

III. Originalmittheilungen.

Ueber die Chromatophoren-Muskeln der Cephalopoden.

Vorläufige Mittheilung.

Von

E. STEINACH,

Professor an der deutschen Universität in Prag.

In den letzten Jahren habe ich bei wiederholtem Aufenthalte an der Adria biologische Untersuchungen angestellt, welche sich mit der chromatischen Function der Tintenfische befassten und namentlich darauf abzielten, die physiologischen Bedingungen der Hautfärbung und des höchst lebhaften und daher so auffallenden Farbenwechsels näher zu ergründen. Dabei bot sich mir auch Gelegenheit, Fragen von allgemein-physiologischem Interesse in Angriff zu nehmen und meine früheren Beiträge zur Kenntnis der Pigmentzellen zu erweitern. Ich werde über diese Arbeiten später berichten.

Vorläufig möchte ich aus dem ganzen Zusammenhange nur einige experimentelle und histologische Versuchsreihen herausgreifen, welche sich auf die Bewegung der Chromatophoren und auf die Charakterisirung ihrer Bewegungsapparate — der sogenannten Radiärfasern — beziehen.

Bekanntlich beruht das Farbenspiel der Cephalopoden, dieser vielfache Wechsel zwischen hellsten und dunkelsten Schattirungen auf der Expansion und Retraction der in der Haut vertheilten, bald zerstreut, bald dicht gehäuft liegenden pigmentirten Zellen, der Chromatophoren. Diese Gebilde zeigen im Zustande der Ruhe die Gestalt rundlicher Platten und besitzen zum Unterschiede von den Pigmentzellen der Wirbelthiere einen eigenen Bewegungsapparat in Form von kernhaltigen Fasern, welche sich in

radiärer Anordnung an ihre Peripherie ansetzen. Tritt der Bewegungsapparat in Thätigkeit, so wird die Chromatophore durch allseitige plötzliche Streckung weit gedehnt und zu einer bräunlich gefärbten Sternfigur ausgezogen (Expansion); lässt der Zug nach, so kehrt sie sofort unter Mitwirkung der elastischen Umgebung zum Ruhezustand zurück (Retraction).

Ueber die Natur der Radiärfasern ist noch keine Einigkeit erzielt. Abgesehen von vereinzelt¹⁾ Hypothesen theilen sich die Ansichten in zwei Lager. Die einen erklären die Radiärfasern für Muskeln (Klemensiewicz, in letzter Zeit besonders nachdrücklich Phisalix, ferner Solger²⁾) und führen als Hauptargumente dafür an: den blitzartigen Charakter der Chromatophorenbewegung; die Beherrschung des Bewegungsapparates seitens des Nervensystems, beziehungsweise bestimmter Centren in den Gehirnganglien; ferner die reflectorische Erregbarkeit, schliesslich auch das Herantreten feiner Nerven an die Radiärfasern. Eine andere Gruppe von Forschern (Pelvet und von den neueren Autoren besonders Uexküll, zum Theil auch Joubin)³⁾ bestreitet die muskuläre Natur und nimmt den Standpunkt ein, die Radiärfasern seien Bindegewebsfasern, welche sich an die vielverzweigte Hautmuskulatur anheften; die Radiärfasern stellten gewissermassen nur den Aufhängeapparat der Chromatophoren dar und alle Bewegungsäusserungen derselben, alle Reizerscheinungen seien passiver Art, einzig und allein hervorgebracht durch die wechselnde Thätigkeit der Hautmuskulatur.

¹⁾ Blanchard, Girod nehmen eine amoeboiden Bewegung an.

²⁾ Klemensiewicz, Sitzungsberichte d. Wiener Acad. d. Wissensch. III. Abth. Jg. 1878. In dieser eingehenden Arbeit findet sich auch die ältere Literatur.

Phisalix, Archives de Physiologie normale et pathologique (Brown-Séguard) 1892 pag. 209 et 445.

Solger, Arch. f. mikroskop. Anatomie und Entwicklungsgeschichte 53. Bd. 1898.

³⁾ Pelvet, Comptes rendus de la Soc. de Biologie 1867 (cit. nach Phisalix).

v. Uexküll, Zeitschrift für Biologie 28. Bd. 1891 pag. 564. (Fortsetz. in Bd. 30—31, 1894—5.)

Joubin, Compt. rend. de l'Acad. d. Sciences 1891. (J. erklärt die Radiärfasern der jugendlichen Chromatophoren für Muskeln, die der ausgebildeten für Bindegewebe, nimmt aber zum Unterschied von den Vorgenannten Contractilität des Pigmentkörpers an.)

Zu dieser letzteren Annahme dürfte wohl der Umstand verleitet haben, dass spontane Chromatophoren- und Hautbewegung unter normalen Bedingungen meist vergesellschaftet sind. Aber schon die einfache Inspection abgetrennter Arme und Hautstücke, oder besser die Beobachtung unter der Lupe spricht gegen die Identificirung der beiden Bewegungen. Während die Haut den Typus der peristaltischen und antiperistaltischen Bewegung zeigt, welche sich in unregelmässigen Pausen und mit verschiedener Intensität wiederholt, fällt die Chromatophorenbewegung durch ihren Zuckungscharakter und den ausgesprochenen Rhythmus auf. Derselbe erinnert in mancher Beziehung an die Herzmuskelthätigkeit. Man kann ganz treffend diese Bewegung der Chromatophoren als Pulsation bezeichnen; besteht aus Expansionen mittlerer Stärke, welche in gleichem Takte und gleichem Umfang immer wiederkehren. Ich habe an der Haut ganz frischer Exemplare von *Eledone* 50—60, an längere Zeit abgeschnittenen, also bereits im Stadium des Absterbens begriffenen Stücken 20—30 Pulsationen in der Minute gezählt. Bei *Sepiola* geht die Pulsation noch rascher vor sich; es gibt graduelle Unterschiede je nach der Species und nach der individuellen Erregbarkeit, aber an der einzelnen Chromatophore läuft der Rhythmus mit grosser Regelmässigkeit ab, was sich bei Zählung der Pulsationen durch viele Minuten hindurch leicht ermitteln lässt.

Ich will nun einiger Versuche kurz Erwähnung thun, welche die Hypothese der passiven Chromatophorenbewegung als durchaus unhaltbar erweisen.

1. Findet man schon unter normalen Verhältnissen Stellen, wo die Chromatophoren pulsiren, während die Haut in vollständiger und lang andauernder Ruhe verharrt. Zu diesen Beobachtungen eignet sich besonders die vorsichtig abpräparirte Iris (*Eledone moschata*). Andererseits habe ich grosse Hautpartieen in lebhaftem Hin- und Herwogen angetroffen bei absoluter Bewegungslosigkeit der darin zerstreuten Chromatophoren.

2. Ergibt die Untersuchung der Reizschwelle für Hautcontraction und Chromatophorenexpansion (Bräunung der gereizten Stelle), dass der an und für sich bestehende Unterschied beim Absterben des Thieres sehr erheblich wächst, so dass z. B. zur Bräunung der schon durch schwache Reizung in Contraction versetzten Haut etwa die Verdopplung der Stromstärke erforderlich wird. In späteren Stadien begegnet man dann grossen blassen

Hautstrecken, welche durch starke Inductionströme in tetanische Contraction gerathen, ohne dass eine der massenhaften retrahirten Chromatophoren — selbst bei maximaler Steigerung der Reizung — auch nur eine Spur von Veränderung zeigt.

3. Gelingt es, die experimentelle Trennung von Haut- und Chromatophorenbewegung auch in umgekehrter Folge vorzunehmen. Nach Verlauf von Stunden kommt die spontane Hautbewegung des abgeschnittenen Armes zum Stillstand. Man kann nun auf nicht-elektrischem Wege (vergl. pag. 9) die Chromatophoren zur Expansion beziehungsweise zur rhythmischen Thätigkeit bringen, während die Hautmuskulatur anhaltend in Ruhe bleibt.

Durch diese Versuche war zwar die wesentliche Unabhängigkeit der Bewegung der Chromatophoren von der der Hautmuskulatur dargethan, aber es erübrigte noch, ausschlaggebende **histologische** Belege für die muskulöse Natur der Radiärfasern zu erbringen, um deren active Rolle bei der Expansion der Chromatophoren über jeden Zweifel zu stellen. Folgende Befunde dürfen dazu beitragen.

1. Ich habe an gut fixirten Präparaten von *Sepiola* und *Octopus* eine deutlich ausgeprägte fibrilläre Structur der Radiärfasern nachgewiesen. Es handelt sich nicht etwa um eine Pseudo-Striation (*Phisalix*) in Folge gewisser Anordnung von protoplasmatischen Körnchen, sondern es ist eine echte fibrilläre Längsstreifung, welche an Regelmässigkeit und Schärfe der typischen Structur längsgestreifter Muskelfasern höherer Thiere nicht nachsteht und als strenges Kriterium contractiler Muskelzellen angesehen werden darf. Die Streifung erstreckt sich auf die ganze Länge und Breite der Radiärfasern, sie geht auch auf die konischen, den Kern enthaltenden Enden über, mit welchen sich diese Fasern an den Körper der Chromatophore anheften und sie lässt sich sogar unter Umständen, besonders bei Jugendstadien noch jenseits des basal gelegenen Kerns gegen die pigmentirte Substanz hin verfolgen.

2. Die Radiärfasern setzen sich nicht isolirt an den Pigmentkörper an; ihre breiten konischen Enden gehen mit denen der benachbarten Fasern Verbindungen ein, welche sich den Farbstoffen gegenüber genau ebenso verhalten wie die Fasern. Auf Flachschnitten repräsentiren sich diese basalen Muskelübergänge als Brücken, deren Dicke und Länge je nach Anordnung, und besonders je nach dem Contractionszustand der Fasern sehr variiren. Durch

solche Verknüpfungen sämtlicher Radiärfasern entsteht eine einheitliche muskulöse Zone, welche die Peripherie des platten Pigmentkörpers gürtelartig umspannt und demselben unmittelbar aufliegt. Weder an expandirten noch an retrahirten Chromatophoren habe ich mich von einer trennenden Wand zwischen Muskelkonus und Pigmentmasse überzeugen können. Hier und da könnte zwar eine helle Linie an der Pigmentgrenze ausgebildeter Chromatophoren an eine Basalmembran erinnern, welche dann ungemein zart und structurlos sein müsste, — aber bei Chromatophoren, deren periphere Bezirke weniger dicht pigmentirt sind, und namentlich bei jugendlichen Stadien, wo eben erst eine Andeutung von Pigmentation besteht, kommt der Zusammenhang zwischen dem Chromatophorenhalt und den radiären Ausläufern ganz deutlich zum Ausdruck.

Während die seitliche Umrandung der Pigmentmasse von dem Muskelgürtel hergestellt wird, bekleidet die obere und untere Fläche derselben, wie Transversalschnitte lehren, eine dicht anhaftende Hülle, welche mit der bindegewebigen Scheide der Radiärfasern in Verbindung steht. Diese Kapsel bedarf noch der näheren Untersuchung; auch die accessorischen elastischen Gebilde, welche die Chromatophore umschliessen. („collerette“ Phisalix) sind noch nicht hinlänglich studirt.

3. Fast noch zwingender als die Structureigenthümlichkeiten spricht für den contractilen Charakter der Radiärfasern ihr verschiedenes Aussehen je nach der Zustandsänderung der Chromatophoren. Sind diese retrahirt, die Radiärfasern also in Ruhe, so erscheinen letztere im Flachschnitte als langgestreckte, schmale, sich peripherwärts verjüngende Leisten, welche wie Trichterrohre ihren sehr verbreiterten konischen Basaltheilen aufsitzen. Sind die Chromatophoren in Expansionsstellung fixirt, so sieht man zwar die konischen Ansätze, welche sich den ausgezogenen Pigmentzapfen innig anschmiegen, entsprechend verschmälert, aber die eigentlichen bandförmigen Theile der Radiärfasern wesentlich verdickt und verkürzt. Dies Verhalten stimmt vollkommen mit der Functionsweise der glatten (längsgestreiften) Muskelemente überein. Am überzeugendsten fand ich jene Präparate, wo die beschriebenen typischen Bilder der verschiedenen Contractionszustände nebeneinander an derselben Chromatophore vertreten sind.

Mit der Bindegewebshypothese sind diese Beobachtungen ganz unvereinbar. Wären die Radiärfasern bindegewebige Bänder, welche passiv einem Zuge folgten, so könnte bei der Expansion eher das Gegentheil der Erscheinungen platzgreifen — Verdünnung der Bänder, keinesfalls aber Verdickung derselben.

4) Ein entscheidendes Argument habe ich schliesslich durch die elective Pikrofuchsin-Färbung der Cephalopodenhaut nach van Gieson (Modification Hansen) ermittelt. Bekanntlich dient diese Methode nach den neuesten Forschungen zum Nachweis und zur scharfen Unterscheidung von Bindegewebe, welches sich bis in die feinsten Verzweigungen hinein durch das Fuchsin leuchtend roth färbt, während die anderen Elemente, besonders das Muskelgewebe die gelbe Farbe der Pikrinsäure annehmen. Die Radiärfasern und ihre Ramificationen zeigen sich gelb gefärbt und heben sich sehr auffällig von dem umliegenden rothen Netzwerk ab.

Die Pikrofuchsin-Präparate unterstützen auch meine obige Bemerkung, dass die Radiärfasern mit dem Pigmentkörper zusammenhängen. Bei Jugendstadien lässt sich die Gelbfärbung in die von Pigment freien Lücken der Chromatophorensubstanz hinein verfolgen und nirgends sieht man auch nur die Spur einer anders gefärbten Grenzlinie dazwischen treten.

An dieser Stelle möchte ich auch auf eine noch nicht bekannte, physiologisch wichtige Endigungsart der Radiärfasern aufmerksam machen. Dieselben verästigen sich und lösen sich in Fibrillen auf. Man beobachtet nun da und dort, wie solche Ramificationen in ein Bündel von Hautmuskelfasern übergehen. Es macht oft den Eindruck, als ob eine Verschmelzung stattfände, aber als ganz sicher kann in diesen Fällen angenommen werden, dass eine innige Anlehnung der Radiärfasern an die Hautmuskulatur besteht, und so die physiologische Bedingung für ein Uebergreifen des Erregungszustands von dem einen zum anderen Elemente vorliegt. Dass dieser Befund nicht gerade häufig zur Wahrnehmung gelangt, rührt offenbar daher, dass ein Ueberblicken der einzelnen, sehr langen Radiärfasern bis in ihre äussersten Ausläufer nur bei günstigster Schnittrichtung ermöglicht ist.

Durch die Zusammenfassung der beobachteten Thatsachen erachte ich die musculöse Natur der Radiärfasern für

endgiltig festgestellt und ausserdem die Grundlage geschaffen zur Deutung der physiologischen Erscheinungen, von welchen ich hier nur folgende kurz berühren will.

Die ausserordentliche Regelmässigkeit, mit welcher gewöhnlich bei Reizung der motorischen Nerven, oder bei reflectorischer Erregung oder namentlich bei rhythmischer Pulsation die Expansion der Chromatophoren, die Verwandlung der sphärischen Gestalt in die Sternfigur vor sich geht, findet in Anbetracht der grossen Zahl zugehöriger Radiärfasern ihre Erklärung hauptsächlich in der Continuität dieser Muskeln, welche sich mit ihren konischen Enden zu einem gemeinsamen, den Pigmentkörper umschliessenden Gürtel vereinigen. Wo immer ein Reiz angreift, sei er direct entstanden oder vom Nerven aus zugeführt, kann er sich in dem ganzen radiären Muskelapparate der Chromatophore gleichmässig verbreiten, ohne dass hiezu, für den Fall der indirecten Reizung eine Innervation jeder einzelnen Radiärfaser vorausgesetzt werden müsste.

Durch die raschen rhythmischen Pulsationen der Chromatophoren kommt ein eigenthümliches, sehr fesselndes Wellenspiel zu Stande, welches an abgeschnittenen Armen oder an leicht aufgespannten Hautlappen (Eledone, Octopus) stundenlang andauern kann und in einer abwechselnd zunehmenden und abnehmenden, oft streckenweise fortschreitenden Bräunung der Haut besteht. Wo das Wellenspiel auftritt, gesellt sich meistens, wie eingangs erwähnt, peristaltische Bewegung der Haut hinzu; eine Ursache dieses Phänomens dürfte in den oben nachgewiesenen Adhäsionen zwischen Radiärfaserenden und den Hautmuskelfasern zu suchen sein. Die Fortpflanzung der Erregung von Muskelzelle zu Muskelzelle hat seit den Arbeiten Engelmann's nichts Befremdendes mehr; in unserem Falle wäre nur der Umstand bemerkenswerth, dass eine Reizleitung zwischen Muskelementen mit verschiedener Contractionsweise vorzuliegen scheint.

Bei Berücksichtigung der histologischen Befunde werden fernerhin die Thatsachen verständlich, dass die Bräunung auch auf nicht unmittelbar gereizte Hautpartien übergreift, und dass es nicht gelingt (v. Uexküll), eine Chromatophore allein oder selbst eine beschränkte Anzahl durch den Inductionstrom in Expansion zu versetzen. Es handelt sich wieder um eine Irradiation des Erregungszustands und zwar kann dieselbe hierbei auf dem Wege von Anastomosen zwischen einzelnen Radiärfaserenden benachbarter

Chromatophoren erfolgen, deren Vorkommen schon Phisalix ohne auf die functionelle Bedeutung hinzuweisen, angegeben hat.

Ein besonderes physiologisches Interesse erweckt die schon oben erörterte rhythmische Pulsation der Chromatophoren. Der Gesamteindruck, welchen das Pulsiren hervorruft, ist je nach Umständen verschieden. Am festgesaugten ruhenden Thier sieht man blassgelbe Wolken über die Körperfläche jagen, am losgetrennten Arme blitzen braune Flecken auf und es entwickelt sich mehr das Bild eines Wellenspiels. Abgesehen von den pulsirenden Kreislaufsorganen gibt es kaum eine ausgeprägtere Form rhythmischer Muskelthätigkeit als die der Radiärfasern. Es schien mir daher von Belang, zu untersuchen, ob diese Rhythmicität an gangliöse Einflüsse gebunden, oder myogener Natur sei.

Als Objekt diente der abgeschnittene Arm. Derselbe enthält bekanntlich eine nervöse Achse, deren Bau in manchen Punkten an das Rückenmark der Wirbelthiere erinnert. Colasanti¹⁾, welcher den Cephalopodenarm zuerst histologisch bearbeitete, stellte die Behauptung auf, dass die periphere Nervenverästelung keine Ganglienzellen einschliesst und dass sich überhaupt solche im Arme ausser im Achsenstrang nirgends vorfinden. Unter dieser Annahme würde sich die Untersuchung einfach gestalten: man könnte die nervöse Achse entfernen, oder lediglich freigelegte Hautstücke benützen. Die Angabe Colasantis ist aber nicht richtig. Ich habe an Querschnitten durch den ganzen Arm in peripheren Nervenzweigen, schon ziemlich nahe der Haut, sowohl vereinzelt, als wie zu Nestern gruppirte Ganglienzellen gesehen, welche in ihrem Bau mit den Achsenstrang-Zellen übereinstimmen, und habe solche Nester sogar noch im Halse der Saugnäpfe angetroffen. In den Chromatophorenschichten der Haut konnte ich keine Ganglien eruiren. Trotzdem schien mir nach jenen mikroskopischen Befunden eine Ausschaltung der Ganglienzellen durch operative Eingriffe oder Präparation von Hautlappen keine genügende Garantie zu bieten. Ich verwerthete deshalb das Princip des Degenerationsverfahrens²⁾, welches ich kürzlich zur Ausschaltung der Spinalganglienzellen²⁾ in Anwendung gebracht habe.

1) Colasanti, Anat. u. physiol. Untersuchung über den Arm der Cephalopoden. Reichert's u. Bois' Archiv für Anat. u. Physiol. 1876.

2) Steinach. Ueber die centripetale Erregungsleitung im Bereiche des Spinalganglions, Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiologie, Band 78, p. 291.

Zu dem Zwecke schneidet man einzelne Arme ab, bewahrt sie in wiederholt gewechseltem Seewasser im Dunkeln auf und prüft von Zeit zu Zeit die Erregbarkeit des Achsenstrangs an immer erneuerten Querschnitten, sowie die von der Haut auszulösenden mannigfachen Reflexe. Nach der Abtrennung und noch im Verlaufe der nächsten Stunden verursacht faradische Reizung des Achsenstranges und der dorsal gelegenen Colorationsnerven (Uexküll) krampfartige Windungen, ferner Streckung der Saugnäpfe und intensive Bräunung am ganzen Arme; ebenso lassen sich von der Haut aus auf mechanischem oder elektrischem Wege die typischen Schlingelungs-, Saug- und Farbenreflexe hervorrufen, deren Ausbreitung dem Gebiete und der Stärke der Reizung entspricht. Das Absterben der nervösen Functionen geht nun so vor sich, dass nach einiger Zeit die spontane schlängelnde Bewegung des Armes und das Spielen der Saugnäpfe aufhört; nach weiteren Stunden erlischt die reflektorische Erregbarkeit zunächst bei mechanischer Reizung und schliesslich bei maximaler faradischer Reizung der Haut; inzwischen ist auch heftigstes Tetanisiren des Achsenstranges und der motorischen Nerven unwirksam geworden. Das Absterben schreitet gegen das freie Ende des Armes vor; die Armspitze hält am längsten Stand; nach 12 bis höchstens 16 Stunden (Eledone) ist die letzte Spur nervöser Reactionsfähigkeit verschwunden und die Ausschaltung der Nervenapparate als vollzogen zu betrachten. Die fortgesetzte Untersuchung derartig degenerirter Arme lehrt, dass das Vermögen der Chromatophoren, rhythmisch zu pulsiren noch viele Stunden bestehen bleibt. In günstigen Fällen konnte ich noch 50 Stunden nach der Ablösung des Armes vom lebenden Thiere an vereinzelt Hautstrecken Bräunung und Pulsationen erzeugen — mithin ungefähr solange, als überhaupt locale directe Muskeleerregbarkeit nachweisbar war. Zu den directen Reizen, welche jene Erscheinungen hervorrufen, gehört, wie ich gefunden habe, das Licht¹⁾. Die oben gestellte Frage ist also nach dem Resultate dieser Untersuchung dahin zu beantworten, dass die rhythmische Contraction auf einer wesentlichen Eigenschaft der Chromatophoren-Muskeln beruht.

¹⁾ Meine Versuche über diese directe motorische Lichtwirkung, sowie über den Einfluss des Lichtes auf das lebende Thier — desgleichen die Experimente über die Bedeutung der Saugapparate für die chromatische Function werde ich bei späterer Gelegenheit veröffentlichen.

Die genauere Literaturangabe und Darstellung der Versuche muss ich einer ausführlichen Mittheilung vorbehalten; derselben soll auch zur Veranschaulichung der oben beschriebenen histologischen Ergebnisse eine farbige Tafel beigegeben werden, zu welcher die Zeichnungen bereits ausgearbeitet sind.

Das histologische Material verdanke ich einerseits meinem Collegen Alfred Fischel, welcher mir vorzüglich fixirte Objekte aus Neapel überbrachte, andererseits Prof. Cori in Triest. Die physiologischen Experimente habe ich theils an der zoologischen Station in Triest, theils in einem improvisirten Laboratorium bei Dr. Eder in Lovrana vorgenommen.

Prag, 1. März 1900.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Lotos - Zeitschrift fuer Naturwissenschaften](#)

Jahr/Year: 1900

Band/Volume: [48](#)

Autor(en)/Author(s): Steinach E.

Artikel/Article: [III. Originalmittheilungen - Ueber die Chromatophoren-Muskeln der Cephalopoden 85-94](#)