Zur Anatomie und Histologie des Herzens von Arca.

Von

Alfred Theiler, Luzern.

Hierzu Tafel IX und X und 5 Figuren im Text.

I. Einleitung und Technisches.

Die vorliegende Arbeit bezweckt eine genauere Darstellung der Herzverhältnisse innerhalb der Gattung Arca nach der vorhandenen Literatur und nach eigenen Beobachtungen. Da dieselbe ziemlich rasch abgebrochen werden mußte, so mußte mancher Punkt, dessen Eruierung noch wünschenswert gewesen wäre, unberücksichtigt gelassen werden. Es standen mir 4 Arten zur Verfügung: Arca Noae L., A. barbata L., A. lactea L., A. tetragona Poli. Das Material erhielt ich zum Teil von der Zoologischen Station in Neapel in fixiertem Zustande zugesandt; zum Teil sammelte ich es selbst während eines zweimonatlichen Aufenthaltes an dieser Station, der mir durch die gütige Unterstützung des hohen eidgenössischen Departements des Innern und der hohen Regierung des Kantons Zürich (Fiedler-Stiftung) möglich war.

Ueber die angewandte Technik habe ich folgende Bemerkungen zu machen. Die Tiere müssen vor der Fixierung betäubt werden, um Kontraktionen bei der nachherigen Fixierung zu vermeiden. Angewendet wurde zu diesem Zwecke Cocain (2-proz. Lösung in Meerwasser) und Alkohol (5-proz.). Besonders mit dem letzteren Mittel war ich sehr zufrieden. Nach ca. 5—6 Stunden waren auch die größten Tiere geöffnet und schlossen bei Berührung des Mantelrandes die Schale nicht mehr, ein Zeichen, daß sie genügend betäubt waren. Die Tiere wurden dann ganz fixiert, indem ich sie in Sublimatlösung warf, der 5 Proz. Eisessig beigefügt war. So wurde gleichzeitig die Schale ganz oder zum Teil gelöst. Zu histologischen Zwecken wurden auch einzelne Stücke mit dem Herzen herauspräpariert und gesondert fixiert in Osmiumsäure

oder in Flemmings Gemischen. Kleinere Tiere, die noch in der Schale waren, wurden nach der Fixierung entkalkt, in einem Gemisch von 70-proz. Alkohol plus 2—3 Proz. konzentrierte Salpetersäure. Dies Verhältnis erwies sich als sehr geeignet, indem keine Luftblasen in den Geweben sich bildeten. Als Farbstoffe wurden die üblichen wie Boraxkarmin, Hämalaun und verschiedene Hämatoxyline mit den zugehörigen Plasmafarbstoffen verwendet. Für histologische Zwecke brauchte ich besonders Eisen-Hämatoxylin und Säurefuchsin-Pikrinsäure nach Van Gieson.

Zum Studium der allgemeinen Organisation verwendete ich meistens Celloidinschnitte. Für die feineren histologischen Untersuchungen wurden aber Paraffinschnitte hergestellt. Besonders geeignet für die Erkennung des feineren Baues erwiesen sich namentlich Ausbreitungspräparate des Vorhofs, die mit Eisen-Hämatoxylin kurze Zeit (10 Minuten) gefärbt und differenziert worden waren.

II. Das Herz der Lamellibranchier.

Die nachfolgenden Zeilen haben lediglich den Zweck, zu zeigen, in welcher Hinsicht die Zentralteile des Blutgefäßsystems von Arca sich unterscheiden von der den meisten Lamellibranchiern zukommenden Herzform. Die eigenartigen Verhältnisse, welche Arca darin zeigt, sind denn auch von ganz besonderer Wichtigkeit für die phylogenetische Erkenntnis des Molluskenherzens gewesen und darum von den verschiedensten Forschern für ihre diesbezüglichen Theorien verwertet worden, wie wir später zeigen werden.

Wie alle übrigen Mollusken, besitzen auch die Lamellibranchier ein Blutgefäßsystem. Der zentrale, propulsatorische Teil desselben, das Herz, liegt in einem Abschnitt der Leibeshöhle, dem Pericard, und wird gewöhnlich vom Darme durchbohrt. Das Pericard stellt meistens eine einheitliche Höhlung dar (Textfig. 1). Ausnahmsweise können aber zwei Pericardialhöhlen vorkommen (Arca, Textfig. 4). Als Leibeshöhle ist das Pericard deshalb zu betrachten, weil es ähnlich wie das Cölom der Anneliden mit der Außenwelt in Verbindung tritt. Diese Kommunikation kommt dadurch zu stande, daß aus dem Pericard jederseits ein Gang, Renopericardialgang, in das paarige Nephridium führt, das sich in die Mantelhöhle öffnet. Dieser Renopericardialgang mündet bei den meisten

Lamellibranchiern direkt in die Niere; bei gewissen Muscheln aber ist seine Einmündung in den Ausführungsgang der Nephridien verlegt (Arca). Die beiden Gänge nehmen vermittelst eines bewimperten Trichters (Nierentrichter) ihren Ursprung im Pericard. Das Herz selbst ist arteriell, da es in die Blutbahn eingeschaltet ist, welche das Blut von den Atmungsorganen in den Körper zurückleitet. Es besteht aus einem Ventrikel und zwei Vorhöfen. In wenigen Fällen kommt es vor, daß zwei Ventrikel vorhanden sind. Das scheint aber nur dann möglich zu sein, wenn gleichzeitig zwei Pericardien vorkommen (z. B. Arca Noae L., Textfig. 4). Der Ventrikel liegt median und besitzt immer sehr muskulöse Wandungen. Die Vorhöfe liegen seitlich vom Ventrikel; sie sind auch mehr oder weniger muskulös und stehen einerseits mit dem abführenden Kiemengefäß, andererseits mit dem Ventrikel in Verbindung. Zwischen den Vorhöfen und dem Ventrikel finden sich muskulöse Klappen, welche den Rückstrom des Blutes hindern sollen.

Aus dem Ventrikel entspringt entweder nur eine Aorta (z. B. Mytilus); oder es existieren zwei Aorten, von welchen die vordere über, die hintere unter dem Darme verläuft (z. B. Anodonta). Endlich ist es klar, daß zwei ganz getrennte Ventrikel auch ihre besonderen Aorten haben müssen (z. B. Arca tetragona Poli).

Die Zirkulation des Blutes geschieht in den aufgeführten Teilen folgendermaßen: Das in den Kiemen wieder arteriell gewordene Blut gelangt durch die abführenden Kiemengefäße in die beiden Vorhöfe. Durch Kontraktion derselben wird es in den Ventrikel getrieben. Die erwähnten Klappen verhindern die Rückströmung des Blutes in die Vorhöfe. Endlich gelangt es durch das Zusammenziehen der starken Ventrikelmuskulatur in die Aorten und wird durch dieselben den verschiedensten Körperteilen zugeführt.

Der Ventrikel kann in verschiedener Art und Weise mit dem Enddarm in Beziehung treten: a) der Ventrikel liegt dorsal vom Rectum (Textfig. 2) bei Nucula, Anomia und Arca; b) der Ventrikel wird vom Enddarm durchbohrt bei der großen Mehrzahl der Lamellibranchier (Textfig. 1); c) der Ventrikel ist ventral vom Rectum gelegen bei Teredo, Ostrea und Malletia (Textfig. 3). Speziell bei Arca gibt es Formen, die unter a) gehören (Arca scapha Chemnitz); andere aber besitzen zwei gänzlich getrennte Ventrikel und Pericardien, die lateral vom Rectum gelegen sind (z. B. Arca Noae, Textfig. 4).

Man wird aus dieser kurzen Uebersicht der Herzverhältnisse bei den Lamellibranchiern klar erkennen können, daß die Gattung Arca in mehrfacher Hinsicht vom häufigsten Typus abweicht. Diese Verhältnisse im Zusammenhange darzustellen, ist der Zweck der vorliegenden Arbeit.

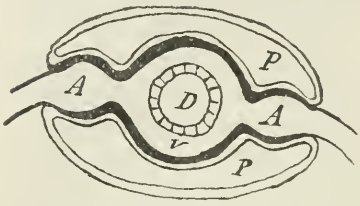

Fig. 1.

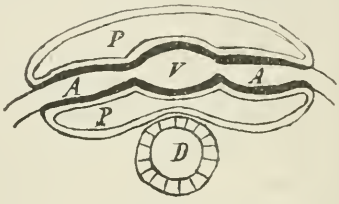

Fig. 2.

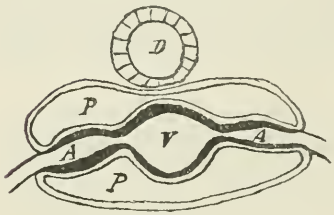

Fig. 3.

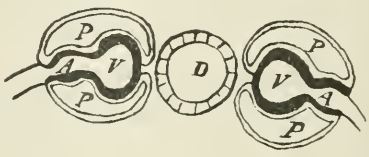

Fig. 4.

Fig. 1—4. Schemata für verschiedene Herzformen bei den Lamellibranchiern nach Lang (1903). Fig. 1 zirkumrektales Herz; Fig. 2 suprarektales Herz; Fig. 3 infrarektales Herz; Fig. 4 Doppelherz von Arca Noae.

III. Zur Anatomie des Herzens von Arca.

A. Historisches.

Die Literatur, die sich auf dieses so interessante Herz bezieht, ist nicht besonders reichhaltig. Vielfach findet man einzelne Beobachtungen zerstreut in der Literatur. Diese zu sammeln ist recht schwierig, da man oft nur zufällig solche zu Gesicht bekommt. Ich glaube deshalb kaum, daß meine Literaturübersicht die wünschenswerte Genauigkeit zeige.

Der erste, welcher sich mit dem Herzen von Arca beschäftigte, war Poli (1791—95). Er erkannte bereits, daß sich hier Verhältnisse finden, welche von denjenigen der meisten Muscheln ganz abweichen, indem die sonst einfache Herzkammer hier durch zwei Kammerteile, einen rechten und einen linken, vertreten ist. Seine Figuren müssen für die damalige Zeit als meisterhaft bezeichnet werden. Er erkannte nicht nur die beiden lateralen Herzen,

sondern auch, daß aus jedem Ventrikel eine Aorta entspringe, die sich aber in der Mitte vereinigten.

Die genaueste Untersuchung verdanken wir Grobben (1888). In seiner Abhandlung über die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten beschäftigt er sich auch sehr eingehend mit dem Herzen von Arca Noae L. Er beschränkte seine Untersuchungen aber auf Ventrikel, Atrium und Pericard. Den Ursprung der Aorten hat er nicht untersucht. Er gibt nicht nur eine genaue Beschreibung seiner Befunde, sondern bespricht auch die bis dahin versuchten Erklärungen der Duplizität dieses Herzens.

Zwei Jahre später (1890) erschien eine Arbeit von Ménégaux: Recherches sur la circulation des Lamellibranches. Dieser Autor widmet der Besprechung des Herzens von Arca einige Seiten. Während die früheren Autoren sich mehr mit der bekanntesten Form, Arca Noae L., beschäftigten, zieht er nun auch Arca barbata L., die ebenso häufig im Mittelmeere vorkommt, und eine Arca scapha Chemnitz, eine seltene Form aus dem Roten Meere, in den Kreis seiner Beobachtungen.

Pelseneer (1891) bespricht in seiner „Contribution à l'étude des Lamellibranches", das Herz von Arca barbata. Doch scheint er die Arbeit von Ménégaux noch nicht gekannt zu haben; obgleich seine Beobachtungen mit denjenigen von Ménégaux nicht übereinstimmen, erwähnt er doch keineswegs dessen Arbeit. Da auch meine Ansichten mit denjenigen Pelseneers sich nicht decken, so werde ich später Gelegenheit haben, dieselben eingehender zu besprechen.

Außer diesen bekannten Arbeiten finden sich gelegentliche Beobachtungen ganz zerstreut notiert. So ist es, wie ich eingangs bereits erklärte, sehr schwierig, alle diese Stellen zu sammeln. Ich notiere im folgenden einige von solchen Angaben.

Grobben gibt in einer Fußnote seiner bereits zitierten Abhandlung (1888, p. 5) an, daß sich Abbildungen des Herzens von Arca barbata finden bei Deshayes (Exploration scientifique de l'Algérie; Histoire naturelle des Mollusques; Mollusques acéphales, Paris 1844—48) auf Taf. 118, Fig. 6; Taf. 119, Fig. 3, und von Arca Gaimardi auf Taf. 123, Fig. 9, ohne jeglichen Text, bezw. Tafelerklärung. Es kommt das daher, daß dieses Werk plötzlich abgebrochen wurde. Es war mir nicht möglich, ein Exemplar desselben zu Gesicht zu bekommen.

François (1891) untersuchte auf einer Studienreise nach Nouméa makroskopisch das Herz einer Arca, die er nicht mit

vollkommener Sicherheit als Arca barbata bezeichnete. Er fügt dem Namen nämlich ein Fragezeichen bei. Die Form, die er untersuchte, hat einen Ventrikel, der transversal in die Länge gezogen und an beiden seitlichen Enden angeschwollen ist. Er wäre wohl am besten mit dem von MÉNÉGAUX untersuchten Ventrikel von Arca scapha CHEMNITZ zu vergleichen. Ob der Darm den Ventrikel durchbohre, wie es den Anschein habe, oder ob er nur an den Ventrikel angeheftet sei, konnte er nicht feststellen.

Ich kann diese Beobachtungen nicht recht mit den von anderen Forschern und auch von mir selbst bei Arca barbata gemachten in Einklang bringen, weshalb ich vermute, daß FRANÇOIS nicht Arca barbata, sondern irgend eine andere Art unter der Hand gehabt habe. Schade ist, daß er die Form des Pericards nicht untersucht hat; das würde viel eher einen Anhaltspunkt zur Bestimmung abgegeben haben. Was mich aber bestimmt zu glauben, daß FRANÇOIS eine andere Art untersuchte, das ist 1) die Form des Ventrikels (alle Untersucher von Arca barbata sind mit Ausnahme von PELSENEER darin einig, daß dieselbe zwei gesonderte Ventrikel besitzt); 2) der Ursprung der vordern Aorta, die er mitten aus dem Ventrikel entspringen läßt, während nach den Untersuchungen von MÉNÉGAUX aus jedem Ventrikel eine vordere Aorta entspringt, die sich dann über dem Darme vereinigen (eine hintere Aorta zeichnet er überhaupt nicht); 3) die Größe des hinteren Retractors, die viel zu gering angenommen ist. Seine beiden Hälften sind kaum so groß gezeichnet wie die seitlichen Anschwellungen des Ventrikels, währenddem sie tatsächlich bei Arca barbata viel größer sind. Er fügt dann noch bei, er habe die gleichen Verhältnisse bei einer nahe verwandten Form, „Arca pilosa (?)“, gefunden. Wenn es auch nicht möglich ist, die Art, die FRANÇOIS untersuchte, sicher wiederzuerkennen, so sind uns seine Angaben dennoch von Nutzen. Sie zeigen uns aufs deutlichste, daß nicht alle Arten von Arca ein doppeltes Herz besitzen, sondern daß bei gewissen Formen der Ventrikel noch einfach ist. Auch MÉNÉGAUX' Untersuchungen bei Arca scapha CHEMNITZ gewinnen dadurch an Gewißheit, da er dort ganz ähnliche Verhältnisse fand.

Eine fernere Notiz fand ich zufällig in einem Aufsatz von GARNER, Malacological Notes (1877). Er sagt dort: „Some Arcae and Pectunculi have two hearts, Arca auriculifera but one, of the shape of an inverted M.“ Was das für eine Species ist, und wo sie vorkommt, diese Arca auriculifera, konnte ich nicht ausfindig

machen. Auch in „Monograph of the Genus Arca“ by Lovell Reeve, erschienen im Sammelwerk „Conchologia Iconica“, findet sie sich nicht, trotzdem dort nicht weniger als 122 Species beschrieben sind. Aus dieser letzteren Notiz von Garner geht auch hervor, daß es Arten von Pectunculus gibt, welche zwei Ventrikel besitzen. Irgend eine weitere Literaturangabe über eine solche Pectunculus-Art, zumal auch Abbildungen von solchen, konnte ich aber nicht finden. Da Pectunculus mit Arca nahe verwandt ist, würden vielleicht Untersuchungen, die auf diverse Arten der beiden Gattungen ausgedehnt und namentlich die Pericardialverhältnisse genauer berücksichtigen würden, weitere Schlüsse auf die Phylogenie des Herzens der Lamellibranchier gestatten, insbesondere auch deshalb, weil diese Gattungen zu den ältesten Lamellibranchiern gehören.

B. Arca barbata L.

Ueber das Herz dieser Art, welche im Mittelmeere wohl so häufig ist, wie die bis jetzt am meisten untersuchte Arca Noae L., machen einige Angaben Ménégaux, Pelseneer und François. Gerade deshalb, weil sie noch nicht so eingehend untersucht worden ist, beschäftigte ich mich am meisten mit derselben. Ich will sie deshalb zuerst behandeln, um hierauf den Vergleich mit den anderen, speziell mit der Arca Noae ziehen zu können.

Zur Darstellung der anatomischen Verhältnisse des Herzens von Arca barbata benutze ich eine Figur von Ménégaux. Dieser Forscher hat Injektionen gemacht; es war ihm deshalb möglich, die Blutgefäße genau zu verfolgen. In dieser Figur sehen wir, daß Arca barbata zwei voneinander total getrennte Pericardialhöhlen hat (*P*). Sie beginnen vorn etwa in der Gegend, wo die Gonaden ihre stärkste Entfaltung zeigen, und reichen hinten, sich über die Nieren lagernd, bis in den mittleren Teil dieses ebenfalls paarigen Organes. Ihre lange Seitenlinie läuft den beiden Kiemenachsen entlang. Dorsal stoßen sie durchwegs direkt an das Körperepithel; ebenso sind sie ventral begrenzt

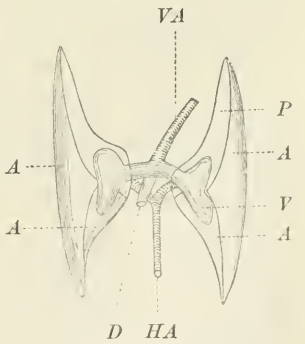

Fig. 5. Schema des Herzens von Arca barbata nach Ménégaux. *P* Perikard, *A* Vorhof, *V* Ventrikel, *VA* vordere Aorta, *HA* hintere Aorta, *D* Darm.

durch das äußere Körperepithel, das sich zwischen Kiemenachse und Körperwand ausdehnt. Weiter hinten aber schiebt sich dann auf der ventralen Seite das Bojanussche Organ oder die Niere ein. Die Begrenzung gegen die Mitte zu ist eine verschiedene. Während sich die beiden Pericardialhöhlen vorn weit voneinander entfernt halten, nähern sie sich in ihrem mittleren Verlaufe, um sich weiter hinten wieder voneinander zu trennen. Vorne liegen median von ihnen zunächst die Gonaden; es schiebt sich dann zwischen die beiden Pericardialhöhlen hinter den Gonaden der bei diesen Formen so mächtig entwickelte hintere Retractor des Fußes ein, der ungefähr in der Gegend auftritt, wo die Ventrikel liegen, um von hier weg bis zu hinterst die beiden Höhlen auseinanderzuhalten. Die beiden Höhlen sind also stets voneinander getrennt; sie nähern sich nur in ihren mittleren Partien.

Die Vorhöfe (*A*) erscheinen uns auf den ersten Blick schon als Einstülpungen der Pericardialwand von der Seite her. Die laterale Wand der Pericardien ist fast in ihrer ganzen Ausdehnung von vorn bis hinten eingestülpt. Die Vorhöfe sind also lateral begrenzt durch die Kiemenachsen, währenddem sie median ins Innere der Pericardien hineinragen. Sie wiederholen im allgemeinen die Gestalt der Pericardien, d. h. sie sind vorn und hinten schmal, währenddem sie in der Mitte, da, wo sie in den Ventrikel übergehen, eine Verbreiterung zeigen.

Die Vorhöfe sind folgendermaßen befestigt: Lateral sind sie in ihrer ganzen Ausdehnung mit dem Pericard verwachsen. Median geschieht die Befestigung einerseits am Ostium venosum des Ventrikels; anderseits ist fast der ganze hintere Teil des Vorhofs auch median mit dem an der Niere gelegenen Teile des Pericards verlötet.

Da wo die Pericardien am breitesten sind, liegen die beiden sehr starken Ventrikel (*V*). Ihre Gestalt ist ziemlich dreieckig; die Basis des Dreieckes ist gegen den jeweiligen Vorhof zugekehrt, währenddem die Spitze der medianen Seite zu gelegen ist. Die Rückströmung des Blutes aus dem Ventrikel in den Vorhof wird verhindert durch einen Sphinkter.

Der Ursprung der Arterien ist lediglich von Ménégaux dargestellt worden. Wie wir aus der Figur ersehen, entspringt jederseits aus dem Ventrikel ein kurzer Aortenstamm, der sich gegen die Mittellinie des Tieres wendet. Aus demselben entspringen aber sofort je eine vordere und eine hintere Aorta. Die beiden vorderen Aorten treffen sich über dem Darme, um eine einzige

vordere Aorta zu bilden (*LVA*, *RVA*, Fig. 1); die beiden hinteren, die übrigers viel schwächer ausgebildet sind, treffen sich unter dem Darme, um sich zu einer hinteren Aorta zu vereinigen (*HA*) — Ich möchte hier bemerken, daß man auf Querschnitten sehr leicht den Ursprung der vorderen Aorten verfolgen kann, daß es aber ungemein schwierig fällt, die nur ganz schwach ausgebildeten hinteren Aorten zu entdecken.

Der von vorn kommende Geschlechtsgang und der von hinten kommende Ausführungsgang der Nieren vereinigen sich zu einer gemeinsamen Urogenitalkloake, die zwischen Körperwand und Kiemen nach außen mündet. Kurz vor der Vereinigung der beiden Kanäle mündet in den Nierengang der Renopericardialgang. Derselbe ist auf den beiden Figg. 3 und 4 zu verfolgen (*R*). Die beiden Bilder stammen von der rechten Seite des Tieres (das Tier wurde von vorn nach hinten in Schnitte zerlegt, weshalb die linke Seite des Präparates und Bildes der rechten des Tieres entspricht und umgekehrt). Fig. 4 zeigt ihn in seiner ganzen Ausdehnung. Da diese Schnitte ziemlich genau in der dorso-ventralen Richtung gemacht wurden, so liegt er also im allgemeinen in einer Transversalebene. Er verläuft alsdann in dieser Ebene von der lateralen Seite gegen die Mitte zu. Von Thiele wurde bereits bei Arca tetragona Poli festgestellt, daß der Renopericardialgang nicht direkt in die Nieren, sondern nur in den Ausführungsgang derselben mündet. Die gleiche Beobachtung ist also auch hier bei Arca barbata zu machen. Auf Fig. 3 habe ich versucht, einige Details dieses Ganges anzugeben, soweit sie auf einem 30 μ dicken Celloidinschnitte zu erkennen sind. Wir können die epitheliale Auskleidung desselben und namentlich die Bewimperung erkennen.

Was bis jetzt im Blutkreislauf von Arca noch nie aufgedeckt worden ist, das betrifft den venösen Teil desselben. Im allgemeinen sammelt sich bei der Mehrzahl der Muscheln das venöse Blut aus dem Lakunensystem des Körpers in einem venösen Längssinus, welcher unter dem Pericard liegt. Von hier aus durchströmt dann der größte Teil des Blutes das komplizierte, venöse Kanalnetz der beiden Nieren, um sich jederseits in dem der Basis der Kiemen entlang verlaufenden Kiemengefäße zu sammeln und von hier aus in die beiden Kiemenlamellen einzutreten. Verfolgen wir den auf Fig. 3 und 4 mit *VS* bezeichneten Kanal nach hinten, so erstreckt er sich zwischen den Gängen der Nieren, wo man ihn dann nicht mehr genauer verfolgen kann. Folgt man seinem Verlaufe nach vorn, so zieht er zunächst parallel der Visceral-

kommissur auf der inneren Seite derselben, um sich hierauf allmählich auf die innere Seite der Kommissur zu verlegen. Man sieht dort nebeneinander den Gonodukt, die Visceralkommissur und diesen Hohlraum. Weiter vorn verliert er sich dann zwischen den Gonaden. Ich glaube, diesen Hohlraum als einen Teil des venösen Blutgefäßsystems erklären zu müssen. Es wäre dann offenbar eine Vene, welche das Blut im vorderen Teil des Körpers sammelt und es nach hinten in die Gegend der Nieren befördert. Wenn diese Vene direkt homolog sein sollte dem venösen Längssinus der meisten Lamellibranchier, so ist klar, daß dies Gebilde bei Arca eben auch doppelt vorkommen muß.

Ueber die Verbindung der abführenden Kiemengefäße mit den Vorhöfen konnte ich keine Literaturangaben finden. Es scheint aus meinen Präparaten hervorzugehen, daß eine scharfe Grenze zwischen beiden sich überhaupt nicht feststellen läßt. Die langgestreckte Gestalt der Vorhöfe läßt vermuten, daß eine Verbindung zwischen beiden auf einer größeren Strecke erfolge. In der Tat kann man erkennen, daß die Vorhöfe fast in ihrer ganzen Ausdehnung mit Kanälen der primären Leibeshöhle in Verbindung stehen, die die Kiemenachse entlang verlaufen und schließlich ein einheitliches abführendes Kiemengefäß bilden. Dieses verläuft nach meinen Präparaten mitten über der Kiemenachse, sammelt also das Blut von beiden Kiemenlamellen und steht in direkter Verbindung mit dem Vorhofe (Fig. 2 *KV*). Die beiden Längskanäle, welche jederseits am Grunde der beiden Kiemenlamellen verlaufen, wären dann die zuführenden Gefäße (Fig. 2 *KA*). Ich stelle mich in Gegensatz zu Bonnet (1877), der umgekehrt das mittlere Gefäß als zuführendes und die beiden seitlichen als abführende bezeichnet. Es scheint mir aber von vornherein wahrscheinlicher zu sein, daß das mittlere Gefäß das Blut abführt, da es dann direkt mit dem Vorhof in Verbindung treten kann, während zwei seitliche Gefäße schwieriger in Kommunikation mit dem Vorhof zu bringen wären.

Es bleibt mir noch übrig, die Angaben von Pelseneer (1891), betreffend das Herz von Arca barbata, zu erwähnen. Die Beobachtungen François' wurden bereits eingangs gewürdigt. Pelseneer gibt folgende Beschreibung des Herzens von Arca barbata: „Le ventricule est situé dorsalement au rectum. Sa forme correspond à celle du ventricule de Nucula c'est-à-dire qu'il est allongé dans le sens transversal et que ses deux moitiés sont renflées vers leurs extrémités (en longueur et en hauteur), ce qui fait dire, que

le cœur de Arca est double'. Les oreillettes ne sont plus musculaires". In der Fig. 37 seiner Abhandlung gibt Pelseneer einen Querschnitt durch das Herz von Arca barbata bei 6-facher Vergrößerung. Aus dieser Figur, wie auch aus obiger Beschreibung geht nun hervor, daß Pelseneer eine wirkliche Duplizität des Ventrikels nicht erkannt hat. Die beiden seitlichen Anschwellungen sollen schuld sein, daß man von einem doppelten Ventrikel gesprochen habe. Vergleichen wir diese Figur mit meiner Fig. 1, so liegt der Unterschied zunächst darin, daß Pelseneer einen einzigen Ventrikelhohlraum zeichnet, der zwar in den beiden Hälften seines Ventrikels ausgedehnter ist als direkt in der Mitte über dem Darme, währenddem ich nie auf meinen Querschnitten eine Verbindung zwischen den beiden seitlichen Herzlumina erkennen konnte. Vom Pericard erwähnt er leider gar nichts. Hätte er dasselbe untersucht, so müßte ihm seine Duplizität gewiß aufgefallen sein; dann wäre er wohl auch auf die Idee gekommen, daß ein doppeltes Pericard mit einem einfachen Herzen nicht gut denkbar ist. Vergleichen wir übrigens die Herzen von Nucula und Arca barbata miteinander, so finden sich denn doch ganz typische Unterschiede. Während aus dem Ventrikel von Nucula nur eine vordere und nur eine hintere Aorta entspringen, hat jedes Herz von Arca barbata seine besondere vordere und hintere Aorta, die sich dann zu einer unparen vorderen und hinteren vereinigen. Zudem besitzt Nucula nur eine einzige Pericardialhöhle. Das sind offenbar zwei Gründe, welche einen typischen Unterschied zwischen den Herzen von Arca barbata und Nucula statuieren. Es geht demnach aus der Auseinandersetzung hervor, daß Arca barbata wirklich zwei voneinander gesonderte Ventrikel mit besonderem Pericard und besonderen Aorten hat, während der Ventrikel von Nucula einfach transversal in die Länge gezogen ist, so daß die beiden Enden aufgeblasen erscheinen.

C. Arca Noae L.

Da Arca Noae L. bis jetzt das klassische Untersuchungsobjekt war, so habe ich es einstweilen unterlassen, neue Untersuchungen über das Herz dieser Form anzustellen. Am eingehendsten ist es untersucht worden von Grobben (1898); den Ursprung der Arterien hat uns genauer Ménégaux (1890) beschrieben. Injektionen sind gemacht worden von Ménégaux und Thiele, die übereinstimmend die gleichen Resultate betreffs des Ursprunges der Arterien gezeitigt haben.

Ich beschränke mich darauf, einen Vergleich mit Arca barbata zu ziehen, da die Unterschiede der beiden Formen gering sind. Wir können die Beschreibung der Verhältnisse der zentralen Teile des Blutgefäßsystems von Arca barbata ohne weiteres auf Arca Noae übertragen. Wie bei Arca barbata existieren auch hier zwei total gesonderte Pericardien, die von der lateralen Seite her zur Bildung der Vorhöfe eingestülpt sind. Der Unterschied der beiden Formen liegt nicht in den Verhältnissen des Herzens selbst, sondern außerhalb desselben im hinteren Retractor. Schon bei Arca barbata haben wir gesehen, daß der hintere Retraktor des Fußes ziemlich stark ausgebildet ist, und daß er schuld ist an der Trennung der beiden Pericardialhöhlen. Bei Arca Noae ist dieser hintere Retractor noch viel mächtiger entwickelt. Betrachtet man eine Arca Noae und eine Arca barbata vom Rücken her, so erscheint die Rückenfläche der ersteren viel breiter als diejenige der letzteren. Das rührt von der stärkeren Ausbildung des Retractors her. Die starke Ausbildung desselben hat aber auch bedingt, daß die beiden Herzen in noch weit stärkerem Maße voneinander getrennt worden sind als bei Arca barbata. Der Ursprung der Aorten ist ebenfalls der gleiche wie bei Arca barbata; nur sind hier die Verbindungsstücke der vorderen und hinteren Aorta mit den seitlichen Herzen (also die Stücke, die ich als linke und rechte vordere, bezw. hintere Aorta bezeichnet habe) natürlich länger, was selbstverständlich wieder seinen Grund in der größeren Breite des Tieres hat.

D. Arca lactea L.

Literaturangaben, die sich direkt auf das Herz von Arca lactea beziehen würden, habe ich nie finden können. Thiele (1902) zeichnet aber in seiner Fig. 145 einen Frontalschnitt durch die linke Hälfte einer Arca lactea bei schwacher Vergrößerung. Aus dieser Figur glaubte ich erschließen zu können, daß diese Art ebenfalls zwei gesonderte Pericardien besitzt, wie die zwei bereits beschriebenen Arten. Ich war deshalb überrascht, hier ganz andere Verhältnisse zu finden.

Von der Zoologischen Station in Neapel wurden mir kleine Exemplare von Arca lactea zugeschickt, die auf meinen Wunsch in konzentrierter Sublimatlösung fixiert waren, welcher $^1/_2$—2 Proz. Eisessig je nach der Größe der Tiere zugesetzt worden war, um die Schale zu lösen. Die betreffenden Tiere wurden in toto ge-

färbt mit Boraxkarmin, eingebettet in Paraffin und in Schnitte von 5 μ zerlegt. Durchgeht man die Serie von vorn nach hinten, so erscheinen zunächst zwei seitliche Pericardien. Die Fig. 5 stammt aus der Gegend des Magens und der Leber. Man erkennt zwei seitliche Pericardialhöhlen, in welche bereits die Vorhöfe von der Seite eingestülpt sind. Auf der linken Seite erscheint bereits auch der angeschnittene Ventrikel. Der Schnitt ist demnach nicht genau senkrecht zur Längsachse des Tieres, sondern etwas schräg geführt, und zwar so, daß er links gegen hinten den kleineren Winkel mit der Längsachse bildet; d. h. links erscheinen die in Wirklichkeit symmetrischen Organe eher als rechts. Fig. 6 zeigt uns einen Schnitt, der beinahe am hinteren Ende des Magens geführt ist. Wir sehen nun deutlich, daß die Pericardialhöhlen durch einen Verbindungsgang miteinander im Zusammenhange stehen. Wir erkennen links und rechts wiederum die Vorhöfe und die Ventrikel. Der linke Ventrikel tritt bereits in Verbindung mit seinem Vorhofe. Fig. 7 stammt aus der Gegend des Enddarmes. Das Rectum ist ganz nahe an das Pericard herangetreten. Ueber den Darm weg zieht so nur die dünne Pericardialwand. Wir erkennen nun, daß die Höhlungen der beiden Ventrikel miteinander kommunizieren wollen. Links sehen wir den Sphinkter zwischen Vorhof und Ventrikel. Rechts ist die Verbindung zwischen Vorhof und Ventrikel noch nicht eingetreten. — Aus der Figur geht zwar nicht mit vollkommener Sicherheit hervor, daß die zwei seitlichen Ventrikelblasen miteinander kommunizieren; es ist dies Verhalten jedoch höchst wahrscheinlich; leider hatte ich kein geeignetes Material mehr zur Verfügung, um namentlich noch Sagittalschnitte herstellen zu können, die dann die beschriebenen Verhältnisse bestätigen würden. — Die beiden Pericardialhöhlen stehen aber miteinander nicht mehr in Kommunikation, da das Verbindungsstück der beiden Ventrikel oben und unten mit dem Pericard verwächst. Von hier weg bis hinten imponiert uns das Pericard also wieder als eine doppelte Höhlung wie bei den anderen Arten.

Fig. 8 zeigt uns noch einen Schnitt, der links bereits durch die Nierengegend geht. Links erkennen wir die Nieren und die letzten Anschnitte des Ventrikels und des Vorhofes. Rechts sehen wir Ventrikel und Vorhof in ihrer vollen Entfaltung. Kurz zusammengefaßt können wir sagen: Diese Art besitzt ein doppeltes Pericard, dessen beide Hälften aber durch einen schmalen Gang noch miteinander in Verbindung stehen. Im hinteren Teil des

Ganges ist das Verbindungsstück der beiden seitlichen Ventrikel gelegen, und zwar so, daß dieses Verbindungsstück oben, hinten und unten mit dem Pericard verwachsen ist, vorn aber nicht bis an die vordere Pericardwand hin reicht, sondern den erwähnten Verbindungsgang der zwei seitlichen Pericardhöhlen frei läßt. — Man könnte hier auch von einem einheitlichen Pericard sprechen, das aber fast ganz, bis auf eine schmale Strecke in zwei Teile gesondert ist, ähnlich wie es Ménégaux für Arca scapha Chemnitz tut. Da es aber feststeht, daß auch das einheitliche Pericard embryonal aus zwei Blasen hervorgeht, so ziehe ich es vor, hier von zwei seitlichen Pericardialhöhlen zu sprechen.

Fig. 9 stammt von einem ausgewachsenen Tiere. Wir finden ziemlich die gleichen Verhältnisse wieder. Es wurde derjenige Schnitt ausgewählt, auf dem die zwei Ventrikel einander am nächsten treten. Die beiden Pericardien stehen über den Ventrikeln immer noch miteinander in Verbindung; ein paar Schnitte weiter nach hinten zu hört dann diese Kommunikation auf. Von einer Vereinigung der beiden Ventrikelhöhlen aber kann gar keine Rede mehr sein. Ein Ventrikelhohlraum ist auf der Figur überhaupt nicht mehr wahrzunehmen, da einerseits die Muskulatur sehr mäßig entwickelt ist, anderseits der Raum mit Blutkörperchen vollgepfropft erscheint. Auch der Ursprung der Aorten konnte nicht bei diesem Exemplar gefunden werden; hingegen zeigte er sich sehr schön bei einem noch größeren Tiere. Er erfolgt in gleicher Weise, wie ich ihn bei Arca barbata beschrieben habe und für Arca tetragona noch beschreiben werde.

Wenn die Beobachtung, daß die beiden seitlichen Herzhöhlen in der Jugend kommunizieren, im Alter aber total getrennt sind, richtig ist, so bin ich mir einstweilen noch nicht klar, wie dies zu erklären wäre. Der nächstliegende Schluß wäre wohl der, daß ein einheitliches Herz angelegt, daraus aber im Verlaufe der Entwickelung ein doppeltes würde. — Da ich genötigt war, diese Arbeit rasch zu Ende zu führen, und da mir anderseits geeignetes Material fehlte — so junge Tiere sind nur selten zu finden, wie ich mich selbst in Neapel überzeugen konnte — so konnte ich diese Punkte nicht mehr mit Sicherheit eruieren.

Arca lactea zeichnet sich auch dadurch aus, daß in ihrem Blute eine Masse Hämocyten vorkommen, die sich absolut nicht von den bei Arca tetragona durch Cuénot beschriebenen Hämocyten unterscheiden.

E. Arca tetragona Poli.

Eine Notiz übnr die Herzverhältnisse bei dieser Species habe ich nur bei Ménégaux (1890) entdecken können. Er beschreibt eine Arca scapha, bei der ein einheitliches Pericard vorhanden ist. Er fügt dann bei, daß die Duplizität des Herzens auch nicht mehr existiere bei Arca tetragona, der man sie gewöhnlich beimesse. Diese Ausdrucksweise schien mir zu sagen, daß weitere Literaturangaben über das Herz von Arca tetragona vorhanden seien. Es war mir aber absolut unmöglich, eine weitere Notiz zu finden.

Arca tetragona ist eine kleine Muschel. Die größten Tiere werden 1, höchstens $1^1/_2$ cm lang. Der Querdurchmesser auf der Rückenseite ist wohl die Hälfte bis zu $^3/_4$ der Längsachse. Diese breite Rückenfläche ließ mich deshalb schon von vornherein vermuten, daß die Angaben Ménégaux' nicht richtig seien. Die nachherige Untersuchung ergab nun wirklich auch einige andere Resultate.

Arca tetragona hat zwei gänzlich voneinander getrennte Pericardien. In Fig. 10 habe ich diejenige Stelle gezeichnet, wo die beiden seitlichen Pericardien einander am nächsten gerückt sind. Nie aber konnte ich weder bei jüngeren noch älteren Exemplaren eine Verbindung zwischen den beiden Pericardien finden, wie dies bei Arca lactea der Fall ist.

Selbstverständlich sind auch die beiden Ventrikel gänzlich voneinander getreunt.

Bei dieser Art konnte ich nun auch bei einem besonders günstigen Exemplare den Ursprung der beiden vorderen Aorten genau verfolgen, wie er auf den Figg. 11—14 dargestellt ist. In Fig. 11 links erkennen wir bereits die linke vordere Aorta (das Tier wurde von hinten nach vorn in Schnitte zerlegt). Rechts bemerken wir den Ursprung der rechten vorderen Aorta. Ob die Lamelle, die in den Figg. 12 und 13 rechts ins Lumen des Gefäßes vorspringt, eine Klappe darstellt oder nur ein durch Läsion abgetrenntes Stück der muskulösen Wandung des Gefäßes, konnte ich nicht mit vollkommener Sicherheit erkennen. Die beiden seitlichen Aorten treffen schließlich in der Mittellinie über dem Darme zusammen, indem sie sich mehr und mehr nähern, und bilden nun eine einzige unpaare, vordere Aorta.

Arca tetragona zeigt nach Cuénot (1891) die Eigentümlichkeit, daß sie rote Blutkörperchen besitzt. Es ist bekannt, daß Hämocyten bei den Mollusken nur selten auftreten; eine der wenigen

bevorzugten Formen ist Arca tetragona. Es ist sehr auffallend, daß bei nahe verwandten Formen, wie sie doch die einzelnen Arten einer Gattung sind, das eine Mal Hämocyten im Blute vorkommen, das andere Mal nur Amöbocyten. Cuénot hat eine Erklärung versucht. Zweifellos ist die Anwesenheit von roten Blutkörperchen ein Vorzug bei der Atmung. Die Arca tetragona-Individuen leben nun gewöhnlich in Gruppen, die eine dicht an der anderen. Sie können ihre Schalen nur halb öffnen, da sie einerseits durch den Byssus, andererseits durch ihre eigenen Nachbarn daran gehindert sind. Die Erneuerung des Wassers ist also nicht sehr leicht. Cuénot glaubt nun, zur Erleichterung der Atmung könnten sich die Hämocyten gebildet haben. — Meine Beobachtung, daß Hämocyten auch bei Arca lactea vorkommen, könnte nur zur Bekräftigung dieser Cuénot'schen Anschauung dienen, da Arca lactea in Größe und Lebensweise in nichts sich von Arca tetragona unterscheidet, wie ich mich selbst in Neapel überzeugen konnte.

IV. Zur Histologie des Herzens von Arca.

Die histologischen Details des Arca-Herzens sind bis jetzt nur einmal einer Untersuchung gewürdigt worden, und zwar von Grobben, der in seiner Abhandlung über „die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten" dieses Organ auch bei unserer Gattung nachzuweisen sucht. Seine Untersuchungen beschränken sich aber lediglich auf das Pericard. Meine eigenen Beobachtungen wurden angestellt an Ausbreitungspräparaten von Vorhöfen von Arca barbata und Noae und an Schnitten durch die Vorhöfe und Ventrikel der gleichen Arten.

Der histologische Bau von Vorhof und Ventrikel ist auch hier im großen und ganzen gleich. Beide sind außen, d. h. gegen das Lumen des Pericards hin überzogen mit dem Pericardialepithel, dem zunächst eine zarte Grenzlamelle oder Basalmembren anliegt. Einwärts davon liegen die Muskelfasern, welche durch Bindegewebe zusammengehalten werden. Der Unterschied zwischen Vorhof und Ventrikel ist lediglich der, daß bei letzterem die Muskulatur viel massiger entwickelt ist.

Auf den feineren Bau des Pericards brauche ich mich nicht einzulassen, da meine Untersuchungen sich mit denjenigen von Grobben decken. Ich beschränke mich auf die Wiedergabe von zwei Zeichnungen, von denen die eine (Fig. 15) einen Anschnitt

des Ventrikels von Arca Noae darstellend, die Zellgrenzen des Pericardepithels sehr schön erkennen läßt, die andere (Fig. 16), einen Querschnitt durch den Vorhof von Arca Noae wiedergebend, namentlich die zarte Basalmembran erkennen läßt, welche sich in nach VAN GIESONscher Methode behandelten Präparaten immer leuchtend rot färbt. Diese Basalmembran ist zuerst von BERGH im Atrium von Helix pomatia gefunden worden, findet sich nach C. SCHNEIDER auch bei Anodonta und scheint also ein stets vorkommender Bestandteil des Molluskenherzens zu sein. Der Drüsencharakter des Pericardepithels ist von GROBBEN genauer erkannt und beschrieben worden.

Die Muskulatur läßt sich am besten an Ausbreitungspräparaten der Vorhöfe studieren. Bei schwacher Vergrößerung erscheint die Muskulatur als ein feines Gitterwerk, aus in verschiedener Richtung verlaufenden Muskelfasern bestehend. Doch sind es vornehmlich zwei aufeinander senkrechte Richtungen, in denen die Fasern verlaufen. Dadurch scheint das Gitterwerk ziemlich regelmäßig aus viereckigen Feldern zusammengesetzt.

Bei starker Vergrößerung kann man nun erkennen, daß wir es hier mit typischen glatten Muskelzellen zu tun haben, und daß außerdem noch Bindegewebe vorhanden ist, das offenbar dazu dient, die einzelnen Muskelzellen zusammenzuhalten. Die einzelnen Muskelzellen erscheinen langgestreckt, spindelförmig, in der Mitte dicker und gegen die beiden Enden zu sich allmählich verjüngend, oft auch sich verzweigend (Fig. 17 u. 18). Ihre Länge konnte auf Ausbreitungspräparaten gar nicht mit Sicherheit bestimmt werden, da die einzelnen Fasern eben innig miteinander verflochten sind. Wir unterscheiden bekanntermaßen an jeder glatten Muskelzelle den Zellkörper, das Myosark nach SCHNEIDER, und die eigentliche aus kontraktiler Substanz bestehende Faser. Das nicht differenzierte Protoplasma, das Myosark, findet sich vornehmlich in der Umgebung des Kernes und durchzieht als Sarkachse die ganze Faser, wie aus den Figuren hervorgeht. Es erscheint zusammengesetzt aus einer hellen Substanz, in der viele kleinere und größere Körner sich eingebettet finden. Die Körner werden besonders deutlich nach Fixierung mit einer Flüssigkeit, welche Osmiumsäure enthält, und sind wohl nach SCHNEIDER als Trophochondren, speziell hier bei den Muskelzellen als Myochondren zu bezeichnen. Freie Fäden im Sarkoplasma, die mit Desmochondren besetzt sind, wie sie bei Hirudo medicinalis von SCHNEIDER gezeichnet werden, konnte ich nicht finden.

Der Kern liegt in der Mitte der Faser, umgeben von dem eben beschriebenen undifferenzierten Protoplasma. Es erscheint dadurch die Faser an jener Stelle um das Mehrfache verdickt. Die sonst allgemein bekannte langgestreckte Form der Muskelkerne findet sich auch hier wieder. Doch ebenso häufig findet man ganz runde Kerne. Es zeigt sich deutlich, daß von der Form des Kernes auch die Form der ganzen Faser in der Umgebung desselben abhängt. Ist nämlich der Kern langgestreckt, so zeigt auch die Faser eine langgestreckte Gestalt; ist aber der Kern mehr oder weniger rund, so erscheint die Faser in seiner Umgebung mehr oder weniger stark vorgewölbt, und zwar gewöhnlich einseitig, indem die gegenüberliegende Seite fast ganz gerade verläuft. Es finden sich aber alle Uebergänge zwischen den extremen Fällen. Die Kerne zeigen in ihrem Innern eine Menge von Nucleinkörnern, von denen einzelne hie und da durch die Größe von der Masse abstechen.

Bei gut mit Eisenhämatoxylin gefärbten und differenzierten Ausbreitungspräparaten kann man deutlich bei hoher Einstellung erkennen, daß die kontraktile Substanz in längsverlaufenden Fibrillen angeordnet ist und mantelförmig die Sarkachse umgibt. In Fig. 17 links sehen wir den in der Mitte der Faser gelegenen Kern; bei hoher Einstellung wurden die kontraktilen Fibrillen gezeichnet, die über den Kern hinziehen. Sichere Bilder von der Anordnung der kontraktilen Substanz aber bekommt man nur auf Querschnitten. Auf solchen kann man ersehen, daß dieselbe wirklich die in der Mitte gelegene Achse von undifferenziertem Protoplasma meist allseitig umgibt. Die Bilder (Fig. 19), die ich davon gezeichnet habe, zeigen die größte Aehnlichkeit mit denjenigen, die Knoll von der Muskulatur des Herzens von Aplysia punctata entworfen hat (Taf. IV, Fig. 33 u. 34 seiner Abhandlung). Daraus geht deutlich hervor, daß die Herzmuskulatur von Arca zur protoplasmareichen Muskulatur Knolls zu rechnen ist, d. h. die kontraktile „Rinde“ gegenüber dem protoplasmatischen „Mark“ an Masse entschieden zurücktritt.

Die Beobachtung dieses Forschers, daß die Herzmuskulatur der Lamellibranchier durchgehends aus protoplasmareichen Fasern bestehe, gewinnt dadurch eine neue Stütze. Die Herzmuskulatur scheint mir zwar nicht zu Untersuchungen über den feineren Bau und die Anordnung der kontraktilen Substanz geeignet zu sein. Doch läßt sich folgendes aus meinen Präparaten ersehen: Auf Querschnitten durch die Herzmuskulatur kann man erkennen, daß die kontraktile

Rinde abwechselnd aus dunkel gefärbten und helleren Partien besteht. Die geschwärzten Partien stellen die kontraktile Substanz dar, die helleren dazwischen eine hellere Zwischensubstanz. Ob diese letztere undifferenziertes Sarkoplasma oder eine aus diesem differenzierte Kittsubstanz darstellt, wollen wir dahingestellt sein lassen. Ebenso soll es mit der Frage gehalten sein, ob die dunkleren Stellen wirkliche Myofibrillen darstellen, oder ob, was mir wahrscheinlicher zu sein scheint, dieselben Muskelsäulchen darstellen, deren Zusammensetzung aus Elementarfibrillen nicht mehr erkannt werden kann. Diese beiden Fragen sind auch nach den Untersuchungen von bedeutenden Histologen, wie Heidenhain und Apáthy, noch nicht klargelegt.

Die beschriebenen Muskelfasern werden zusammengehalten durch Bindegewebe. Es scheinen mir zwei Arbeiten wichtig zu sein, in denen vom Bindegewebe der Mollusken die Rede ist: Grobben (1891) und Bergh (1898). Im Bindegewebe des Arca-Herzens lassen sich nach meinen Beobachtungen folgende Elemente erkennen: 1) Zunächst viele rundliche, dunkel tingierte Kerne, die von wenig oder gar keinem Protoplasma umgeben sind; daneben finden sich viele gleich gebaute Kerne, die aber regelmäßig in einem deutlich körnigen Protoplasma eingebettet liegen (*Bz* Fig. 20 u. 21). Diese körnigen Bindegewebszellen sind ziemlich viereckig oder rautenförmig, und die Ecken sind ausgezogen. Doch konnte ich nicht erkennen, daß etwa diese Zellen miteinander durch die Ausläufer in Verbindung treten würden. 2) Eine zweite Art von Bindegewebszellen ist versehen mit langen Ausläufern und ganz dunklen Kernen; es sind gewöhnlich drei Ausläufer, die vom Kerne weggehen (*Bz. A* Fig. 21). Der eigentliche Zellkörper ist nur schwach ausgebildet; er besteht außer aus dem Kerne nur aus ganz wenig Protoplasma. Die Ausläufer erscheinen zum Teil auch körnig. Sie scheinen immer die einzelnen Muskelzellen miteinander zu verbinden. 3) Endlich findet sich ein Netzwerk von körnigem Protoplasma, lange dünne Fäden, die sich oft verzweigen, in denen ich aber keine Kerne finden konnte (*BN* Fig. 20). Alle diese Elemente finden sich eingebettet in einer homogenen Bindesubstanz, welche die Muskeln zusammenhält. Ich deute diese Befunde folgendermaßen: Die unter 1 angeführten Bindegewebskerne und -zellen halte ich für die von Brock so genannten Plasmazellen, da sie nach meinen Beobachtungen weder unter sich noch mit anderen Zellen zusammenhängen und mit verschiedenartigen Konkretionen erfüllt erscheinen. Die unter 2 aufgeführten Binde-

gewebszellen mit Ausläufern scheinen mir zu dem Protoplasmanetz zu gehören, das ich unter 3 beschrieben habe, und das auch Grobben gesehen hat bei der Untersuchung des Bulbus arteriosus von Venus verrucosa.

V. Zur Phylogenie des Herzens von Arca.

Nachdem wir im ersten Teile die Organisation des Herzens von Arca kennen gelernt haben, liegt es nun nahe, eine Erklärung zu suchen für die von der gewöhnlichen Form des Lamellibranchierherzens so abweichenden Verhältnisse. Ich beabsichtige deshalb, in diesem Abschnitte zunächst eine gedrängte Darstellung der verschiedenen Theorien über die Herleitung des doppelten Herzens von Arca zu geben, wobei es nötig sein wird, die Phylogenie des Herzens dieser ganzen Klasse im Auge zu behalten.

Poli (1795), der zuerst die Duplizität des Arca-Herzens erkannte, scheint noch nicht eine Erklärung versucht zu haben.

Milne-Edwards (1858) ist der Ansicht, daß die Duplizität des Herzens hier als ursprüngliches Verhalten anzusehen und von ihr aus durch Vereinigung erst das einfache Herz der übrigen Lamellibranchier herzuleiten sei. Die Begründung findet er darin, daß bei den Lamellibranchiern in der Regel das Herz vom Darme durchbohrt wird, eine Bildung, welche schwer zu verstehen wäre, wenn das Herz als einfacher Sack angelegt würde.

Grobben (1888) erkennt als einfachste Herzform der Lamellibranchier einen ringförmigen Darmblutsinus, weil ein solcher bei den mit den Mollusken verwandten und einfachere Bauverhältnisse aufweisenden Anneliden ursprünglich vorkomme. Alle die Gründe, welche für die von Milne-Edwards vorgebrachte Ansicht zu sprechen scheinen, nämlich die Entstehung des Annelidenrückengefäßes aus einer paarigen Anlage nach Kowalevsky und Vejdovsky, das Vorkommen eines doppelten Rückengefäßes bei gewissen Oligochäten und Polychäten und die paarige Anlage des Cephalopodenherzens nach Bobretzky, erklärt er als sekundäre Erscheinungen. Danach folgert er nun für Arca: Die Duplizität des Herzens ist nicht als phyletischer Zustand zu betrachten, sondern sie mag durch ontogenetische Verhältnisse sekundär bedingt sein. Es sind alsdann zwei Fälle denkbar: 1) das Organ legt sich ontogenetisch doppelt an; dann ist das sekundäre Verhalten von Arca eine Bildungshemmung; oder 2) das Organ legt

sich einfach an; dann ist die Duplizität vollständig sekundär. Sie wird auf alle Fälle hervorgerufen durch die mächtige Entwickelung des hinteren Retractors. Die Duplizität des Pericards sieht er hingegen als primär an, weil es paarig angelegt werde nach den Untersuchungen von Ziegler. Bei Arca können sich infolge der mächtigen Entwickelung des hinteren Retractors die beiden ursprünglichen Pericardialbläschen nicht treffen und verschmelzen.

Ménégaux (1890) betrachtet das suprarectale Herz als primär, und zwar denkt er zunächst an das von ihm zuerst beschriebene Herz von Nucula, das transversal in die Länge gezogen erscheint. Aus diesem wäre einerseits das circumrectale Herz der meisten Lamellibranchier entstanden nach der bereits bekannten Theorie von Milne-Edwards, andererseits das Doppelherz von Arca durch die mächtige Entwickelung des hinteren Retractors. Seine Theorie gewinnt dadurch sehr, daß er uns mit einer neuen Art, Arca scapha Chemnitz, bekannt macht, welche einen Ventrikel besitzt, der sehr an denjenigen von Nucula erinnert. Er ist ebenfalls transversal in die Länge gezogen und läßt je eine einfache vordere und hintere Aorta aus seinem Lumen entspringen. Die Form desselben erinnert demnach auch an die von François untersuchte Arca, die wir bereits früher gewürdigt haben. Das Pericard dieser Arca scapha ist ebenfalls noch einfach, zeigt jedoch bereits die Neigung zur Duplizität, indem die zwei großen seitlichen Hälften nur durch einen schmalen Gang miteinander in Verbindung treten, in welchem der Ventrikel liegt. In dieser Beziehung erinnert die Form bereits an die von mir genauer untersuchte Arca lactea, unterscheidet sich aber von ihr durch die Ausbildung des Ventrikels.

Pelseneer (1891) vertritt fast die nämlichen Ansichten wie Ménégaux. Primär ist nach ihm das suprarectale Herz, woraus wiederum sekundär das Doppelherz von Arca entstanden ist, aber nicht infolge der starken Entwickelung des hinteren Retractors, sondern durch das Auseinanderweichen der Kiemen und Vorhöfe. Der hintere Retractor kann deshalb die Duplizität nicht herbeigeführt haben, weil er bei Arca barbata und Nucula gar nicht bis zum Herzen hin sich erstreckt. In der Tat, wenn man eine Arca barbata von oben betrachtet, so reicht der hintere Retractor nicht ganz bis zum Herzen hinan. Derselbe verläuft nun aber nicht genau in dorsoventraler Richtung, sondern er zieht gleichzeitig etwas nach vorn, so daß wir ihn in jedem Querschnitt, der durch das Herz geht, direkt unter demselben liegen sehen. Bei Arca

Noae sind diese Verhältnisse genau die gleichen. Es scheint mir deshalb dieser Grund hinfällig zu sein.

Thiele (1891 und 1902) sieht das Doppelherz mit einem doppelten Pericard für primär an, das im Anschluß an die Kiemen entstanden sei; denn, sagt er, Atmungsorgane können nur dann existieren, wenn durch das Blutgefäßsystem die mit Sauerstoff beladenen Säfte auch den entfernteren Körperteilen zugeführt werden. Da bei den primitivsten Mollusken ein hinten gegabeltes Rückengefäß vorhanden ist, dessen Enden in die Kiemen hineinragen, so ist anzunehmen, daß jeder dieser Aeste sich zu einem Herzen ausgebildet habe, daß also die primitivsten Mollusken zwei Herzen hätten. Bei Arca ist der ursprüngliche Zustand erhalten. Davon sind leicht die anderen Verhältnisse abzuleiten. Vereinigen sich nämlich die beiden Ventrikel über dem Darme auf dem Wege der vorderen Aorta, so erhält man das supraintestinale Herz. Vereinigen sie sich aber auf dem Wege der hinteren Aorta, so entsteht das infrarectale Herz. Endlich, treffen sie sich auf beiden Wegen, so entsteht das weitverbreitete circumrectale Herz.

Stempell (1898) erkennt als primär das circumrectale Herz in Form eines Ringsinus. Daraus sind infolge der großen Variationsfähigkeit, die sich namentlich bei den primitivsten Vertretern bemerkbar machen mußte, die verschiedenen Herzlagen bei den primitivsten Lamellibranchiaten, den Protobranchiern entstanden, und zwar durch Abschnüren des dorsalen oder ventralen Teiles des Darmblutsinus.

Indem also Milne-Edwards und Thiele das Doppelherz von Arca, Ménégaux und Pelseneer das einfache supraintestinale Herz, Grobben und Stempell das circumrectale Herz in Form eines Darmblutsinus als primär erkennen, so sind also die verschiedensten Herzlagen und -formen von irgend einem Forscher als primär angenommen worden. Es bliebe nur noch das infrarectale Herz übrig, wie es z. B. bei Malletia vorkommt. Stempell hat jedoch bereits diese Herzform als nicht primitiv zurückgewiesen.

Lang (1903) widmet in seiner Hämocöltheorie, die zum ersten Male die Ableitung des Blutgefäßsystems im ganzen Tierreich von einem einheitlichen Gesichtspunkte aus versucht, den Mollusken die Thesen 60—75. Wir setzen hier nur diejenigen und nur so weit hin, als sie für das Verständnis der Verhältnisse bei Arca notwendig sind.

Aus These 60. Die ursprüngliche Form des Zentralteils des Hämocöls der Mollusken ist die eines den Enddarm allseitig umgebenden kontraktilen Blutsinus, dessen Innenwand vom Epithelrohr des Darmes, dessen Außenwand von der Muscularis der Splanchnopleura zweier seitlicher Cölomsäckchen gebildet wird. Diese stoßen über und unter dem Darme in der Mittellinie zusammen und bilden ein schmales dorsales und ventrales Mesenterium, das aber immer rasch resorbiert wird, so daß das rechte und das linke Cölom über und unter dem Blutsinus miteinander in offene Kommunikation treten. Der erwähnte Darmblutsinus wird bei den Mollusken als Herz bezeichnet, und von dem Herzen wird dann gesagt, daß es vom Enddarm durchbohrt werde. . . . Der Cölomabschnitt, der den Blutsinus umgibt, wird Pericard genannt.

Wie wir bereits wissen, haben schon Grobben und Stempell die Idee vertreten, daß die ursprüngliche Form des Herzens der Mollusken die eines den Enddarm umgebenden Blutsinus sei. Sie sind aber auf anderem Wege dazu gelangt. Was diese These vor allem aber wertvoll macht gegenüber früheren Theorien, ist der Umstand, daß sie sich nicht nur mit dem Lumen an sich, sondern vielmehr mit dessen Wandungen beschäftigt. Der Zusammenhang von Pericard und Herz ist, soweit ich die Literatur kenne, nie so deutlich ausgesprochen worden.

Aus These 65. Das supraintestinale Herz kommt dadurch zu stande, daß die beiden pericardialen Cölomblasen nur über dem Darme zusammenstoßen.

Aus These 66. Es bildet sich dabei über und unter dem Herzen, wo die beidseitigen Cölomwände zusammenstoßen, je eine Naht, ein schmales Mesocardium. Die beiden Mesocardien werden frühzeitig resorbiert. . . .

Ein suprarectales Herz kommt bei der Species Arca scapha vor; doch stoßen hier die beiden Cölomblasen schon nicht mehr völlig zusammen; das gebildete Mesocardium kann also nur auf einer kurzen Strecke resorbiert werden. Noch weniger resorbiert kann es werden bei der von mir untersuchten Arca lactea, wo nur auf einer ganz kleinen Strecke die beiden Cölomblasen zusammenstoßen, und also durch Resorption der Mesocardien nur ein schmaler Gang entstehen kann.

These 68. Bei Arca Noae kommen zwei getrennte laterale pericardiale Cölomblasen vor und zwei getrennte laterale Herzen. Die Verhältnisse sind so entstanden zu denken, daß die mediane Vereinigung der beiden Cölomblasen unterbleibt. Dabei schließt sich jede trogförmige Herzeinstülpung der medialen Cölomwand für sich vollständig zu einem Rohr, das also in Wirklichkeit nur einer Herzhälfte entspricht. Das Vorkommen eines einzigen Herzens bei zwei getrennten Pericardien ist undenkbar; denn die Herzwand ist ja nur die eingestülpte mediale Wand der beiden Pericardblasen.

Die in dieser These geforderten Voraussetzungen treffen auch zu für Arca barbata und die von mir untersuchte Arca tetragona.

Es ist nach den bei jeder These gemachten Bemerkungen klar, daß wir der Hämocöltheorie von Lang den Vorzug geben gegenüber den vorher aufgeführten Theorien verschiedener Forscher. Vergleichen wir sie nochmals miteinander, so fällt uns besonders auf, daß hier der Streit, was ist primär, was ist sekundär, geschlichtet erscheint. Das circumrectale Herz würde überall gebildet werden, wenn nicht ontogenetische Verhältnisse es bedingen würden, daß hie und da die seitlichen Cölomtaschen sich nur oberhalb oder unterhalb des Darmes oder gar nicht treffen können. Welche ontogenetischen Verhältnisse diese einzelnen Fälle hervorrufen, sagt uns Lang nicht. Sie sind eben nicht immer die gleichen. Es mag nun die nächste Aufgabe sein, bei den einzelnen „anormalen“ Lagen des Herzens durch ontogenetische Untersuchungen die Entwickelung des Herzens genau festzustellen. Leider wird es für Arca sehr schwer halten, die Entwickelungsgeschichte zu studieren, da man, wie mir in Neapel der Konservator der zoologischen Station, Herr Dr. Lo Bianco, sagte, bis jetzt kein Entwickelungstadium dieser Gattung kennt.

VI. Zusammenfassung.

Es geht aus der Literatur (namentlich Pelseneer) zur Genüge hervor, daß bis jetzt ein klarer Unterschied zwischen einem einfachen und einem doppelten Herzen nicht richtig statuiert war. Aus meinen Untersuchungen geht nun hervor, daß man nur dann von einem doppelten Herzen sprechen kann, wenn jeder Ventrikel

für sich funktioniert. Das Kriterium dafür ist das Vorhandensein einer besonderen Aorta an jedem Ventrikel.

Es trifft dies zu bei Arca Noae, barbata, tetragona und lactea (sicher bei ausgewachsenen Formen), die alle gesonderte Ventrikel mit eigenen Aorten haben.

Zwei Ventrikel können nur dann vorkommen, wenn auch zwei Pericardien vorhanden sind; das trifft wiederum zu bei Arca Noae, barbata und tetragona.

Arca lactea zeigt insofern ein einheitliches Pericard, als die beiden seitlichen Höhlen durch einen schmalen Gang miteinander verbunden sind. Ich erkläre diese Tatsache damit, daß ich eine teilweise Resorbierung des oberen Mesocardiums annehme, wodurch eine Kommunikation der beiden Cölomblasen entstehen muß. Ob in der Jugend die beiden Ventrikel von Arca lactea miteinander in Verbindung sind, ist nicht ganz sicher.

Ménégaux hat uns eine weitere Art kennen gelehrt, Arca scapha Chemnitz, bei welcher ein einheitliches Pericard mit einheitlichem Ventrikel vorkommt, der zwar noch Andeutungen einer Duplizität zeigt, aber faktisch einfach ist, da nur eine vordere und nur eine hintere Aorta vorkommen.

Damit hätten wir eine Reihe, welche vom einfachen zum doppelten Herzen führt, wenn wir die fünf untersuchten Formen in folgender Anordnung nebeneinander stellen: Arca scapha, lactea, tetragona, barbata, Noae.

Der histologische Bau des Arca-Herzens stimmt im allgemeinen überein mit den bis jetzt bei anderen Gattungen eruierten Verhältnissen.

Zum Schlusse bleibt mir noch die höchst angenehme Pflicht, meinen hochverehrten Lehrern, den Herren Prof. Dr. Arnold Lang und Prof. Dr. Karl Hescheler, den verbindlichsten Dank auszusprechen für die mannigfachen Anregungen und Ratschläge, die sie mir haben angedeihen lassen.

Literaturverzeichnis.

1791/95 Poli, Testacea utriusque Siciliae eorumque historia et anatome, Vol. II.
1858 Milne Edwards, Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée, T. III.
1877 Bonnet, Robert, Der Bau und die Zirkulationsverhältnisse der Acephalenkieme. Morphol. Jahrb., Bd. III.
1877 Garner, Malacological Notes. The Annals and Magazine of Natural History, Ser. 4, Vol. XIX.
1883 Brock, Untersuchungen über die interstitiellen Bindesubstanzen der Mollusken. Zeitschr. wissensch. Zool., Bd. XXXIX.
1888 Grobben, Carl, Die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten. Arb. Inst. Wien, Bd. VII.
1890 Ménégaux, A., Recherches sur la circulation des Lamellibranches marins, Besançon.
1891 Cuénot, L., Études sur le sang et les glandes lymphatiques. Série II. Arch. Zool. expérim., Ser. 2, T. IX.
1891 François, Ph., Choses de Nouméa. I. Sur la circulation des Arches. Im gleichen Band wie Cuénot.
1891 Grobben, Carl, Ueber den Bulbus arteriosus und die Aortenklappen der Lamellibranchiaten. Arb. Inst. Wien, Bd. IX.
1891 Knoll, Ph., Ueber protoplasmaarme und protoplasmareiche Muskulatur. Denkschr. Kais. Akademie der Wissensch. Wien, Bd. LVIII.
1891 Pelseneer, Paul, Contribution à l'étude des Lamellibranches. Arch. Biol., T. XI.
1891 Thiele, Johannes, Die Stammesverwandtschaft der Mollusken. Jen. Zeitschr., Bd. XXV.
1892 Wackwitz, Julius, Beiträge zur Histologie der Molluskenmuskulatur, speziell der Heteropoden und Pteropoden. Zool. Beiträge, begründet von Schneider, Bd. III.
1898 Bergh, R. S., Beiträge zur vergleichenden Histologie. I. Ueber die Gefäßwandung bei Mollusken. Anat. Hefte, I. Abt., Bd. X, Heft 1.

1898 Stempell, Walter, Beiträge zur Kenntnis der Nuculiden. Zool. Jahrb., Suppl., IV, 2.
1900 Lang, Arnold, Vergleichende Anatomie der wirbellosen Tiere, 2. Aufl., 1. Lief.: Mollusca (Hescheler).
1901 Heidenhain, M., Struktur der kontraktilen Materie. II. Abschnitt: Histologie des glatten Muskelgewebes und Struktur der glatten Muskelzelle. Erg. d. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. X.
1902 Schneider, Karl Camillo, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, Jena.
1902 Thiele, Johannes, Die systematische Stellung der Solenogastren und die Phylogenie der Mollusken. Zeitschr. für wissensch. Zool., Bd. LXXII.
1903 Lang, Arnold, Beiträge zu einer Trophocöltheorie, Jena.

Erklärung der Figuren.

Tafel IX.

Fig. 1. Mittlerer Teil eines Querschnittes durch Arca barbata. *P* Pericard, *V* Ventrikel, *LVA* und *RVA* linke und rechte vordere Aorta, *D* Darm, *G* Geschlechtsgang, *VC* Visceralkommissur. Obj. 2, Ok. 2.

Fig. 2. Seitlicher Teil eines Querschnittes durch Arca barbata in der Nierengegend. *P* Pericard, *V* Ventrikel, *A* Vorhof, *N* Niere, *VC* Visceralkommissur, *KV* Kiemenvene, *KA* Kiemenarterie. Obj. 2, Ok. 2.

Fig. 3. Teil eines Querschnittes durch A. barbata mit dem Renopericardialgang *R*. *N* Niere, *NO* Nierenöffnung, *VS* venöser Sinus.

Fig. 4. Do. mit ganzem Renopericardialgang.

Fig. 5—7. Querschnitte durch A. lactea, junges Tier, Bezeichnung wie bei Fig. 2. Obj. 3, Ok. 2.

Tafel X.

Fig. 8. Querschnitte durch A. lactea, junges Tier, Bezeichnung wie bei Fig. 2. Obj. 3, Ok. 2.

Fig. 9. Do., aber älteres Exemplar. Obj. 3, Ok. 0.

Fig. 10. Querschnitt durch A. tetragona. Obj. 2, Ok. 2.

Fig. 11—14. Teile von Querschnitten durch A. tetragona, um den Ursprung der vorderen Aorten zu zeigen. *LVA* und *RVA* linke und rechte vordere Aorta. Obj. 3, Ok. 2.

Fig. 15. Anschnitt eines Ventrikels von A. Noae. Fixiert in Osmiumsäure, gefärbt mit Eisenhämatoxylin. Immers., Komp.-Ok. 4.

Fig. 16. Querschnitt durch den Vorhof von A. Noae. Sublimat, Van Gieson. Immers., Zeichenokular 2. *P* Pericardzellen mit Konkretionen, *B* Basalmembran, *M* Muskelfasern. Immers., Komp.-Ok. 8.

Fig. 17 u. 18. Mittlerer Teil von glatten Muskelzellen des Vorhofes von A. Noae. Aus einem Ausbreitungspräparat. Flemmingsche Lösung, Eisenhämatoxylin.

Fig. 19. Querschnitte durch solche Muskelzellen. Immers., Komp.-Ok. 8.

Fig. 20. Ausbreitungspräparat vom Vorhof von A. Noae. Flemmingsche Lösung, Eisenhämatoxylin. *M* Muskelfasern, *Bz* Bindegewebszellen, *BN* Netzwerk von körnigem Protoplasma. Immers., Komp.-Ok. 4.

Fig. 21. Einzelne Bindegewebszellen aus einem Ausbreitungspräparat des Vorhofes von A. Noae. *Bz* Bindegewebszellen, *BzA* Bindegewebszellen mit Ausläufern. Immers., Komp.-Ok. 4. Eisenhämatoxylin nach Fixierung mit Flemmingscher Flüssigkeit.

Theiler gez.

Verlag v. Gustav Fischer, Jena

Lith. Anst. v. K. Wesser Jena

Fig. 8.

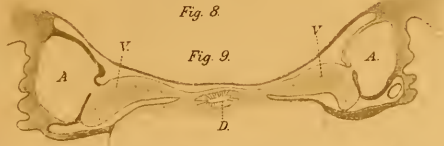

Fig. 9.

Fig. 17.

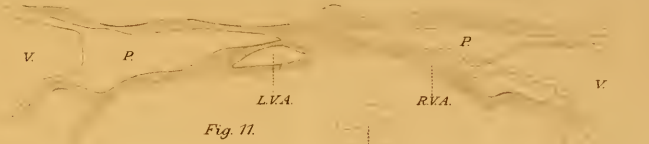

Fig. 11.

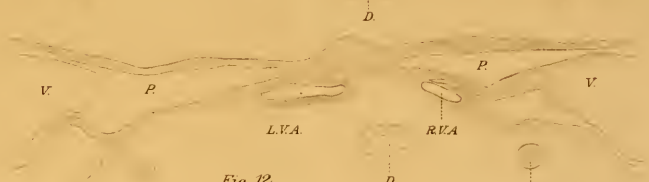

Fig 12.

Fig. 15.

Fig. 16.

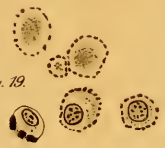
Fig. 19.

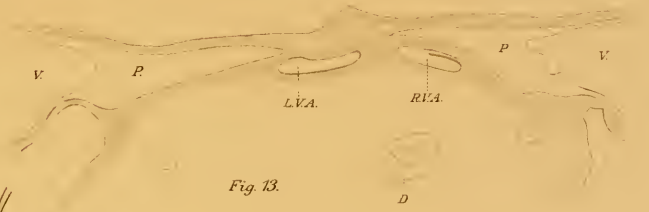

Fig. 13.

Fig. 21.

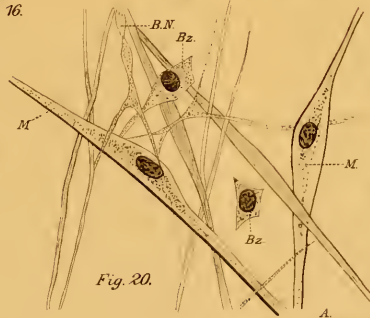

Fig. 20.

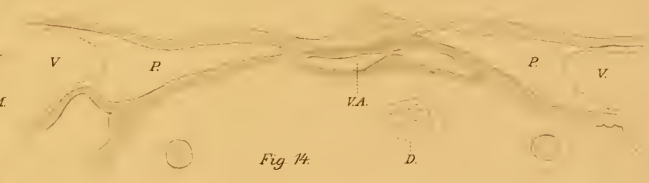

Fig. 14.

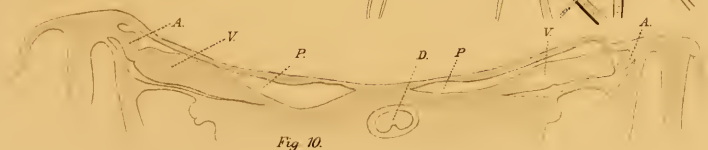

Fig. 10.

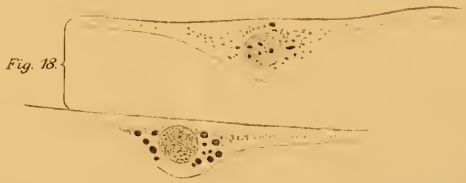
Fig. 18.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: NF_35

Autor(en)/Author(s): Theiler Alfred

Artikel/Article: Zur Anatomie und Histologie des Herzens von Area. 115-142