm communicirt sowohl das zu- als abführende respiratorische Netz durch ein spongiöses Maschenwerk. Die freien Kiemenränder sind in einer Breite von 2 Mm. verschieden in ihrem Bau von dem eben geschilderten grösseren Abschnitt derselben. Hier findet man schmale Falten, mit zahllosen feinen Röhren besetzt, in dem äussersten Abschnitt fehlen diese und an ihrer Stelle tritt ein spongiöses Netz auf, das in die kolbig erweiterten Falten eingebettet ist. Die Grenze zwischen diesen beiden Abschnitten der Kieme wird durch den eben erwähnten Sammeleanal gebildet, der also dicht am freien Rand der Kieme und parallel mit ihm verläuft.

Dieser spongiöse Abschnitt in der Blutbahn der Kiemen erinnert an eine ähnliche Stelle an der Kieme von *Area*, die in Fig. 10  $RF$  abgebildet wurde. Aber hier wie dort ist sie auf einen sehr kleinen Raum beschränkt. Der grösste Theil des respiratorischen Or-



gans hat die in Fig. 3 abgebildeten Falten mit zahlreichen Bahnen für den Kreislauf, und man wird zugeben müssen, dass dieses ganze Gefässsystem noch mehr als bei Anodonta durch seine grosse Regelmässigkeit und Zierlichkeit imponirt.

Da ich die bei Anodonta erwähnten feinen Schleimgewebszüge hier nirgends die Gefässlumina durchsetzen sah, muss ich das die Gefässe einschliessende Gewebe entschieden als intervaskuläres bezeichnen.

Ein weiterer Beweis für das Vorhandensein einer wirklichen Gefässwand war durch die mit Osmiumsäure behandelten Quer- und Längsschnitte gegeben. Einen solchen Querschnitt gibt Fig. 19 mit seinen stark ausgeprägten Falten (*F*) auf den Lamellen (*L*), welche den Interlamellarraum (*IL*) begrenzen. 10—12 Kiemenröhrchen (*R*) besetzen jede solche Falte, in deren Basis der Querschnitt der zuführenden (*LA*), in deren freiem Rand die Querschnitte der abführenden Längsgefässe (*LA<sub>1</sub>*) sich finden. Letztere sowie die Kiemenröhrchen sind wieder von einer Flimmerepithellage bedeckt, die sich jedoch je nach dem Gefässe, welches sie bekleidet, wesentlich differenzirt. Während die die Kiemenröhrchen besetzenden Epithelzellen wie kleine viereckige Kästchen mit einem grossen hellen Kern im dunkeln Plasma nebeneinanderliegen (Fig. 20 *FE*), sind die an den Längsanastomosen aufsitzenden Zellen doppelt so gross und polygonal (Fig. 21 *FE*). Pinselt man dieses Epithel ab, so zeigt sich die Structur der Gefässwand an guten Präparaten aufs deutlichste. Fig. 20 zeigt drei isolirte Kiemenröhrchen (*R*) bei circa 600facher Vergrösserung, verbunden durch ein Stück einer Queranastomose (*QA*) und den aus ihr in die Röhrchen führenden Mündungen. Dieselben zeigen wieder den Glanz structurloser Membran und kleine längliche in ihre Wandung eingestreute Kerne, vielleicht die Reste von Bildungszellen.

Fig. 21 zeigt eine Längsanastomose (*LA<sub>1</sub>*) aus dem freien Faltenrand in seitlicher Ansicht. An solchen fällt zunächst eine gewisse Dicke der Wandung auf, die sich bei verschiedener Einstellung in Form von zweien das Rohr rechts und links begrenzenden Streifen manifestirt. Feine das Licht stark brechende Querfasern entspringen theils von diesen Streifen, theils vor ihnen, theils kommen sie hinter ihnen nach vorn im Bogen hervor (*LF*). Sie inseriren sich mit breiter Basis und verjüngen sich dann, wodurch die Gefässwand ein stacheliges Ansehen erhält. Feine mehr oder weniger parallele Längsfasern kreuzen sie (*LF*). Durch

dieses Fasernetz sieht man kleine Kerne durchschimmern, von denen unentschieden bleiben muss, ob sie Bindegewebs- oder Endothelkerne sind. Dieselbe Figur zeigt noch Reste von aufsitzendem Flimmerepithel (*FE*) und ein Bündel von Muskelfasern (*MF*), an denen das Kiemengewebe von Pinna namentlich in der Umgebung der Gefässe so reich ist.

Die Innenwand sämtlicher Gefässe zeigt das schönste Endothel, das sich nicht nur in den zuführenden Längsgefässen (Fig. 22) und den Queranastomosen (Fig. 20 *QA*) sondern auch in den Kiemenröhrchen nachweisen liess (Fig. 23). Es besteht aus unregelmässigen flachen ineinandergreifenden Platten, die der Quere nach das Lumen auskleiden. Ihre Kittsubstanz ist sehr scharf markirt; sie entsprechen den Bildern, die schon mehrfach Endothelien niederer Thiere zur Anschauung brachten, vollkommen.

Nach alledem erübrigt nur noch das Stützgerüst mit einigen Worten zu berühren, welches Fig. 3 *SG*, Fig. 19 *SG* und Fig. 24 *SG*, letztere in sehr starker Vergrösserung, darstellen. Es findet sich in jedem Wellenthal zwischen je zwei Falten und besteht aus zwei halbrinnenförmigen Leisten, die, sich mit zugeschärfter Kante aneinanderlegend, einen hufeisenförmigen Querschnitt zeigen. Sie sind weiss und glänzend, an ihrem freien Rand mit schönen vier-eckigen Flimmerzellen besetzt und treten auf Essigsäurezusatz mit noch schärferen Contouren hervor. Hinter ihnen stösst man auf Muskelbündel, deren Vorhandensein wohl die grosse Contractilität erklärt, durch welche sich die Pinnakieme auszeichnet, wovon man sich bei noch lebendem Thiere durch leise Berührung der Kiemen leicht überzeugen kann. Diese Contractilität entspricht zugleich dem elastischen Character, den sowohl die Kiemenröhrchen, als die Quer- und Längsfasern der grösseren Gefässe und die Stützrinnen zeigen, da ohne denselben eine solche Formveränderung der Kieme nicht möglich wäre. Vielleicht haben sie alle die Aufgabe als Antagonisten der bedeutend entwickelten Verkürzungsmuskeln zu wirken und die Wiederausdehnung der Kieme nach erschlaffter Muskulatur zu erleichtern. Die in Pinna culminirende Faltenbildung tritt bei

### **Pecten Jacobaea**

in Form einzelner isolirter Coulissen auf. Das bei Pinna die Wellenthäler bildende Gewebe ist verschwunden, dadurch werden die paral-



lelen Falten zu parallelen leicht isolirbaren und auch in der Natur schon theilweise isolirten Coulissen umgewandelt. Die Pectenkieme setzte der Untersuchung bedeutend grössere Schwierigkeiten entgegen, als irgend welche der bisher abgehandelten Formen. Der Grund hiervon lag trotz der schon vorliegenden Injectionen über den Kiemenkreislauf theils in der ausserordentlichen Zartheit des spärlichen Gewebes, welches die einzelnen Stücke des Gefässapparates verbindet, theils darin, dass die meisten Exemplare nicht mehr lebend an Ort und Stelle ankamen. Aber selbst bei ganz frischen Exemplaren ist es wegen der enormen Complicirtheit der Gefässbahnen gewiss nicht minder schwer sich durch Querschnitte und Zupfpräparate zu orientiren. Folgendes liess sich gleichwohl mit aller Sicherheit feststellen.

Die Kieme zeichnet sich zunächst durch das Zurücktreten der Binde substanz aus. Nur der Kiementräger (Fig. 4 *KT*) ist ziemlich massig und schliesst für jede Kieme ein zu- und ein abführendes Gefäss ein (*ZG* und *AG*). Ersteres liegt medianwärts von letzterem und zeigt gewöhnlich einen halbkreisförmigen Querschnitt. Nach aufwärts von diesen spaltet sich der Kiementräger in die Kiemenlamellen (*KL*), zwei kurze Blätter, auf welchen die erwähnten Coulissen aufsitzen. Das äussere Blatt ist in Fig. 4 durch einen Schnitt durch die Coulissenbasis entfernt. Zwischen ihnen liegt der Interlamellarraum (*IL*). Die Coulissen sind äusserst zart in Abständen von  $\frac{1}{3}$  Mm. und ohne irgendwie mit einander verbunden zu sein auf den Kiementräger aufgesetzt und verleihen der ganzen Kieme das Ansehen eines halbgeöffneten Buches, dessen einzelne Blätter durch kleine Zwischenräume den Blick in die Tiefe dringen lassen. Durch diese Zwischenräume circulirt das Wasser. Auf diese Weise wird derselbe Zweck erreicht wie durch die Fensterbildung oder die Respirationscanäle anderer Formen, d. h. die respiratorischen Gefässe sind in grosser Oberfläche dem zur Athmung nöthigen Wasser freigelegt. Dieses Gefässsystem ist ein in jeder Coulisse vollständig für sich abgeschlossenes, nirgends finden sich Anastomosen zwischen zwei Coulissen. Die Anordnung dieser Gefässe ist folgende.

Von dem im Kiementräger (*KF* Fig. 4) verlaufenden zuführenden Gefäss (*ZG*) zweigen rechtwinklig so viele kurze Aeste (*ZG<sub>1</sub>*) ab, als Coulissen vorhanden sind und zwar immer auf denjenigen Kanten der Coulissen, die vom Interlamellarraum abgekehrt sind. Diese Stämmchen lösen sich sehr bald in eine schon mit blossen Auge an der injicirten Kieme sichtbare fältige Membran

auf, die bis beiläufig in die Mitte der Couliissenhöhe reicht und »Faltengefäss« heissen soll *FG*.

Es wird erst bei Injectionen deutlich durch Aufblähung, was ich besonders betone, und zeigt dann ungefähr das durch die Abbildung dargestellte Aussehen. Bei stärkerer Vergrösserung sieht man, dass die farbige Injectionsmasse ein dichtes Maschenwerk gefüllt hat, das eine gewisse Aehnlichkeit mit den Capillargefässen in der Lunge höherer Thiere zeigt. In der Mitte dieses Maschenwerkes findet man noch den Hauptast verlaufen. In derselben Höhe der Kiemenbreite verjüngt sich die ganze Falte wieder zu einem einfachen Gefässrohr. Man wird durch die parallele Anordnung dieser Gefässe und ihren Ursprung aus dem Sinus branchialis afferens unwillkürlich an die Kammgefässe anderer Formen erinnert. Leider gelang es mir nicht zu constatiren, wie sie am freien Rand in den abführenden Theil des Gefässsystems übergehen. Dass man in ihnen wirklich den zuführenden Theil desselben vor sich hat, bewiesen die Injectionen vom zuführenden Gefäss aus, wobei sie sich jedesmal in schönster Weise füllten, während der andere Abschnitt nur durch Injectionen vom abführenden Sammelgefäss aus zu füllen war.

Das abführende Stromgebiet besteht erstens aus einem blutführenden sehr bedeutend entwickelten Stützgerüst, an welches sich zwei Halbcouliissen ansetzen. Fig. 25 gibt den Querschnitt einer Coulissee. Ich erwähne zuerst das zuführende oder Faltengefäss (*FG*), dann das Stützgerüst (*SG*) und die an ihm ansitzenden mit den Kiemenröhrchenquersehnitten besetzten »Halbcouliissen« (*HC*).

Die Kiemenröhrchen zeigen dieselbe elastische Beschaffenheit und dasselbe Caliber wie bei Pinna und umgeben in einer Anzahl von 13—15 eine Halbcoulissee. Bei seitlicher Ansicht fallen an ihnen in regelmässigen Abständen sich findende seitliche comprimirte flache solide schwach gestreifte sporenartige Fortsätze auf (Fig. 20 *RS* und Fig. 4 *RS*), die bei Seitenansicht einer ganzen Coulissee eine regelmässige Querstreifung hervorrufen. Ich nenne sie »Röhrensporen«. Sie finden sich in einer Anzahl von circa 15—18 an jedem Röhrchen und zwar immer nur an der einen Seite einer Coulissee. Sie scheinen dazu zu dienen das Aneinanderlegen zweier Couliissen zu verhindern und sie immer in einem gewissen Abstand von einander zu erhalten, der dem durchspülenden Wasser eine freie Passage eröffnet.

Die Kiemenröhrchen senken sich nach unten convergirend und schraubenartig gewunden ins Gewebe des Kiementrägers ein und



ergiesen sich in den abführenden Sammelcanal (Fig. 4 *Sbe*) Sinus branchialis efferens.

Geradezu phantastisch erscheint der Querschnitt des hinter dem Faltengefäss in jeder Coulisse sich befindenden Stützgerüsts. Ich würde selbst bei den ersten Querschnitten an eine Art Kunstproduct gedacht haben, wenn ich nicht mit einer consequenten Regelmässigkeit auf vielen Querschnitten immer wieder dasselbe sonderbare Bild bekommen hätte, dessen Deutung schliesslich doch noch glückte.

Ehe ich zur näheren Beschreibung des Querschnittes übergehe sei auf die Flächenansicht dieses Gerüsts (Fig. 4 *SG* und Fig. 26 *SG*) hingewiesen, in welcher es sich als ein leistenförmiges Gebilde präsentiert, das bei Injectionspräparaten in seinem dem Faltengefäss zugekehrten Abschnitt einen gerade verlaufenden Canal *AC* zeigt, hinter welchem ein zweiter unregelmässig gewundener ebenfalls mit Injectionsmasse gefüllter, spongiös erscheinender Canal durch die ganze Länge hinzieht (*AC*<sub>1</sub>). Nun zum Querschnitt Fig. 25. Hier wird zunächst klar, dass diese Stützleiste aus zwei Abschnitten besteht, einem vorderen hufeisenförmigen (Fig. 25 *H* und Fig. 20 *H*), dessen Mitte zwei wulstige Verdickungen zeigt und an dessen freien Enden sich zwei Halbconlissen ansetzen (*HC*) — und einem hinteren X-förmigen (Fig. 25 *X*). Beide sind stark glänzend, gelblich gefärbt und von knorpelähnlicher Consistenz. Sie zeigen eine schwache Streifung oder Schichtung. Eine spärliche Bindesubstanz von ähnlicher Beschaffenheit, aber etwas dunkler, verbindet beide Abschnitte (Fig. 25 *BS*). Die hinteren Schenkel des X-förmigen Abschnittes sind sehr biegsam, da sie sich auf verschiedenen Querschnitten vielfach nach auswärts oder einwärts gebogen finden, während sie an ganz gelungenen die abgebildete regelmässige Anordnung zeigen. Zwischen ihnen findet sich das Lumen des Canals (*AC*), der mit der gleichen Bezeichnung versehen in Fig. 4 u. Fig. 25 in seitlicher Ansicht abgebildet ist. Die vorderen Schenkel des X-förmigen Abschnittes fassen das Lumen des zweiten abführenden und mäandrisch gewundenen Canals (*AC*<sub>1</sub>) zwischen sich (Fig. 25 u. 26). In Fig. 25 stehen diese beiden Canäle durch eine schmale Anastomose in Verbindung; diese findet sich jedoch nicht durch die ganze Länge des Rohrs. Bei etwas tiefer oder höher gelegenen Querschnitten findet sich statt ihrer eine schmale Brücke, welche die beiden Canäle vollständig trennt, nach einigen weiteren Schnitten findet sich wieder eine Anastomose und so fort in regelmässiger Abwechslung. Hierdurch kommt die eigenthümliche Zeichnung zu Stande, welche bei

seitlicher Ansicht des Stützknorpels (Fig. 20) sofort unsere Aufmerksamkeit in Anspruch nimmt. Sie ist der Ausdruck zweier seitlich geschener in diesem Knorpelbalken verlaufender und abwechselnd mit einander anastomosirender, dann wieder durch Substanzbrücken geschiedener Canäle, von denen durch Injectionen deutlich bald mehr der eine bald mehr der andere gefüllt wird.

Essigsäurezusatz lässt sowohl das Stützgerüst als auch die Kiemenröhrchen unverändert und schärft nur ihre Contouren, ein Beweis für ihren elastischen Character.

Einen Flimmerepithelbeleg konnte ich nur für das Stützgerüst nachweisen, um die Röhrchen herum fand ich nur formlose krümelige Massen, die aber allerdings die durch Wasserverlust stark veränderten Epithelien sein könnten.

Ein Entothelnachweis misslang wegen Mangel hinreichend frischen Materials und ich lasse daher die Frage nach seiner Existenz offen, obwohl mir solche nach Analogieen mit anderen Formen sehr wahrscheinlich scheint.

Denkt man sich bei Pinna (siehe Fig. 19) je einen Stützgerüstquerschnitt (SG) mit den an seinen beiden Schenkeln ansitzenden 2 Falten isolirt, so bekömm't man ein Bild, das mit dem eben erwähnten Querschnitt einer Pectencoulisse eine unverkennbare Aehnlichkeit aufweist, nur ist bei letzterem das Gewebe auf ein Minimum reducirt.

### Schlussbemerkungen.

Schliesslich sei es mir gestattet, die Resultate früherer Untersuchungen in chronologischer Reihenfolge aufzuführen, um meine eigenen Untersuchungsergebnisse damit vergleichen zu können. Ich hatte den Hauptnachdruck darauf gelegt, die Circulation der betreffenden Species oder Familie in den Kiemen festzustellen, um von bestimmten Anhaltspuncten ausgehend unterscheiden zu können, was blutführende Röhre, was solides Stäbchen sei und wieviel dem eigentlichen Kiemengewebe, der Bindesubstanz angehöre. Aus dem Resultat der Injection, der Untersuchung im frischen Zustand und der in Osmiumsäure gehärteten Querschnitte ergab sich dann der Bau der Kiemen und aus der Uebersicht der auf diese Weise untersuchten Formen der Versuch die phylogenetische Entwicklung dieses Organs zu errathen. Solche Versuche sind nicht neu. Schon ALDER und HANCOCK stellen nach ihren Erfahrungen drei verschiedene Kiemenformen



auf. Ehe ich jedoch auf sie näher eingehe sei der früher erschienenen Abhandlung von ALDER and ALBANY HANCOCK <sup>1)</sup> erwähnt, nach welchen pag. 370 die Kieme von *Pholas* durch regelmässig wiederkehrende Septa in Kiemenfächer zerfällt. Quergefässe gehen von den gerade aufsteigenden Röhren, den sogenannten Kammgefässen ab: dünne Kiemenstäbchen, welche parallel den Kammgefässen ziehen, vollenden die Aebnlichkeit dieser Anlage mit der von *Venus*. (Siehe Fig. 16.) Die beiden Autoren haben auf Taf. XV Fig. 2 drei Kiemenfächer so vorthellhaft abgebildet, dass man den Querschnitt der Kieme und einen Theil des Längsschnittes übersehen kann, und auch an letzterem finde ich völlige Uebereinstimmung mit meiner Fig. 2. Der Typus der *Pholaskieme* stimmt also vollständig mit dem von *Venus Chione*, den ich als den Beginn und Uebergang zur Faltenkieme bezeichnet habe. Nach ALDER and ALBANY HANCOCK ist die Kieme von *Mya arenaria* vollkommen derjenigen der *Pholadinae* gleich.

In den Ann. and Magaz. of natural. History f. the years 1852 and 1853 finden sich von ALDER and HANCOCK drei Kiemenformen aufgestellt:

- 1) Die Fadenkieme. Sie besteht aus Fäden, die entweder ganz frei oder nur leicht verbunden in bestimmten Abständen stehen. (*Anomia*, *Mytilus*), nach meiner Untersuchung gehört hierher noch *Area Noë*.
- 2) Die durchbrochene Kieme, die aus einem Netzwerk von Gefässen besteht: *Mya*, *Pholas* und wie ich schon anführte *Venus*. Auch die Najadenkieme gehört insofern hierher, als sie aus zwei parallelen von Respirationscanälen durchbohrten Gewebsplatten besteht, die noch keine Tendenz zur Faltenbildung zeigen. Allerdings hat sich das Gefässsystem schon bedeutend bei ihnen complicirt.
- 3) Die Faltenkieme, bei welcher die Lamelle von queren Falten mit feinem Gefässnetz bedeckt ist: *Ostrea*, *Myochama*, *Cochlodesma*, *Solen*, *Cardium*, *Chamostrea* und am exquisitesten *Pinna*. Ich füge diesen noch eine vierte Kiemenform bei, die
- 4) Coulissenkieme von *Pecten*.

Eine weitere Abhandlung von ALBANY HANCOCK <sup>2)</sup> ist für den

<sup>1)</sup> On the branchial currents in *Pholas* and *Mya*. With a Plate. in Annal. and Magaz. of nat. hist. 1851.

<sup>2)</sup> On the animal of *Chamostrea albida*. Mit 2 Tafeln in the Ann. and Mag. nat. hist. 1853. pag. 106.

vorliegenden Zweck deshalb lehrreich, weil aus ihr hervorgeht, dass die mit Siphonen versehenen Lamellibranchier auch eine Faltenkieme besitzen, die denen der Asiphonen, wie es scheint in Allem gleicht. Hier wie dort ist der Eingang in den Interlamellarraum und die Kiemenfächer durch Scheidewände am Insertionsrand scharf markirt. Seltsamerweise wird angegeben<sup>1)</sup>, dass nur ein Kiemenpaar vollständig entwickelt sei und aus zwei Lamellen bestehe, das andere sei rudimentär und bestehe nur aus einer, gerade wie bei *Myochama axonioides*. Darin unterscheiden sie sich, aber sonst herrscht manche Uebereinstimmung. Die äussere Fläche ist nämlich bedeckt mit kleinen dichtstehenden querverlaufenden Falten, wie ich sie an *Pinna* abgebildet (Fig. 3). Die Fig. 3 auf Taf. IV der Autoren gibt davon ein vortreffliches Bild. Zwischen den Falten sind die Fenster für den Durchgang des Wassers; »die Falten tragen ein freies Gefässnetz«. Die Verfasser zeichnen 7 feine Röhren von demselben Verlauf und derselben Anordnung, wie sie bei *Pinna* von mir dargestellt sind. Dieser Bau stimmt vollständig mit *Mya* und *Pholas*, bei denen jedoch die Faltenbildung viel weniger entwickelt ist, weshalb ich sie oben unter 2) der Autoren anführte. Bei *Myochama* sind die Falten nach Angabe derselben noch nicht so zahlreich wie bei *Chamostrea*, weniger hoch gleichen sie mehr jenen von *Cochloidesma*. — G. P. DES HAYES<sup>2)</sup> enthält nichts, was bei dieser Arbeit besonders zu berücksichtigen wäre. Der Artikel ist, was Kiemen betrifft, viel zu allgemein gehalten. Aber das ist zu betonen, dass pag. 699 ein sehr guter Holzschnitt den Bau der Kieme in Bezug auf die Anordnung der Kiemenfächer und die fensterartigen Oeffnungen der Lamellen erläutert, besser als ich sie in irgend einem anderen Werke gefunden.

Weitans am eingehendsten aber behandelt T. WILLIAMS<sup>3)</sup> den Bau der Acephalenkieme, die er mit sehr scharfem Auge untersucht hat. Er stellt die Selbständigkeit, die völlige Trennung jedes Gefässrohrs der Kieme von dem anderen als oberste Regel hin. Diese Röhren reihenweise nebeneinander gelegt bilden das Kiemenblatt — meine Kiemenlamelle. — Zwei Kiemenblätter über einandergelegt bilden eine Kieme. Zwischen den Gefässröhren bleiben Zwischen-

<sup>1)</sup> Ebenda pag. 287 und Taf. XI.

<sup>2)</sup> *Cyclopaedia of anatomy and physiology*. Vol. I. Art. *Conchifera*.

<sup>3)</sup> WILLIAMS on the Mechan. of Aquatic Respiration in Intervertebrate Animals in the *Ann. a. Magaz. of nat. hist.* Octob. 1854.



räume für den Durchgang des Wassers. Werden diese häufig unterbrochen durch Brücken des Kiemengewebes, so werden die spaltförmigen Passagen für das Wasser in längliche Zugänge umgewandelt, durch welche es in den Interlamellarraum dringt. Werden diese Brücken häufiger und massiger, so bleiben nur noch ovale Oeffnungen übrig. WILLIAMS urgirt mit solchem Nachdruck diese Auffassung, weil ihm ganz besonders daran lag, die Missverständnisse endlich aus der Literatur zu beseitigen, die ihm die Brauchbarkeit der einschlägigen Werke in so zweifelhaftem Lichte erscheinen liessen<sup>1)</sup>.

Dieses Streben hat ihn vielleicht etwas zu weit geführt, und er hat die Complicationen vielleicht etwas weniger betont, als er es hätte thun sollen, aber abgesehen davon kann man die Arbeit geradezu fundamental nennen und sie verdient keineswegs die Geringschätzung, mit welcher sie in dem Werk von BRONN und dem POSNER'schen Schriftchen abgeurtheilt wird. Man hat namentlich seinen Abbildungen Unklarheit vorgeworfen. Dieser Vorwurf ist nur in sofern berechtigt, als der Schatten bisweilen am unrechten Platz sitzt und dadurch etwas verwirrt, aber das sind nebensächliche Dinge. Versteht man erst selbst den Bau der betreffenden Kiemen einigermaßen, so lernt man die Wahrheit seiner schematischen Darstellung vollkommen würdigen. So sind die Fig. 4, 5, 6<sup>2)</sup> mit ganz geringfügigen Ausnahmen vollkommen zutreffend, und wenn sich mit Fig. 11, 12 und 13 ebenda nichts anfangen liess, so rührt dies wohl daher, dass sie verkehrt in die Tafel gesetzt wurden, um Raum zu sparen. Im Original als Fig. 17, 23 und 24 wirken die Schatten ganz correct. Wird aber eine solche Zeichnung auf den Kopf gestellt, so rächt sich die allzugrosse Sparsamkeit des bemessenen Raumes. Auch ein von POSNER so schwer vermisst<sup>3)</sup> Querschnitt, und zwar einer Mytiluskiemenröhre, findet sich in WILLIAMS Abhandlung und kommt der Wahrheit viel näher als die von POSNER abgebildeten Querschnitte desselben Thieres. Ja POSNER hat sogar in seinem kritischen Eifer die schönen Gewebsverbindungen bei Mytilus übersehen und manches andere, was WILLIAMS ebenfalls naturgetreu abgebildet hat.

<sup>1)</sup> Er beginnt seine Abhandlung mit den Worten: The mist upon this branch of natural history etc.

<sup>2)</sup> Bei BRONN, die Klassen des Thierreichs, zu finden Band III Taf. XXX.

<sup>3)</sup> a. a. O. pag. 35.

Von welchen richtigen Principien WILLIAMS bei der Beschreibung des feineren Kiemenbaues ausging mag folgendes Schema geben, das er an die Spitze seiner Ausführungen stellte. Er betrachtet:

- 1) »die parallelen Gefässe oder die Fäden, welche die Lamellen bilden,
- 2) die Kiemenränder
  - a) den Insertions-
  - b) den freien Rand,
- 3) die queren Verbindungen zwischen den Röhren.
- 4) die Wasseröffnungen und Röhren, welche zwischen die Lamellen führen,
- 5) das System der Flimmerzellen an den Kiemen.

Die Kiemenfäden sind ihm Röhren, deren Seiten verhältnissmässig steif sind, die gegenüberliegenden Seiten der Röhre sind durch einen Knorpel gestützt, sie stellen hohle Halbeylinder dar. Diese Röhren sind seitlich nicht durchbrochen. Die queren Verbindungen stellen bei *Mytilus* keine Gefässe dar . . . .« Bis hierher ist die Kieme einiger Formen haarscharf und tadellos gezeichnet. Nun aber reisst das Bestreben, diesen einfachen Typus zähe fest zu halten, den Autor zu der Behauptung fort, es gebe keine Queranastomosen wie HANCOCK annimmt; was aber falsch ist. Bei *Unio*, *Anodonta*, *Cardium* etc. sind solche injicirbar und schon vielfach injicirt. WILLIAMS hat ferner gefunden, dass in einem Kiemenfaden zwei Gefässe nebeneinander laufen können, wie bei *Pecten*, *Kellia*, *Area*, *Solen*, *Unio*, *Venus*, was wenigstens für *Area* vollkommen richtig ist, für *Pecten*, *Unio* und *Venus* aber freilich nur mit gewissen Modificationen angenommen werden kann, die oben dargestellt und erläutert wurden. Cfr. die betreffenden Stützgerüste.

Bei WILLIAMS finden sich allerdings auch manche irrige Angaben, deren ausführliche Widerlegung jedoch zu weit führen würde und bei dem heutigen Stand der Dinge nicht in extenso nothwendig sein dürfte. Ich habe deshalb nur das Zutreffende seiner Beobachtungen hervorgehoben. Aus demselben Gesichtspunct finden die folgenden Sentenzen Platz, wie man die mit sichtlicher Erregung über den Erfolg niedergeschriebenen Sätze bezeichnen kann:

Das Stützgewebe der Kieme tritt unter zwei Formen auf:

- 1) als Stützgewebe zwischen den Kiemenfäden, um sie zur Lamelle zu vereinigen, »the intervectal framework« etc.



2) als Stützgewebe zwischen den Lamellen »the interlamellar framework«, unsere Septen und Septalgewebe.

Bezüglich des ersteren kommt eine Fülle richtiger Angaben. So z. B. »das Stützgewebe zwischen den Kiemenfäden ist einem grösseren Wechsel unterworfen, als das zwischen den Lamellen. Es scheidet in seinem Verlauf die Spalten zwischen den Kiemenfäden und verwandelt sie in Oeffnungen oder längliche Parallelogramme. Fehlt dasselbe wie in *Thracia*, dann sind die Wasserspalten frei vom Insertions- bis zum freien Rand. Cfr. ähnliche Verhältnisse, die ich bei *Area* fand.

Bei *Mytilus* bildet es fleischige Knötchen, bei *Cardium* ist es nahezu unsichtbar, bei *Venus* tritt es als flache Bündel auf, bei *Pholas* wird es membranös. In physiologischer Hinsicht ist es von höchster Bedeutung. Es bestimmt die Grösse der Wasserzugänge. Sind diese klein, so wird der Respirationsstrom bedeutend zertheilt, sind sie gross, so wirken sie im umgekehrten Sinne. Bis hierher ist jeder Ausspruch zutreffend; nun beginnt jedoch gleich wieder ein Angriff gegen die seit LANGER's Injectionen zweifelloste Thatsache, dass in diesem Stützgewebe bei vielen Formen Queranastomosen der Blutbahnen verlaufen. Ich kann heute darüber weggehen und auf meine Figuren 2, 3, 5 u. 6 verweisen. Die Mittheilungen über die Septen stimmen mit den geläufigen Auffassungen überein, doch verdient es Beachtung wie sehr WILLIAMS die Contractilität gerade dieses Abschnittes des Kiemengewebes betont. Bei den marinen Formen hat man eben häufiger Gelegenheit dies zu sehen, cfr. *Pinna*, während unsere Süsswasserformen kaum eine solche Fähigkeit errathen lassen. Sie werden wohl auch Contractilität besitzen, die Muskelbündel in dem Septalgewebe sprechen ja dafür zur Genüge.

Ich muss gestehen, dass, als ich nach Beendigung meiner Untersuchung die WILLIAMS'sche Abhandlung zur Hand nahm, ich sehr überrascht war eine so vielfache Uebereinstimmung mit meinen Resultaten zu finden. Ich war um so mehr darüber erfreut, als gerade diesem Manne häufig ein Vorwurf von Unklarheit und Unrichtigkeit gemacht wurde, der wohl nur aus einer oberflächlichen Kenntniss seiner Arbeit entsprungen ist. In wie weit sich meine Anschauungen von den seinen unterscheiden, dürfte aus den obigen Angaben zur Genüge klar geworden sein.

Die Erfahrungen der angeführten Autoren ergänzen die Lücken meiner Untersuchungen wenigstens bezüglich der Morphologie in

erfreulicher Weise so vollständig, dass durch ihre Angaben sich eine Reihe zusammenstellen lässt, in der sich für sämtliche 10 Ordnungen der Acephalen, wie sie J. VICTOR CARUS aufführt, Repräsentanten finden. Ich will mit dem nachfolgenden Schema keineswegs bezwecken, dass die jede Ordnung repräsentirende Species als Typus sämtlicher übriger Familien und Species betrachtet werde. Dass dem nicht so sei beweisen schon die zu einer Ordnung gehörenden aber grundverschiedenen Typen von *Mytilus* und *Pinna*. Ich will nur die gewonnenen Resultate systematisch zusammengefasst zur Anschauung bringen, indem ich zuerst die untersuchten Repräsentanten dieser 10 Ordnungen aufführe und dann diese wieder nach ihrem Kiemenbau ordne.

1. Ordnung; Pholadacea . . . . .	Pholas dactylus,
2.       -       Myacea . . . . .	Mya arenaria,
3.       -       Tellinacea . . . . .	{ Myochama axomioides,
	{ Cochloidesma,
	{ Solen,
4.       -       Veneracea . . . . .	{ Venus Chione,
	{ Cardium edule,
5.       -       Chamacea . . . . .	Chamostrea albida,
6.       -       Lucinacea . . . . .	Kellia,
7.       -       Unionacea . . . . .	{ Unio margaritifera.
	{ Anodonta,
8.       -       Arcacea . . . . .	Area Noë,
9.       -       Mytilacea . . . . .	{ Pinna nobilis
	{ Mytilus edulis.
	{ Anomia,
10.      -       Ostracea . . . . .	{ Pecten Jacobaea,
	{ Ostrea hippopus.

---

1. Fadenkieme . . . . .	{ Area Noë,
	{ Mytilus edulis,
	{ Anomia,
	{ Scrobicularia,
2. durchbrochene Kieme (Blattkieme) . . .	{ Anodonta,
	{ Unio,



	(Pholas,
	Venus.
	Mya,
	Ostrea,
3. Faltenkieme . . . . .	Solen,
	Myochama,
	Cochlodesma,
	Chamostrea,
	Cardium,
	Pinna,
4. Coulissenkieme . . . . .	Pecten.

Es erübrigt nur noch Einiges über den Flimmerepithelbeleg und das Stützgerüst anzuführen. Den Bau der den ersteren zusammensetzenden Elemente habe ich im Allgemeinen schon beschrieben. Sein Zweck ist bei den sehr wenig beweglichen und obendrein meist in bedeutenden Tiefen und wenig bewegtem Wasser sich aufhaltenden Thieren einen constanten Wasserstrom durch die Kieme zu erhalten, der nach ALBANY HANCOCKS interessantem Versuch vom Insertionsrand durch die Kiemenfächer und den Interlamellarraum zum freien Rande geht. Von welcher wichtiger physiologischer Bedeutung auf den Vorgang der Athmung diese Flimmerbewegung ist geht hieraus wohl hervor. Eine andere hier jedoch nicht in Betracht kommende Function dieses Epithels ist die Fortschaffung der Eier beim Brutgeschäft.

Vom Stützgerüst möchte ich die Consistenz und chemische Zusammensetzung noch flüchtig berühren. Ich fasse es als partielle Verdickung der die Gefässwand darstellenden structurlosen, elastischen Membranen auf, die in manchen Fällen und vielleicht nur bei Süßwasserformen — Anodonta und Unio — kohlensauren Kalk eingelagert zeigen. Man hat sie bisher mit dem allgemeinen Namen Chitin bezeichnet oder als eine Art Knorpel aufgefasst. KOLLMANN<sup>1)</sup> hat jüngst gezeigt, dass keine dieser Bezeichnungen zutreffend ist. Das Stützgerüst der marinen Formen, ebenso die kleinen

<sup>1)</sup> J. KOLLMANN. Structurlose Membranen bei Wirbelthieren und Wirbellosen. Sitz.-Ber. d. math. phys. Klasse d. k. b. Akademie der Wissenschaften. 1876. Heft II.

Stäbchencanäle bestehen aus verdichtetem Gallertgewebe, das bei den Wirbellosen wie bei den Wirbelthieren bald in der Form von structurlosen Häuten auftritt, bald in plattenartigen massigeren Anhäufungen. Siehe das complicirte Stützgerüst von Pecten (Taf. XVI, Fig. 25 u. 26), die einfacheren Platten bei Area (Taf. XV, Fig. 8 und Taf. XVI, Fig. 14) oder jene von Venus (Fig. 18 *SG*), Pinna (Fig. 24 derselben Tafel). Alle gehören zur selben Gewebsform und sind Massen sogenannter structurloser Substanz — verdichtetes Gallertgewebes.

Bei den Unionaceen hat dieses verdichtete Gallertgewebe noch kohlensauren Kalk aufgenommen, den es bei Anwendung von Säuren unter Aufbrausen verliert.

Was die Beschaffenheit der Blutbahnen betrifft, so kreist das Blut in der Acephalenkieme theils in glatten structurlosen mit Endothel ausgekleideten Gefässen, wie bei Mytilus, theils in einer Combination von solchen endothelhaltigen Röhren und eingefügtem spongiösem Gewebe — Area — das wahrscheinlich lacunär ist, d. h. interstitielle Lücken besitzt, wie es ja auch im Eingeweidesack dieser Thiere als Uebergang von den wirklichen Capillaren zu den Venen vorkommt. Es ist übrigens durch den Nachweis des Endothels innerhalb der aus structurloser Substanz gebildeten zahlreichen Röhren gezeigt worden, dass eine lacunäre Bahn bei gewissen Formen, wie z. B. Mytilus, in den Kiemen gar nicht existirt, sondern das Blut nur in wirklichen Gefässen strömt.

In anderen Formen, Area, ist die lacunäre Bahn auf ein ganz kleines Gebiet beschränkt und kommt nur an der Basis und an der Umbiegungsstelle vor (Taf. XV, Fig. 9 u. 10). Auch bei Pinna ist der grösste Theil der Blutbahn in der Kieme aus zweifellosen Gefässen gebildet (Taf. XVI, Fig. 22, u. 23). Nur bei den Süsswasserformen scheint die lacunäre Bahn grösser; wenigstens ist die Schwierigkeit, Endothelien nachzuweisen, für diese Formen noch nicht überwunden.

München, den 11. October 1876.

---



## Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche zuführende Blutbahnen sind blau, die abführenden roth dargestellt.  
Die Richtung des Blutstroms ist durch Pfeile angedeutet.

### Tafel XIV.

Fig. 1. *Mytilus*. Vergr. 150.

*IR* Insertionsrand.

*Sba* Das grosse zuführende Gefäss oder Sinus branchialis afferens.

*Sbe* Das grosse abführende Gefäss, Sinus branchialis efferens.

*IL* Interlamellarraum.

*FR* Freier Rand mit den Umbiegungsstellen der Kiemenröhrchen von einer Lamelle in die andere.

*QV* Querverbindungen aus Gallertgewebe zwischen den Röhrchen einer Lamelle.

*QV<sub>1</sub>* Solche zwischen den Röhrchen der beiden Lamellen, den Interlamellarraum durchsetzend.

*E* Erhabenheiten zum Ansätze der obigen Verbindungen.

Das zwischen Insertionsrand und freiem Rand liegende Stück ist durch einen beide Lamellen durchtrennenden Schnitt entfernt.

Fig. 2. *Venus Chione*. Vergr. 150.

*Sbe* Sinus branchialis efferens, geschlitzt, um die spaltförmigen Mündungen der Kiemenröhrchen zu zeigen.

Das grosse zuführende Gefäss ist im Interesse der Deutlichkeit weggelassen, ebenso die die

*KG* Kammgefässe umhüllenden Septa.

*KF* Kiemenfach.

*QA* Queranastomosen, welche in die Kiemenröhrchen münden. Siehe solche Mündungen unter dem abgeschnittenen Röhrchen.

*FR* Freier Rand.

Fig. 3. *Pinna nobilis*. Vergr. 150.

Der freie Rand ist durch einen durch beide Lamellen geführten Schnitt abgetrennt. Die mediale Lamelle ist halb umgeschlagen, um ihre dem Interlamellarraum zugekehrte Fläche zu zeigen.

*Sba* Das grosse zuführende Gefäss.

*KG* Kammgefässe.

*VA* Ein den Interlamellarraum durchsetzender Verbindungsast.

- LA* Längs- }  
*QA* Quer- } Anastomosen, beide zusammen bilden das zuführende  
 respiratorische Netz.  
*RL* Respirationslöcher.  
*F, F* Falten auf der medialen Lamelle, in deren Basis die Längs-  
 anastomosen des zuführenden respiratorischen Netzes verlaufen.  
*LA<sub>1</sub>* Längsanastomosen des abführenden Respirationsnetzes im  
 freien Faltenrand.  
*QA<sub>2</sub>* Queranastomosen dieses Netzes mit den Mündungen in die  
 ihnen aufliegenden Kiemenröhren.  
*SC* Sammelcanal in welchen sich das abführende respiratorische  
 Netz ergiesst.  
*A* Anastomosen, welche diesen mit dem auf der Figur entfernten  
 Sinus branchialis efferens in Verbindung setzen.  
*SG* In der Tiefe zwischen zwei Falten liegendes Stützgerüst.  
 Siehe Taf. XVI Fig. 13 und 18.

Fig. 4. *Pecten Jacobaea*. Vergr. 150.

- KT* Kiementräger.  
*Sba* Das grosse zu- }  
*Sbe* Das grosse ab- } führende Gefäss.  
*KL* Kiemenlamelle, von welcher die Coulissen weggeschnitten  
 sind.  
*C* Coulissen.  
*IL* Interlamellarraum.  
*ZG<sub>1</sub>* Die rechtwinklig vom Sinus branchialis entspringenden Ge-  
 fässäste, welche sich in die  
*FG* Faltengefässe auflösen.  
*SG* Stützgerüst mit eingeschlossenem mäandrischen Canal. Siehe  
 Taf. XVI Fig. 20.  
*KR* Kiemenröhren.  
*RS* Röhrensporen.

Der freie Rand ist auf der Figur durch einen durch die Mitte der  
 Coulissen gelegten Schnitt entfernt.

Fig. 5. *Anodonta*. Vergr. 150.

- Diese Figur bietet dieselben Verhältnisse wie Fig. 3 von *Pinna*.  
*ML* Die halb umgeschlagene mediale Lamelle.  
*IS* Insertionsrand.  
*Sba* Zu- }  
*Sbe* Ab- } führende grosse Gefässe.  
*KG* Zuführendes Kammgefäss.  
*VA* Verbindungsast von einem solchen Kammgefäss zum andern.  
*Sp* Septum.  
*QA<sub>1</sub>* Quer- }  
*LA<sub>1</sub>* Längs- } Anastomosen, letztere häufig gabelig getheilt. Beide  
 zusammen bilden das zuführende respiratorische Netz.  
*RL<sub>1</sub>* Die engere in den Interlamellarraum führende Oeffnung der  
 respiratorischen Canäle.  
*QA<sub>1</sub>* Quer- }  
*LA<sub>1</sub>* Längs- } Anastomosen des abführenden respiratorischen Netzes.  
*RL* Aeussere grössere ovale Oeffnung der Respirationscanäle.



*SC* Stäbchencanal, der, wie in der Nähe von *LA*<sub>1</sub> sichtbar, mit den Längsanastomosen des abführenden respiratorischen Netzes communicirt.

*S* Chitinstäbchen.

*KG*<sub>1</sub> Abführendes Kammgefäß.

Fig. 6. Querschnitt einer Anodontakieme, der<sup>e</sup> in der (Vergr. 150.)

*AL* äusseren Lamelle die beiden Queranastomosen getroffen, in der

*IL* inneren Lamelle unter ihnen durchgegangen ist und die

*RC* Respirationscanäle eröffnet hat.

*IL* Interlamellarraum.

*Sp* Septum.

*LA* Verbindungsast in einem Septum zur anderen Lamelle herüberziehend.

*KG* Kammgefässe im Querschnitt.

*QA* Queranastomose des zu- }  
*QA*<sub>1</sub> - des ab- } führenden respiratorischen Netzes,  
 beide durch gabelige Längsanastomosen communicirend. Das Gewebe zwischen beiden ist mit rundlichen Kugeln von kohlensaurem Kalk durchsetzt.

*S* Stäbchenquerschnitte.

*MM* Muskelverbindungen zwischen den Stäbchen.

*SC* Querschnitte der Stäbchencanäle und ihre Verbindungen mit dem Quergefässe des abführenden Netzes.

*IL* Zeigt die histologischen Elemente des Gewebes in Spindeln und rundlichen Pigmentschollen eingezeichnet. Die Querschnitte der Stäbchencanäle sind weggelassen.

### Tafel XV.

Fig. 7. Area Noë. Schematischer Schnitt vom freien Rand gegen den Insertionsrand senkrecht auf die Kiemenfläche durch beide Lamellen gelegt. Vergr. 50.

*FR* Freier Rand.

*IR* Insertionsrand.

*Sbe* Abführende }  
*Sba* Zuführende } Gefässe im Querschnitt.

1 Querschnitt der medialen Lamelle }  
 2 - - lateralen - } der inneren Kieme.  
 3 - - medialen - }  
 4 - - lateralen - } der äusseren Kieme.

2 u. 3 aufsteigende }  
 1 u. 4 absteigende } Schenkel der Kiemenröhrchen.

*RW* Der gegen den Insertionsrand zu gelegene Randwulst im Querschnitt, unter welchem man in den

*IL* Interlamellarraum gelangt.

*U* Umbiegungsstelle mit schwach }  
*U*<sub>1</sub> - - stark } entwickelter Gefässfalte.

Siehe Fig. 4.

*FB* Flimmerbüirsten. Siehe Fig. 4.

*ZWR* Zwischenkiemenraum.

Der Pfeil deutet die Richtung des durch die rostartigen Maschen der Lamellen fließenden Wassers an.

Fig. 8. Querschnitt der Röhren von *Arca Noë*. Vergr. 200.

*SG* Das gegen das Lumen vorspringende Stützgerüst, welches das Röhren in einen zu- und abführenden Abschnitt theilt.

*E* Endothelkerne.

Fig. 9. Faltige Ursprungsstelle der Kiemenröhren von *Arca Noë*. Vergr. 150.

*SG* Pigmentirtes Stützgerüst.

*M* Muskelzüge, welche dasselbe an seiner Ursprungsstelle verbinden.

Fig. 10. *Arca Noë*. Faltige Umbiegungsstelle der Röhren am freien Rand. Vergr. 150.

*R* Rand der Umbiegungsfalte.

*RF* Randfalte.

*FR* Freier Rand.

*FB* Flimmerbürste.

## Tafel XVI.

Fig. 11. *Arca Noë*. Endothelzelle. Vergr. 300.

Fig. 12. Schematischer Schnitt durch die *Mytilus*kieme. In derselben Weise wie Fig. 1.

*FR* }  
*Sba* } wie Fig. 1.  
*Sbe* }  
*IL* }

*QV<sub>1</sub>* Gewebsverbindung zwischen zwei Röhrenschenkeln den Interlamellarraum durchsetzend.

*E* Erhabenheiten zum Ansatz der Querverbindungen zwischen den Röhren einer Lamelle.

Fig. 13. *Mytilus*. Umbiegungsstelle am freien Rand. Vergr. 70.

*IL* und *E* wie in Fig. 12.

Fig. 14. *Mytilus*kiemenröhren im Querschnitt. 3 in einer Lamelle liegend, deren eines durch eine Gewebsverbindung mit einem der anderen Lamelle verbunden ist. Vergr. 300.

*SG* Stützgerüst in Form von zwei halbrinnenförmigen Leisten.

*E* Endothelkerne.

*QV<sub>1</sub>* Gewebsverbindung.

*FE* Flimmerepithelbeleg.

Fig. 15. *Mytilus*. Endothelien aus einem Kiemenröhren. Vergr. 300.

Fig. 16. *Venus Chione*. Querschnitt. Vergr. 70.

*IL* wie oben.

*S* Septalgewebe.

*KS* Kammgefäß.

Die seitlich etwas comprimierten Röhren werden in der Höhe des Schnittes von einer Queranastomose durchsetzt.





Fig 1

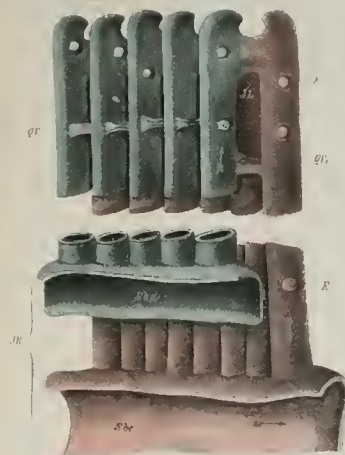


Fig 2

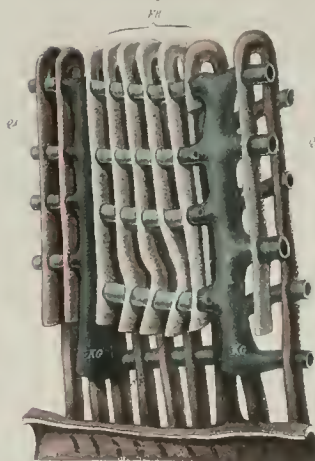


Fig 3

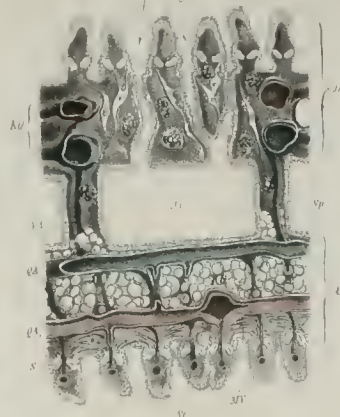


Fig 3

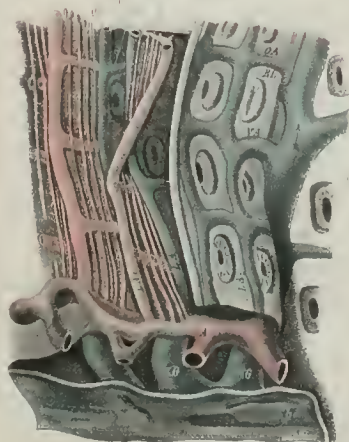


Fig 5

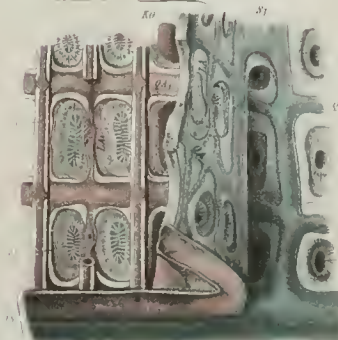


Fig 4







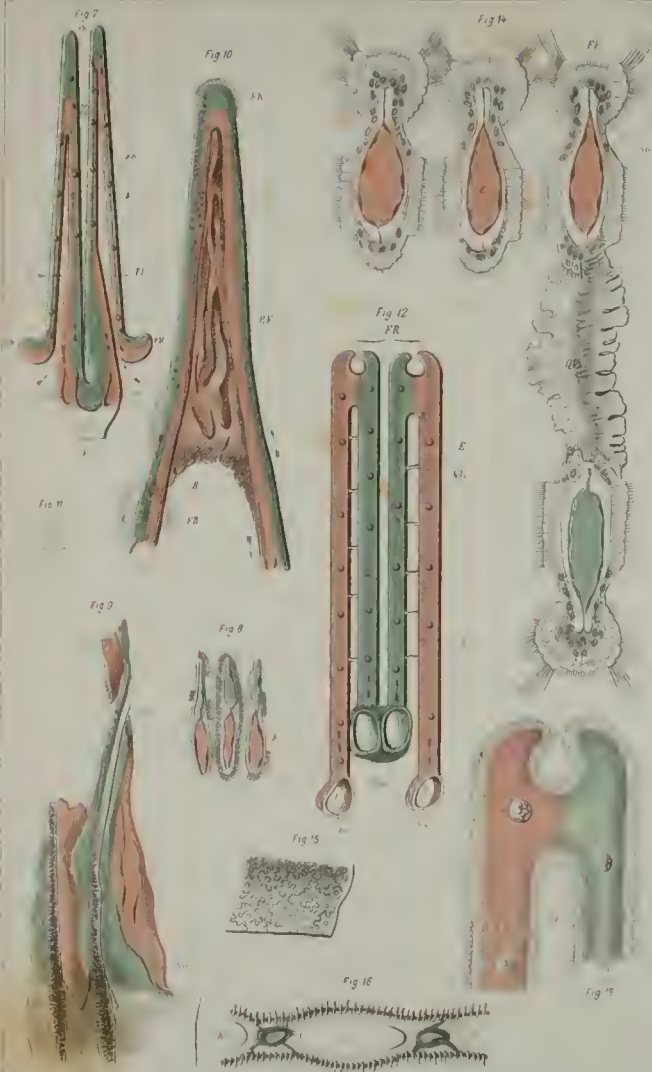




Fig 19

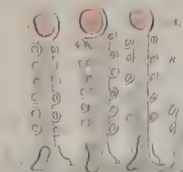


Fig 23

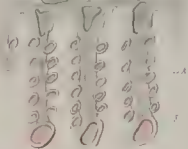


Fig 26



Fig 20

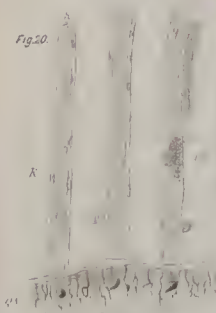


Fig 22

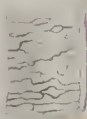


Fig 21



Fig 24

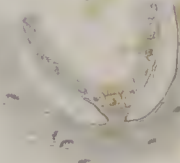


Fig 25



Fig 17



Fig 18

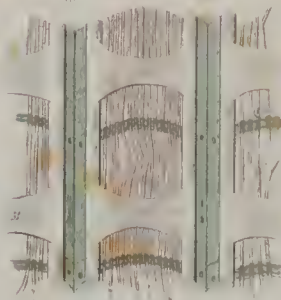




Fig. 17. *Ostrea*. Querschnitt. Vergr. 100.

*IL* und *S* wie auf Fig. 16, ebenso *KG*, letztere hier doppelt in jedem Septum.

*SG* Halbrinnenförmiges Stützgerüst der Kiemenröhrchen.

*SG<sub>1</sub>* Secundäre Stützleisten.

*SG<sub>2</sub>* Tertiäre Stützleisten.

*G* Gewebe, welches die einzelnen Röhrchen verbindet.

Fig. 18. *Ostreakiemenlamelle*. Vom Interlamellarraum aus gesehen. Vergr. 150.

Sämmtliche Zeichnungen wie Fig. 17.

*M* Muskelfaserbrücken zwischen je zwei Stützleisten.

*GL* Gliederung der letzteren.

Fig. 19. *Pinna nobilis*. Querschnitt. Vergr. 150.

Sämmtliche Bezeichnungen decken sich mit denen der Fig. 3.

Fig. 20. 3 Kiemenröhrchen von *Pinna*. Nach einem Zupfpräparat nach abgepinseltem Epithel. Vergr. 300.

*R* Röhrchen.

*K* Kerne in ihrer Wandung.

*FE* Flimmerepithelreste.

*QA* Queranastomose mit Endothel.

Fig. 21. *Pinna*. Längsanastomose im freien Faltenrand. Nach einem Zupfpräparat. Vergr. 600.

*MF* Anfliegende Muskelfasern.

*FE* Flimmerepithelreste.

*QF* Quer-  
*LF* Längs- } fasern.

Fig. 22. *Pinna*. Endothelien aus einer Längsanastomose. Vergr. 300.

Fig. 23. Ebensolche aus einem Kiemenröhrchen. Vergr. 300.

Fig. 24. *Pinna*. Stützgerüstquerschnitt. Vergr. 600.

Fig. 25. *Pecten Jacobaea*. Querschnitt einer Kiemenoullisse. Vergr. 100.

*HC* Halbeoullissen mit ihren Röhrchen.

*SG* Stützgerüst.

*H* Hufeisenförmiger vorderer Abschnitt desselben.

*X* Xförmiger Abschnitt desselben.

*BS* Bindesubstanz, welche beide zu einem verbindet.

*AC* Gerader abführender Canal.

*AC<sub>1</sub>* Gewundener abführender Canal.

*FG* Faltengefäß.

Fig. 26. Stützgerüst und Röhrchen von *Pecten Jacobaea*. Vergr. 100.

*AC*, *H*, *AC<sub>1</sub>* und *SG* wie in Fig. 25.

*RS* Röhrensporen