

# Ueber den Bulbus arteriosus und die Aortenklappen der Lamellibranchiaten.

Von

**Professor Dr. Carl Grobben**

in Wien.

(Mit einer Tafel.)

Meine Untersuchungen an Lamellibranchiaten machten mich auch mit dem bei einigen Formen vorkommenden Bulbus arteriosus bekannt und genaueres Eingehen auf den Bau des letzteren führte weiter auf die Klappenvorrichtungen, die sich am Beginne der Aorten vorfinden. Ueber diese beiden Einrichtungen des Gefässsystems der Muschelthiere lagen bis zum Frühjahr 1890, wo die vorliegenden Untersuchungen aufgenommen und grösstentheils auch niedergeschrieben wurden, in der Literatur zwar bereits Angaben vor, welche indessen zum Theil unzureichend und lückenhaft waren. Diese Lücke wurde durch eine vor Kurzem erschienene Publication von A. Menegaux<sup>1)</sup> grossentheils ausgefüllt. Die nunmehrige Veröffentlichung meiner Beobachtungen könnte unter diesen Umständen überflüssig erscheinen, besonders da mir nicht wie Menegaux ein an Formen gleich reiches Material zur Verfügung stand. Wenn ich trotzdem zur Publication derselben schreite, so geschieht es, weil meine Beobachtungen sich mit jenen Menegaux' nicht

<sup>1)</sup> A. Menegaux, Recherches sur la Circulation des Lamellibranches marins. Besançon 1890. — In seiner umfangreichen Publication lässt Menegaux meine zwei Jahre früher erschienene, von ihm wohl citirte Arbeit über „Die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten“ (Arbeit. d. zoolog. Inst. zu Wien. Bd. VII, 1883) vielfach ganz unberücksichtigt. Auch geht aus einigen Stellen in Menegaux' Darstellung hervor, dass Menegaux meine Angaben bezüglich der Pericardialdrüse zuweilen falsch verstanden hat.

in allen Punkten berühren und zugleich eine Erweiterung derselben bilden.

Die Arbeit liegt im Wesentlichen in ihrer ursprünglichen Abfassung bis auf die durch das Erscheinen von Menegaux' Publication sich ergebenden Zusätze unverändert vor. Zur Untersuchung dienten sowohl lebende Formen, besonders aber conservirte Thiere, die ich von der zoologischen Station in Triest und jener in Neapel zugesendet erhielt.

### I. Der *Bulbus arteriosus*.

Als ich den *Bulbus arteriosus* zum ersten Male bei *Venus* sah, hielt ich denselben für unbekannt, bis ein Eingehen in die Literatur mich darüber belehrte, dass bereits Poli in seinen vortrefflichen Untersuchungen über den Bau der Lamellibranchiaten denselben beschreibt und abbildet.

Poli<sup>1)</sup> fand bei *Venus Chione* an der von ihm als obere bezeichneten Aorta eine Erweiterung, deren Lage und Bau ihn zu der Auffassung leiteten, dass dieselbe ein zweites Herz sei. Poli nennt dasselbe „corculum“. Ueber die Gestalt und den Bau desselben berichtet dieser Forscher, dass es im dilatirten Zustande die Form eines Beutels besitze, der nach unten convex, nach oben zu leicht concav und ausgebuchtet sei; im Inneren zeige dasselbe wie die Herzkammer Muskelbündel.

Das accessorische Herz fand Poli auch bei *Venus florida*, vermisste dasselbe hingegen bei *Venus verrucosa*, *V. gallina* und *V. laeta*.<sup>2)</sup>

Die Beobachtung Poli's findet sich in nicht vollkommen richtiger Weise von Milne Edwards<sup>3)</sup> erwähnt. Es hat sich nämlich in der Darstellung von Milne Edwards ein Fehler eingeschlichen. Da Poli den Körper der Lamellibranchiaten in der Weise orientirt, dass der Siphonaltheil nach oben gekehrt erscheint, bezeichnet er die hintere Aorta, an welcher sich das accessorische Herz findet, als obere: „superior (aorta) abit in corculum.“ Bei Milne Edwards ist das „obere“ mit „vordere“ vertauscht, und auf diese Weise die Angabe entstanden, es wäre die vordere Aorta mit dem accessorischen Herzen ausgestattet.

<sup>1)</sup> J. X. Poli, *Testacea utriusque Siciliae eorumque Historia et Anatomie*. t. II. Parmae 1795, pag. 89, sowie Taf. 20, Fig. 4 und 10.

<sup>2)</sup> Poli, a. eben a. O., pag. 92, 93, 96 und 98.

<sup>3)</sup> H. Milne Edwards, *Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie comparée*. t. III. Paris 1858, pag. 111, Anm. 1.

Von diesem Organ existirt ferner eine Anzahl Abbildungen von Deshayes<sup>1)</sup> ohne jeglichen Text und ohne Figurenerklärung in einem Tafelreste zu dessen bekanntem Werke. Hier findet sich das Nebenherz von *Venus gallina*, *V. verrucosa* und *Arthemis lupinus*, in dem mit Text erschienenen ersten Bande auch jenes von *Petricola lithophaga*<sup>2)</sup> abgebildet. Indessen fehlt im letzteren Falle gleichfalls eine Beschreibung und ist ebensowenig in der Tafelerklärung dieses Organes Erwähnung gethan.

Durch die angeführten, in Abbildungen vorliegenden Beobachtungen von Deshayes erscheint die Angabe Poli's, dass *Venus gallina* und *V. verrucosa* kein accessorisches Herz besässen, widerlegt; weiter aber auch die Beobachtung Poli's über das Vorkommen dieses Organes durch die Auffindung desselben bei *Arthemis* und *Petricola* erweitert.

Endlich hat in neuester Zeit Menegaux<sup>3)</sup> die postventriculäre Erweiterung bei *Tapes decussata*, *Venus verrucosa* und *V. gallina*, sowie *Cytherea chione* gesehen, und die Klappe, welche dieselbe von der Herzkammer scheidet, zuerst angeben. Auf eine genauere Beschreibung des Bulbus und seines Baues bei den Veneraceen geht jedoch Menegaux nicht ein.

Zur Darlegung meiner eigenen Untersuchungen übergehend, will ich mit der Beschreibung des accessorischen Herzens, für welches ich fortan die Bezeichnung *Bulbus arteriosus* verwenden werde, bei *Cytherea chione* beginnen.

Eröffnet man den Herzbeutel dieses Lamellibranchiaten und schneidet den Enddarm von seinem Eintritte in den Pericardialraum bis zu der Stelle, wo er den letzteren verlässt, heraus, so findet man an demselben die den Darm umfassende Herzkammer, nahe der Austrittsstelle ventralwärts aber noch einen je nach dem Contractionszustande grösseren oder kleineren Anhang. Dieser Anhang ist, wie man sich leicht überzeugt, eine muskulöse Erweiterung der hinteren Aorta und stellt uns den *Bulbus arteriosus* (das *corculum* Poli's) vor.

Im ausgedehnten Zustande ist der *Bulbus arteriosus* ein umfangreicher zartwandiger, gegen vorn zu sich verbreiternder und seitlich in zwei Ohren ausgebuchteter Sack (Fig. 3 Ba), in

<sup>1)</sup> G. P. Deshayes, *Exploration scientifique de l'Algérie. Histoire naturelle des Mollusques. t. I. Mollusques acéphalés.* Paris 1844--1848. Tafelrest, pl. 90, Fig. 2, pl. 92, Fig. 2, pl. 94, Fig. 9 und pl. 94 A, Fig. 1.

<sup>2)</sup> Deshayes, a. a. O., pl. 67, Fig. 8.

<sup>3)</sup> Menegaux, l. c. pag. 154 und 261.

der Systole ein kleiner compacter Anhang, dessen eigenthümliche Gestalt besser als durch eine Beschreibung aus der beigegebenen Figur 2 hervorgeht. Figur 1 zeigt, dass der Arterienbulbus in der Diastole den ganzen hinteren Theil des Pericardialraumes einnimmt. Vergleichen wir dieselbe mit der Figur 2, wo der Bulbus stark contrahirt ist, so fällt, abgesehen von der geringen Ausdehnung, besonders seine viel grössere Entfernung von der Herzkammer im letzteren Falle auf. Daraus erhellt, dass der Bulbus sich von unten und vorn gegen oben und hinten zusammenzieht, seine Vorderwand somit bei der Contraction eine starke Verschiebung nach rückwärts erfährt.

Schneidet man den Bulbus arteriosus auf, indem man am besten einen Medianschnitt durch ein gut gehärtetes Exemplar von *Cytherea* mit ausgedehntem Arterienbulbus wählt, so zeigt sich letzterer als ventraler Anhang der hinteren Aorta, dessen Lumen von muskulösen Balken nach allen Richtungen durchzogen und auf diese Weise in miteinander communicirende Wabenräume getheilt wird, welche sich nach aufwärts zu in das über dem Bulbus erweiterte Lumen der Aorta posterior öffnen (Fig. 1, B a). Zwischen der Herzkammer und dem Bulbus arteriosus, etwas vor der Mitte dieser Strecke, entspringt von der ventralen Aortenwand eine lange Klappe (K'), die bis fast in das Hinterende des Bulbus reicht, und deren Bedeutung, einen Rückfluss des Blutes zur Herzkammer im Falle der Contraction des Bulbus zu hemmen, einsichtlich ist. Ueber die Gestalt der Klappe gibt noch Figur 3 Aufschluss, die nach einem Präparate angefertigt ist, an welchem der Arterienbulbus ventralwärts gespalten wurde, wodurch die Klappe (K') in ihrer ganzen Ausdehnung von der Fläche zur Beobachtung gelangt. Die Klappe ist, wie diese Ansicht lehrt, zungenförmig, vorn breiter, gegen hinten zu ein wenig sich verschmälernd. Ihr Hinterende ist nicht quer abgestutzt, sondern concav eingeschnitten. Während die Klappe in ihrem vorderen Theile seitlich mit der oberen Aortenwand vollständig verwachsen ist, sehen wir im hintersten Abschnitt ihre Seitenränder bloß durch feine Fäden an der dorsalen Aortenwand befestigt.

Die Untersuchung der histologischen Structur des Arterienbulbus bietet manche Schwierigkeiten, und nicht in allen Punkten bin ich zu dem erwünschten Abschlusse gelangt, da mir auch das lebende Gewebe zur Untersuchung nicht vorlag.

Der Bulbus besteht aus vielfach verwobenen Muskelfasern, welche sich in einer bindegewebigen Grundlage ausgespannt finden

(vgl. Fig. 8). Die Muskelfasern sind glatt, ohne Querstreifung und verzweigen sich an ihren Enden. Von der Fläche betrachtet, zeigen sie eine Längsstreifung (Fig. 9, Ms), welche von dem Aufbau der Muskelfaser aus parallel zur Längsaxe verlaufenden Fibrillen herrührt. Sehr schön zeigt ein Querschnitt dieses Verhalten (Fig. 10), wobei zugleich hervorgeht, dass die Fibrillen im Umkreise einer ansehnlichen protoplasmatischen Marksubstanz angeordnet sind, welche sich bei Carminfärbung ein wenig rosa tingirt, wenn die Muskelfibrillen selbst keine merkbare Färbung zeigen. Die Kerne der Muskelfasern sind länglich oval und von im Vergleiche zu jenen der übrigen Zellelemente des Arterienbulbus bedeutender Grösse. In der Regel liegen sie central in der axialen Markmasse der Muskelzelle, um welche die Fibrillen peripher angeordnet sind (Fig. 10, bei a). Zuweilen erscheint jedoch der Kern, mit Protoplasma umgeben, den Muskelfibrillen bei seitlicher Ansicht aussen angelagert; der Querschnitt solcher Muskelfasern zeigt die Muskelfibrillen nicht ringförmig um den Kern in geschlossener Reihe, sondern an einer Seite die Reihe weit unterbrochen (Fig. 11).

Es lässt sich diese im ersten Augenblicke auffällige Thatsache so verstehen, dass in manchen Fällen der ursprünglich wohl überall central gelegene Kern die Fibrillen auseinanderdrängt und auf diese Weise ausserhalb derselben zu liegen kommt. Die gleiche Variabilität in der Lage des Kernes mit dem protoplasmatischen Theil wurde auch von Apáthy<sup>1)</sup> an den Muskelfasern des Adductors der Bivalven beobachtet, und die excentrische Lage des Nucleus mit Berücksichtigung der sonstigen centralen Lagerung desselben ebenfalls als secundäre Erscheinung betrachtet.

Es wurde bereits erwähnt, dass die Muskelfasern in einer Bindesubstanz eingebettet liegen, die somit Hüllen um die Muskeln bildet (Fig. 8 Bg). Dieses Bindegewebe erscheint stellenweise ganz homogen, zuweilen scheint dasselbe aber Fibrillen zu enthalten. Man findet nämlich zwischen den sich kreuzenden Muskelfasern in grosser Zahl und verschiedenem Verlaufe Fäden ausgespannt (vgl. Fig. 9). Viele dieser Fäden sind abgezweigte Fibrillen der, wie bereits erwähnt, sich gegen ihr Ende verästelnden Muskelfasern. Bei einer Anzahl derselben handelt es sich um dünne Bindegewebsfäden. Es bleibt aber immer noch eine Anzahl von Fäden, welche mich zu deren Deutung als Fibrillen der Bindesubstanz führen. Es ist übrigens im einzelnen Falle oft ganz un-

<sup>1)</sup> St. Apáthy, Nach welcher Richtung hin soll die Nervenlehre reformirt werden? Biolog. Centralbl. IX. Bd., 1889, Nr. 17, pag. 534.

möglich, eine Muskelfibrille von einer der Bindesubstanz angehörigen Fibrille zu unterscheiden, wenn nicht der directe Zusammenhang derselben mit den betreffenden Gewebselementen nachweisbar ist. Selbst an Zerzupfungspräparaten tritt diese Schwierigkeit oft entgegen.

Zu diesem Bindegewebe gehören noch von geringen Protoplasmamengen umgebene Kerne, welche sich von den Muskelkernen durch geringere Grösse und runde oder ovale Gestalt leicht unterscheiden lassen (Fig. 8). Als modificirte solche Bindegewebszellen sind wohl auch die concrementführenden Zellen (Cz) anzusehen, welche den Muskelbalken anliegen. Dieselben sind von rundlicher Form und springen gegen das Lumen des Arterienbulbus vor; sie enthalten ausser dem runden Kern im Zelleibe eine grössere oder geringere Zahl concrementartiger Einlagerungen von gelbbrauner Färbung.

Am auffälligsten jedoch erscheint in dem Bindegewebe an den dem Bulbuslumen zugekehrten Seiten der Muskelbalken ein unregelmässiges, stark lichtbrechendes Netzwerk körniger Substanz, welches sich continuirlich von Muskelbalken zu Muskelbalken verfolgen lässt (F). Dieses Aussehen hatte das Netzwerk bei gehärteten Thieren, welche mir ausschliesslich zur Verfügung standen. Dasselbe zeigt in seinem Verlaufe Verdickungen und Anschwellungen, sowie an gefärbten Stücken des Bulbus von Stelle zu Stelle runde Kerne.

Die Zugehörigkeit des eben beschriebenen Netzwerkes zum Bindegewebe scheint mir im höchsten Grade wahrscheinlich, da einer anderen Deutung, und es wäre dabei zunächst nur an ein Nervennetz zu denken, manche Schwierigkeiten entgegenstehen. Vergleichsweise möchte ich auf das Netz mit einander anastomosirender Zellen verweisen, welches Brock<sup>1)</sup> im Bindegewebe bei Mollusken beschrieben hat.

Gegen den Pericardialraum zu wird der Bulbus arteriosus von einem Plattenepithel bedeckt, welches den Pericardialüberzug desselben vorstellt.

Von den übrigen Veneraceen habe ich nur noch *Venus verrucosa* genauer untersucht.

Der Bulbus arteriosus (Fig. 7, Ba) erscheint hier an gleicher Stelle wie bei *Cytherea chione*, weicht jedoch in der Form etwas ab. Auch ist zu bemerken, dass seine vordere Kante, welche sich auch dorsalwärts in die beiden über den Darm geschlagenen

<sup>1)</sup> J. Brock, Untersuchungen über die interstitiellen Bindesubstanzen der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1883, Bd. 39.

Zipfel fortsetzt, gelappt ist. Die Klappe ist wie bei *Cytherea* ausgebildet.

In histologischer Beziehung sind die baulichen Verhältnisse des Arterienbulbus von *Venus verrucosa* gegenüber *Cytherea* leichter zu untersuchen und bieten deshalb für jene von *Cytherea* eine Controle.

Es sind auch hier die gleichen Gewebsbestandtheile nachweisbar.

Betrachten wir zunächst das lebende Object. Die schönsten Bilder verschafft man sich, wenn man von dem gezackten Rande eines stark dilatirten Bulbus ein Stück zur Untersuchung nimmt. Nach einem solchen Stück wurde auch Fig. 13 angefertigt. Man sieht zu äusserst ein aus flachen Zellen gebildetes Epithel (E), dessen Kerne wenig buckelförmig vorragen; im Zellinhalt sind kleine glänzende Körnchen, vielleicht Fettkörnchen, eingelagert. Dieses Epithel ist der Pericardialüberzug. Im Innern des Bulbus finden sich kräftige Muskelfasern (Ms) in verschiedener Verlaufsrichtung. Diese Muskelfasern zeigen bei *Venus verrucosa* schon im lebenden Zustande deutlich den Aufbau aus der Längsaxe der Faser parallel verlaufenden, starken Fibrillen. Gegen das Lumen des Bulbus hin werden die Muskel von einer im Vergleiche zu *Cytherea* zarteren und geringer entwickelten Bindesubstanz umhüllt (vergl. Fig. 12, Bg). Zu dieser Bindesubstanz sind wieder die rundlichen concrementführenden Zellen (Cz) zu rechnen, welche in viel grösserer Menge als bei *Cytherea* auftreten und in denen auch die Concrementablagerung sehr häufig eine reiche ist. Die Concremente sind von gelber bis brauner Farbe und wechselnder Grösse. In Folge ihrer grossen Häufigkeit besitzt der Arterienbulbus bei *Venus verrucosa* eine bräunliche Farbe.<sup>1)</sup> Ausserdem zeigt sich dem Beobachter ein varicöses Netz (Fig. 13, F), aus körnigem Protoplasma bestehend, welches sich verästelnd von einem Muskelbalken zum anderen verfolgen lässt. Am lebenden Object fällt dasselbe durch den starken Glanz der in ihm enthaltenen Körnchen in die Augen; an mit Reagentien behandelten

<sup>1)</sup> Das „zungenförmige Organ am Darne unter dem Herzen“, welches A. Kowalevsky (Ein Beitrag zur Kenntniss der Excretionsorgane. Biologisches Centralbl. 1889, Bd. IX, pag. 68) durch seine Einspritzungsversuche mit einer Mischung einprocentiger Lösungen von carminsaurem Ammon und Indigocarmin, sowie mit Lackmustinctur bei *Venus* fand und das sich wie die Pericardialdrüse färbt, möchte ich auf den Bulbus arteriosus beziehen. Die in diesem in grosser Zahl vorkommenden concrementführenden Zellen dürften, nach Analogie zu schliessen, die früher genannten Farbstoffe in sich ablagern.

Bulbusstücken tritt dasselbe dagegen zurück und ist an in Canada-balsam aufbewahrten Präparaten nur schwer zu finden. Dieses Netz entspricht zweifellos dem bei *Cytherea* oben beschriebenen unregelmässigen Netzwerke.

Endlich findet man in einem solchen Bulbusstück zahlreiche feine Fasern (Fig. 13), welche sich zwischen der Wand des Bulbus und den Muskeln ausspannen. Diese Fasern sind zum Theil musculöser, zum Theil bindegewebiger Natur und kommen später nochmals zur Sprache.

An Zerzupfpräparaten und an Querschnitten durch gehärtete und gefärbte Bulbusstücke lässt sich rücksichtlich des feineren Baues Vieles besser erkennen. Doch ist es nothwendig, stark ausgedehnte Bulbi auszuwählen, da bei contrahirten in Folge des festen Aneinanderschliessens der Gewebstheile der Einblick wesentlich erschwert ist; auch ist der Rand des Bulbus zu Folge der lockeren Lagerung der Elemente um Vieles günstiger.

Zunächst zeigt sich bezüglich der Muskelfasern, dass die kräftigen parallel verlaufenden Fibrillen derselben an der Peripherie in einfacher Lage angeordnet sind, während die Axe der Faser von undifferenzirtem Protoplasma eingenommen wird, in welchem auch der langgestreckte grosse Kern liegt (Fig. 12 a). Die Muskelkerne sind wie bei *Cytherea* die grössten im Arterienbulbus und deshalb leicht von allen übrigen Kernen auseinanderzuhalten. Zu Folge dieses Baues bietet der Querschnitt der Muskelfasern ein zierliches Bild, die quer getroffenen Fibrillen im Umkreis der axialen Markmasse, und wo gerade der Kern getroffen ist, noch diesen.

Die Muskelfasern verzweigen sich gegen ihre Enden, und zwar in der Weise, dass mehrere oder einzelne Fibrillen abtreten, meist am Ende der Faser besenförmig auseinanderweichen. Doch scheint auch vorzukommen, dass im Verlaufe der Faser einzelne Fibrillen abgehen.

Es wurde bereits früher erwähnt, dass die Muskelfasern in einer Bindesubstanz liegen, welche indessen spärlicher als bei *Cytherea chione* auftritt. Die von dieser um die Muskeln gebildeten Hüllen stehen durch Balken und Fäden mit einander in Verbindung (Fig. 12, Bg). Viele dieser Fäden besitzen eine ansehnliche Dicke und sind von Muskelfibrillen schwer auseinanderzuhalten. Zudem tritt der erschwerende Umstand hinzu, dass die Bindegewebshüllen der Muskelfasern sehr dünn sind, die Zugehörigkeit der Fibrillen zum Muskel oder dessen Hülle im einzelnen

Falle daher nicht zu eruiern ist. Was nun die in Fig. 13 abgebildeten bereits oben erwähnten zahlreichen Fäden betrifft, die sich zwischen Bulbusrand und den Muskeln ausspannen, so sind dieselben theils musculöser Natur, abgezweigte Muskelfibrillen, theils Bindegewebsfäden.

In diesem Bindegewebe finden sich stellenweise an tingirten Objecten durch starke Färbung ausgezeichnete kleine, von Protoplasma umgebene Kerne. Diese halte ich, unter Zuhilfenahme des bei *Cytherea* Gefundenen, für die Kerne des protoplasmatischen Netzwerkes, welches am lebenden Object sogleich in die Augen fällt, an in Canadabalsam aufbewahrten Präparaten dagegen so gut wie verschwunden ist. Bei tingirten Objecten treten auch die Kerne der concrementführenden, bereits früher beschriebenen Zellen hervor (vergl. Fig. 12, Cz).

Den Bulbus arteriosus fand ich in Bestätigung bereits vorhandener Angaben ferner bei *Tapes decussata*, *Chamaelea gallina*, *Arthemis exoleta* und *Petricola lithophaga*, somit bei Vertretern in verschiedene Unterfamilien gestellter Veneraceen.

Einen Arterienbulbus beobachtete ich auch bei *Maetra stultorum*.

Im Vergleiche zu dem grossen Umfange, welchen dieses Organ bei den Veneraceen erlangt, erscheint der Bulbus arteriosus von *Maetra stultorum*, der auch hier der hinteren Aorta angehört, schwach entwickelt. Am leichtesten erkennt man ihn, wenn er dilatirt ist, wie dies auch für den abgebildeten Fall (Fig. 14, Ba) zutrifft. Er liegt an gleicher Stelle wie bei den Veneraceen, ventralwärts vom Darm, vor Austritt der hinteren Aorta aus dem Pericardialraum, somit noch innerhalb desselben, und erscheint als kleine zwiebelartige Anschwellung, in welcher die Musculatur aus gekreuzt verlaufenden kräftigen Fasern besteht. Die Oberfläche des Bulbus ist unregelmässig höckerig. An der Uebergangsstelle der Herzkammer in den Bulbus tritt wieder eine Klappe auf, welche im Allgemeinen in Gestalt und Ausdehnung der an gleicher Stelle auftretenden Klappe von *Cytherea* und *Venus* gleicht. Auch hier ist dieselbe lang und zungenförmig gestreckt, ihr hinteres freies Ende jedoch in der Mitte viel stärker als bei *Cytherea chione* eingeschnitten, so dass dasselbe seitlich in zwei schmale Zipfel ausgeht. An der von mir beigegebenen Fig. 14 sieht man das Ende der Klappe (K') durch die ausgedehnte Aortenwand hindurchschimmern.

Es dürfte nach der Fassung der betreffenden Stelle kaum zu bestreiten sein, dass bereits Milne Edwards<sup>1)</sup> den Bulbus bei *Mactra* gesehen hat, ohne denselben aber näher zu beschreiben und abzubilden; doch trifft dessen Angabe, diese Erweiterung finde sich nach Austritt der Aorta aus dem Pericardialraum, für *Mactra* nicht zu. In neuerer Zeit wurde der Arterienbulbus von *Mactra stultorum* und *Mactra helvacea* durch Menegaux<sup>2)</sup> beobachtet, von letztgenannter Form auch kurz beschrieben und abgebildet. Nach Menegaux's Abbildung zu schliessen, müsste der Bulbus arteriosus von *Mactra helvacea* relativ viel umfangreicher als bei der von mir untersuchten *M. stultorum* sein; aus derselben geht weiter nicht hervor, ob der Bulbus innerhalb oder ausserhalb des Pericardialraumes liegt.

Ein umfangreicher Bulbus arteriosus ist ferner bei *Tridacna* von Vaillant<sup>3)</sup> beschrieben worden. Derselbe gehört auch hier der hinteren Aorta an und liegt am Beginne derselben. Er erscheint von birnförmiger Gestalt und besteht aus dicht verwobenen Muskelfasern. Seine Farbe ist gelbbraun. Die Verbindung zwischen Herzkammer und Bulbus findet nur an einer Stelle statt, indem der Darm an dem Uebergange des Ventrikels in den Bulbus mittelst einer zarten Membran vereinigt ist, welche sich gegen den Bulbusraum hin einsenkt und auf diese Weise eine Klappe, vergleichbar einer Semilunarklappe, bildet. Nach dieser von Vaillant gegebenen Beschreibung scheint die Klappe ganz ähnlich der bei *Cytherea* früher von mir beschriebenen zu sein. Menegaux<sup>4)</sup> bestätigt die Angaben Vaillant's. Er bezeichnet die Klappe als „semi-lunaire“ und bemerkt dazu, dass er dieselbe rücksichtlich Lage und Ausbildung mit jener bei anderen Formen identisch gefunden habe.

Ich muss bei dieser Gelegenheit bemerken, dass die Bezeichnung „semi-lunaire“ die Form dieser am Beginne des Arterienbulbus auftretenden Klappe, wenigstens für die von mir untersuchten Formen, ganz unzutreffend charakterisirt. Mir scheint der Ausdruck „zungenförmig“ am besten die langgestreckte, sich verschmälernde Gestalt der Klappe zu bezeichnen.

Im Inneren des Arterienbulbus von *Tridacna* fand Vaillant gelbliche, stark lichtbrechende Körperchen, und zwar gehäuft

<sup>1)</sup> Milne Edwards, l. c. pag. 114. Anmerkung.

<sup>2)</sup> Menegaux, a. a. O. pag. 155.

<sup>3)</sup> L. Vaillant, Recherches sur la famille des Tridacnides. Ann. des scienc. natur. 1865. 5. série, t. IV, pag. 146, 148—149, sowie pl. 11, Fig. 2 und 3.

<sup>4)</sup> Menegaux, a. eben a. O. pag. 132.

vor. Sie sind Ursache des drüsigen Aussehens des Bulbus. Ich halte alle diese Körperchen nach dem, was mir bei Veneraceen bekannt geworden ist, für Concrementzellen, welche hier wie dort Ursache der gelbbraunen Färbung des Bulbus sind.

Den früher besprochenen Lamellibranchiaten gegenüber erscheint bei *Tridacna* der Enddarm tiefer, und zwar in ähnlicher Weise wie in den Ventrikel des Herzens eingesenkt. Ich muss dies aus den von Vaillant gegebenen Abbildungen schliessen.

Endlich hat Menegaux in seiner bereits mehrmals citirten Arbeit einen Bulbus arteriosus ausser bei den schon besprochenen Formen bei sämmtlichen übrigen, von ihm untersuchten Siphoniaten mit Ausnahme von *Pholas* (und *Teredo*), wenn auch nicht überall in gleicher Entwicklung gefunden. So sah Menegaux einen derartigen Bulbus noch bei *Isocardia*, *Lutraria*, *Psammotellina*, *Solen*, *Solenocurtus* und *Mya*. In allen diesen Fällen, sowie auch bei *Pholas*, wengleich der Bulbus hier nicht ausgebildet ist, fand Menegaux gegen den Ventrikel zu eine lange Klappe, und es mag hier die Bemerkung Platz finden, dass schon Deshayes<sup>1)</sup> bei *Lutraria* eine Klappe an der hinteren Aorta vorzukommen schien. Bei *Isocardia* ist diese postventriculäre Erweiterung langgestreckt und liegt, nach der beigegebenen Abbildung Menegaux' zu schliessen, ausserhalb des Pericardialraumes. Bei *Psammotellina* wieder umgibt dieselbe das Rectum, ebenso bei *Solenocurtus* und *Solen*, wo sie sich gleichfalls durch langgestreckte Gestalt auszeichnet. Desgleichen ist dieser Bulbus bei *Mya* perirectal und communicirt nach Menegaux an der oberen Seite des Rectums mit der Herzkammer.

Ein eigenthümlicher Sinus tritt bei *Cardium* hinter dem Ventrikel des Herzens, sich an den hinteren Adductor anlehnend, auf, den schon Deshayes gesehen und Menegaux genauer untersucht hat. Derselbe liegt um den Enddarm herum und ist gegen die Herzkammer zu gleichfalls durch eine Klappe verschliessbar. Menegaux<sup>2)</sup> ist der Ansicht, dass diese sinusartige Erweiterung nicht vollkommen vergleichbar dem bei den früher genannten Siphoniaten gefundenen postventriculären Bulbus ist, wengleich beiden dieselbe Function zukommt.

Ogleich mir dieser Sinus von *Cardium tuberculatum* bekannt ist, habe ich denselben doch bisher wegen Mangel an ausreichendem Material nicht näher untersuchen können. Ich ver-

<sup>1)</sup> Deshayes, a. a. O. pag. 325.

<sup>2)</sup> Menegaux, a. a. O. pag. 138.

mag deshalb nicht, zu obiger Frage Stellung zu nehmen. Doch kann ich hier nicht die Bemerkung unterdrücken, dass vielleicht auch die, wie es nach Menegaux scheint, extrapericardial gelegene postventriculäre Erweiterung von Isocardia mit dem Bulbus arteriosus, wie er bei den Veneraceen, Mactra und Tridacna auftritt, nicht complet homolog ist.

Zum Schlusse seien einige Worte über die Function des Arterienbulbus angefügt.

Den Bulbus arteriosus fand ich bei lebend eröffneten Veneraceen stets ausserordentlich ausgedehnt. Das Herz pulsirte noch, dabei dehnte sich der Bulbus etwas aus. Niemals sah ich aber denselben sich kräftig zusammenziehen. Die gleiche Beobachtung hat schon Vaillant an dem Arterienbulbus von Tridacna gemacht und die Ansicht gewonnen, dass dieses Organ nur in besonderen Fällen in Action trete. Da bei den Veneraceen die Freilegung des Bulbus stets mit einer tiefgreifenden Alteration des Thieres verbunden ist, wobei auch die Siphonen kräftig eingezogen bleiben, so liegt die Annahme nahe, dass die starke Ausdehnung des Bulbus und der Mangel einer ausgiebigen Contraction desselben mit der Contraction des Siphonen zunächst zusammenhänge. Daraus folgt der weitere Schluss, die eigentliche Thätigkeit des Bulbus arteriosus bei der Ausdehnung der Siphonen zu suchen. Es ist dies auch die Auffassung, zu der Menegaux rücksichtlich der Bedeutung des Arterienbulbus gelangte.

## II. Die Aortenklappen.

Die Untersuchung des Bulbus arteriosus und die Auffindung einer langen Klappe am Anfange desselben führte von selbst zu der weiteren Frage, wie es bei den Lamellibranchiaten mit den Klappeneinrichtungen am Beginne der vorderen Aorta, sowie der hinteren Aorta in den Fällen, wo kein Bulbus entwickelt ist, steht.

Die Angaben bezüglich dieser Punkte sind bis auf Rankin's und Menegaux' Untersuchungen ziemlich spärliche, sowie auch unvollständige oder unzutreffende gewesen.

Soweit meine Kenntnisse über die einschlägige Literatur reichen, rührt die erste Angabe über das Vorhandensein von Klappen an den Aorten, und zwar bei Pecten maximus von Garner<sup>1)</sup> her, welche aber einfach lautet: „valves also exist at

<sup>1)</sup> R. Garner, On the Anatomy of the Lamellibranchiate Conchifera. Transactions of the zool. Soc. of London. 1841, Vol. II, pag. 91. Die Tafeln fehlten bei dem mir zur Verfügung stehenden Exemplar.

the origin of the Aortae“, ohne dass Zahl und Form der Klappen genauer angegeben wären. Später hat Deshayes<sup>1)</sup> an dem Aortenstamm von *Teredo navalis* eine eigenthümliche Klappe beschrieben. Nach Sabatier's<sup>2)</sup> Beobachtungen sind bei *Mytilus* an der hier ausschliesslich existirenden vorderen Aorta, die mit einer bulbösen Anschwellung beginnt, zwischen letzterer und der Herzkammer sigmoïde Klappen vorhanden, welche den Rückfluss des Blutes zum Herzen verhindern. Zu derselben Zeit machte Dogiel<sup>3)</sup> eine Angabe über Einrichtungen an den Aortenanfängen bei *Pecten maximus*, denen die Bedeutung von Klappen zukommt: „In der Nähe der Ursprungsstelle der beiden Gefässe bemerkt man Sphincteren, die aus ringförmig angeordneten muskulösen Elementen bestehen und deren Contraction die Gefässlumina zum Verschwinden bringt.“ Doch gibt zuerst Rankin<sup>4)</sup> von den Aortenklappen der Teichmuschel eine dem Thatbestande entsprechende richtige und vollständige Darstellung. Rankin fand am Anfange der vorderen Aorta eine Taschenklappe, vor der sich eine Erweiterung der Aorta, welche eine Art Sinus bildet, vorfindet; am Beginne der hinteren Aorta dagegen sind die Wände dieser „mit ringförmigen Muskeln verdickt, dadurch wird ein Sphincter gebildet, welcher als Klappe functionirt“. Endlich hat Menegaux<sup>5)</sup> bei allen von ihm darauf untersuchten Formen (*Avicula*, *Pinna*, *Lithodomus*, *Arca*, *Pectunculus*, *Pecten*, *Ostrea*, *Chama*, *Teredo*) an der vorderen Aorta, und zwar an einer bulbös verbreiterten Stelle derselben, eine einzige Semilunarklappe gefunden, an der hinteren Aorta der Asiphonier hingegen nirgends Klappeneinrichtungen angetroffen.

Was die vordere Aorta betrifft, so habe ich bei allen von mir darauf hin untersuchten Lamellibranchiaten gleichfalls nur eine Semilunarklappe in der Lagerung, wie dies von *Pecten* genauer noch beschrieben wird, gefunden, so bei *Pinna nobilis*, *Mytilus edulis*, *Anodonta cygnea*, *Cardium tuberculatum*, *Venus verrucosa* und *Cytherea chione*. Die gleich-

<sup>1)</sup> Deshayes, l. c. pag. 64—65, sowie pl. VIII, Fig. 1 und 3.

<sup>2)</sup> A. Sabatier, Anatomie de la Moule commune. Ann. des scienc. natur. 1877, 6. série, t. V, pag. 37.

<sup>3)</sup> J. Dogiel, Die Muskeln und Nerven des Herzens bei einigen Mollusken. Arch. f. mikrosk. Anat. 1877, 14. Bd., pag. 60 und Fig. 5.

<sup>4)</sup> W. M. Rankin, Ueber das Bojanus'sche Organ der Teichmuschel (*Anodonta Cygnea* Lam.). Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. 1890, 24. Bd., pag. 262, sowie Fig. 2.

<sup>5)</sup> Menegaux, a. a. O.

lautende, zuerst von Rankin für Anodonta, dann von Menegaux für zahlreiche Muschelthiere gemachte Angabe vermög ich somit aus eigener Anschauung vollends zu bestätigen. Es ergibt sich daraus aber auch, dass Sabatier's Beobachtung mehrerer Klappen an der vorderen Aorta von *Mytilus* unrichtig ist.

Von *Pecten Jacobaeus* möchte ich die von mir genauer untersuchte Klappeneinrichtung an der vorderen Aorta ausführlicher beschreiben, da die älteren Angaben unvollständig sind.

Die nach den Seiten und unten stark verdrängte Herzkammer von *Pecten Jacobaeus* geht gegen vorn in ein breites Gefäss über, dessen Anfang zwiebelförmig erweitert ist (Fig. 4). Diese Erweiterung zeichnet sich durch grössere Dicke der Wand aus, welche auf eine reichere Entwicklung halbringförmig angeordneter Muskelfasern zurückzuführen ist. Nach Eröffnung der zwiebelförmigen Anschwellung des Aortenanfanges zeigt sich im Inneren desselben die grosse Semilunarklappe (K), welche am Hinterende der bulbösen Anschwellung, und zwar ventralwärts entspringt und beiderseits mit der Lateralwand des Bulbus verbunden ist. Dass der Klappe die Bedeutung zukommt, den Rückfluss des Blutes zum Herzen zu hemmen, ist aus der Richtung des freien Randes der Klappe, welcher gegen vorn sieht, sogleich ersichtlich. Die Tasche füllt sich mit Blut und die Klappe wird dadurch gespannt gegen die Dorsalwand des bulbösen Aortenanfanges angepresst. Der dichte Verschluss wird aber noch erhöht durch die an der Dorsalwand des Bulbus vorhandenen, querverlaufenden Muskelfasern, welche zu Folge der zur Zeit der Ventrikel-Systole erfolgenden Anfüllung der Aorta mit Blut ausgedehnt werden, während der Diastole des Ventrikels wieder in den Ruhezustand zurückgehen und auf diese Weise die obere Wand der Aorta gegen die Klappe andrücken. Diese Muskulatur bildet aber überdies, wie besonders am Längsschnitt ersichtlich wird (Fig. 5), einen gegen die Klappe zu vorspringenden Wulst (Mw), so dass dadurch die Festigkeit des Verschlusses eine noch grössere ist (vgl. auch Fig. 4).

Wenn ich von Garner's Angabe absehe, wo blos von Klappen am Anfange der Aorten bei *Pecten maximus* gesprochen wird, ohne dass deren Zahl und Ausbildung näher angegeben wäre, so wird zunächst Dogiel näher zu berücksichtigen sein. Dogiel spricht nur von Sphincteren an den Aortenanfängen, hat somit an der vorderen Aorta die Semilunarklappe übersehen. Von Menegaux wieder findet sich nur die Klappe beschrieben. Beide Untersucher übersahen

aber die Verdickung, welche an der Dorsalseite des bulbösen Aortenanfanges vorhanden ist.

Doch auch an der hinteren Aorta von *Pecten Jacobaeus* kommt ausser dem von Dogiel bereits beobachteten Sphincter im Innern eine Klappenvorrichtung vor, welche jedoch von der Klappe in der vorderen Aorta ganz verschieden ist.

Die hintere Aorta von *Pecten Jacobaeus* liegt ventral vom Enddarm und biegt nach rechts aus (Fig. 6, Ao'), so dass sie auch von der Dorsalseite gesehen werden kann (Fig. 4). Nahe am Ursprunge vom Ventrikel, an der Stelle, wo sich die Aortenwand durch kräftigere Ausbildung der Ringmuskulatur auszeichnet, ragen in das Lumen der Aorta zwei polster-, fast zungenförmige Wülste hinein (Fig. 6, K'). Der dorsale sieht mit dem dicksten vorspringenden Ende nach hinten, der ventrale nach vorn. Die beiden correspondirenden Wülste sind in der Art übereinander gelagert, dass dieselben bei der Contraction des Sphincters mit ihrer ganzen Fläche gegen einander gedrückt werden. Zum Schluss muss ich noch bemerken, dass von den drei *Pecten* exemplaren, welche mir bei der Untersuchung zur Verfügung standen, in zwei Fällen noch ein dritter solcher kleiner Wulst vorhanden war. Diese Wülste wurden weder von Dogiel, noch von Menegaux beschrieben. Vielleicht hat Garner diese Klappenvorrichtung gekannt. Sie erinnert an den von Rankin an der hinteren Aorta von *Anodonta* gefundenen ringförmigen Wulst, von dem ich mich auch selbst überzeugt habe.

Es ist immerhin möglich, dass auch anderen Asiphoniern derartige Klappenbildungen an der hinteren Aorta zukommen.

### Tafelerklärung.

#### Buchstabenbezeichnung.

A	Atrium des Herzens.	K	Klappe am Anfange der vorderen Aorta.
Ao	vordere Aorta.	K'	Klappe am Anfange der hinteren Aorta.
Ao'	hintere Aorta.	L	Leber.
Ap	hinterer Adductor der Schalen.	Ms	Muskelfaser.
Ba	Bulbus arteriosus an der hinteren Aorta.	Mw	Muskulöser Wulst.
Bg	Bindegewebe.	N	Niere.
Cs	Blutkörper.	P	Pericardialraum.
Cz	Concremente führende Zellen.	Pd	Pericardialdrüse des Mantels.
E	Pericardialepithel.	Rp	Hinterer Retractor des Fusses.
F	Netzwerk mit einander anastomosirender Bindesubstanzzellen.	S	Atrioventricularklappen.
G	Genitaldrüse.	V	Herzkammer.

Fig. 1. Der Pericardialraum mit den ihn umgebenden Organen von *Cytherea chione*, im medianen Längsschnitte. Der Bulbus arteriosus im Zustande der Ausdehnung. Vergr. 4.

Fig. 2. Das den Pericardialraum durchsetzende Stück des Enddarmes von *Cytherea chione* mit der den letzteren umgebenden Herzkammer und dem ventral anhängenden Bulbus arteriosus; dieser in stark contrahirtem Zustande. Seitliche Ansicht mit kleiner dorsaler Drehung, so dass man eine schräge Ansicht der Ventralseite erhält. Vergr. 5.

Fig. 3. Dasselbe Stück des Enddarmes von *Cytherea chione* mit der Herzkammer, welcher auch noch die beiden Vorhöfe ansitzen, sowie dem Bulbus arteriosus, in ventraler Ansicht. Letzterer befindet sich im Zustande der Diastole und wurde ventral gespalten, so dass die zungenförmige Klappe am Beginne desselben in ganzer Ausdehnung sichtbar ist. Vergr. 3.

Fig. 4. Die Herzkammer und die aus derselben entspringenden Aorten mit den benachbarten Organen von *Pecten Jacobaeus*. Dorsalansicht. Die bulböse Anschwellung des Anfanges der vorderen Aorta ist eröffnet, um die einfache Semilunarklappe zur Anschauung zu bringen. An dem zurückgeschlagenen Lappen der Dorsalwand der Aorta sieht man den vorspringenden Muskelwulst. Vergr. 4.

Fig. 5. Dieselben Organe von *Pecten Jacobaeus* im Medianschnitt. Vergr. 4.

Fig. 6. Dieselben Organe von *Pecten Jacobaeus*. Ventralansicht. Die nun vollständig sichtbare hintere Aorta ist durch einen Längsschnitt eröffnet, um die beiden als Klappen fungirenden Wülste zu zeigen. Vergr. 4.

Fig. 7. Die mittlere und hintere Partie des Körpers von *Venus verrucosa*, von der Rückenseite gesehen. Der Pericardialraum ist dorsalwärts eröffnet. Man erblickt in demselben die Herzkammer mit den beiden Vorhöfen, sowie den in dem abgebildeten Exemplare stark dilatirten Bulbus arteriosus der hinteren Aorta. Vergr. 2.

Fig. 8. Ein Stück des Gewebes des Bulbus arteriosus von *Cytherea chione*. Nach einem in Glycerin aufbewahrten gefärbten Präparate. Vergr. etwa 650.

Fig. 9. Einige Muskelfasern aus dem Bulbus arteriosus von *Cytherea chione*, zwischen denselben sieht man zahlreiche Fibrillen. Vergr. Hartnack Obj. VIII, Oc. 4, ausg. Tub.

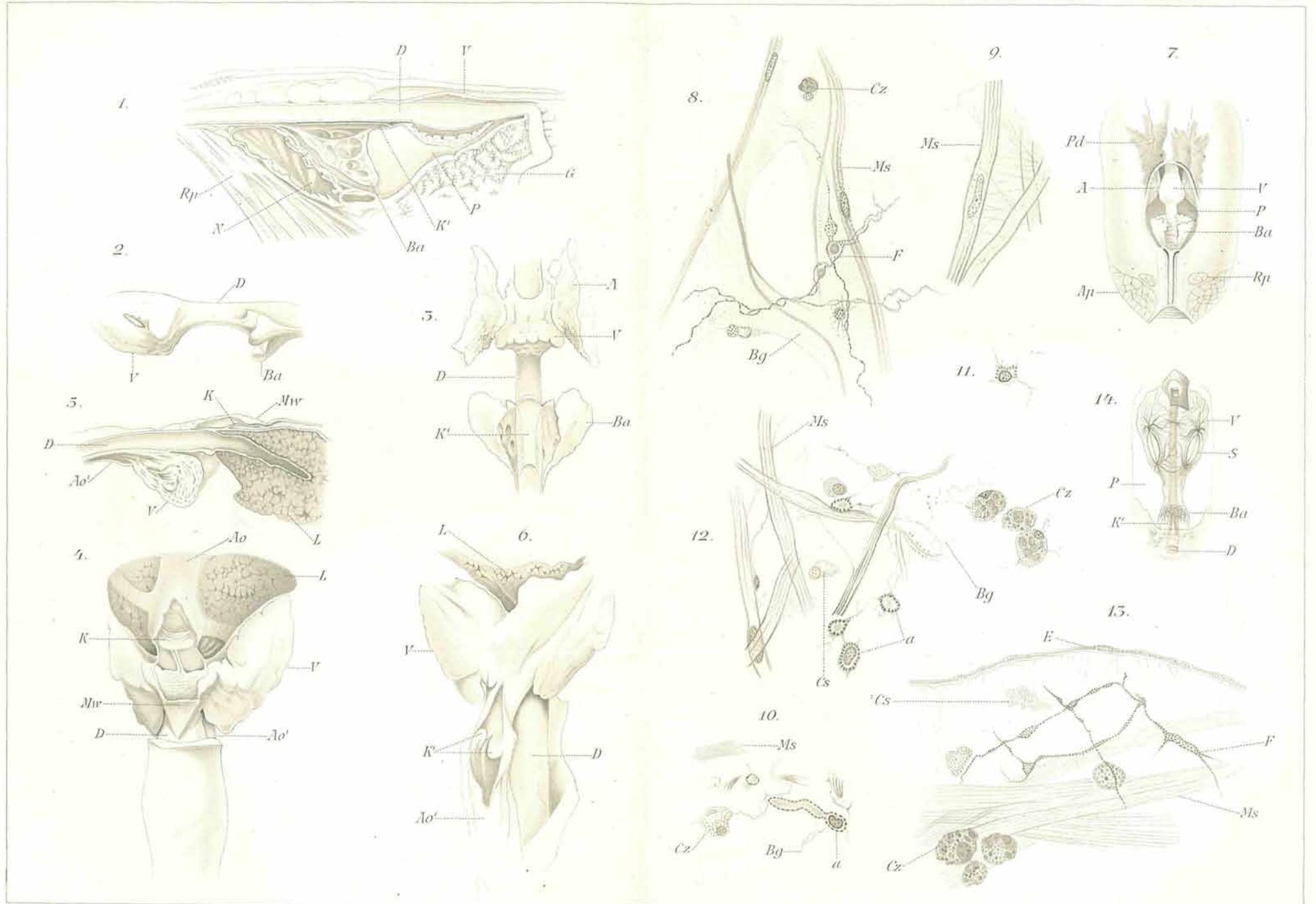
Fig. 10. Ein Stück von einem Querschnitt durch den Bulbus arteriosus desselben Thieres. Bei (a) eine Muskelfaser quer getroffen. Vergr. 650.

Fig. 11. Querschnitt durch eine Muskelfaser desselben Thieres, bei welcher der Kern nicht ringsum von Fibrillen umgeben ist. Vergr. Obj. IX, Oc. 3, ausg. Tub.

Fig. 12. Ein Stück von einem Querschnitt durch den Bulbus arteriosus von *Venus verrucosa*. Die Muskelfasern erscheinen zum Theil quer (a), zum Theil längs getroffen. Nach einem in Canadabalsam aufbewahrten Präparate. Vergr. 650.

Fig. 13. Ein Stück vom Rande des Arterienbulbus von *Venus verrucosa*. Lebendes Object. Man sieht die zahlreichen feinen zwischen Wand und Muskeln ausgespannten Fasern, sowie das Netzwerk, welches an den Präparaten schwer sichtbar ist. Vergr. 650.

Fig. 14. Die Herzkammer und der kleine Arterienbulbus an der hinteren Aorta von *Macra stultorum*. Herz und Bulbus sehr stark diastolisch. Ventralansicht. Bei durchfallendem Lichte gezeichnet. Vergr.  $3\frac{1}{2}$ .



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest](#)

Jahr/Year: 1890

Band/Volume: [9\\_1](#)

Autor(en)/Author(s): Grobben Karl (Carl)

Artikel/Article: [Ueber den Bulbus arteriosus und die Aortenklappen der Lamellibranchiaten. 163-178](#)