(Aus dem Zoologischen Institut zu München.)

Beiträge zur Kenntnis des Cirkulationssystems der Insekten.

Von

Andrei Popovici-Baznoşanu (Bukarest).

Hierzu Tafel XXVIII und 17 Figuren im Text.

Einleitung.

Wenn jemand sich über den Bau des Herzens der Insekten informieren wollte, würde er über die mannigfachen Ansichten, welche man in den verschiedenen Lehrbüchern der Zoologie und vergleichenden Anatomie findet, überrascht sein.

Boas (1901), Vogt und Yung (1889—1894), Fleischmann (1898), E. Perrier, Kolbe (1893) u. a. betrachten das Herz der Insekten als eine Röhre, die in Kammern geteilt ist, deren Grenzen mehr oder weniger mit den Grenzen der Körpersegmente zusammenfallen. Die Kammern sollen voneinander durch Interventrikularklappen getrennt sein. An den Seitenwänden einer jeden Kammer findet man zwei Oeffnungen, durch welche die Leibeshöhle mit dem Herzen in Verbindung steht.

Als Beispiel dieser Auffassung führe ich die von Kolbe (1893) gegebene Darstellung an: „Jede Herzkammer besitzt zwei Oeffnungen (Spalten, Ostien), an jeder Seite eine, und zwei Klappen, auch Interventrikularklappen genannt. Die Oeffnungen der Kammern liegen in dem erweiterten Teile derselben an den Seiten oder mehr nach der Oberseite gerückt. Die Klappen befinden sich an der Grenze zweier Kammern, sind stets nach vorn gerichtet und bestehen aus zarten, zuweilen gegliederten Hautfalten."

Zur Erläuterung dieser Darstellung gibt Kolbe eine Originalzeichnung, mit welcher die von Boas gegebene im wesentlichen übereinstimmt.

Eine zweite Auffassung des Insektenherzens wird von Taschenberg (1879), Hatschek und Cori (1896), Claus (1891), Hayek (1881), Judeich und Nitsche (1895) vertreten. Dieselben sehen ebenfalls das Herz als in nacheinander folgende Kammern geteilt an, welche Seitenostien haben, aber die Kammern sind nicht durch

Klappen, sondern nur durch Einschnürungen der Herzwände abgegrenzt, welche mehr oder weniger mit den Segmentgrenzen zusammentreffen. — Diese Schriftsteller erwähnen nichts von den Interventrikularklappen. Als Beispiel dieser Auffassung führe ich die von Taschenberg (1879) gegebene Darstellung an: „Das Rückengefäß ist durch dreieckige Muskeln an der Rückenfläche des Hinterleibes befestigt, durch quere Einschnürungen in zahlreiche (häufig 8) Kammern abgeteilt und mit ebenso viel paarigen Spaltöffnungen an den Seiten versehen."

Bei einer dritten Reihe von Schriftstellern (Richard Hertwig [1903], A. Goette [1902], Kennel [1893], Huxley [1878] etc.) findet man weder eine Erwähnung der Interventrikularklappen noch der Herzkammern; sie betrachten das Herz als eine Röhre mit symmetrisch geordneten seitlichen Ostien.

So sagt R. Hertwig (1903): „Dicht unter den Rückenschienen liegt das langgestreckte, schlauchförmige Herz in einem besonderen Raum, den man Pericardialsinus nennt. Derselbe ist ein Teil der Leibeshöhle, welcher von dem übrigen perigastrischen Abschnitt der Leibeshöhle durch eine quere, unvollkommene Scheidewand, in welcher die linken und rechten Flügelmuskeln verlaufen, getrennt wird. Das Herz empfängt sein Blut durch seitliche Ostien (8 Paar, oft auch weniger) aus dem Pericardialsinus, selten direkt aus der großen Leibeshöhle durch ventrale Oeffnungen (Orthopteren)."

Dieser Auffassung stehen Railliet (1895), Altum (1881) etc. sehr nahe, welche zwar auch annehmen, daß das Herz aus Kammern besteht, die Kammergrenzen aber auf Falten zurückführen, welche zugleich die Ostien tragen. So sagt Railliet (1895): „Ces chambres sont séparées par des replis membraneux offrant chacun deux orifices latéraux par lesquels le sang pénètre du sinus péricardique dans le cœur."

Um endlich diese Analyse der Lehrbücher der Zoologie zu beschließen, muß ich noch Henneguy (1904) anführen, dessen Darstellung ich wörtlich zitiere, da sie mir nicht ganz verständlich ist: „Les chambres cardiaques ou ventriculites communiquent entre elles par des orifices présentant des replis valvulaires dirigés d'arrière en avant. Dans ces replis de chaque côté on trouve un orifice appelé ostiole non pourvu de valvules faisant communiquer les chambres avec la cavité générale."

Woher kommen nun diese so verschiedenartigen Darstellungen? Welches ist der Ursprung des Schemas, nach welchem das Herz

in gut voneinander getrennte Kammern geteilt ist? Bei welchem Insekt findet man das so oft beschriebene regelmäßige Alternieren der Ostien und Klappen?

Sind sie durch Befunde veranlaßt, welche an verschiedenen Arten gemacht und unberechtigterweise auf die gesamte Klasse verallgemeinert wurden? Unterliegt der Bau des Insektenherzens in der Tat so tiefgreifenden Modifikationen, wie man aus den in der Literatur vorliegenden Angaben erwarten sollte? Oder sind die Unterschiede der Darstellung auf Mißverständnisse zurückzuführen?

Zur Klarstellung dieser Fragen habe ich auf den Rat meines hochverehrten Lehrers, Herrn Professor Dr. Hertwig, während des verflossenen Jahres in seinem Laboratorium in München über das Herz der Larven von Insekten Untersuchungen angestellt, welche später auch an ausgebildeten Insektenformen forgesetzt worden sind. Diese Untersuchungen haben mich zu den Ergebnissen geführt, welche dieser Arbeit zu Grunde gelegt werden sollen.

Niemals werde ich die Aufmunterungen und das Wohlwollen, welches mir mein Lehrer bezeigt hat, vergessen; ohne dessen Hilfe ich es nicht gewagt haben würde, eine Arbeit, welche anfangs undankbar schien, zu unternehmen.

Gleichzeitig benutze ich die Gelegenheit, auch Herrn Dozent R. Goldschmidt, Assistent des Laboratoriums, meinen Dank abzustatten für die vielen mir zu teil gewordenen Ratschläge.

Herrn H. Prantl, der in liebenswürdigster Weise mir bei der Uebersetzung vorstehender Arbeit mitgeholfen hat, fühle ich mich ebenfalls verpflichtet, meinen Dank auszudrücken.

Meine Untersuchungen habe ich mit Beobachtungen an lebenden Tieren begonnen und wählte dazu folgende Insektenlarven:

1) Larven der Gattung Chironomus und Tanypus;
2) Larven der Ephemeriden.

A. Morphologie.

I. Die Chironomidenlarven.

Man kann sich diese Larven leicht verschaffen, da man sie in allen stehenden Gewässern findet; und weil man dieselben länger in dem Laboratorium aufbewahren kann, sind sie ein ausgezeichneter Gegenstand für die biologischen Untersuchungen. Im allgemeinen sind sie durchsichtig genug, um die Herzschläge beob-

achten zu lassen. Einige Schwierigkeiten ergeben sich bei dem Versuch, die Tiere auf den Objektträger in eine für mikroskopische Betrachtungen günstige Lage zu bringen, denn sie führen nach allen Richtungen hin Bewegungen aus, was den Namen „Harlequin", den ihnen die Naturforscher gegeben haben, rechtfertigt. Man legt das Tier auf den Objektträger und überrascht es in dem Augenblick, wo es sich in der ausgebreiteten Lage befindet und zu kriechen anfängt, indem es die Dorsalseite nach oben gerichtet hat, alsdann legt man plötzlich ein Deckglas darüber.

Meistens, trotz aller Schnelligkeit, hat das Tier Zeit, eine leichte Bewegung zu machen, wenigstens mit einem Teile des Körpers. Es genügt, um es in die richtige Lage zu bringen, die Ränder des Deckglases mit einer Nadel nach links oder rechts zu verschieben.

Wenn man nun das Präparat unter das Mikroskop bringt, sehen wir nur die Herzschläge. Zur Beobachtung mancher Einzelheiten muß man oft ungefähr eine Stunde warten, bis das Tier gut gedrückt ist und die Bewegungen des Herzens soviel als möglich in derselben Ebene ausgeführt werden; dann kann man stärkere Systeme und sogar Oelimmersion benutzen.

Ich habe versucht, den Bau des Herzens durch Totalfärbung deutlicher zu machen, aber ohne jedes Ergebnis. Die Gewebe, welche das Herz umgeben, verlieren durch die Färbung ihre Durchsichtigkeit, wodurch sich das darunter liegende Herz der Beobachtung entzieht.

Meine Untersuchungen beziehen sich auf mehrere Arten, einige derselben konnte ich bestimmen, andere nicht.

Die von mir bestimmte Art ist:

1) Chironomus dorsalis, sie ist an folgenden Merkmalen zu erkennen: rot gefärbte Larve, welche am hinteren Teil des Körpers 4 schlauchförmige Anhänge hat, welche auf der Ventralseite liegen. Neben den Lateralwänden des Herzens vor jedem Ostienpaar befinden sich 4 Zellen von runder Form und exkretorischer Funktion, es sind die sogenannten Pericardialzellen.

Die von mir nicht bestimmten Larven bezeichne ich als:

2) Tanypus sp.?, dieselbe besaß folgende Merkmale: die 3 Brustringe verwachsen, die vorderen beiden Pedes spurii besitzen ein gemeinsames Basalstück.

3) Chironomus sp. I: wenig gefärbte Larve, welche entwickelte Borsten auf den Seiten des Körpers hat; in jedem Segment befinden sich neben den Lateralwänden des Herzens je 2 Pericardialzellen.

4) Chironomus sp. II: gewöhnlich rot gefärbte Larve, welche an den Lateralwänden des Herzens Anhäufungen von Pericardialzellen hat.

Für die Beobachtungen habe ich eine große Anzahl Larven derselben Art zur Verfügung gehabt, und bei vielen von ihnen habe ich ihre Entwickelung bis zur Verpuppung verfolgen können. Je mehr sich die Puppe entwickelt, desto undurchsichtiger wird das Tier, so daß man schließlich bei angestrengter Untersuchung den Herzbau nicht mehr studieren kann.

Bei meiner Darstellung beginne ich mit Larven, welche eine sehr große Zahl von Ostien besitzen. Ich werde die Ostien von hinten nach vorn numerieren.

1. Die Larve von Chironomus sp. I.

Bei dieser Chironomusart erstreckt sich das Herz vom 11. bis zum 5. Segment des Körpers, um sich von da in die Aorta fortzusetzen.

Im 11. Segment finden wir am hinteren Ende des Herzens ein Paar Ostien, welche Terminalostien genannt werden können. Die anderen Ostienpaare finden sich an den Seitenwänden des Herzens, man kann dieselben Lateralostien nennen. Von diesen Lateralostien sind diejenigen, welche sich im 10., 9. und 8. Segment des Körpers finden, gut entwickelt, während die Lateralostien im 7., 6. und 5. Segment um so weniger entwickelt sind, je weiter sie nach vorn gelagert sind. Von den Rändern der gut entwickelten Ostien springen in das Herzlumen Falten vor, dieselben sind an den Terminalostien schräg von hinten nach vorn gewandt, an den Lateralostien stehen sie zur Längsachse, resp. zu den Seitenwänden des Herzens senkrecht.

Zwischen 2 aufeinander folgenden Lateralostienpaaren findet man je ein Paar Muskelpeloten, d. h. je 2 einander gegenüberliegende Lateralzellen des Herzens, welche nach innen vorspringen.

Die Bezeichnung „Klappen“, welche Jaworowski für diese Bildungen anwendet, ist nicht richtig. Sie unterscheiden sich von Klappen durch ihre Struktur und ihre Funktion. Ich ziehe die Bezeichnung „Muskelpeloten“ vor, weil ich sie in Uebereinstimmung mit Jaworowski für Muskelzellen halte. Derselbe sagt: „Wenn ich bisher die in Rede stehenden Zellelemente als Muskelgebilde bezeichnete, so stütze ich mich dabei einmal auf die direkte Beobachtung ihrer Kontraktilität, besonders aber auf die Tatsache, daß diese Zellen wirklich die Anlagen für die späteren differenzierten resp. quergestreiften Muskelfasern darstellen.“

Die Terminalostien (Textfig. 1) haben die Gestalt von zwei Mundöffnungen. Jede Oeffnung besteht aus 2 Lippen, welche breit an der Basis beginnen und sich zu dünnen Randsäumen verschmälern. Jede Lippe besitzt gegen die Mitte einen Kern. Da die beiden Kerne einer Oeffnung sich während der Systole berühren, schließt sich dieselbe vollständiger.

Das 1. Lateralostienpaar (Textfig. 2) hat dieselbe Struktur wie das Paar der Terminalostien. Die vor ihm gelegenen Peloten des 1. Paares berühren sich während der Systole. Die Pelotenzellen zeigen während der Diastole auf ihrer Innenwand Runzeln, welche das Bild amöboider Fortsätze vortäuschen.

Fig. 1.

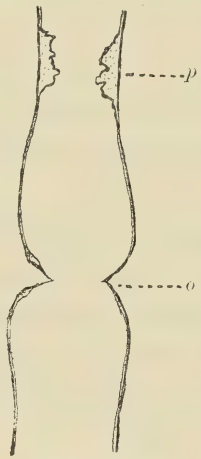


Fig. 2.

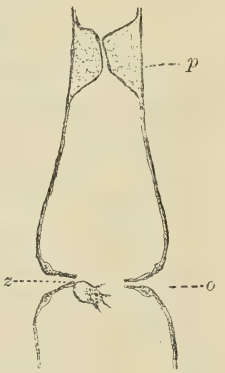


Fig. 3.

Fig. 1. Das Terminalostienpaar des Herzens der Larve von Chironomus sp. I. Diastole. *o* Ostien.

Fig. 2. Das 1. Lateralostienpaar des Herzens der Larve von Chironomus sp. I. Diastole. *p* Pelote, *o* Ostien. Diese Bezeichnungen gelten auch für die Figg. 3, 4, 5, 6, 8, 10.

Fig. 3. Das 2. Lateralostienpaar des Herzens der Larve von Chironomus sp. I. Systole.

Diese Runzeln kann man auch an den anderen Muskelpeloten des Herzens (Textfig. 4, 5, 6) beobachten. Sie fehlen während der Systole.

Beim 2. Lateralostienpaar (Textfig. 3, 4) liegen die Kerne der Lippen mehr an der Basis, also in der Richtung der Seitenwände des Herzens verschoben. Beim 3. Paar (Textfig. 5) sind sie noch weiter verschoben, man findet sie an den Seitenwänden des Herzens selbst. Das 3. Pelotenpaar (Textfig. 5) ist weniger entwickelt als das 1. und 2 (Textfig. 2, 4). Beim 4., 5. und 6. Pelotenpaar wird die

Hervorwölbung immer schwächer, in gleicher Weise sind auch die entsprechenden Ostienpaare schwächer entwickelt (Textfig. 6—10).

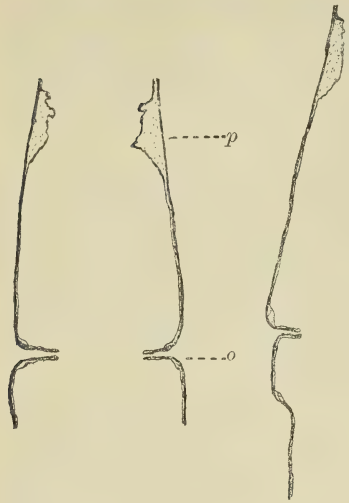


Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

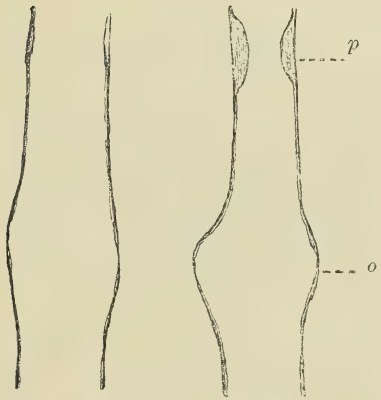


Fig. 7. Fig. 8.

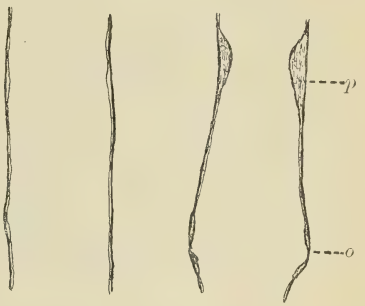


Fig. 9. Fig. 10.

Fig. 4. Das 2. Lateralostienpaar des Herzens der Larve von Chironomus sp. I. Diastole.
Fig. 5. Das 3. Lateralostienpaar des Herzens der Larve von Chironomus sp. I. Diastole.
Fig. 6. Das 4. Lateralostienpaar des Herzens der Larve von Chironomus sp. I. Diastole.
Fig. 7. Das 5. Lateralostienpaar des Herzens der Larve von Chironomus sp. I. Diastole.
Fig. 8. Dasselbe. Systole.
Fig. 9. Das 6. Lateralostienpaar des Herzens der Larve von Chironomus sp. I. Diastole.
Fig. 10. Dasselbe. Systole.

An der Stelle, wo sich das 4. Ostienpaar (Textfig. 6) finden sollte, ist das Herz durch zwei Eigentümlichkeiten ausgezeichnet; einmal ist es hier erweitert, zweitens findet man an den Seitenwänden eine schwache, an ihrem Grund nicht mehr unterbrochene Vertiefung. An den Stellen, an denen man das 5. und 6. Ostienpaar (Textfig. 7—10) erwarten sollte, sind nur noch die Erweiterungen der Herzwand vorhanden.

Gegen den vorderen Teil des Herzens zu sieht man, daß während der Systole die Peloten sich nur wenig nähern. Die Peloten 5 und 6 verflachen sich während der Diastole an den Herzwänden und werden nur während der Systole sichtbar.

Im 4. Körpersegment wird während der Systole ein 7. Pelotenpaar deutlich, zu dem kein entsprechendes Ostienpaar, nicht einmal Andeutungen eines solchen zu finden sind.

Ich fand zuweilen, an den Lippen der Ostien ansitzend, eine Zelle (Textfig. 3 *z*) von besonderer Struktur. Die laterale Hälfte dieser Zelle ist homogen, die axiale körnig. Solche Zellen wurden auch von Jaworowski gefunden, aber ihre Bedeutung nicht erkannt. Es ist sehr wahrscheinlich, daß sie exkretorische Zellen sind, welche die Aufgabe haben, das Blut vor seinem Eintritt ins Herz zu reinigen.

Aus meiner die Verhältnisse der ersten Chironomuslarve behandelnden Darstellung läßt sich entnehmen, daß hier nur die hinteren Lateralostienpaare gut entwickelt und für den Blutstrom passierbar sind, während die vorderen Ostienpaare in der Entwickelung gehemmt sind und nicht funktionieren. Aehnliches hat Pantel (1898) bei der Larve von Thrixion gefunden, bei welcher nur die 3 hinteren Lateralostienpaare tätig sind, während die 3 vorderen Paare funktionslos bleiben.

2. Die Larve von Tanypus sp.

Von den 4 Chironomidenarten, welche ich beobachtete, zeigt das Herz von Tanypus den höchsten Entwickelungsgrad der Ostien und Peloten. Da ich aber meine eingehendsten Untersuchungen und die Zeichnungen des Herzens an Chironomus sp. I machte, habe ich die Beschreibung mit dieser letzteren Art begonnen, statt mit Tanypus anzufangen.

Bei Tanypus erstreckt sich das Herz vom 11. bis zum 4. Segment des Körpers, um sich von da in die Aorta fortzusetzen. Es besitzt im 11. Segment ein Terminalostienpaar, das dieselbe

Struktur aufweist, welche schon bei Chironomus sp. I beschrieben wurde. In den Segmenten 10—4 findet man je ein Lateralostienpaar und entsprechende Peloten davor. — Hier sind im Gegensatz zu Chironomus sp. I alle Ostienpaare wohlentwickelt und funktionieren als solche. Im 3. Körpersegment finden wir ein 8. rudimentäres Pelotenpaar, aber kein entsprechendes Ostienpaar.

Bei den Larven von Chironomus sp. I und Tanypus sp. kann das Herz als ein erster Strukturtypus betrachtet werden, charakterisiert durch die Anwesenheit von Terminalostien und Lateralostien mit entsprechenden Peloten.

Bei den Larven von Chironomus sp. II und Chironomus dorsalis, deren Beschreibung folgt, ist das Herz anders gebaut und stellt einen zweiten Strukturtypus dar. Bei diesen Arten fehlen die Peloten vollständig und das Herz scheint durch ein Paar Klappen (von Jaworowski fälschlich Interventrikularklappen genannt) in zwei Abschnitte geteilt, einen vorderen und einen hinteren. Diese zwei Strukturtypen sind schon von Jaworowski unterschieden worden.

3. Die Larve von Chironomus sp. II.

Bei dieser Larve (Textfig. 11) endigt das Herz im 11. Segment mit einem Terminalostienpaar in der oben beschriebenen Weise.

Vor den Terminalostien findet man an der Grenze des 9. und 10. Segments das die Zweiteilung des Herzens bedingende Klappenpaar. In der Nähe der Klappen findet man das 1. Lateralostienpaar, welches gut entwickelt ist und dieselbe Struktur wie die Terminalostien hat. Die Klappen sind Falten der Herzwände, welche schräg von hinten nach vorn gerichtet sind und sich mit ihren Enden vereinigen. Während die oberen Ränder der Klappen an den Herzwänden befestigt sind, sind die unteren beweglich und können sich infolgedessen nähern und entfernen.

Von dem Vereinigungspunkte der beiden

Fig. 11. Hinterer Herzabschnitt der Larve von Chironomus sp. II, am lebenden Tier gesehen. *k* Klappe, *1lo* 1. Lateralostienpaar, *to* Terminalostien.

Klappen gehen feine Fäden aus, welche sich ebenfalls an den Dorsalwänden des Herzens anheften.

Die Klappen haben eine wichtige Funktion zu erfüllen. Wenn der hintere Abschnitt des Herzens sich kontrahiert, wird das Blut, welches sich hier befindet, nach vorn getrieben, es drängt die beiden Klappen auseinander und tritt in den vorderen Abschnitt des Herzens ein. Aber einmal eingetreten, drückt das Blut auf die beiden Klappen, welche sich bis zur Berührung nähern, wodurch jede Verbindung mit dem hinteren Abschnitt verhindert wird, und das Blut kann nicht dorthin zurückströmen.

Nach Jaworowski (1879) entstehen die Klappen aus Lateralzellen der Herzwände: „Bei der Untersuchung des Rückengefäßes ganz junger Larven von Chironomus variegatus, Ch. riparius und Ch. spec. fand ich an diesen Klappen einen Kern, der bei den erwachsenen Individuen sich mehr an die Seitenwandung zurückzieht oder von körnigem Inhalt derart überdeckt wird, daß er entweder selten oder gar nicht zur Wahrnehmung gelangt. Aus der Anwesenheit dieses Kernes und aus dem ganzen Verhalten der in Rede stehenden Klappen glaube ich nun schließen zu dürfen, daß letztere gleich den früher besprochenen gleichfalls von den primitiven Herzmuskelzellen abzuleiten sind."

Im vorderen Abschnitt des Herzens dieser Larve unterscheiden wir 4 Ostienpaare in rudimentärem Zustand.

4. Die Larve von Chironomus dorsalis.

Bei dieser Larve endigt das Herz ebenfalls im 11. Segment des Körpers mit einem Terminalostienpaar. Die Klappen befinden sich im 10. Segment in der Nähe der Grenze zum 11.

In der Nachbarschaft der Klappen findet man das 1. Lateralostienpaar, welches durch eine Einstülpung der Lateralwände des Herzens gebildet wird (Taf. XXVIII, Fig. A). In dem vorderen Herzabschnitt dieser Larve sind 3 in der Entwickelung gehemmte Ostienpaare.

Ich hatte Gelegenheit, genauere Bilder zu erzielen, welche es mir ermöglichten, von der Entwickelungsweise der Ostien mir eine Vorstellung zu bilden, indem ich unter das Deckglas einige Tropfen Pikrinessigsäure zusetzte. Das Tier wird durchsichtiger, und mit Immersion kann man leicht die nötigen Beobachtungen machen. Im 9.—7. Segment zeigt das Herz Erweiterungen an den Stellen, wo sich später die Ostien bilden werden, und an jeder

Seitenwand der Erweiterungen findet sich eine spindelförmige Zelle. Jede Zelle teilt sich in 2 solche, und in diesem Stadium finden wir 4 Zellen (Textfig. 12), je 2 links und rechts. Zwischen den beiden Tochterzellen einer Wand bildet sich eine kleine Einstülpung aus.

Bei der Larve von Chironomus dorsalis bleiben die Ostien auf diesem Entwickelungsstadium stehen. Nehmen wir an, daß die Einstülpungen gegen die Herzachse fortschreiten würden, so würden 2 einander gegenüberliegende Ostien entstehen.

Die Wände der Einstülpungen würden die Lippen der Ostien bilden, während die 2 Zellen, welche sich an den Lippen befinden, die bei der Larve von Chironomus sp. I beschriebenen Anschwellungen wären.

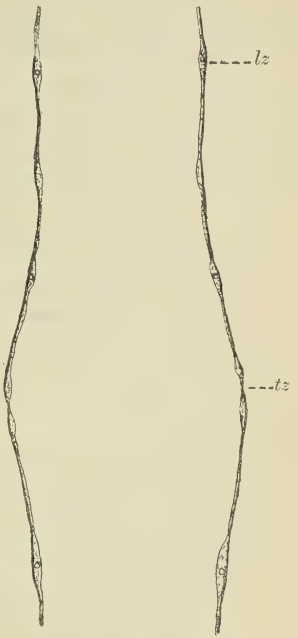


Fig. 12. Ein Teil des vorderen Herzabschnittes der Larve von Chironomus dorsalis. *lz* Lateralzelle, *tz* Zelle in Teilung.

Zusammenfassung. Beim Vergleich der 4 untersuchten Larvenarten von Chironomiden finden wir, 1) daß es bei den einen in der ganzen Länge des Herzens wohl entwickelte Ostien gibt, während bei den anderen die Ostien verschiedene Bildungshemmungen aufweisen; 2) die bestentwickelten Ostien befinden sich stets im hinteren Herzabschnitt. Das folgende Schema zeigt den Entwickelungszustand der entsprechenden Ostien bei den 4 untersuchten Arten:

	Terminalostien	Lateralostienpaare							
		1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.
Tanypus sp.	‖	‖o	‖o	‖o	‖o	‖o	‖o	‖o	o
Chironomus sp. I	‖	‖o	‖o	‖o	)(o	)(o	)(o	o	—
Chironomus sp. II	‖	‖	)(	)(	)(	)(	—	—	—
Chironomus dorsalis	‖	)(	)(	)(	)(	—	—	—	—

Nota. Die Nummern 1, 2, 3 etc. bezeichnen die Lateralostienpaare, und zwar von hinten nach vorn gezählt.

‖ bezeichnet die entwickelten Ostienpaare.

)(bezeichnet die in Entwickelungshemmung befindlichen Ostienpaare.

o bezeichnet die Muskelpeloten.

— bedeutet, daß das der Stelle entsprechende Ostienpaar fehlt.

Nach Grabers Untersuchungen (1872a, 1872b) hat das Herz von Chironomus plumosus eine ganz andere Struktur als das der von mir geschilderten Arten. Graber beschreibt im Gegensatz zum Herz von Melolontha, welches einen ersten Typus darstellt, das Chironomusherz als zweiten Typus des Insektenherzens. Bei demselben sollen die Interventricularklappen nicht wie bei Melolontha mit den Ostien zusammenfallen, sondern mit ihnen regelmäßig alternieren: „Die sogenannten Interventrikularklappen finden sich dagegen hier im Gegensatz zu Melolontha nicht in unmittelbarem Anschluß an die Ostienränder, sondern nehmen die Mitte zwischen je zwei aufeinander folgenden Ostienpaaren ein.“

Dieses hat sich aber nach meinen Untersuchungen als ein Irrtum erwiesen.

Schneider gibt eine Zeichnung des Herzens von Chironomus plumosus mit folgender Beschreibung: „Bei Chironomus habe ich das jüngste Stadium nicht beobachtet, die Larven, welche ich untersuchte, hatten jedenfalls schon eine Häutung bestanden, wie bei Corethra beginnt das Herz im vorletzten Segmente. Es hat am hinteren Ende zwei deutliche seitliche Oeffnungen, dann folgen im nächsten Segment wieder ein Paar (Fig. 1) Oeffnungen. Vor diesem Paar springt im Innern eine kegelförmige membranöse Klappe vor, der durch dieselbe abgeschlossene hintere Abschnitt des Herzens ist allein kontraktil, der ganze vordere Abschnitt, welcher bis zum Schlundringe reicht und sich dort öffnet, ist nicht kontraktil und ohne seitliche Oeffnungen.“

Nach dem Gesagten können wir den Bau des Herzens von Chironomus plumosus einreihen in den zweiten Strukturtypus, welchen ich bei Chironomus dorsalis und Chironomus sp. II beschrieben habe, und welchen auch Jaworowski bei Chironomus variegatus und Chironomus riparius gefunden hat.

II. Die Ephemeridenlarven.

Ich habe meine Untersuchungen hierüber meistens an der Larve von Cloë dipterum angestellt und meine Beobachtungen an lebenden Tieren begonnen, welche ich in hohlen Objektträgern untersuchte. Außerdem habe ich konserviertes Material benutzt

und den Bau des Herzens auf Querschnitten untersucht. Als Fixiermittel habe ich heißes Sublimat und Hennings Fixativ (Die Mikrotechnik des Chitins, Zeitschrift f. wiss. Mikroskopie, Bd. XVII, p. 311) benutzt.

Wie bei Chironomus ist auch hier die Totalfärbung des lebenden Tieres für das Studium des Herzens ohne Ergebnis geblieben.

Bei Cloë erstreckt sich das Herz durch die ganze Länge des Abdomens, und man kann seine Verlängerung — die Aorta — bis an die Cerebralganglien verfolgen. Am hinteren Ende gibt das Herz 3 zarte Gefäße ab, welche in die 3 Schwanzborsten verlaufen.

Während der hintere Abschnitt des Herzens der Beobachtung leicht zugänglich ist, ist dies infolge der Anordnung des subkutanen Fettgewebes bei dem vorderen Abschnitt nicht der Fall. Hier ist das Fettgewebe reichlich entwickelt und erzeugt in jedem Körpersegment Anhäufungen in Form eines Dreieckes.

Am hinteren Teile verschwindet diese Anordnung des Fettgewebes und macht kleinen Anhäufungen desselben Platz, welche neben den Lateralwänden des Herzens liegen.

Im folgenden werde ich den Bau des Herzens, die Schwanzgefäße und endlich die accessorischen Organe, welche die Blutzirkulation bewerkstelligen, beschreiben.

Das Herz der Cloëlarve besitzt 10 Lateralostienpaare, ein Paar in jedem Segment derart, daß das 1. Ostienpaar im Metathorax liegt, das letzte im 9. Abdominalsegment; das letzte Abdominalsegment besitzt keine Ostien mehr wohl aber ein Paar nach rückwärts gewandte Klappen.

Vayssière (1881) behauptet, daß er bei einer jungen Cloeopsis in diesem letzten Segment Oeffnungen gefunden habe, was von großer Wichtigkeit sein würde. Denn es würde damit die Auffassung, daß die betreffenden Klappen aus den Lippen von Ostien hervorgegangen sind, eine Stütze erfahren.

Unter den Ostienpaaren zeichnet sich das im vorletzten Abdominalsegment gelegene letzte dadurch aus, daß die die Oeffnung umfassenden Falten quergestellt sind, während sie bei allen übrigen Ostienpaaren eine schräg von hinten nach vorn gerichtete Anordnung besitzen (Textfig. 13). Die Anordnung der Ostien und hinteren Klappen in verschiedenen Richtungen wird leicht verständlich, wenn wir uns vorstellen, daß das Blut, welches durch die hinteren Ostienpaare in das Herz eingetreten ist, sich in zwei entgegengesetzte Ströme teilen muß: einen das Herz von hinten nach vorn

durchfließenden Strom und einen von vorn nach hinten gerichteten und in die Schwanzgefäße übertretenden Strom. Man wird den Mechanismus noch besser verstehen, wenn man die Struktur der Ostien und hinteren Klappen studiert.

An den Ostien des letzten Paares sind die vorderen Lippen beweglich, die hinteren dagegen unbeweglich, die oberen Ränder der letzteren sind durch eine Querkommissur verbunden (Textfig. 14 *H*, 15, 16).

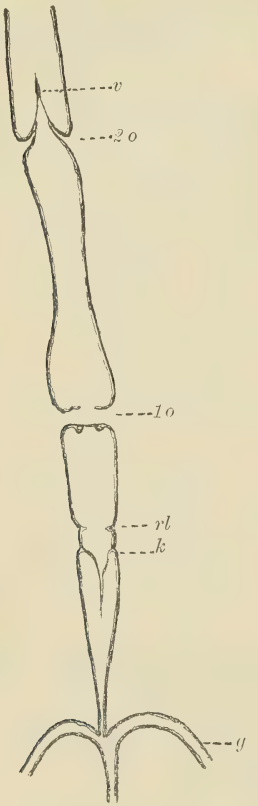


Fig. 13.

Fig. 14.

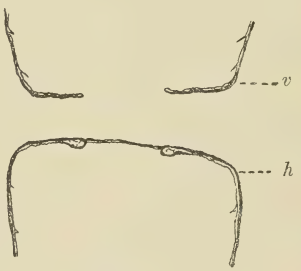


Fig. 15.

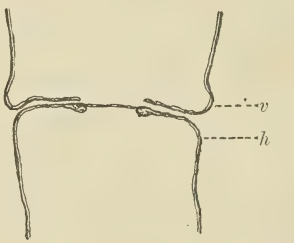


Fig. 16.

Fig. 13. Hinterer Herzabschnitt der Larve von Cloë dipterum (am lebenden Tier gesehen). *v* Verdickung der vorderen Lippen, *2o* 2. Lateralostienpaar, *1o* 1. Lateralostienpaar, *rl* rückgebildete Lippen, *k* Klappen, *g* Schwanzgefäße.

Fig. 14. Optischer Schnitt in der Gegend der Lippen des 1. Lateralostienpaares der Larve von Cloë dipterum. *V* vordere Lippen, *H* hintere Lippen, *q* Querkommissur, *lu* Lumen des Herzens, *l* Lippe.

Fig. 15. Das 1. Lateralostienpaar des Herzens der Larve von Cloë dipterum. Diastole. *v* vordere Lippen, *h* hintere Lippen.

Fig. 16. Dasselbe. Systole.

Während der Diastole (Textfig. 15) entfernen sich die vorderen Lippen von den hinteren, und infolgedessen bieten die Ostien dem Blute eine große Oeffnung.

Während der Systole (Textfig. 16) berühren die vorderen Lippen die hinteren, so daß jede Verbindung zwischen dem Herzen und Pericardialraum vollständig verhindert ist.

Die übrigen Ostien (Textfig. 13) sind ebenfalls von vorderen und hinteren Lippen eingefaßt, diese aber zeigen ein entgegengesetztes Verhalten, d. h. die hinteren Lippen sind beweglich, während die vorderen der dorsalen Wand des Herzens fest anliegen, diese bilden Klappen von identischer Struktur und Funktion mit den Klappen, welche wir bei Chironomus dorsalis getroffen haben.

Das Blut dringt vom Pericardialraum in das Herz durch die Oeffnungen, welche sich zwischen den Lippen befinden. Während der Systole schließen sich die Oeffnungen durch Berührung der Lippen. Vermöge der Kontraktion der Herzwände und der Richtung der Lippen strömt das Blut vom hinteren Abschnitt nach dem vorderen. Da die vorderen Lippen sich nun unvollkommen berühren, verhindern sie nicht, daß ein Teil des Blutes, welches nach vorn eingeströmt ist, zurücktritt. Graber (1872 b) hat dieselbe Beobachtung bei Ephemera gemacht: „Völlig gleiche Einrichtungen der Ostien wie bei der Chironomuslarve findet man bei den Larven der Ephemera, besondere Interventricularklappen sind indes hier nicht entwickelt und können wohl auch insofern überflüssig werden, als schon durch die sich fast berührenden Einstülpungen der Ostien ein genügender Verschluß bewirkt wird, der, wie Beobachtungen an lebenden Herzen zeigen, allerdings nicht hindert, daß bei der Systole ein nicht unbeträchtlicher Teil des von der hinteren Kammer und durch die Ostien aufgesaugten Blutes wieder in die erstere zurücktritt."

Die Klappen (Textfig. 13 *k*), welche sich im letzten Segment befinden, haben im Prinzip dieselbe Struktur und Funktion wie die vorderen oben beschriebenen Lippen, nur besitzen sie eine entgegengesetzte Anordnung; während diese von hinten nach vorn gerichtet sind, sind die hinteren Klappen von vorn nach hinten gerichtet.

Sie haben eine solche Anordnung, um den Rücktritt des Blutes, welches in die Schwanzgefäße eingetreten ist, zu verhindern.

Neben diesen Klappen habe ich mit Immersion zwei nach innen vorspringende Lateralfalten (Textfig. 13 *rl*) der Herzwände beobachtet. Ich betrachte diese Falten als Rudimente von beweg-

lichen Lippen eines Ostienpaares, während die Klappen die unbeweglichen Lippen dieses Ostienpaares wären. Diese Auffassung erhält eine wesentliche Unterstützung durch die Beobachtungen, welche ich über die Funktionsweise der Klappen gemacht habe.

Stets zeigt das Herz an den Stellen, wo die Ostien liegen, während der Kontraktion eine Einschnürung, welche die durch die Kontraktion geschlossene Oeffnung markiert. Genau dieselbe Einschnürung gewinnt das Herz in der Gegend der in Rede stehenden Klappen; nur die Beobachtung, daß während der Diastole keine Oeffnung sich bemerkbar macht, zeigt, daß die Herzwand hier nicht durchgängig ist. Es wäre denkbar, daß die Aehnlichkeit der Klappenregion mit den Ostialregionen während der Systole Vayssière veranlaßt hat, eine Oeffnung anzunehmen.

Der Herzabschnitt, welcher sich hinter den Klappen befindet, liefert das Blut für die Schwanzgefäße. Er vollführt Kontraktionen in querer und longitudinaler Richtung; diese Kontraktionen sind manchmal so kräftig, daß die Herzwände sich stark runzeln und sogar berühren.

Man erklärt die große Heftigkeit der Kontraktionen durch die Tatsache, daß der Blutstrom einen starken Widerstand überwinden muß, der durch das enge Lumen der Schwanzgefäße verursacht wird.

Vergleichen wir die Ergebnisse der Untersuchungen an Ephemeriden- und Chironomidenlarven, so sehen wir eine Aehnlichkeit hinsichtlich der Histologie und Physiologie zwischen den Lippen der Ostien und den Klappen; vom morphologischen Standpunkte aus können sie also aufeinander zurückgeführt werden: die Klappen von Chironomus dorsalis und Chironomus sp. II sind mit den vorderen feststehenden Lippen und den hinteren Klappen von Cloë identisch.

Zimmermann (1880) fand in dem Mesothorakalsegment der Larve von Cloë, daß dem Herzen an der Dorsalwand eine Blase aufsitzt. Nach meinen Beobachtungen ist diese Blase nicht dauernd vorhanden. Sie ist eine Erweiterung der Herzwände und verursacht durch den großen Blutandrang in diesem Herzabschnitt.

Ich habe dieselbe Tatsache bei jungen Individuen von Blatta germanica beobachtet, wo man im Verlauf des Herzens an mehreren Stellen blasige Anschwellungen antrifft, welche kommen und wieder verschwinden.

Wirkliche Erweiterungen sind bis jetzt nur an der Aorta von Danais, Vanessa (Burgess 1881), bei einer Reihe von Rhopaloceren

(Scudder) und bei großen Bombyx (Selvatico 1887) gefunden worden.

Betrachten wir nun die Schwanzgefäße etwas näher. Sie beginnen am Ende des Herzens und sind an den Wänden der Schwanzborstenhöhlen festgewachsen, und zwar ist das Gefäß der mittleren Schwanzborste an der Dorsalwand, die Gefäße der seitlichen Schwanzborsten an den Ventralwänden befestigt (Taf. XXVIII, Fig. B).

Am lebenden Tier in ihrem Verlauf beobachtet (Textfig. 17), weisen die Wände der Schwanzgefäße kleine Knötchen auf, welche auf die in die Herzwand eingelagerten Kerne zurückzuführen sind, und welche nach innen und nach außen vorspringen.

Fig. 17. Schwanzgefäß der Larve von Cloë dipterum, nach dem Leben gezeichnet. *lz* Lateralzellen.

In unregelmäßigen Abständen zeigen die Schwanzgefäße seitliche Oeffnungen, durch welche man Blutkörperchen austreten sieht, welche vom Herzen kommen. Außerdem öffnen sich die Gefäße an ihren Hinterenden in die Borstenhöhlen, und hier sieht man Anhäufungen von Blutkörperchen, welche aus den Gefäßen ausgetreten sind.

Zum genaueren Studium der Struktur der Schwanzgefäße habe ich Querschnitte durch die Schwanzborsten angefertigt. In Fig. B, Taf. XXVIII, sieht man unter der Chitinschicht der Borsten eine Epithelschicht, welche die Borstenhöhle begrenzt; in dieser Höhle sind ovale Blutkörperchen mit Kernen vorhanden. An den Höhlenwänden befestigt erblickt man den Querschnitt des Schwanzgefäßes, in welchem man zuweilen auch Blutkörperchen findet.

Da gegen die Basis der Borsten die Borstenhöhle der dorsalen Seite genähert ist, so entsteht an der Ventralseite ein leerer Raum zwischen dem Epithel und der Chitinschicht.

Im allgemeinen besitzt die Borstenhöhle auf Querschnitten eine runde Form, aber wir können auf derselben Schnittserie ovale und sogar biskuitartig eingeschnürte Formen antreffen.

Die Form der Gefäße ist auf Querschnitten manchmal rund, manchmal dorso-ventral abgeplattet. Die Lage der Kerne, welche sich an den Wänden der Gefäße befinden, kann in derselben Schnittserie wechseln; sie können lateral, latero-ventral, latero-dorsal, manchmal sogar dorso-ventral gelagert sein.

Vayssière (1881), behauptet in den Antennen von Cloë analoge

Gefäße wie in den Schwanzborsten gesehen zu haben. Auf meinen Schnitten durch die Antennen habe ich diese Gefäße nicht finden können. Es ist nur die Höhlung der Antennen vorhanden, welche an der Basis durch eine longitudinale Scheidewand in zwei Hälften geteilt ist. Die Cirkulation im Innern der Antenne ist komplizierter, als Vayssière beschrieben hat: „On ne peut bien constater leur présence (vaisseaux sanguins) que lorsque les larves de Cloéopsis diptera ou de Cloéon du Rhône sont bien vivantes, car on est alors guidé par le cheminement à leur intérieur des globules sanguins les uns après les autres, ils reviennent ensuite vers le corps en passant par la cavité générale des antennes."

In Wirklichkeit strömt ein Teil des Blutes, welches in die Antenne eingetreten ist, bis an ihr Ende (wenn wir durch die Spitze der Antenne von Cloë schneiden, sehen wir das Blut ausströmen), ein anderer Teil des Blutes zirkuliert nur im Innern des Basalgliedes der Antenne, indem es auf der Innenseite der Antenne eintritt, um den freien Rand der Scheidewand umbiegt und auf der Außenseite zurückströmt. Im Innern des Körpers von Cloë strömt das Blut zwischen den Organen, wie bei allen Arthropoden, dennoch kann man einige sinusartige Räume nachweisen, unter denen die interessantesten diejenigen sind, welche durch die Fettgewebe abgegrenzt sind. Auf den Querschnitten finden wir zwei Sinus, einen dorsal um das Herz, den anderen ventral um das Nervensystem (Taf. XXVIII, Fig. C). Auf der Dorsalseite des Herzens bemerken wir eine subkutane Fettschicht, welche sich seitwärts in der Form eines Bogens ausbreitet, dessen zwei Enden sich auf den Verdauungskanal zu stützen scheinen. Der Raum, welcher sich im Innern dieses Bogens befindet, bildet den Dorsalsinus oder Pericardialsinus.

Auf der Ventralseite des Körpers sehen wir ebenfalls einen solchen Fettgewebebogen, dessen Enden sich nach oben richten und sich über der Ganglienkette zu vereinigen.

Der im innern einbegriffene Raum dieses Bogens bildet den Ventralsinus, indem man Anhäufungen von Blutkörperchen findet.

Die Anwesenheit eines Ventralsinus macht das Vorhandensein eines Ventraldiaphragma in dem Sinne Grabers (Ueber den pulsierenden Bauchsinus der Insekten, 1876) notwendig.

Auf den von mir angefertigten Schnitten habe ich dieses muskulöse Diaphragma gefunden, welches über die Ganglienkette gelagert ist und seitwärts an den Wänden des Körpers in einer Gegend befestigt ist, wo diese Wände Einbuchtungen bilden.

Graber (1876) hat solche longitudinale Einbuchtungen der Körperoberfläche links und rechts von der Mittellinie verlaufend, bei Acridium gefunden: „An einen völlig ausgeweideten Plattbauch zeigt sich, und es ist dies auch durchaus nichts Neues, sondern eine auch anderen Kerfen zukommende Eigenschaft, daß die aufeinander folgenden Bauchplatten nach innen muldenartig ausgehöhlt sind, und in ihrer Gesamtheit eine Art minder tiefer Bauchrinne darstellen, die namentlich an Querschnitten deutlich zur Ansicht kommt."

Das die Bauchrinne gegen den Rest der Leibeshöhle abschließende Diaphragma hat eine gewölbte Form, die Konvexität der Wölbung ist gegen den Verdauungskanal gerichtet (Taf. XXVIII, Fg. C). Es ist keine zusammenhängende Membran, sondern durch einzelne Bänder gebildet, und es ist sehr wahrscheinlich, daß diese Bänder durch Bindegewebe, wie Graber es bei den Libellen gefunden hat, verbunden sind.

Die schwammigen Anhäufungen, welche Vayssière (1881) an den Seiten der Ganglienkette gefunden hat und als pulsierende Organe vermutet, sind nichts anderes als Fettgewebe. Das Ventraldiaphagma der Insekten ist schon seit langer Zeit bekannt, aber die Naturforscher haben ihm eine passive Rolle zugeteilt, nämlich das Nervensystem zu schützen.

Graber (1876) macht als erster auf seine wichtige Funktion für den Kreislauf aufmerksam. Er hat dasselbe hauptsächlich an Libellen untersucht.

In dem Zustand der Ruhe ist es, nach Graber, gegen die Ventralseite hin gewölbt, und im tätigen Zustand (wenn seine Muskeln sich kontrahieren) ist es horizontal. Es ist klar, daß in letzterer Lage sich der Ventralsinus vergrößert und dann das Blut hineinströmt.

Aus diesen Beobachtungen schließt nun Graber folgendes: „Wahrscheinlicherweise — und es ist dies einer genaueren Untersuchung wohl würdig — geht der Bauchsinus und im Einklang damit auch die Blutwelle von hinten her direkt in den Rückensinus über, so daß also beide Blutbehälter in ihrem gegenseitigen Anschluß eine Art Kreisbahn bildeten."

Bei der Larve von Cloë dipterum ist während des Ruhezustandes das Ventraldiaphragma nach oben gewölbt (umgekehrte Lage, wie sie Graber an Libellen gefunden hat). Alsdann nimmt das Diaphragma während des aktiven Zustandes eine horizontale

Lage ein, es wird auf das Blut des Ventralsinus drücken und einen von vorn nach hinten gerichteten Ventralstrom hervorrufen.

Das Blut, welches in dem Ventralsinus zirkuliert hat, bildet an dem hinteren Ende des Körpers zwei Lateralströme, welche in die hinteren Ostien eindringen, so daß die von Graber vorausgesetzte Kreisbahn bei der Larve von Cloë deutlich — wenigstens im hinteren Teil des Körpers — besteht.

Der Kreislauf im Körper der Cloëlarve ist noch durch die Verschiebung der Organe und durch die Bewegungen des Rectums unterstützt. Bekanntlich hat bei der Larve von Cloë der Enddarm respiratorische Funktion und vollführt rhythmische Bewegungen.

Durch diese Bewegungen entsteht in dieser Gegend negativer Druck, das Blut muß dorthin fließen, und in der Tat sehen wir in dieser Gegend eine Strömung, welche sich gegen den hinteren Abschnitt des Herzens richtet. Wir finden die Meinung, daß die Verschiebung der Organe die Cirkulation unterstützt, auch von anderen Autoren verteidigt.

So sagt Dufour (1852) in seiner Arbeit über die Libellenlarven: „Toutes ces impulsions étaient à mon avis et je le répète avec une entière conviction, déterminées et par les mouvements contractiles soit du canal digestif, soit du vaisseau dorsal et par les déplacements viscéraux que détermine l'acte respiratoire et par l'action musculaire locomotive et par les changements du niveau du corps."

Miall und Denny (1886) in ihrer Untersuchung über Periplaneta sagen: „Die Blutbewegung wird teils von letzterem (Herz) selber, teils von den Abdominalmuskeln besorgt."

Wandolleck endlich sagt in seiner Arbeit über die cycloraphen Dipteren: „Wahrscheinlich wird das Blut hauptsächlich durch die Bewegungen des Schlundkopfes in das Gefäß gepreßt."

B. Physiologie.

In physiologischer Beziehung habe ich Beobachtungen über die bereits im morphologischen Teil dieser Arbeit erwähnten Larven gemacht. Außerdem untersuchte ich noch Melolontha vulgaris, Cybister Roeselii, Dytiscus marginalis, Hydrophilus piceus, Periplaneta orientalis, Locusta sp., Gryllus campestris und junge Individuen von Blatta germanica.

Zum besseren Verständnis des Folgenden muß ich mit kurzen Worten die allgemeine Struktur des Insektenherzens schildern. Nach Bergh (1902) besteht das Insektenherz aus zwei Reihen halbringförmiger, symmetrisch angeordneter muskulöser Zellen, welche dorsal und ventral verbunden sind.

Nach außen hin kann diese Muskelschicht durch eine Bindegewebschicht — die Adventitia — umhüllt sein. Die Adventitia weist, nach Graber (1872 a), eine elastische Struktur auf: „Bei der Mehrzahl der Heuschrecken und Käfer, bei gewissen Apiden ganz sicher, ist die Adventitia vorzugsweise aus elastischen, ein gröberes oder feineres Maschenwerk darstellenden Balken und Fasern zusammengesetzt."

Bei den Larven von Chironomus sp. I und Tanypus sp. sieht man im normalen Zustand, daß die Herzkontraktionen schnell sind und jeder Schlag in der ganzen Länge des Herzens nur eine einzige Welle zu erzeugen scheint. Wenn das Tier ermüdet, verlangsamen sich die Kontraktionen, und wir unterscheiden deutlich zwei Phasen in der Kontraktion: 1) die Kontraktion der Pelotengegend; 2) die Kontraktion der Ostiengegend; sie sind peristaltisch und vollziehen sich in der Richtung von hinten nach vorn.

In der Gegend der Peloten sind die Kontraktionen am stärksten (Maximum); hier berühren sich die Herzwände, und äußerlich entstehen sehr deutliche Einschnürungen des Herzens.

Bei jungen Individuen von Blatta germancia kann man am lebenden Tier beobachten, daß sich die Gegenden zwischen den Ostienpaaren stärker kontrahieren, so daß während der Systole in der Herzwand in jedem Segment eine ringförmige Einschnürung entsteht, welche der Gegend der Peloten von Chironomus entspricht. Endlich ergeben ausführliche Beobachtungen über die Kontraktionen des Herzens von Cybister Roeselii dasselbe Resultat. Schneiden wir das lebende Tier ventral auf und entfernen die Eingeweide, so können wir die Herzschläge beobachten.

Der Gebrauch der physiologischen Kochsalzlösung erlaubt uns, die Beobachtungen längere Zeit fortzusetzen.

Zwischen den Ostienpaaren sind Stellen, in denen während der Systole die Herzwände sich berühren und äußerlich Einschnürungen entstehen; es sind die Gegenden maximaler Kontraktion, entsprechend der Pelotenregion von Chironomus sp. I und Tanypus sp.

Aber das Herz bildet nur einen Teil des Cirkulationssystems der Insekten, in der letzten Zeit wurden zwei Organe als aktiv

teilnehmend am Kreislauf gefunden: das Ventraldiaphragma und das Pericardialseptum.

Wir haben schon die Funktion des Ventraldiaphragmas bei den Libellen nach Graber und bei Cloëlarven nach meinen eigenen Untersuchungen beschrieben. Ich werde im folgenden einige Schilderungen über das Pericardialseptum geben.

Das Pericardialseptum.

Bei vielen Insekten findet man unter dem Herzen eine nach der Dorsalseite des Tieres gewölbte Membran, welche von den Lateralwänden der Körpersegmente ihren Ursprung nimmt, das Pericardialseptum.

Auf der oberen Seite dieser Membran erstrecken sich die Fächermuskeln, welche an der Körperwand entspringen und sich unter dem Herzen vereinigen.

Zwischen dem Pericardialseptum und dem Rücken des Tieres entsteht ein Raum um das Herz, welcher analog wie bei Crustaceen Pericardialraum heißt.

Graber kommt in seiner wichtigen Arbeit über den propulsatorischen Apparat der Insekten (1872 b) zu dem Resultat, daß eine direkte Verbindung zwischen Herz und Pericardialseptum nicht existiert, aber sie ist indirekt durch feine Fibrillen verursacht, welche sich von der Oberfläche des Septums zum Herzen erstrecken.

Er findet, als erster, daß diese Fibrillen elastischer Natur sind; sie endigen in der Adventitia des Herzens.

Graber beschreibt auch die Funktion des Pericardialseptums. Nach ihm ist es eine notwendige Konsequenz der Kontraktion der Fächermuskeln, daß das Septum eine horizontale Lage einnehmen und demgemäß auf die unteren Organe drücken wird. Die unmittelbare Folge dieses Druckes ist, daß das Blut, welches sich zwischen den unteren Organen befindet, in den Pericardialraum hineingepreßt wird und dann in das Herz eintritt.

Graber ist gegen die Meinung der früheren Autoren, welche glaubten, daß die Fächermuskeln an der Diastole des Herzens teilnehmen, indem sie dasselbe ausdehnen und außerdem als Fixationsapparat des Herzens dienen.

Grabers Auffassung ist von mehreren Forschern bekämpft worden.

Ich will von denselben nur Vosseler (1891) zitieren, welcher in seinen Untersuchungen über die Arthropodenmuskeln auch die

Fächermuskeln der Insekten berücksichtigt. Er sagt: „Den Fächermuskeln kommt mindestens eine dreifache Aufgabe zu. Sie dienen der Erweiterung des Herzens, zur Beförderung der Atmung in dem Pericardialraum und zur rascheren Ernährung der Pericardialzellen. Sehr unwesentlich ist jedenfalls ihre Tätigkeit beim Transport des Blutes aus dem Eingeweideraum in den Pericardialraum."

Außerdem betrachtet Vosseler die feinen Fibrillen — welche sich vom Pericardialseptum zum Herzen erstrecken — als Muskelfibrillen, welche an der während der Diastole sich vollziehenden Erweiterung des Herzens beteiligt sind.

Meine Untersuchungen über diese Fibrillen bestätigen die Ansichten Grabers.

Ich habe das Pericardialseptum verschiedener Insekten und besonders dasjenige von Periplaneta mit Kalilauge behandelt und dann destilliertes Wasser hinzugefügt. Die Muskeln lösen sich bei diesem Verfahren und verschwinden, es bleibt auf dem Objektträger nur ein Fibrillennetz.

Die verschiedenen Kalilaugelösungen (35-proz., 18-proz., 9-proz.) haben mir genauere Ergebnisse geliefert; das Fibrillennetz tritt um so deutlicher hervor, je schwächer die Lösung ist.

Aus dieser Reaktion ergibt sich ohne weiteres, daß die Fibrillen nicht muskulös sein können. Im ersten Augenblick glaubte ich es mit Tracheen zu tun zu haben, aber sie unterscheiden sich gründlich von diesen durch ihr Aussehen, und außerdem habe ich die Verzweigungen der Tracheen verfolgen können, welche gar nichts mit den Fibrillen zu tun haben.

Es bleibt somit nur die Erklärung übrig, daß die Fibrillen elastischer Natur sind, wie es Graber glaubt.

Ich habe diese Meinung weiterhin sichergestellt, indem ich meine Präparate mit Orcein färbte, welches bekanntlich zum Nachweis elastischer Fasern benutzt wird. Durch diese Farbe erhalten die Fibrillen (Taf. XXVIII, Fig. D) eine dunkle Tinktion, und die Netze werden außerordentlich klar. In diesen Netzen unterscheiden wir bei Periplaneta orientalis elastische Fibrillen, welche an der Oberfläche der Fächermuskeln verlaufen, und andere Fibrillen zwischen den Muskelfasern. Alle diese Fibrillen sind untereinander verbunden, so daß Netze entstehen. Die Maschen der Netze sind größer gegen den lateralen Teil des Pericardialseptums und werden, je mehr sie sich dem Herzen nähern, desto zahlreicher und kleiner. Die Netze gehen in die Adventitia über, welche auch aus elastischen, netzartig verschlungenen Fibrillen zusammengesetzt ist.

Entgegen der Meinung Grabers (welcher sagt, daß diese Fibrillen von der Oberfläche der Muskelfasern ausgehen) finde ich, daß die elastischen Fibrillen von der Körperwand ausgehen.

Ich habe dieselben elastischen Netze in dem Pericardialseptum von Locusta und Gryllus campestris gefunden.

Bei den Larven von Chironomus dorsalis (Taf. XXVIII, Fig. A) finden wir feine Fibrillen, welche vom Rande der Körpersegmente ausgehen und an den Seiten der Herzwände sich anheften, nachdem sie sich mehrfach verzweigt haben.

Gegen das hintere Ende des Körpers zu, finden wir ebenfalls solche Fibrillen, welche sich von einer Seite der Segmente zur anderen erstrecken und dann ein Netz bilden, das mit dem Hinterende des Herzens in Verbindung steht.

Anscheinend sind diese Fibrillennetze von Chironomus elastischer Natur und identisch mit den Netzen, welche ich bei Orthopteren gefunden habe.

Bei der Larve von Chironomus sp. II (Taf. XXVIII, Fig. E) habe ich ebenfalls elastische Netze in Verbindung mit dem Netz der Adventitia gefunden.

Die elastischen Fibrillen spielen eine passive Rolle, nämlich die Erweiterung des Herzens während der Diastole nach allen Richtungen zu erleichtern.

Bei den Larven von Chironomus kann man diese Fibrillen wie elastische Fäden funktionieren sehen. Keinesfalls kann man ihnen während der Diastole eine aktive Rolle zuschreiben.

Bei den von mir untersuchten Larven sind die Fächermuskeln wenig entwickelt, so daß die Muskelelemente zwischen den elastischen Fibrillen nur in geringer Zahl anzutreffen sind.

Bei Chironomus sp. I gibt es am Hinterende des Herzens 2 nach hinten gerichtete Fächermuskeln, welche von den Grenzen zwischen den Segmenten 11 und 10 entspringen. Außerdem finden wir in jedem Segment feine dreieckige Muskelbündel, welche von den Seiten der Segmente entspringen und sich unter dem Herzen verlieren. Diese Bündel sind desto schwächer entwickelt, je mehr wir uns der Aorta nähern.

Wir finden dieselbe Anordnung der Muskelbündel bei der Larve von Tanypus sp., aber hier entspringen die Muskeln an den Tracheen.

Zu demselben Resultat kam Weismann (1864) an anderen Dipteren: „Sämtliche Flügelmuskeln, sieben an der Zahl auf jeder

Seite, sind nicht an der Körperwand, sondern an den Tracheenstämmen befestigt."

Bei den Larven von Chironomus sp. II und Chironomus dorsalis (Taf. XXVIII, Fig. A) sind am hinteren Herzabschnitt einige Muskelbündel schräg nach hinten gerichtet, andere schräg nach vorn.

Außerdem findet man hier Muskelbündel auch am vorderen Herzabschnitt, welcher keine Kontraktionen mehr aufweist.

Bei der Larve von Cloë sind am hinteren Herzabschnitt die Muskeln schräg nach hinten, am vorderen schräg nach vorn gerichtet.

Alles, was ich hier über die Anordnung der Flügelmuskeln gesagt habe, läßt es ausgeschlossen erscheinen, daß sie die Diastole unterstützen sollten. Ich wiederholte das Experiment von Graber, die Flügelmuskeln bei verschiedenen Coleopteren (Cybister, Dytiscus, Melolontha, Hydrophilus) durchzuschneiden, und ich beobachtete, daß das Herz regelmäßig weiter pulsierte. Ich ging sogar noch weiter; bei einem Hydrophilus präparierte ich das Herz und Pericardialseptum aus dem Tier und legte es in physiologischer Kochsalzlösung auf einen Objektträger. Unter dem Mikroskop beobachtete ich lange Zeit die Herzschläge.

Die Diastole ist von den Fächermuskeln unabhängig. Wohl aber wäre es denkbar, daß die elastischen Fibrillen einen Zug ausüben und so die diastolische Erweiterung des Herzens verstärken.

Ich betrachte das Septum und die Fächermuskeln als Fixationsapparat des Herzens und als Stützapparat für die Pericardialzellen. — Außerdem teile ich die Ansicht Grabers, daß bei den Insekten, deren Septum gut entwickelt ist, durch die Kontraktion der Fächermuskeln ein Teil des Blutes aus der Leibeshöhle in den Pericardialsinus eintritt. Die Bewegungen des Septums sind mit denen des Herzens synchronisch, im übrigen aber sind sie unabhängig voneinander. Ueber die feinere Struktur der Fächermuskeln habe ich histologische Untersuchungen angestellt, da dieselben aber noch nicht zum Abschluß gediehen sind, möchte ich über sie in einer späteren Arbeit berichten.

Zum Schluß meiner Darstellung vom Insektenherzen, möchte ich noch auseinandersetzen, in welcher Weise die Widersprüche in der Beurteilung des Baues des Insektenherzens, über die ich in der Einleitung referiert habe, sich historisch entwickelt haben.

Die ersten Naturforscher, welche sich mit dem Bau des Insektenherzens beschäftigt haben (Réaumur, Swammerdamm, Bonnet, de Geer etc.), glaubten, daß dasselbe ein geschlossenes

Gefäß sei. Als man dann später die Ostien entdeckte und sah, daß dieselben mehr oder weniger genau den Körpersegmenten entsprechen, kam man zur Auffassung, daß das Herz eine Röhre sei, die aus mehreren aufeinander folgenden Kammern sich zusammensetze. Diese Auffassung wird besonders von Strauss-Dürkheim (1828) in seiner Monographie von Melolontha vulgaris vertreten; derselbe läßt ganz richtig das Bild der Kammerung dadurch zu stande kommen, daß sich an der Grenze zweier Kammern die Ostien finden, deren Ränder sich in zwei in das Innere des Herzrohres vorspringende Falten ausziehen und so die Abgrenzung der Kammern bewirken. In ähnlicher Weise findet man bei allen älteren Autoren, desgleichen auch manchen neueren, wie Railliet, Altum u. s. w., die Ansicht vertreten, daß die Ostien oder, richtiger gesagt, die die Ostien einfassenden Falten oder Segelventile die Grenzen der Herzkammern bezeichnen.

In dieser Sachlage wurde eine Veränderung herbeigeführt durch die Arbeiten Grabers. Dieser fand, wie wir gesehen haben, bei den Larven von Chironomus plumosus einmal Herzostien, und zweitens Klappen, welche, ohne Oeffnungen einzufassen, in das Herz vorspringen und das Rückstauen des Blutes verhindern. Er bezeichnet sie im Gegensatz zu den inmitten einer Herzkammer gelegenen Ostialfalten als Interventricularklappen, d. h. Klappen, welche die Grenze zweier Kammern bezeichnen. Ein regelmäßiges Alternieren von Herzostien und Interventricularklappen kommt bei Chironomuslarven nicht vor. Gleichwohl nimmt Graber diese Tatsache an, indem er sagt: „Auf Grund dieser Tatsachen scheint es nicht ungerechtfertigt, die Metameren- bezw. Kammergrenzen des Herzrohres nicht in die Gegend der Spaltöffnungen, sondern zwischen dieselben zu verlegen. Dafür spricht auch das Verhalten bei manchen Insektenlarven (z. B. bei den Mücken), wo die sogenannten Interventrikularklappen, welche eine natürliche Grenze zwischen den Herzkammern vorstellen würden, in der Tat nicht mit den Ostien zusammenfallen, sondern genau in der Mitte zwischen je zwei aufeinander folgenden Ostien gelegen sind."

Im weiteren Verfolgen dieser durch keine zwingenden Beobachtungen gestützten Verallgemeinerungen gelangte Graber zu einem Schema des Insektenherzens, welches er in seinem Leitfaden der Zoologie (1892) veröffentlichte. Dieses ein regelmäßiges Alternieren von Ostien und Interventricularklappen darstellende Schema fand Eingang in verschiedene Lehrbücher, ohne daß es an der Hand von Beobachtungen geprüft wurde. Ich kenne nur einen Autor,

welcher eine Herzform, wie sie Graber als Schema dargestellt hat, an einem bestimmten Objekt beobachtet haben will.

Es ist Kolbe, welcher eine Beschreibung und Zeichnung von Epitheca bimaculata gibt, und zwar in dem Sinne, daß hier Ostien und Interventricularklappen regelmäßig alternieren. Ohne das Objekt nachuntersucht zu haben, glaube ich doch mit Sicherheit behaupten zu können, daß die Angaben Kolbes unmöglich richtig sind. Ich glaube, daß Kolbe die Einschnürungen des Herzens zwischen zwei aufeinander folgenden Ostien für Interventricularklappen gehalten hat. Kolbes Angaben scheinen mir um so mehr zu Zweifeln zu berechtigen, als er vom Herzen derselben Art zwei Zeichnungen gibt, die miteinander nicht harmonieren. Bei der einen Zeichnung liegen die Klappen gegen die Mitte der Kammern zu, bei der zweiten, stärker vergrößerten Zeichnung dagegen liegen sie auf der Grenze zweier aufeinander folgenden Kammern.

Den Darstellungen Grabers und Kolbes gegenüber muß ich auf das bestimmteste behaupten, daß Interventricularklappen als besondere von den Ostialfalten differente Einrichtungen nicht existieren. Wo sog. Interventricularklappen bei Insekten vorkommen, wie bei den Larven von Chironomiden und Ephemeriden, sind sie Ostialfalten, die nach Verschluß der zugehörigen Oeffnungen übrig geblieben sind und nunmehr nur noch als Ventile wirken. In der Regel fehlen aber sog. Interventricularklappen ganz. Zwischen zwei aufeinander folgenden Ostien besitzt der Herzschlauch seine größte Kontraktilität, er kann daher hier eingeschnürt sein; es können hier auch die Muskelzellen „Muskelpeloten“ als Knöpfe, die bei der Kontraktion zusammenschließen, vorhanden sein.

Aber zur Bildung von besonderen, die Herzkammern gegeneinander abgrenzenden Klappen kommt es nicht.

Das Rückstauen des Blutes wird ausschließlich durch das Zusammenschließen der Ostialfalten der linken und rechten Seite bewirkt und somit das Bild der Kammerung hervorgerufen. Aus dieser Darstellung erhellt, daß zwischen dem Herzen der Insekten und dem der Crustaceen nicht der prinzipielle Unterschied existiert, zu dessen Annahme man durch die übliche Darstellung geführt wird, daß das Insektenherz aus Kammern besteht, das Crustaceenherz dagegen eine Röhre darstellt. Der Unterschied ist vielmehr darauf zurückzuführen, daß die Ostialfalten bei Crustaceenherzen schwach entwickelt sind und nur wenig in das Herzlumen vorragen.

Schluß.

Die wichtigsten Resultate dieser Arbeit fasse ich in folgenden Sätzen zusammen:

1) Das Herz der Insekten ist nicht gekammert, sondern eine einheitliche Röhre, in welcher das Bild der Kammerung nur durch das Zusammenklappen der Ostialfalten vorgetäuscht wird.

2) Bei den Chironomidenlarven entwickeln sich die Ostien von hinten nach vorn durch Teilung der Lateralzellen des Herzens.

3) Die „Interventricularklappen" der Chironomiden entsprechen den vorderen Ostialfalten der Ephemeridenlarven.

4) Im Verlauf des Herzens finden sich Stellen, an denen die Kontraktion am stärksten ist und Einschnürungen erzeugt (Maxima der Kontraktion).

5) Die diastolischen Erweiterungen des Herzens sind nicht durch die Kontraktionen der Flügelmuskeln veranlaßt, obwohl beide Erscheinungen synchronisch verlaufen.

6) Die Fibrillen, welche an der Oberfläche des Pericardialseptums verlaufen, sind elastischer Natur.

7) Bei der Larve von Cloë habe ich die Existenz eines Ventraldiaphragmas bestätigen können.

Literatur.

Altum, B., 1881, Forstzoologie, 2. Aufl.

Boas, J. E. V., 1901, Lehrbuch der Zoologie.

Bergh, R. S., 1902, Beiträge zur vergleichenden Histologie. 3. Über die Gefäßwandung bei Arthropoden. Anat. Hefte, 1. Abt., Bd. XIX.

Burgess, E., 1881, Note on the aorta in Lepidopterous insects. Proced. Boston Soc. Nat., Vol. XXI.

Claus, C. 1891, Lehrbuch der Zoologie, 5. Aufl.

Dufour, L., 1852, Etudes anat. et physiol. et observations sur les larves des Libellules. Annal. Sc. nat., Sér. 3, Zoologie, T. XVII.

Fleischmann, A., 1898, Lehrbuch der Zoologie.

Goette, A., 1902, Lehrbuch der Zoologie.

Graber, V., 1872 a, Vorläufiger Bericht über den propulsatorischen Apparat der Insekten. Sitz.-Ber. der K. Akad. der Wissensch. Wien, I. Abt., Bd. LXV.

— 1872 b, Ueber den propulsatorischen Apparat der Insekten. Arch. für mikroskop. Anat., Bd. IX.

— 1876, Ueber den pulsierenden Bauchsinus der Insekten. Arch. für mikroskop. Anat., Bd. XII.

— 1877, Die Insekten. Die Naturkräfte, Bd. XXI.

— 1892, Leitfaden der Zoologie, bearbeitet von Dr. V. Graber, nach dessen Tode besorgt von J. Mik, 2. Aufl.

Hatschek, B., und Cori, C. J., 1896, Elementarkurs der Zootomie in 15 Vorlesungen.

v. Hayek, G., 1881, Handbuch der Zoologie.

Henneguy, F., 1904, Les Insectes. Morphologie. Reproduction. Embryogénie.

Hertwig, R., 1903, Lehrbuch der Zoologie.

Huxley, Th., 1878, Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Tiere.

Jaworowski, A., 1879, Ueber die Entwickelung des Rückengefäßes und speziell der Muskulatur bei Chironomus und einigen anderen Insekten. Sitz.-Ber. der K. Akad. der Wiss. Wien, math. nat. Kl., Bd. LXXX, I. Abt.

Judeich, J. F., und Nitsche, H., 1895, Lehrbuch der mitteleuropäisch. Forstinsektenkunde. Als 8. Auflage von Dr. J. T. C. Ratzeburg.

Kennel, J., 1893, Lehrbuch der Zoologie.

Kolbe, H. J., 1893, Einführung in die Kenntnis der Insekten.

Miall, L. C., and Denny, A., 1886, The structure and life-history of the Cockroach (Periplaneta orientalis).

Pantel, J., 1898, Le Thrixion Halidayanum. Essai monographique sur les caractères extérieurs, la biologie et l'anatomie d'une larve parasite du groupe des Tachinaires. La Cellule, T. XV.

Perrier, E., Traité de Zoologie, Fascicule III.

Railliet, A., 1895, Traité de Zoologie médicale et agricole.

Schneider, A., Ueber die Anlage der Geschlechtsorgane und die Metamorphose des Herzens bei den Insekten. Z. Beiträge, herausgeg. von Schneider, Bd. I.

Selvatico, S., 1887, Die Aorta im Brustkasten und im Kopfe des Schmetterlings von Bombyx mori. Zool. Anz., 10. Jahrg.

Taschenberg, E., 1879, Einführung in die Insektenkunde.

Vayssière, A., 1881, Recherches sur l'organisation des larves des Ephémerines. Ann. Sc. nat., Zool., Sér. 6, T. XIII.

Vogt, C., et Yung, E., 1889—1894, Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie.

Vosseler, J., 1891, Untersuchung über glatte und unvollkommen quergestreifte Muskeln der Arthropoden.

Wandolleck, B., Zur Anatomie der cycloraphen Dipterenlarven. Abhandl. u. Ber. K. zool. u. anthrop. ethn. Mus. Dresden, Festschrift, No. 7.

Weismann, A., 1864, Die Entwickelung der Dipteren. Ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Insekten.

Zimmermann, O., Ueber eine eigentümliche Bildung des Rückengefäßes bei einigen Ephemeridenlarven. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXIV.

Tafelerklärung.

Tafel XXVIII.

Fig. A. Hinterer Körperteil der Larve von Chironomus dorsalis, nach dem Leben gezeichnet. *pz* Pericardialzellen, *k* Klappe, *lo* Lateralostien, *fm* Fächermuskel, *to* Terminalostien, *s* Segmente des Körpers, *en* elastisches Netz, *H* Herz.

Fig. B. Querschnitt durch die Schwanzborsten der Larve von Cloë dipterum. Sublimat. Hämatoxylineosin. Okular I, Obj. 8, Leitz (um die Hälfte verkleinert). *L* Lateralborste, *M* mittlere Borste, *g* Schwanzgefäß, *l* Leibeshöhle der Borste, *ch* Chitinschicht.

Fig. C. Querschnitt des Körpers der Larve von Cloë dipterum. Sublimat. Hämatoxylineosin. Okular I, Obj. 3, Leitz. *h* Herz, *ds* Dorsalsinus, *f* Fettgewebe, *d* Darm, *vd* Ventraldiaphragma, *sn* Ganglienkette, *vs* Ventralisinus.

Fig. D. Ein Teil des Pericardialseptums von Periplaneta orientalis. Färbung mit Orceïn. Okular I, Obj. 3, Leitz. *a* Adventitia des Herzens, *fm* Muskelfasern, *ef* elastische Fasern, *f* sehr feine elastische Fibrillen.

Fig. E. Der hintere Herzabschnitt der Larve von Chironomus sp. II, nach dem Leben gezeichnet. *k* Klappe, *pz* Pericardialzellen, *en* elastisches Netz, *lo* 1. Lateralostienpaar.

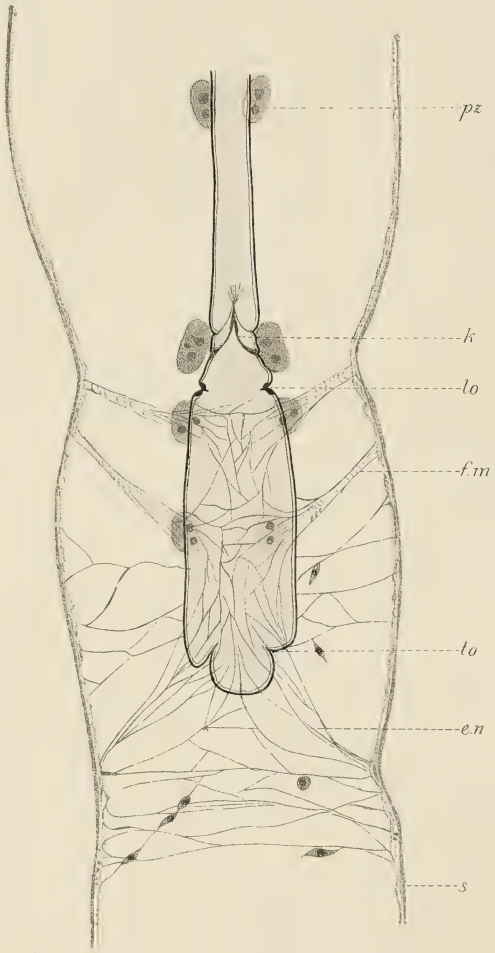
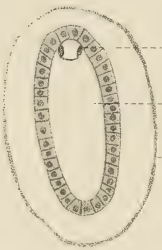


Fig. A

L.

Fig. B



M

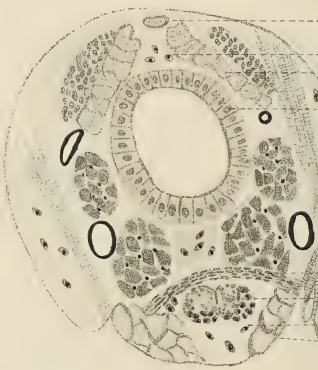


Fig. C

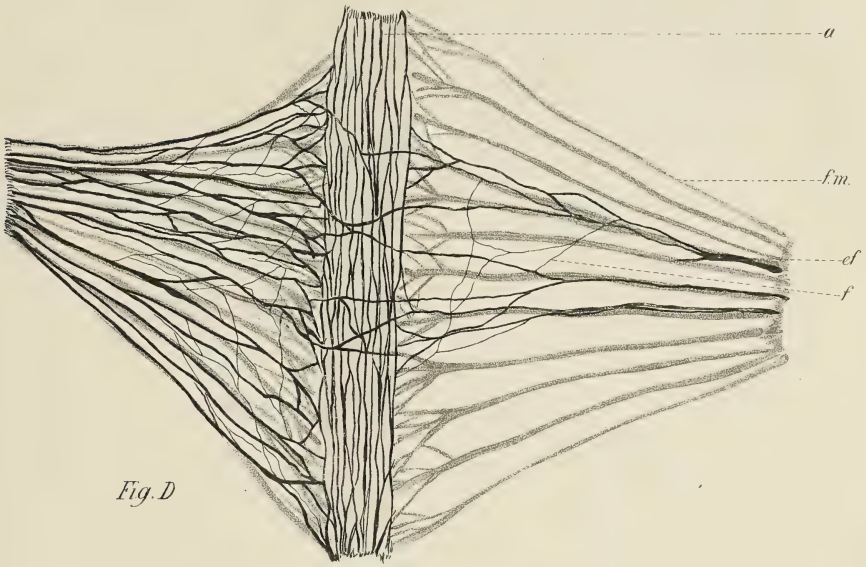
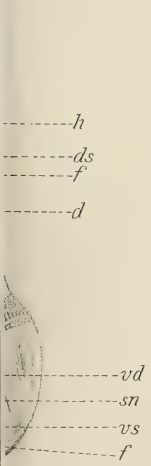


Fig. D



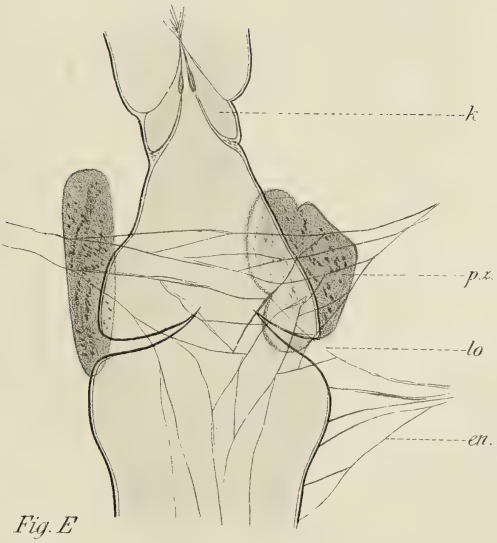


Fig. E

scher in Jena.

Lithographie v. E. Schaal, Jena.

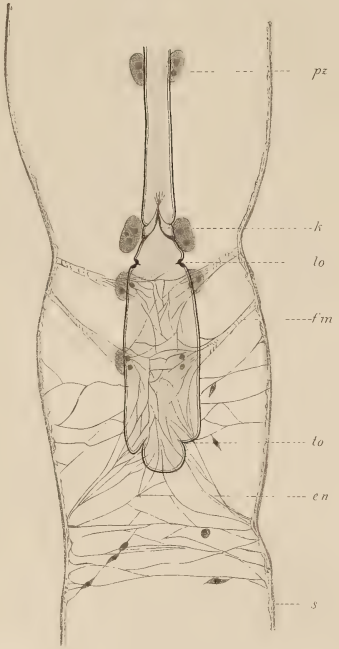


Fig. A

Fig. B

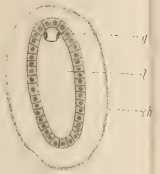


Fig. C

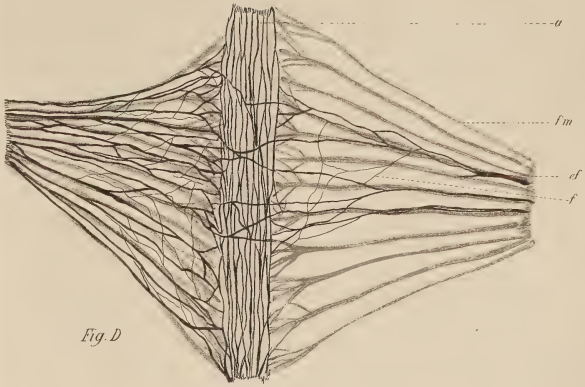


Fig. D

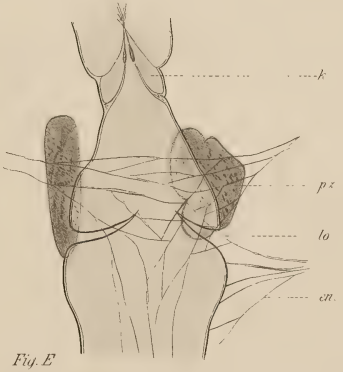


Fig. E

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: NF_33

Autor(en)/Author(s): Popovici-Baznosanu A.

Artikel/Article: Beiträge zur Kenntnis des Cirkulationssystems der Insekten. 667-696