424

## Figurenerklärung.

Sämtliche Figuren sind mittelst Zeichenapparates auf die Höhe des Objekttisches entworfen. Vergrößerung durchwegs <sup>2400</sup>/<sub>1</sub>. Sie stellen Zooxanthellen verschiedener Sphaerozoengenera, meist aber von Collozoum inermis, dar.

- Fig. 1. Gelbe Zellen und Kern, Öltropfen, "Nukleolen". Öltropfen und "Nukleolen" bereits abgeschnürt. Flem. E. H.
  - , 2. Nukleolus in Abschnürung begriffen, verdichtetes plasmatisches Gerüst um den Kern. Sublim.-Eisessig E.H.
  - , 3. "Nukleolus" in Abschnürung. Ein "Nukleolus" in Fettropfen verwandelt. Subl.-Eisessig E. H.
  - , 4. Chromatische Zellfortsätze vom Kern zur Peripherie und Anastomosenbildung. Fleming, Benda.
  - , 5. Abschnürung von "Nukleolen", von denen die meisten noch mit dem Kern durch chromatische Brücken in Verbindung stehen. Fleming, Benda.
  - , 6. Vereinigung mehrerer Öltropfen neben dem Kern. Fleming E. H.
  - ,, 7. Kristalloid im Chromatophor neben dem Kern. Im Plasma kleine Bruchstücke von Kristalloiden. Subl.-Eisessig E. H.
  - ,, 8, 9, 10. Kristalloide in kleinerer und größerer Zahl neben dem Zellkern mit und ohne Chromatinballen. Subl.-Eisessig E.H.

## Zur Struktur der Chromatophoren bei Crustaceen. Von Victor Franz.

Abteilungsvorsteher am Neurolog. Institut zu Frankfurt a. M.

In einer früheren Arbeit, welche die Struktur der Pigmentzellen bei Fischen behandelte<sup>1</sup>), habe ich zunächst die von Brücke und in bestimmterer Form von Solger ausgesprochene Ansicht bestätigt, dass die Veränderungen der Chromatophoren nicht in amöboiden Bewegungen - wie z. B. Verworn noch annimmt -, sondern lediglich in intrazellulären Pigmentkörnchenströmungen bestehen. Ferner habe ich eine neue Ansicht von der "plasmatischen" Radiärstruktur aufgestellt; diese zuerst von Solger gesehene, später von Zimmermann färberisch dargestellte Struktur rührt von einem intrazellulären Stäbeskelett her, dessen Dasein seine durchaus hinreichende biologische Erklärung in dem Statthaben der lebhaften intrazellulären Bewegungen findet. Auch sprach ich die vielfach angenommene Fähigkeit des amöboiden Kriechens den Pigmentzellen in hohem Grade ab und betonte vielmehr, dass mir die Pigmentzelle als Ganzes einen recht starren Eindruck mache. Die einschlägige Literatur ist am angegebenen Orte genannt und braucht hier nicht wiederholt zu werden.

Die Beobachtungen bezogen sich nur auf Fische und ich habe es mit vollem Bewusstsein vermieden, außer den Wirbeltieren noch andere Tiergruppen in den Kreis meiner Betrachtungen zu ziehen. Das Ergebnis galt daher zunächst nur für Fische. Namentlich die bei Cephalopoden herrschenden, genau bekannten Verhältnisse

<sup>1)</sup> Biolog. Centralbl. 1908.

zwangen mich zu dieser Vorsicht im Generalisieren. Nur in einer Fußnote wurde erwähnt, dass nach Keeble und Gamble auch bei den Crustaceen die Chromatophoren an ihrer Stelle festliegen.

Nun wird aber neuerdings von Minkiewicz<sup>2</sup>) für die Pigmentbewegungen der Crustaceen (Phronima u. a.) behauptet: Le cours du phénomène est identique au retractement relativ des pseudopodes chez les Rhizopodes, und es wird meine Ansicht wenigstens für Krebse ausdrücklich abgelehnt. Das musste mein Bedenken erregen. Denn nachdem ich die alte Ansicht, die von amöboiden Bewegungen sprach und die an Wirbeltieren gewonnen war, an Wirbeltieren widerlegt glaube, wie sollte ich ihr da bei einer anderen Tiergruppe Gültigkeit zuerkennen. Trotz der allgemein verbreiteten anthropozentrischen und bei ganz objektiver Betrachtung wohl kaum stichhaltigen Ansicht, dass die Wirbeltiere den Gipfelzweig des Tierstammes repräsentierten, wird doch wohl niemand sagen wollen, dass wir bei ihnen einen besonders hochdifferenzierten Chromatophorentypus erwarten müssten.

Schon bei genauer Kenntnis der hervorragenden Arbeiten Keeble's und Gamble's über die Physiologie des Farbenwechsels der höheren Crustaceen<sup>3</sup>) muss die Annahme, dass die Pigmentbewegungen amöboide wären, ganz unmöglich erscheinen. Die Chromatophoren sind bei den Krebsen, nach den genannten Autoren. noch viel kompliziertere Gebilde als bei den Fischen, schon deshalb, weil oft jede Chromatophore ein vielkerniges, zusammengesetztes Gebilde ist, ferner weil sie meist je zwei verschiedene Pigmente bergen. Jedes der beiden bewegt sich auf denselben Bahnen - in denselben Zellausläufern — wie das andere, also herrscht keine amöboide Beweglichkeit, keine Fähigkeit, an jeder beliebigen Stelle Pseudopodien auszustrecken. Da wird ferner eine den zentralen "Sack" (Scheibe) umkleidende Zellmembran beschrieben, ferner eine fibrilläre Streifung der Fortsätze. Was hätte dies alles mit der amöboiden Bewegung zu tun?

Es wird zur Stütze meiner Ansicht über die Chromatophoren dienen, wenn ich im folgenden an der Hand von Beobachtungen,

<sup>2)</sup> Ramuald Minkiewicz: Mémoire sur la biologie du Tonellier de mer (Phronima sedentaria Forsk.). Chap. I: La eoloration normale des Phronimes et son développement par migration progressive des chromatophores. Bulletin de l'Institut océanographique, Fondation Albert Ier, Prince de Monaco. Bd. 146. — 10 Juillet 1909.

<sup>3)</sup> F. Keeble und F. W. Gamble: The Colour Physiology of Higher Crustacea. Philosoph. Transact. of the Roy. Soc. of London Series B. Vol. 196. London 1904.

F. W. Gamble und F. W. Keeble: Hippolyte varians: a Study in Colour-Change. Quaterly Journal of Micr. Science vol. 43, N. S., 1900.

F. Keeble und F. W. Gamble: The Colour Physiology of Higher Crustacea. - Part, III. Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London Series B. Vol. 198. 1906.

die ich während meiner 3½ jährigen Helgoländer Zeit gelegentlich sammelte, darlege, welche Ansicht ich über die "fibrilläre Streifung" bei Crustaceen gewann. Die Beobachtungen, die ich an Chromatophoren des Thorax von Pandalus und Crangon machte, bestätigen nämlich die Annahme, die sich mir, nach meinen früheren Ergebnissen, bei der "fibrillären Streifung" der genannten Autoren aufdrängen musste: auch sie rührt von einem intrazellulären Stäbeskelett her.

Ich habe wiederholt einige Amphipoden, Copepoden und Euphausiiden ohne Erfolg untersucht. Wichtige Verhältnisse wurde ich zuerst bei Pandalus gewahr, wo die Pigmentzellen<sup>4</sup>) oder Chromatophoren feuerrot sind. Die reich verästelten Fortsätze sind, soweit von rotem Pigment frei, hochgelb (vgl. Keeble und Gamble, 1904, Taf. 35, Fig. 22). Man kann ganz genau konstatieren, dass viele Pigmentzellen — meist diejenigen, welche mehr isoliert liegen — mit ihren feinen Ausläufern frei endigen, andere aber miteinander kommunizieren. Dieselbe Beobachtung machte ich darauf auch an den schwarzen, richtiger dunkelgrauvioletten Chromatophoren von Crangon vulgaris. Bei Pandalus sah ich ferner stellenweise neben hochgelb gefärbten pigmentfreien Fortsätzen manchmal auch farblose, doch noch sehr deutliche Fortsätze. Es gelingt also hier viel leichter als bei Fischen, der gänzlich von Pigment entblößten Zellfortsätze ansichtig zu werden.

Man könnte nun noch glauben, was hier durch deutliche Konturen und meist auch durch Gelbfärbung sichtbar wird, seien nicht Zellfortsätze, sondern jene Räume, welche nach der vermeintlichen Einziehung der Zellfortsätze frei werden. Dass dem nicht so ist, erkennt man schon bei Anwendung mäßig starker Trockensysteme, sicher aber bei Ölimmersion. Dann fällt nämlich sofort eine ziemlich deutliche, obschon feine Längsstreifung der Zellfortsätze auf, und sie ist nicht nur den vom Pigment erfüllten Fortsätzen eigen, sondern auch den Teilen der Fortsätze, welche von Pigment gänzlich frei sind. In Fig. 1 habe ich mit Zeiß Apochr. 1,30 Apert. 2 mm, Komp. Oc. 8 von einer solchen Zelle die Mitte gezeichnet, und man sieht hier sehr deutlich, wie die Parallelstreifung der Fortsätze beim Eintreten in die Zentralscheibe der Zelle einen mehr zirkulären Verlauf annimmt<sup>5</sup>). Die Mitte der Scheibe sehe ich er

<sup>4)</sup> Pigment zellen sage ich ohne zu entscheiden, ob es einzellige oder vielzellige, oder wenigstens vielkernige Gebilde sind. "Zelle" also ausnahmsweise im allgemeinen Sinne als im zytologischen. Die Kerne werden in vivo meist nicht sichtbar.

<sup>. 5)</sup> Keeble und Gamble bezeichnen die Fortsätze in ihren Fig. 22 und 23 (1904) als "slightly fibrillated" (p. 304), die Streifung ist jedoch, im Gegensatz zu meiner Beobachtung, eine durchaus radiäre, bis die Streifen nach der Mitte zu aufhören. Ob dies am Unterschied des Materials liegt oder ob nur meine Beobachtung genauer ist, kann ich nicht entscheiden, möchte aber fast das letztere glauben.

füllt anscheinend von einer feinen Körnelung. Nur an einigen Stellen zieht die Streifung quer über die Scheibe hinweg. Über den wahren Sachverhalt kann m. E. nach meinen Beobachtungen an den Fischchromatophoren kaum mehr ein Zweifel sein: die Parallelstreifung rührt von einem Stäbeskelett her — man könnte wohl auch sagen, von Stützfäden, nur dass der Vergleich eines Stützgebildes mit Fäden wenig passt. Der Verlauf der Stäbe ist im Zellfortsatz ganz ähnlich wie bei Fischen, dagegen in der Zellscheibe ein anderer. Bei Fischen bilden sie an der Peripherie der Zellscheibe noch keine Umbiegungen zum zirkulären Verlauf, sondern sie treten schön radiärstrahlig fast bis zum Zentrum der Zelle, und

Fig. 1.



erst hier bilden sie ein kleines, fachwerkartiges Gerüst. Ein solches scheint übrigens auch bei den Krebsen nicht zu fehlen, sondern im Gegenteil sehr stark entwickelt zu sein. Ich möchte nämlich glauben, dass die erwähnte Körnelung nur davon herrührt, dass hier, in der Zellscheibe, die Stäbe nach allen Richtungen laufen und ein sehr dichtes Gerüst bilden. Etwas erschwert wird die Beobachtung bei *Pandalus* dadurch, dass das rote Pigment anscheinend eine dicke, ölige Flüssigkeit bildet, welche wenigstens ich nicht in Körnchen auflösen konnte. Erleichtert wird sie hingegen bei *Crangon*, wenigstens in den Zellfortsätzen, dadurch, dass hier das Pigment aus Körnchen besteht, wenn auch aus viel kleineren als bei Fischen. In ganz derselben Weise, wie ich es vormals bei

Fischen mitteilte, konnte ich auch bei *Crangon* die Gewissheit gewinnen, dass die Streifung von Stäben herrührt, zwischen denen sich die Pigmentkörnchen bewegen. Dass die Stäbe sich ineinander stützen, kann man sich beim Anblick der Fig. 1 wohl einigermaßen vorstellen.

Es ist nun kaum mehr nötig, noch einen bestimmten Nachweis für das Vorhandensein einer Zellmem bran an den von Pigment entblößten Fortsätzen zu führen, wie ich mich auch bei Fischen mit der Aufweisung des intrazellulären Stäbeskeletts und der Zellkonturen an den Fortsätzen begnügt habe. Doch seien einige zufällige Beobachtungen, welche mir auch die Zellmembran zeigten, noch erwähnt. Wie bei Fischen eine gewisse Moribundität des Gewebes die Erkennung mancher Besonderheiten erleichtert, so auch hier: ich betrachtete unterm Mikroskop die roten Chromatophoren einer Mysidee (Mysis vulgaris?), die ich in etwas anverdautem Zustande dem Darm einer jungen Scholle (Pleuronectes platessa) entnahm. Die Zellfortsätze waren auch hier parallelstreifig, aber weniger dicht und regelmäßig gestreift. Ich glaube, dass der Zellinhalt geschrumpft und die Zellmembran daher in Falten gelegt war, welche naturgemäß entsprechend dem Verlauf der Sklettstäbe verliefen. Daher hier die Parallelstreifung. Da und dort war schließlich auch die Kontur eines Zellfortsatzes auf kurze Strecken in eine Wellenlinie verwandelt, es waren also auch kleine Querfältchen an der Zellmembran aufgetreten.

Nach alledem ist klar, dass wir es auch bei den Pigmentzellen der Krebse nicht mit nackten, amöboid beweglichen Plasmamassen zu tun haben, sondern mit viel komplizierteren Gebilden. Es bestehen Unterschiede gegenüber den Fischen: sie liegen in der Anordnung der Skelettstäbe in der Zellscheibe, sowie darin, dass das schwarze Pigment aus viel kleineren Körnchen besteht als bei Fischen, das rote — soweit erkennbar — überhaupt nicht aus Körnchen. Indessen können wir die ehemals für Fischchromatophoren aufgestellten Sätze mit geringen Modifikationen auch für Krebse gelten lassen, indem wir sagen:

- 1. Der Ballungsvorgang der Pigmentzellen beruht auf intrazellulären Pigmentströmungen, nicht auf amöboiden Bewegungen,
- 2. die plasmatische Radiärstruktur der Pigmentzellen besteht in einem intrazellulären Stäbeskelett, dessen Vorhandensein wegen der regen intrazellulären Strömungen genügend erklärt ist, dessen Bau in einigem an Acantharienskelette erinnert.

Übrigens nicht nur an Acantharienskelette, sondern auch an das Stützskelett der Ascaris-Muskelzelle, worüber zurzeit eine

Polemik zwischen Goldschmidt und Bileck entbrannt ist 6), auch - entfernter - an Achsenstäbe von Heliozoenfüßchen, schließlich an zelluläre Differenzierungen der Pellicula bei Protisten und ähnliche "Morpheträger zweiten Grades" (Prowazek)7). Mit Vorbehalt wäre auch der Fibrillen der Ganglienzellen zu gedenken. Gerade die vorstehende Fig. 1 ruft uns die Neurofibrillen ins Gedächtnis, obschon deren Stützfunktion noch bezweifelt werden kann. Wie war es möglich, dass Minkiewicz bei seinen Untersuchungen an den Chromatophoren von Phronima etc. zu der Vorstellung einer amöboiden Beweglichkeit der Chromatophoren kommen konnte? Die Beobachtung mag nicht an allen Objekten gleich leicht sein, vor allem aber hat der Verfasser nicht hinreichend starke Vergrößerungen angewandt und vielleicht nicht anwenden können insofern, als die Pigmentzellen bei Phronima vielleicht sehr viel kleiner sind als bei Crangon und Pandalus und schon deshalb in jedem Falle eine starke Vergrößerung erfordern. Die größte Chromatophore, die Verfasser überhaupt zeichnete (mit Zeiß BB, Occ. 6) hat in der Figur etwa 2 cm Scheibendurchmesser (Fig. 5 seiner Arbeit), andere noch weniger, bis 2 mm. Es ist ganz natürlich, dass man in diesem Falle noch nicht die Details erkennen kann, die ich sah, denn die von mir in Fig. 1 dargestellte Chromatophore, durchaus nicht die größte, die mir vorlag, hat etwa 60 mm Scheibendurchmesser, ist also in der Fläche noch neunmal größer als die von Minkiewicz dargestellten. Natürlich kommt es nicht auf die Größe der Zeichnungen an, sondern vielmehr auf das Vergrößerungsvermögen des betreffenden Systems und sein Auflösungsvermögen und noch mehr auf die richtige Handhabung des Mikroskops, doch geben die Zahlen schon einige Anhaltspunkte. Übrigens entdeckt man vielleicht auch in einer oder gar in einigen Zeichnungen des Verfassers Spuren vom Sichtbarwerden der Radiärstäbe, nämlich da, wo Verfasser in Fig. 6a den Rand einer Chromatophore zeichnet. Die feinen zerschlissenen Fortsätze, welche der Verfasser hier zeichnet, sehen mir ganz so aus wie solche, die auch ich oft am Ende der roten Pigmentmasse eines Zellfortsatzes sah und die man einfach darauf zurückführen muss, dass das Pigment, wenn es sich nach dem Zentrum hin ballt, durch die Stäbe hier und da etwas gehemmt wird, vielleicht auch an ihnen adhäriert (ich spreche vom roten Pigment, welches ich nicht körnig fand).

<sup>6)</sup> Bileck, Fr., Über die fibrillären Strukturen in den Muskel- und Darmzellen der Ascariden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 93, 1909.

Goldschmidt, R., Das Skelett der Muskelzelle von Ascaris nebst Bemerkungen über den Chromidialapparat der Metazoenzelle. Arch. f. Zellforschung Bd. 4, 1909.

<sup>7)</sup> Prowazek, S. v., Studien zur Biologie der Zellen. Biolog. Centralbl. Bd. 28, 1908.

430 Papanicolau, Über die Bedingungen der sexuellen Differenzierung etc.

Nun betont allerdings Minkiewicz, die Chromatophoren betätigten in der Postembryogenese auch das Vermögen, ihren Ort zu verändern. Darin ist zunächst kein absolutes Gegenargument gegen meine Ausführungen zu finden, sodann aber heisst es beim Verfasser immer, die Chromatophoren wandern aus, indem sie sich schnell vermehren, und weder aus dem Texte noch aus den Figuren kann ich bestimmt entnehmen, dass sie jemals von einer Stelle, an der sie einmal sichtbar werden, wirklich verschwinden. Wenn ich hierin den Verfasser richtig verstehe, so ist auch die Annahme zulässig, dass die Chromatophoren durch Neuentstehung schrittweise sich weiter ausbreiten und nicht durch amöboides Kriechen.

Ich habe es für meine Pflicht gehalten, zu versuchen, die Argumente des Verfassers zu entkräften. Ob er finden wird, dass ich ihm ganz gerecht geworden bin, kann ich nicht wissen. Wie dem aber auch sei, ich darf meine Argumente für vollständig hinreichend und beweisend erachten.

Ich bin keinen Augenblick im Zweifel darüber, dass die Krebschromatophoren hinsichtlich ihrer Struktur und ihrer Veränderungen noch erschöpfender studiert werden können, denn - ich sage es nochmals - es handelt sich bei mir nur um einige gelegentliche Beobachtungen. Aber sie genügen durchaus, um das prinzipiell Wichtige, worauf es ankommt, zu zeigen. Und diesem Ergebnis kommt wohl noch eine besondere Bedeutung zu. Mit den Gedanken etwas weiter schweifend, möchte ich nämlich die Meinung aussprechen, dass die Chromatophoren nur einen von den Fällen repräsentieren, in welchen wir von einer rein physikalischen Auffassung einzelner Lebenserscheinungen zu einer mehr biologischen zurückkehren müssen. Den Glauben, dass die Lebensvorgänge in letzter Linie mechanischer oder physistischer Natur sind, dürfen wir zwar keineswegs aufgeben. Aber wir dürfen uns auch nicht darüber täuschen, dass das Problem meist tiefer liegt als wir in manchen Fällen schon annehmen.

## Über die Bedingungen der sexuellen Differenzierung bei Daphniden.

Von Dr. Georg Papanicolau. (Aus dem zoologischen Institut von München.)

Im Jahre 1905 hat Issakowitsch durch Experimente an Simocephalus vetulus und Daphnia magna nachgewiesen, dass äußere Faktoren — namentlich Nahrung und Temperatur — einen Einfluss auf die zyklische Entwickelung der Daphniden haben. Diese Resultate von Issakowitsch sind von Strohl und Keilhack angefochten worden, die, auf Grund ihrer Beobachtungen an Polyphemus pedi-

## ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: 30

Autor(en)/Author(s): Franz Viktor

Artikel/Article: Zur Struktur der Chromatophoren bei Crustaceen. 424-430