

(Nova Guinea, Taf. XVII Fig. 2a), die andre gleicht dem Exemplar, welches ich *E. macquariae* genannt habe (Fig. 1a). Untersucht man nun, welche derselben ♂, welche ♀ sind, so ist das Resultat, daß die erste Gruppe allein Weibchen, die zweite nur Männchen umfaßt. Mein Eindruck ist daher, daß die Struktur der Rückenschilder schon auf den ersten Blick erkennen läßt, ob man ein ♀ oder ♂ von *E. novae-guineae* vor sich hat. Überdies bleibt immer noch das Merkmal der Lage der Cloakenöffnung am Schwanz. Es besteht also wirklich ein Geschlechtsdimorphismus.

Beim Studium der am Halse vorkommenden Tuberkel, konnte ich keinen Unterschied in der Höhe und Beschaffenheit derselben bei beiden Geschlechtern erkennen, wie Siebenrock das für seine beiden Exemplare angibt, bei denen das ♂ hohe spitze Hauttuberkel, das ♀ kurze, abgerundete besaß.

Die für diese Art charakteristischen schwarzen Flecken sind bei fast allen Exemplaren sehr deutlich sichtbar, nur das ♂ vom Sentanisee das als *E. macquariae* bestimmt wurde, zeigt bloß auf einigen Schildern eine schwache Andeutung des schwarzen Fleckes. Das größte Exemplar des Wiener Museums mißt 195 mm (♂) und zeigt die Flecken nicht oder nur sehr wenig, mein größtes Stück ist 220 mm lang (♂) und hat deutlich sichtbare Flecken, während das eine ♂ vom Sentanisee, dem die Flecken fast ganz fehlen, nur 160 mm lang ist. Bei den einen verschwinden sie also viel früher als bei den andern Exemplaren.

Die Oberseite von Kopf und Hals ist bei allen grau, die Unterseite, mit dem Unterkiefer anfangend, ist gelblich.

3. Über die Muskelstruktur und ihre Entstehung, sowie über die Verbindung der Muskeln mit der Schale bei den Muscheln.

Von A. Brück.

(Aus dem zool. Institut zu Marburg.)

(Mit 5 Figuren.)

eingeg. 15. Februar 1913.

Gerade in neuerer Zeit ist die Frage nach der Art des Muskelansatzes an die Hartteile des Skelets (Chitin bei den Arthropoden und Kalkschale bei den Mollusken) Gegenstand der Untersuchung gewesen. Aus dem großen Umfang der Literatur erkennt man, daß diese Frage besonders in histologischer Hinsicht großes Interesse erregte. Vor der Darstellung der eignen Untersuchungen sei zur Orientierung über die Frage ein Blick auf die verschiedenen Auffassungen der Autoren über die Natur des Muskelansatzes vorausgeschickt. In seiner Arbeit über »Morphologische und experimentelle Untersuchungen an *Asellus*

aquaticus« stellt Wege (1911) die Resultate der früher an Arthropoden ausgeführten Untersuchungen zusammen. Wie verschieden die Auffassung der einzelnen Autoren ist, mag aus folgenden Worten hervorgehen (S. 245): »Auf der einen Seite stehen Vitzow und List, nach denen die Muskeln an der Hypodermis und nicht an der Cuticula ansetzen, und auf der andern Seite Janet, Hecht, Holmgreen und Snetlage, die behaupten, daß die Muskeln sich direkt bis ins Chitin fortsetzen, bzw. bis an das Chitin gehen. Die Mehrzahl der Autoren aber vertritt die Ansicht, daß die Verbindung zwischen Muskel und Cuticula eine »indirekte« sei, d. h. es wird eine Sehne eingeschaltet, die entweder bindegewebigen (Frenzel, Claus) oder hypodermalen (Duboscq, Masiarski, Labbé und Stamm) Charakter trage.« Wege selbst nimmt an, daß der Muskelansatz durch die Stammsche »epitheliale Sehne« erfolge, die, wie ihr Name schon sagt, durch Umwandlung des Epithels entstanden ist.

Wenn die Untersuchung dieser Verhältnisse bei den Arthropoden schon schwierig war, so gilt dies in noch höherem Maße von den Untersuchungen bei Mollusken, speziell bei den Muscheln. Hier ist die Frage nach dem Ansatz der Muskeln schon recht alt. Beim Wachstum der Muscheln wandern die Muskeln, besonders die Schließmuskeln, an der gleichzeitig größer werdenden Schale immer weiter vom Ligament fort. Im Jahre 1710 behauptet Méry, daß das appositionelle Wachstum der Muschelschale nicht möglich sei, da sich ja in diesem Falle die Muskeln total ablösen müßten, um weiterzuwandern. Einige Jahre später (1716) entgegnete ihm Réaumur, daß die Muskeln sich nur teilweise abzulösen brauchten, während der andre Teil seine Funktion noch so lange weiterbehalte, bis die vorgeschobenen Muskeln sich neu befestigt hätten. Über die Art der Befestigung an der Schale sagen beide aber noch nichts Positives aus. In der folgenden Zeit, besonders in der 2. Hälfte des 19. Jahrhunderts, wurde der Aufbau der Muschelschale eingehend bearbeitet. Dabei stellte sich heraus, daß an den Stellen, an denen die Muskeln mit der Schale verkittet sind, eine besondere Schicht vorkommt. Tullberg (1882) findet, daß diese Schicht, die er als »durchsichtige Substanz« bezeichnet, »von den Epithelzellen an den Enden der Muskeln gebildet wird«. Zu ganz andern Resultaten kommt (1884) Ehrenbaum; er sieht in der durchsichtigen Substanz nur »sekundär ausgefüllte Höhlungen«, die ihrerseits erst »durch die secretorische Tätigkeit der Muskeln entstanden« sind. Ein Epithel existiert nach seiner Ansicht an den Muskelansatzstellen nicht. In seiner 1885 erschienenen Arbeit beschreibt F. Müller die »durchsichtige Substanz« als ein »organisches Gebilde«, das er als »Stäbchenschicht« bezeichnet und das nach seiner Ansicht durch Erhärten von Muskelfasern entstan-

den ist. Nachdem diese 3 Arbeiten zu lauter verschiedenen Resultaten geführt hatten, stellten alle folgenden Forscher die Existenz des von Tullberg beschriebenen Epithels fest. Thiele bezeichnet es (1893) als »Haftepithel«; der »durchsichtigen Substanz« gibt er den Namen »Hypostracum«. Stempell, der recht umfangreiche Untersuchungen anstellte (1900), leugnet das Vorkommen des Hypostracums. Das Epithel an der Ansatzstelle bezeichnet er mit »Stäbchenschicht«. Diese »differenzierte Partie des Körperepithels« soll Schalenstoff secernieren und zugleich »den innigen Zusammenhang zwischen Muskel und Schale herstellen, indem sich ihre distalen Regionen direkt in Schalensubstanz umwandeln«. Im Jahr 1902 bringt List den Namen »Haftepithel« wieder zur Geltung und stellt entgegen Stempell das Vorhandensein der »durchsichtigen Schicht« fest. Er beobachtet, daß das Haftepithel »gemeinsam mit den Muskelfasern zu einem einheitlichen Gewebekomplex verschmilzt (S. 85). Neuerdings wurde die »helle Schicht« und das Haftepithel von Rubbel (1911) und Raßbach (1912) eingehend untersucht. Besonders die Regenerationsversuche zeigten die Funktion des Haftepithels recht schön. Es wurde festgestellt, daß »das Außenepithel des Mantels sämtliche Schalenschichten zu produzieren vermag«. Auch auf dem hinteren Schließmuskel entstand ein vollständiges Regenerat. Ferner fand Raßbach, daß die Muskeln an ihrem distalen Ende »eine Zerfaserung im Haftepithel erleiden«, und daß das Plasma des Haftepithels eine deutliche faserige Struktur zeigt, deren Einzelelemente aber nicht mit den Fasern der Muskelenden in Zusammenhang treten. Die »längsfädige Struktur« des Plasmas beschrieb auch schon (1902) C. Schneider. Endlich möchte ich noch eine Arbeit von Jameson (1912) erwähnen, der zu ganz ähnlichen Resultaten kommt. Jameson gebraucht den von Thiele vorgeschlagenen Namen »Hypostracum«. Auch ich halte diese Bezeichnung für recht geeignet; denn nachdem gerade durch Rubbel und Raßbach festgestellt wurde, daß diese Schicht eine echte Schicht der Schale ist, kann man die indifferenten Bezeichnungen »helle Schicht«, »durchsichtige Substanz« usw. wohl durch keine geeignetere ersetzen.

Bei meinen eignen Untersuchungen machte es auch mir anfangs große Mühe, zu einer klaren Erkenntnis über das gegenseitige Verhältnis der Muskulatur und des Haftepithels zu gelangen. Eingehend befaßte ich mich mit der Untersuchung von *Anodonta cellensis*, *A. piscinalis* und *Unio pictorum*; in einem Falle wurden auch Präparate von *Cyrtas cornea* benützt. Ich kann vorausschicken, daß bei allen diesen Formen die Verhältnisse ganz ähnlich liegen. Eine große Erleichterung wurde mir dadurch geschaffen, daß Herr Dr. Harms und Herr Herbers in zuvorkommender Weise ihr reichhaltiges Material über die

verschiedensten Entwicklungsstufen der Najaden mir zur Benutzung überließen, wofür ich beiden Herren an dieser Stelle ganz besonders danken möchte.

Im Laufe der Untersuchung ging ich vom ausgebildeten Tier bis zu den jüngsten Stadien der parasitären Periode zurück. Erst hier bot sich der Aufschluß über diese eigenartige Verschmelzung der Muskulatur und des Körperepithels zu einem »einheitlichen Gewebekomplex« (List). Wie die Verhältnisse bei einem ausgewachsenen Exemplar von *Anodonta* liegen, zeigt ein Schnitt durch den Protractor (Fig. 5). In der Nähe des Haftepithels, an dem das Hypostracum nach dem Entkalken zum Teil noch haften blieb, tritt meist eine Verbreiterung der Muskeln ein. Das Sarcoplasma, welches im allgemeinen von den Fibrillen röhrenförmig umgeben ist, tritt sehr zurück, so daß fast nur noch ein Bündel von Muskelfibrillen zu erkennen ist. Sowohl die längsgestreiften wie auch die spiraliggestreiften Muskelzellen zeigen dieses Bild. Die Fibrillenbündel scheinen auf den ersten Blick durch das Epithel hindurch bis an das Hypostracum zu verlaufen. Nur hier und da liegt zwischen den Fibrillen ein kleiner, meist deformierter und stark gefärbter Kern, der zweifellos ein Epithelkern ist. An einigen Stellen findet sich zwischen den Muskeln eine kleine »Insel« deutlich ausgeprägter Epithelzellen, deren Plasma eine fädige Struktur aufweist. Bei jungen Tieren von nur wenigen Millimetern Länge findet man wohl einen größeren Reichtum an solchen »Haftepithelzellen« zwischen den noch nicht sehr zahlreichen Muskelfasern; doch auch hier gehen die Muskelfibrillen scheinbar durch das Epithel hindurch, ohne daß es möglich ist zu entscheiden, ob die Muskeln die Epithelzellen beiseite drängen, oder ob sich die Muskelfibrillen in ihr Plasma hineinbohren. Eine Abgrenzung zwischen Muskel und Haftepithel ist niemals deutlich wahrzunehmen.

Bei dieser Sachlage konnte nur die Entwicklungsgeschichte der Muskulatur Aufschluß geben. Ich begann also mit dem larvalen Muskel des Glochidiums. In ihm erstrecken sich die Muskelzellen quer durch das Tier hindurch und sind mit ihren beiden Enden an den beiden Schalenhälften befestigt. In der Mitte der Sarcoplasmaachse, die oft gekörnelt erscheint, liegt der Kern. Dieser ist langgestreckt und mit großen Schollen von Chromatin erfüllt. Die Muskeln sind längsgestreift, und die Fibrillen liegen meist röhrenförmig um die Sarcoplasmaachse angeordnet. Kurz, diese larvalen Muskeln sind genau wie die definitiven längsgestreiften Muskelzellen gebaut. Auch die stark färbbaren Körnchen auf der Oberfläche sind oft vorhanden und manchmal so regelmäßig in Reihen angeordnet, daß sie auf den ersten Blick eine Querstreifung vortäuschen können. In der Nähe der Schale tritt an beiden Enden des Muskels wieder die Bildung eines Fibrillenbüschels auf, wie

man es bei ausgebildeten definitiven Muskelzellen in Fig. 5 sieht. Leider läßt sich über die Art des Ansatzes dieser larvalen Muskeln und die Ausbildung eines Haftepithels nicht viel sagen. Das Epithel des Glochidiums ist nämlich so dünn, daß selbst bei Anwendung von 2300- und 2625facher Vergrößerung (Zeiß homog. Ölimmersion 2 mm, Apert. 1,4 bzw. Leitz homog. Ölimmersion 2 mm, Apert. 1,3 kombiniert mit Kompensationsocular 18) eine Abgrenzung des Epithels nach dem Muskel zu oder eine besondere Struktur des Haftepithels nicht zu erkennen ist. Soviel ich wahrnehmen konnte, scheinen die Fibrillen auch hier durch den epithelialen Plasmabelag hindurchzugehen.

Da mußte also die Entwicklungsgeschichte des definitiven Schließmuskels und des Haftepithels Aufschluß geben. Es standen mir Präparate von *Anodonta* und *Unio* zur Verfügung. Die Dicke der Schnitte betrug 5 und $7\frac{1}{2}$ μ . Das benutzte Material war mit Hämalaun-Eosin (Fig. 1—3), Borax-Pikro-Indigkarmin (Fig. 4) und Eisenhämatoxylin (Fig. 5) gefärbt. Die Zeichnungen wurden unter Benutzung der homog. Ölimmersion $\frac{1}{12}$, Apert. 1,3 von Leitz und des Kompensationsoculars 8 von Zeiß mit dem großen Abbeschen Zeichenapparat entworfen. Die Vergrößerung betrug 1165 : 1. Zur Reproduktion wurden die Abbildungen auf $\frac{4}{5}$ verkleinert.

Wenn nach erfolgter Infektion das Glochidium in der Haut des Wirtstieres encystiert ist, tritt die Degeneration des vorn gelegenen larvalen Schließmuskels ein. Gleichzeitig bildet sich der definitive hintere Schließmuskel, dann nach kurzer Zeit der definitive vordere. Ich untersuchte fast ausschließlich die Entstehung des hinteren Schließmuskels (Fig. 1—3), der ganz abseits vom Glochidienschließmuskel angelegt wird, um nicht durch die degenerierenden larvalen Muskelzellen einer Täuschung ausgesetzt zu sein.

Die Anlage des hinteren Adductors geht etwa folgendermaßen vor sich: Ventralwärts vom Enddarm treten mesenchymatische Zellen auf. Diese strecken sich meist etwas in die Länge, ordnen sich in Reihen an und drängen die an den Enden befindlichen Zellen nach dem Epithel hin. Auf Grund ihrer Gestalt und ihres Verhaltens glaube ich sie als Myoblasten ansprechen zu dürfen. Ihr Kern ist erst rund, wird später etwas länglich und besitzt 1 oder 2 Nucleoli. Die einzelnen Chromatinballen sind manchmal durch feine Chromatinfäden verbunden. Das großmaschige Plasma ist auf der dem Epithel zugewandten Seite manchmal vacuolisiert und entwickelt oft pseudopodienartige Fortsätze nach dem Epithel hin. Gerade bei *Unio* war diese letzte Erscheinung recht häufig zu beobachten. Die Fortsätze verbinden sich mit dem Epithel durch ganz feine Plasmafäden. Dann legt sich die Muskelzelle an das Epithel, das in diesem Stadium — vielleicht durch den Kontaktreiz

hervorgehoben — meist ganz bedeutend an Höhe zugenommen hat, während die benachbarten Partien oft noch die oben erwähnte geringe Dicke des Glochidienepithels behalten haben. Fig. 1 zeigt recht deutlich den Umfang der Anschwellung des Epithels. Das Plasma der Epithel- und Muskelzellen ist aus fast gleich großen Waben aufgebaut. Die Grenzmembran zwischen Epithel und Muskel ist vollkommen strukturlos.

Ein etwas älteres Stadium zeigt Fig. 2: das Gesamtbild hat sich schon ganz bedeutend geändert. Der Durchmesser der Epithelzellen hat eher noch zugenommen; auch die Waben des Plasmas sind zum Teil etwas größer geworden. Quer durch das Epithel hindurch ziehen sich, den Wabenkanten aufgelagert, feine Körnchenreihen. An den Ecken der Plasmawaben findet sich meist eine stärkere Anhäufung der Körnchen. Während das Epithel sich nur wenig geändert hat, haben die

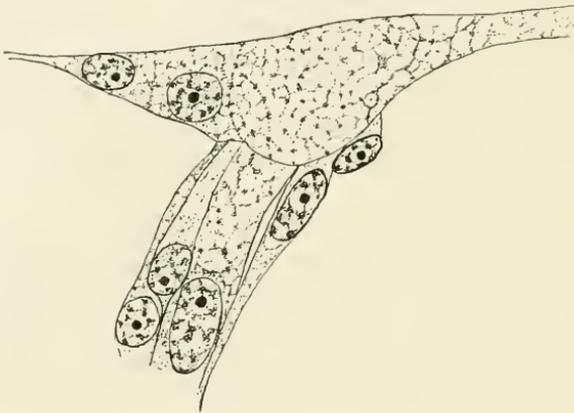


Fig. 1. Muskelzellen und Epithel in vollständiger Berührung. Hinterer Schließmuskel einer *Anodonta* 12 Tage nach der Infektion. Färbung: Hämalaun-Eosin. Vergr. 1165 : 1.

jungen Muskelzellen eine weitergehende Umwandlung erfahren. Die Plasmawaben sind recht klein geworden; außerdem zeigen sie vielfach das Bestreben, sich in Längsreihen anzuordnen. Zwischen diesen Wabenreihen treten weiterhin Züge von feinen Körnchen auf, wie wir sie ja schon ganz analog im Epithel gefunden haben. Trotzdem die Grenzmembran zwischen Epithel- und Muskelplasma noch scharf hervortritt, erkennt man doch, daß die Bildung dieser Körnchenreihen im Epithel und Muskel keineswegs voneinander ganz unabhängig sein kann. Stets berühren sich zwei solcher Körnchenreihen an der Basalmembran des Epithels, und stets findet sich an dieser Berührungsstelle ein dunkelgefärbter Knoten, den ich als »Verschmelzungsknoten« bezeichnen will. Bei *Anodonta* liegen diese »Verschmelzungsknoten«, wie man ja auf Fig. 2 und Fig. 3 deutlich erkennen kann, median auf der Grenzmem-

bran. Bei *Unio* fand ich sie manchmal mehr nach dem Epithel hin verschoben, so daß diese Knoten zum größten Teil im Epithel lagen und nur ein kleiner Teil in den Muskel hineinragte. Jedenfalls ist das Vorhandensein dieser Verschmelzungsknoten eine Vorbedingung für das Auftreten jener feinen Fäden, die man auf Fig. 2 in der Muskelzelle erkennt. Die stark lichtbrechenden, homogenen, mit Eosin deutlich gefärbten Fäden verlaufen in den Körnchenreihen parallel den Wabenzügen. Ob sie etwa durch Verschmelzung der Körnchen entstehen, konnte nicht nachgewiesen werden. Es ließ sich nur feststellen, daß diese homogenen Fäden von den Körnchen vollständig umhüllt sind. Der Durchmesser der einzelnen Fäden ist keineswegs derselbe; die längsten sind meist die breitesten. Aber selbst ein und derselbe Faden

ist nicht überall von gleichem Durchmesser. Der Teil größter Breite liegt an dem Verschmelzungsknoten; nach dem Innern des Muskels hin tritt immer weitere Verjüngung ein. Nach ihrer ganzen späteren Ausbildung kann darüber kaum ein Zweifel bestehen, daß diese eben angelegten homogenen, stark lichtbrechenden Fäden nichts anderes als die Muskelfibrillen sind. Nach dem obengesagten muß man wohl annehmen,

daß der Ausgangspunkt für die Anlage einer Muskelfibrille in diesem Falle einer der Verschmelzungsknoten ist. Daß die Fibrillen in der Nähe dieser Knoten breiter sind als an dem andern, noch in weiterer Bildung begriffenen Ende, erhält eine Bestätigung in Heidenhains Beobachtungen, daß die Fibrillen der Herzmuskulatur von Wirbeltieren erst ganz schmal und fein sind und nachher durch Wachstum breiter werden. Eine weitere Stütze erhalten meine Befunde durch die Beobachtungen von Godlewski; dieser fand in der Herzmuskulatur von Wirbeltieren auch erst das Auftreten von Körnchenreihen, aus denen sich dann die Fibrillen bildeten. Ob sich die Fibrillen nun aus der Substanz der Körnchen (Godlewski) oder aus Mitochondrien (Meves und Duesberg), die sich vielleicht auch in den Körnchenreihen ansammeln, gebildet werden, kann ich auf Grund des mir zur Verfügung stehenden Materials nicht entscheiden. Daß ferner in dem hier vorliegenden Falle die Bildung der Fibrillen an den Verschmelzungsknoten beginnt,

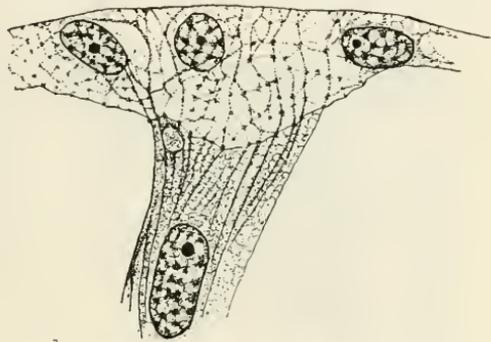


Fig. 2. Auftreten der »Verschmelzungsknoten« und Anlage der Muskelfibrillen. Hinterer Schließmuskel einer *Anodonta* 11 Tage nach der Infektion. Färbung: Hämalaun-Eosin. Vergr. 1165 : 1.

also an dem einen Ende der Muskelzelle, hängt naturgemäß mit der späteren Funktion des Muskels bzw. auch der ihm vorgelagerten Epithelzelle zusammen.

Welche besondere Funktion das Epithel, das spätere Haftepithel, zu erfüllen hat, zeigt Fig. 3. Die Grenzmembran zwischen Epithel und Muskel, auf der die Verschmelzungsknoten liegen, ist noch ganz deutlich erkennbar. Die Muskelzellen, besonders die mittlere und rechtsgelegene, zeigen wohlausgebildete Fibrillen, jede von einem Verschmelzungsknoten ausgehend. Die linksliegende Zelle hat noch nicht alle Fibrillen ganz ausgebildet. Man erkennt noch Körnchenreihen im Muskelplasma und starke Körnchenanhäufungen an den Wabenecken. Das Plasma der schon fertig ausgebildeten Muskeln zeigt das Auftreten von Vacuolen; die Muskelkerne sind schon ziemlich in die Länge gestreckt, ihr

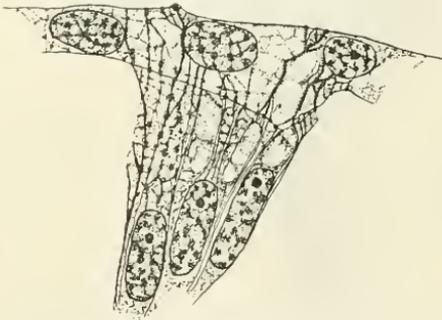


Fig. 3. Anlage der »epithelialen Fibrillen«. Hinterer Schließmuskel einer *Anodonta* 11 Tage nach der Infektion. Färbung: Hämalaun-Eosin. Vergr. 1165:1.

Chromatin ist wie beim ausgewachsenen Muskel in großen Schollen im Kern verteilt. Das Plasma der Epithelzellen zeigt große Waben und Vacuolen. Zwischen diesen ziehen sich, von den Verschmelzungsknoten ausgehend, die schon im Stadium der Fig. 2 entstandenen Körnchenreihen des Epithels. Nur sind diese inzwischen noch stärker geworden. Das Auffälligste in Fig. 3 ist aber das Auftreten von stark lichtbrechenden,

homogenen Fäden innerhalb dieser epithelialen Körnchenreihen. Diese sind, genau wie es oben bei den Fibrillen der Muskelzellen beschrieben wurde, von den Körnchen vollkommen umgeben. Wir haben es hier mit »epithelialen Fibrillen« zu tun, die mit den Muskelfibrillen durch die Verschmelzungsknoten verkittet sind. Vielfach findet man eine Spaltung der breiten Fibrillen. An beiden Enden laufen dann von mehreren Verschmelzungsknoten oder von Knoten am distalen Ende der Körnchenreihen eine Anzahl feiner Fibrillen zu einer breiten Fibrille zusammen. Wahrscheinlich zerfällt später die mittlere, breite Fibrille in mehrere Einzelfibrillen. Diese Annahme ist wohl berechtigt, da Heidenhain fand, daß die breiten Fibrillen der Muskelzellen sich auch durch Längsteilung vermehren. Die am distalen Ende der »epithelialen Fibrille« oft auftretenden stark lichtbrechenden Knoten, die meist von dunkelgefärbten Körnchen umgeben sind, dürfen wohl zur Anheftung an der definitiven Schale dienen, die bald darauf ausgeschie-

den wird. Dieses Stadium der Ausbildung der »epithelialen Fibrillen« in der Fortsetzung und in innigem Zusammenhang mit der Muskelfibrille war oft zu beobachten. In einer umfassenden späteren Arbeit soll dieses Stadium auch an Zeichnungen von *Unio* erläutert werden.

Sobald die »epitheliale Fibrille« gebildet ist, nimmt das schon stark vacuolisierte Epithel an Höhe ab. Die erst so gut sichtbare Grenzmembran wird immer undeutlicher. Dasselbe Schicksal erleiden die Verschmelzungsknoten. Die »epitheliale Fibrille« und die Muskelfibrille, deren Trennung dann nicht mehr möglich ist, strecken sich gerade und nehmen gleichmäßig an Dicke zu. Das Muskelplasma wird körnig, nachdem die großen Vacuolen sich aufgelöst haben. Es ordnet sich das Epithelplasma in Fäden an, die Epithelkerne nehmen an Größe

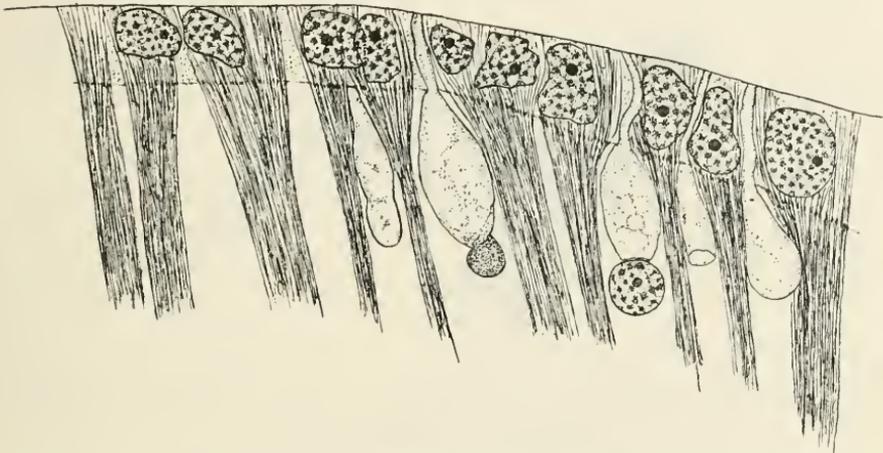


Fig. 4. Teil des vorderen Schließmuskels einer *Cyclos cornua*. *Cyclos*-Embryo, noch in der Kieme des Muttertieres. Färbung: Borax-Pikro-Indigkarmin. Vergr. 1165:1.

ab, und ihre Chromatinstruktur wird undeutlicher. Schließlich findet man nur noch dunkelgefärbte, stark deformierte Kerne zwischen den recht zahlreich gewordenen »epithelialen Fibrillen«. Sobald die eben angelegten definitiven Muskeln funktionsfähig geworden sind, zeigt sich wieder das eingangs beschriebene Bild (Fig. 5).

Bei *Anodonta* und *Unio* läßt sich das wahre Verhältnis zwischen Muskulatur und Epithel nur während der kurzen Zeit der Anlage der definitiven Muskeln erkennen. Bedeutend günstiger liegen in dieser Hinsicht die Verhältnisse bei *Cyclos cornua*. Fig. 4 gibt ein Stück des Schließmuskels eines jungen Exemplars wieder, das sich noch in der Kieme des Muttertieres befand. Diese *Cyclos* war in ihrer gesamten Organentwicklung aber schon viel weiter fortgeschritten als die zuletzt beschriebenen Anodonten. Trotzdem zeigen sich in gleicher Höhe

mit der Grenze des Haftepithels noch deutlich die Verschmelzungsknoten, obwohl dort zwischen Epithel und Muskel eine Grenzmembran nicht zu erkennen ist. Aber die Verschmelzung der Muskelfibrillen mit »epithelialen Fibrillen« ist auch hier wohl nicht zu bezweifeln. Außer der fädigen Struktur des Plasmas im Haftepithel zeigt Fig. 4 sehr schön, wie in der Richtung von rechts nach links die Degeneration der Epithelkerne immer mehr fortschreitet. Daß diese Deformierung nicht durch mangelhafte Fixierung hervorgerufen ist, erkennt man sofort, wenn man auf den ganz rechtsgelegenen großen, runden Epithelkern oder auf den Kern am Ende der Drüse achtet. Auf die Funktion dieser Drüsen, deren Ausführungsgänge durch das Haftepithel hindurchdringen und die bei *Anodonta* und *Unio* nicht vorkommen, kann ich nicht eingehen. Zu erwähnen ist noch, daß ich bei dem Muttertier, also einer

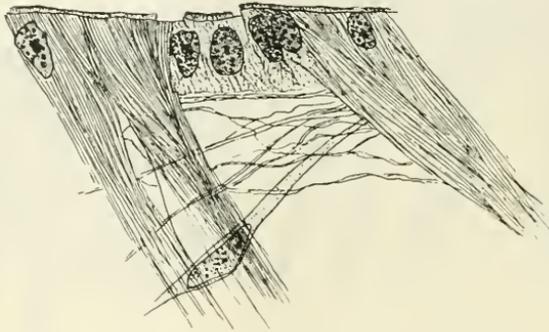


Fig. 5. Teil des Protractors einer *Anodonta* von etwa 5 cm Länge. Färbung: Eisenhämatoxylin. Vergr. 1165:1.

ausgewachsenen *Cyclas*, die Verschmelzungsknoten nicht mehr feststellen konnte. Auch bei diesem Exemplar bot sich ein ähnliches Bild, wie es Fig. 5 von *Anodonta* zeigt.

Wie wir schon oben sahen, pflegen sich die Muskeln in der Nähe des Haftepithels zu verbreitern (Fig. 5). Das Sarcoplasma ist kaum noch nachweisbar, und es bleibt nur noch ein Bündel von Muskelfibrillen übrig. Die in ihrer Fortsetzung liegenden zahlreichen »epithelialen Fibrillen« sind ihrerseits auch so dicht aneinander gedrängt, daß man nur schwer etwas von dem Plasma des Haftepithels erkennt. Die Epithelkerne sind, wie schon oben gesagt, meist deformiert und in die Länge gestreckt. Trotzdem muß auch dieses Plasma, wenn auch vielleicht nur in geringem Maße, die Fähigkeiten haben, neue Lamellen von Hypostracum auszuschleiden und die »epithelialen Fibrillen« sogleich damit zu verkitten. Wie fest der Zusammenhang zwischen Hypostracum und Epithel ist, ersieht man daraus, daß nach Entkalkung meist das Hypo-

stracum auf dem Haftepithel haften bleibt. Trennt man den lebenden Muskel mit Gewalt von der Schale, so bleibt im allgemeinen das Haftepithel mitsamt den »epithelialen Fibrillen« an dem Hypostracum, d. h. an der Schale hängen, während die Muskeln vom Haftepithel losgerissen sind. Wie Raßbach schon feststellte, hat die — wohl durch die Secretion bedingte — fädige Struktur des Haftepithelplasmas mit den »epithelialen Fibrillen« selbst nichts zu tun. Gerade im Mantelhaftepithel der sog. Mantellinie zeigt sich oft recht deutlich, daß die »epithelialen Fibrillen« schräg durch das fädige Epithelplasma hindurchgehen.

Auf jeden Fall ist der Zusammenhang zwischen der echten Muskelfibrille und der »epithelialen Fibrille« ein recht inniger, und List hatte auf Grund seiner Beobachtungen an ausgewachsenen Mytiliden ganz richtig erkannt, daß das Haftepithel »mit der Muskulatur zu einem einheitlichen Gewebekomplex verschmilzt«. Nach den Befunden der Entwicklungsgeschichte des Haftepithels und der Muskeln glaube ich wohl berechtigt zu sein, hier eine echte Zellverschmelzung anzunehmen, und zwar eine Verschmelzung zwischen den Zellen zweier Keimblätter, dem ectodermalen Epithel und der mesodermalen Muskulatur. Als einwandfrei darf man seit Schubergs Untersuchungen (1903, 1907) wohl die ganz analoge Zellverbindung zwischen ectodermalem Epithel und mesodermalem Bindegewebe annehmen. Die Neigung der Zellen zu einer Verschmelzung oder zur Ausbildung von Plasmaverbindungen untereinander mag besonders durch den noch immer recht embryonalen Charakter dieser jungen Zellen bedingt sein. Tatsächlich ist häufig eine deutliche Ausbildung von Plasmabrücken zwischen den Epithelzellen zu beobachten, und oft finden sich auch, besonders bei *Unio*, unzweifelhafte Plasmabrücken zwischen den Myoblasten und den in Bildung begriffenen Muskelzellen. Gerade diese letzten Beobachtungen legen den Gedanken nahe, die oben beschriebenen Befunde über die Ausbildung des Haftepithels als eine echte Zellverschmelzung zwischen den Muskeln und dem vorgelagerten Epithel anzusprechen.

Um auf die Frage nach der Anheftung der Muskeln an der Schale noch einmal im Zusammenhang zurückzukommen, kann man folgendes feststellen: Die Verbindung der Muskeln mit der Kalkschale der Muscheln geschieht durch die Vermittlung eines besonders differenzierten Epithels, des sog. Haftepithels. Dieses hat, wie jedes andre Epithel, einmal die Funktion, einen Schalenstoff zu secernieren; diese besondere Schalenschicht ist das Hypostracum. Zweitens hat dieses Haftepithel, das durch Zellverbindung innig mit den Muskelzellen vereinigt ist, die Aufgabe, die »epithelialen Fibrillen« zu bilden, die ihrerseits an dem einen Ende mit je einer Muskelfibrille verschmelzen, an andern Ende am Hypostracum ange kittet sind. Man könnte geneigt sein, dies Haft-

epithel mit der bei den Arthropoden beobachteten Stammschen »epithelialen Sehne« zu vergleichen. Demgegenüber ist aber zu bemerken, daß die Verbindung zwischen Haftepithel und Muskulatur bei den Muscheln viel inniger ist als bei den Arthropoden. Und da jeder Muskelfibrille eine »epitheliale Fibrille« entspricht, so steht doch jede einzelne Muskelfibrille, wenn auch indirekt, mit der anorganischen Schale in Verbindung.

Literatur.

1909. Duesberg, J., Über Chondriosomen und ihre Verwendung zu Myofibrillen beim Hühnerembryo. In: Verhandl. d. anat. Ges. in Gießen. 1909.
1884. Ehrenbaum, E., Untersuchungen über die Struktur und Bildung der Schale der in der Kieler Bucht häufig vorkommenden Muscheln. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 61.
1902. Godlewski, E., Die Entwicklung des Skelet- und Herzmuskelgewebes. In: Archiv f. mikr. Anat. Bd. 60.
1907. Heidenhain, M., Plasma und Zelle. I. u. II. Teil. Fischer, Jena.
1912. Jameson, L. H., Studies on Pearl-Oysters and pearls. In: Proceeding of the Zoolog. Society of London.
1902. List, Th., Die Mytiliden des Golfes von Neapel. In: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 27. Monographie.
1710. Méry, Remarques faites sur les moules des estags. In: Hist. de l'Acad. des Sciences. Année 1710. Paris 1716.
1907. Meves, Fr., Über Mitochondrien bzw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. In: Anat. Anz. Bd. 31.
1885. Müller, F., Über die Schalenbildung bei Lamellibranchiaten. In: Zool. Beiträge von A. Schneider.
1912. Raßbach, R., Beiträge zur Kenntnis der Schale und Schalenregeneration von *Anodonta cell.* Schröt. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 103.
1716. Réaumur, R., De la formation et de l'accroissement des coquilles des animaux tant terrestres qu'aquatiques soit de mer soit de rivière. In: Hist. de l'Acad. des Sciences. Année 1709. Paris 1716.
1911. Rubbel, A., Zur Kenntnis der Schalenregeneration bei der Flußperlmuschel. In: Zool. Anz. Bd. XXXVII.
1911. —, Über Perlen und Perlbildung bei *Margaritana margaritifera* nebst Beiträgen zur Kenntnis ihrer Schalenstruktur. In: Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 32.
1902. Schneider, C., Lehrbuch der vergl. Histologie der Tiere. Jena 1902.
1903. Schuberg, A., Untersuchungen über Zellverbindungen. I. Teil. In: Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. 74.
1907. —, II. Teil. In: ibid. Bd. 87.
1900. Stempel, W., Über die Bildungsweise und Wachstum bei Muschel- und Schneckenschalen. In: Biol. Centralbl. Bd. 20.
1893. Thiele, J., Über die Molluskenschale. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 55.
1882. Tullberg, T., Studien über den Bau und das Wachstum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen. In: Kgl. Svensk. Vetensk. Akad. Handl. XIX. No. 3.
1911. Wege, W., Morphologische und experimentelle Studien an *Asallus aquaticus*. In: Zool. Jahrb. Abt. f. Zool. und Phys. Bd. 30.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: [42](#)

Autor(en)/Author(s): Brück A.

Artikel/Article: [Über die Muskelstruktur und ihre Entstehung, sowie über die Verbindung der Muskeln mit der Schale bei den Muscheln. 7-18](#)