7. Die Entstehung der spiraliggestreiften Muskeln mit heterogenen Fibrillen bei Anodonta und Unio.

Von Dr. A. Brück.
(Aus dem Zool. Institut in Marburg.)

(Mit 7 Figuren.)

eingeg. 11. August 1914.

Die vorliegenden Untersuchungen entstanden im Anschluß an meine Arbeit: »Die Muskulatur von *Anodonta cell.* Schröt.« (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 110 Heft 4). Dort hatte ich bereits der »Entstehung der spiraliggestreiften Muskeln mit heterogenen Fibrillen in den Adductoren« einen besonderen Abschnitt gewidmet. Es wurde festgestellt, daß in einem gewissen Stadium der Entwicklung die homogenen Fibrillen der längsgestreiften Muskelfasern in den Schließmuskeln eine Umwandlung in heterogene erfuhren. Ein gleiches Resultat ergab die Untersuchung der Herzmuskulatur, die Herr Krug im hiesigen Institut anstellte.

Wenn ich mich bei meiner letzten Arbeit auch auf ein ziemlich umfangreiches Material stützen konnte, so reichte es doch nicht aus, alle Fragen in genügender Weise zu beantworten. Da nun in der letzten Zeit durch Herrn Herbers neues Material von jungen Najaden gesammelt war, so benutzte ich dieses, um die noch vorhandenen Lücken auszufüllen. Durch Einschalten der Serienschnitte durch vier dieser jungen Tiere — es waren 2 Anodonten von 12 und 17 mm und 2 Unioniden von 13 und 20 mm Länge — gelang es dann auch, einen tieferen Einblick in die bisherigen Befunde zu erlangen. Außerdem wurde bei 7 Najaden auch die Struktur der Herzmuskulatur eingehend untersucht. Die Serienschnitte durch das neue Material wurden mit saurem Hämalaun-Säurefuchsin gefärbt, wodurch sich außerordentlich klare Bilder erzielen ließen. Die Untersuchung wurde an einem Zeißinstrument ausgeführt und die Figuren mit dem großen Zeichenapparat nach Abbé entworfen.

Da auch die früher untersuchten Serien zum Teil nochmals bearbeitet wurden, so wird es nötig sein, hier kurz das Wichtigste darüber zusammenfassend zu wiederholen und durch Abbildungen zu erläutern. Jedoch möchte ich zum besseren Verständnis mancher Fragen auf meine letzte Veröffentlichung hinweisen. Das folgende Schema gibt eine Zusammenstellung des gesamten benutzten Materials:

Anodonta	von	5,7 mm	Länge;	Färbung:		Eisenhämatoxylin.
Unio	-	7,8	-	-	-	-
Anodonta	-	7,8	-	-	-	Hämatoxylin-Eosin.
* **	-	- 12	-	-	-	Hämalaun-Säurefuchsin.

	Unio	von	12,5 mm	Länge;	Färbung:	Hämatoxylin-Eosin.
* **	-	-	13	- -	-	Hämalaun-Säurefuchsin.
**	*Anodonta*	-	14	- -	-	Eisenalaun-Sulfalizarin-Kristallviolett.
* **	-	-	17	- -	-	Hämalaun-Säurefuchsin.
**	-	-	18	- -	-	Mallory; Eisenhämatoxylin.
* **	*Unio*	-	20	- -	-	Hämalaun-Säurefuchsin.
**	*Anodonta*	-	22	- -	-	Eisenhämatoxylin; Hämalaun-Eosin.

Mehrere Anodonten von 30—70 mm Länge.

Die mit * versehenen sind die vier neu hinzugekommenen Najaden; bei den mit ** bezeichneten Exemplaren wurde außer den Schließmuskeln auch das Herz untersucht.

Die Untersuchung wurde also an 11 jungen Muscheln durchgeführt. Es ist ein höchst günstiger Umstand, daß die Umbildung der Fibrillen im Herzen in derselben Zeit erfolgt wie in den Adductoren. Denn infolge des Plasmareichtums und der großmaschigen Struktur des Plasmas bei den Herzmuskeln sind hier die Fibrillen bedeutend leichter zu studieren als in den Schließmuskelfasern. Letztere nehmen oft eine solch tiefe Färbung an, daß von den Fibrillen vielfach nichts mehr zu erkennen ist. Wie ich schon früher nachweisen konnte, ist die dunklere Färbung auf Granula zurückzuführen, die bei der Umbildung der Fibrillen eine große Rolle spielen. Da diese Körnchen sehr fein sind und leicht zusammenkleben, so kam es darauf an, eine Färbung zu ermitteln, die diesen Übelstand möglichst einschränkt. Es stellte sich dann die Kombination von saurem Hämalaun und Säurefuchsin als außerordentlich günstig heraus. Die Körnchen färben sich sehr schön, aber nicht zu kräftig, verkleben auch nicht. Dazwischen liegen dann die intensiv roten Fibrillen, die manchmal einen Stich in Violett zeigen, da das Hämalaun sie auch schwach färbt. Wie fein die Körnchen sind, konnte man an dem Umstand erkennen, daß häufig die in einen Granulamantel eingehüllten Fibrillen von Beugungsspektren begleitet waren. Dieses ist aber bekanntlich nur möglich, wenn die lichtundurchlässigen Körnchen sehr fein und möglichst gleichmäßig im Plasma verteilt sind.

Nunmehr möchte ich mich zur Besprechung der einzelnen Najaden wenden und, wie schon oben gesagt, in Kürze die Verhältnisse bei den jüngsten Exemplaren wiederholen.

Die 5,7 mm-*Anodonta* zeigt in den Adductoren die bekannten längsgestreiften Muskelzellen mit homogener Fibrille. Daneben finden sich aber Fasern, die einen ungewohnten Eindruck machen. Sie sind nicht

gleichmäßig breit, sondern zeigen ganz unregelmäßig vorkommende Anschwellungen. Diese breiteren Stellen sind außerdem durch ihre dunklere Färbung auffällig, die durch feine Körnchen im Plasma hervorgerufen ist. Die Kerne, die oft, doch nicht immer, in den Anschwellungen liegen, sind intensiv gefärbt und lassen meist nichts mehr von der Chromatinstruktur erkennen. Auch die Fibrillen sind in diesen dunklen Gebilden nur selten sichtbar. Wenn man aber eine etwas blasser gefärbte derartige Anschwellung der Faser genau betrachtet, so erkennt man auf den nun schon weniger zahlreichen Granulakörnchen dunklere, undeutlich begrenzte Flecke, anscheinend dichtere Körnchenanhäufungen. Diese zeigen oft eine gewisse Anordnung: sie bilden meist schräg zur Achse der Faser gerichtete Reihen. Untersucht man dann eine noch klarere, d. h. noch körnchenärmere Stelle eines Muskels, so gelingt es wohl auch, eine feine, stark lichtbrechende Linie zu finden, welche die oben besprochenen Flecke miteinander verbindet: es ist dies die Fibrille, die nun fast nur noch an ihren dunkler färbbaren Abschnitten feine Körnchenanhäufungen aufweist. Wir haben hier also eine eben entstandene, bzw. umgebildete heterogene Fibrille vor uns. Ist dieses Stadium erreicht, so gleichen sich die unregelmäßigen Anschwellungen und Einschnürungen der Faser immer mehr aus. Auch die Kerne lassen nun wieder das Chromatingerüst erkennen.

Die Entstehung der heterogenen Fibrillen können wir also hier kurz so charakterisieren: an der mit vielen Körnchen erfüllten Zelle treten Anschwellungen bzw. Verschmälerungen auf. Wenn die Körnchen langsam verschwinden, sieht man eine meist spiralig um die Achse der Faser angeordnete heterogene Fibrille hervortreten.

Die nun folgende 7,8 mm-*Unio* zeigt im allgemeinen eine ganz andre Art der Entstehung der heterogenen Fibrille. Diese Verhältnisse sind von mir zwar schon früher eingehend beschrieben, doch möchte ich hier nochmals genau darauf eingehen und an einigen meiner früheren Abbildungen erläutern, da wir dann die späteren Befunde leichter werden erklären können. Wie wir sehen werden, handelt es sich um einen oft wiederkehrenden zweiten Modus der Entstehung spiraliggestreifter Fasern. Doch zeigten sich die Verhältnisse selten so schön wie gerade bei der 7,8 mm-*Unio*.

Bei unsrer *Unio* besteht die eine Hälfte des hinteren Adductors aus schmalen, längsgestreiften Fasern mit homogenen Fibrillen. Die andre Hälfte bietet ein ganz eigenartiges Bild. In Fig. 1 erkennt man links die gewöhnlichen Muskelfasern. Rechts liegen aber breite Muskeln mit mehreren ganz dunkeln Kernen. Schon bei der schwachen Vergrößerung (525 fach) erkennt man, wie sich die breiten Bündel durchschlingen und miteinander verflechten. Manchmal, z. B. ganz rechts, ist die spi-

ralige Anordnung der Fibrillen in diesen massigen Muskeln schon zu erkennen. Besonders in der äußeren Partie, nahe dem Haftepithel, sind die Fasern recht stark granuliert und daher auch tief dunkel gefärbt. Mehr nach innen zu läßt der Farbton etwas nach. Auch kann man oft recht schön erkennen, daß diese Muskeln mittels des Haftepithels mit der Schale verbunden sind, in das Innere des Schließmuskels hinein aber frei enden. Dort kann man oft wahrnehmen, wie ein solch breiter Muskel sich in eine Reihe von schmäleren Fasern auflöst, die aber anfangs noch miteinander verflochten sind. Doch ist es nicht unbedingt

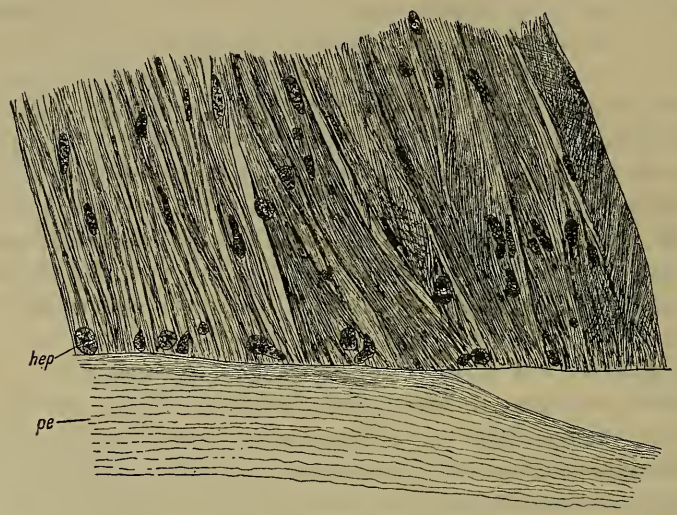

Fig. 1. Ein Teil des Adductor posterior der 7,8 mm-*Unio* am Schalenansatz. Links die längsgestreiften Muskeln mit homogenen Fibrillen, rechts die riesigen, spiralig gestreiften Muskeln. Eine Basalmembran des Haftepithels *hep* ist nicht wahrzunehmen. *pe*, Perlmutterschicht. Eisenhämatoxylin. Vergr. 525:1. Auf $^4/_5$ verkleinert.

notwendig, daß diese eigenartigen Muskelmassen an der Schale befestigt sind. Die 7,8 mm-*Unio* zeigt auch mehrere ganz gleich gebaute Fasern, die im Innern des Adductor posterior liegen und nach beiden Enden sich verjüngen bzw. sich an beiden Enden in mehrere mittelstarke Fasern auflösen. Es kann schon nach diesem Gesamteindruck nicht zweifelhaft sein, daß fast alle diese Muskeln eine andre Art der Entstehung aufweisen als wir sie bei der 5,7 mm-*Anodonta* fanden. Wenn wir nun einige dieser breiten Muskelmassen genauer ansehen, so werden wir hiervon noch mehr überzeugt.

In Fig. 2 ist ein Muskel dargestellt, der noch ganz deutlich die Furchen auf seiner Oberfläche zeigt, die durch die Drehung und Verflechtung entstanden sind. Es ist wohl nicht anzunehmen, daß eine derartige Muskelmasse, die sich an einem Ende in eine Reihe noch

immer reichlich großer Muskeln auflöst, aus einer einzigen Zelle hervorgegangen ist. Denn wir finden stets bei diesen jungen Najaden, daß sich mehrere Fasern ganz fest aneinander legen und sich verflechten. Wenn dieser Vorgang weiter geht, so erhält man eine derart einheitliche Masse wie es Fig. 2 zeigt. Ja, es kommt vor, daß selbst diese großen Muskelkomplexe noch die Tendenz zeigen, sich umeinander zu drehen, wie es auch Fig. 1 noch andeutungsweise erkennen läßt. Manchmal löst sich auch wohl eine Komponente des starken Muskels los und umschlingt die benachbarten Fasern. Es ist wohl klar, daß man bei dem so entstehenden Gewirr sich oft nur mit Mühe orientieren kann. Vor allem stört aber die intensive Färbung des Plasmas, denn alle Fibrillen sind sozusagen in einen Körnchenmantel eingehüllt.

Nun aber zu unsrer Fig. 2. Die hier abgebildete Faser hat schon ein bestimmtes Stadium ihrer Entwicklung erreicht. Dies erkennt man aus mehreren Umständen. Die Kontur der Muskelfaser ist fast glatt. Also es haben sich die Komponenten, d. h. die den Muskel zusammensetzenden Muskelzellen, zu einer neuen Einheit vereinigt. Daß dieses ganze Gebilde in physiologischer Hinsicht eine einheitliche Faser bildet, erkennt man aus dem gleichartigen Verlauf der schrägen Bänder. Diese Bänder bestehen aus Körnchenanhäufungen. Die zahlreichen Körnchen des Plasmas sind meist schon verschwunden, die Fibrillen sind gut sichtbar; nur die ebenerwähnten Granulaanhäufungen sind übrig geblieben. Hier an diesem Muskel erkennt man recht klar, wie durch die Verflechtung der primären Muskelzellen die sekundäre breite Faser eine spiralige Anordnung der Fibrille erhalten hat. Die Fibrillen waren erst homogen. Nun sind sie in Umbildung zur heterogenen Struktur begriffen. Man ersieht auch sofort, wie hier die physiologische Einwirkung die gleichmäßige und gesetzmäßige Anordnung der heterogenen Fibrillenabschnitte bedingt. Einstweilen ist aber die heterogene Struktur noch nicht erreicht, sondern, wie die breiten Granulareihen anzeigen, erst in Entwicklung begriffen.

Um eine derart gemeinschaftliche Ausbildung aller primären Muskelzellen erklären zu können, muß man annehmen, daß hier wohl eine Zellverschmelzung stattfindet. Denn wenn wir ein etwas älteres Stadium der Entwicklung betrachten, Fig. 3, so erkennt man die Komponenten dieser Faser nur noch an der mehr oder weniger dichten Lagerung der Fibrillen. Nur am Haftepithel tritt noch eine Zerspaltung des Muskels in seine primären Fasern hervor. Was die Struktur der Fibrillen betrifft, so erkennt man auch hier, daß die spiralige Anordnung durch das Verflechten bedingt ist, daß anderseits die heterogene Struktur fast vollendet ist. Wenigstens sind die Körnchenreihen nicht mehr so zusammenhängend wie in Fig. 2.

Über das weitere Schicksal dieser breiten Muskelmassen hatte ich schon festgestellt, daß die Fasern meist der Länge nach sich durchspalten und verbunden mit dem Längenwachstum allmählich die normale Stärke wieder erlangen.

Daneben fanden sich in dem Adductor posterior dieser 7,8 mm-*Unio* auch Zellen — ich gab loco cit. Fig. 57 eine Abbildung —, die wohl aus einer einzigen Zelle durch Anschwellung und nachfolgende Drehung

Fig. 2.

Fig. 3.

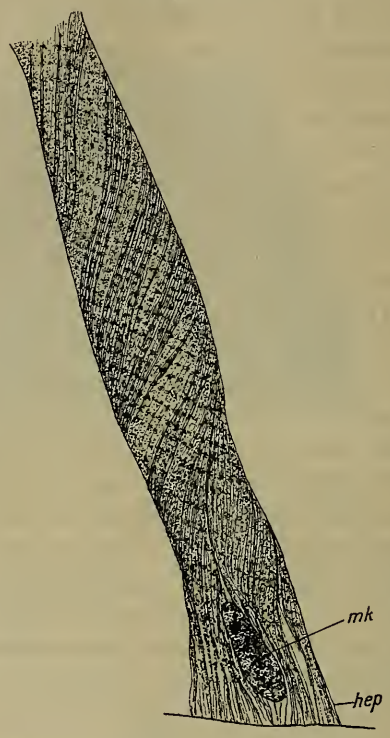

Fig. 2. Ein Muskel mit spiralig verlaufenden heterogenen Fibrillen. Aus dem Adductor posterior der 7,8 mm-*Unio*. Eisenhämatoxylin. Vergr. 1754 : 1. Nicht verkleinert.

Fig. 3. Ein spiraliggestreifter Muskel mit fast ausgebildeten heterogenen Fibrillen. Aus dem Adductor posterior der 7,8-mm *Unio*. Eisenhämatoxylin. Vergr. 1165 : 1. Nicht verkleinert.

hervorgegangen waren. Diese Fasern zeichnen sich dadurch aus, daß sie meist an beiden Enden sich verjüngen und im übrigen bedeutend weniger Fibrillen aufweisen.

Somit haben wir bei der 7,8 mm-*Unio* beide Modi der Entstehung der spiraliggestreiften Muskeln mit heterogenen Fibrillen gefunden, und wir werden sie auch bei den später zu besprechenden Exemplaren meist nebeneinander wiederfinden.

Über eine *Anodonta* von 7,8 mm Größe ist nicht viel zu sagen, obgleich sie dieselben Ausmessungen wie die zuletzt beschriebene *Unio* aufweist. Wahrscheinlich sprechen biologische Faktoren bei der Ausbildung der spiraligen Muskulatur mit heterogener Fibrille in hervorragendem Maße mit. Die *Anodonta* zeigte vielfach Anschwellungen an den Adductorenfasern. Auch ließen sich Drehungen der Muskeln feststellen. Vor allem waren die in Umbildung begriffenen Zellen stark granuliert. Ja, die Granulierung war meist so stark, daß selten überhaupt noch etwas von den Fibrillen zu sehen war. Die mit Eosin gefärbten Fibrillen wurden von den mit Hämatoxylin gefärbten Körnchen fast ganz bedeckt. Wohl zeigten sich manchmal dunklere Flecken, Körnchenanhäufungen auf den Muskelfasern, doch ließ sich über die Einzelheiten der Umbildung der Fibrillen nichts Näheres hier wahrnehmen.

Um so besser eignete sich die neu untersuchte 12 mm messende *Anodonta*, deren Adductor- und Herzmuskulatur einem eingehenden Studium unterzogen wurde. Die Schnitte waren mit saurem Hämalaun-Säurefuchsin gefärbt.

Recht klare Bilder lieferte nach dieser Behandlung die Herzmuskulatur. Wie gewöhnlich zeichnete sich das Plasma durch seinen großvacuoligen Bau aus. Die meisten Zellen waren zwar stark mit Körnchen durchsetzt, doch blieb das Bild immer klar, da die Körnchen vorwiegend in den Wabenkanten sich sammelten. Und da die Fibrillen ebenfalls in den Wabenkanten verlaufen, so waren sie meist mit einem Granulamantel umgeben. Trotzdem war klar zu erkennen, daß alle Fibrillen homogen waren. Im allgemeinen sind die Herzmuskeln plasmareich oder anders ausgedrückt: arm an Fibrillen. Diese Fibrillen sind außerordentlich stark gefärbt und recht dick. Bei gut gefärbten und differenzierten Bildern sieht man auf Längs- wie auf Querschnitten immer deutlich die bläulich gefärbten Granula die rote, homogene Fibrille begleiten. Von einer heterogenen Struktur oder von einer regelmäßigen Anordnung der Körnchen ist noch nichts wahrzunehmen. Dagegen zeigt die Färbung recht schön, daß die Zellen, die sich schon durch ihre relative Größe auszeichnen, eine große Anzahl Fibrillen in der Anlage enthalten. Zwischen den Plasmawaben sieht man deutlich feine, rote Fasern, manchmal noch etwas geknickt, den ungleich großen Plasmawaben angefügt. Auch diese eben angelegten homogenen, zarten Fibrillen sind von Körnchen umhüllt.

Weitere Einzelheiten bietet der vordere Schließmuskel. Die Fibrillen aller Zellen sind noch homogen. Doch alle in Umwandlung begriffenen Fasern sind wieder stark granuliert. Ja, in dem Körnchenmantel um die Fibrillen finden sich schon regelmäßig angeordnete

Körnchenanhäufungen: also der Beginn der Umwandlung der homogenen Fibrille in die heterogene. Ferner weisen viele dieser Muskeln eine spiralige Drehung auf, oder es haben sich zwei oder auch mehr Fasern umeinander geflochten. Außer dieser Art kommt auch die bei der 7,8 mm-*Unio* besprochene zweite Art der Entstehung von spiraliggestreiften Muskeln vor (vgl. Fig. 1). Es finden sich mehrere Muskelfasern, die etwa 6—7mal breiter als die gewöhnlichen, normalen sind und die durch Verflechten mehrerer Fasern entstanden zu sein scheinen. Auch sie weisen den Beginn der Umwandlung der Fibrillen auf.

Fig. 4. In Umbildung begriffene Muskelzelle mit homogenen, längsverlaufenden Fibrillen und schrägen Granulabändern. Aus dem Adductor posterior der 12 mm-*Anodonta*. Saures Hämalaun-Säurefuchsin. Vergrößert 770 : 1. Auf $^2/_3$ verkleinert.

Recht instruktive Bilder bietet der hintere Schließmuskel dieser 12 mm messenden *Anodonta*. Mitten in den oft zusammengeschnurrten längsgestreiften Muskeln mit homogener Fibrille liegen stark granulierte, oft sehr lange und breite Fasern, deren Fibrillen in Umwandlung begriffen sind. Einen dieser Muskeln zeigt Fig. 4. Diese Zellen müssen einen sehr großen inneren Druck aufweisen, denn sie sind stets glatt und rund zwischen den infolge Loslösens von der Schale oft zusammengeschnurrten andern Muskeln liegen geblieben. Gerade in der Mitte, nahe dem Kern, ist die in Fig. 4 dargestellte Muskelzelle angeschnitten und gestattet so einen Einblick ins Innere. Um den Kern zeigt sich das protoplasmatische Wabenwerk, das meist körnchenfrei ist. Die Granula liegen mehr peripher, in der Umgebung der Fibrillen. Gerade bei diesem Muskel ist die homogene Struktur und der zur Faserachse parallele Verlauf der Fibrillen klar zu erkennen. Trotzdem glaubt man auf den ersten Blick hier eine spiraliggestreifte Faser vor sich zu haben. Dieser Eindruck wird hervorgerufen durch schräg verlaufende Bänder von Körnchenanhäufungen, ähnlich wie auch in Fig 2. Doch sind hier — und das muß besonders betont werden — die Fibrillen noch parallel der Längsachse der Faser. Während im untern Teil die Körnchenbänder schräg, in spiraliger Anordnung sich finden, verlaufen sie im oberen Abschnitt fast parallel und könnten einem ungeübten Beobachter

eine Querstreifung vortäuschen. Doch davon kann hier keine Rede sein. Die Fibrillen sind noch durchweg homogen. Allerdings zeigen die Bänder von Granula, daß an diesen Stellen die Fibrillen anfangen, sich umzuformen und eine heterogene Struktur anzunehmen. Derartige Muskeln fanden sich im Adductor posterior der 12 mm-*Anodonta* häufig. Es kamen auch spätere Entwicklungsstadien vor. Diese besaßen zwar noch keine ausgebildete heterogene Fibrille, doch wiesen sie eine Drehung der Faser auf. Durch diese Drehung scheint dann die spiralige Anordnung der Fibrillen hervorgerufen zu werden.

Außer diesen Formen fanden sich bei der 12 mm-*Anodonta* auch noch stark rot färbbare Myocyten, die infolge ihrer starken Färbbarkeit und auch infolge ihres Reichtums an Granula nichts Genaueres über die Anordnung und Struktur ihrer Fibrillen aussagen ließen. Auffällig war meist der tiefdunkle Kern, der auch kein Chromatingerüst mehr erkennen ließ.

Eine nun folgende, 12,5 mm messende *Unio* zeigt nicht mehr als die 7,8 mm-*Anodonta*. Infolge der Hämatoxylin-Eosinfärbung ließ sich nicht viel über die Fibrillenstruktur feststellen. Anschwellungen, durch starken Granulareichtum ausgezeichnet, und Drehungen der Muskelfasern waren oft zu finden. Meist fielen die in Umwandlung begriffenen Fasern schon durch ihren größeren Durchmesser auf.

Eine nur etwas weitere Entwicklungsstufe zeigt die neu untersuchte *Unio* von 13 mm Länge. Die Serienschnitte waren mit saurem Hämalaun-Säurefuchsin gefärbt, die Bilder zum Teil recht klar. Auch hier wurden die beiden Adductoren sowie das Herz untersucht.

Im Herzen fanden sich nur homogene Fibrillen, doch waren sie fast stets in einen Granulamantel eingehüllt. Zum Teil trat auch schon eine recht regelmäßige Anordnung der Körnchenanhäufungen hervor. Dort begann also gerade die Umwandlung der homogenen Fibrille in die heterogene.

Auf dem gleichen Entwicklungsstadium standen die Muskeln des vorderen Schließmuskels; sie zeigten homogene Fibrillen mit einem Körnchenmantel. Vielfach kam auch schon die durch Drehung der Fasern hervorgerufene spiralige Anordnung zum Vorschein.

Mehr Einzelheiten weist aber der Adductor posterior der 13 mm-*Unio* auf. Ein großer Teil der in Umbildung begriffenen Muskeln fällt dem Beobachter sofort auf. Hier besteht etwa ein Drittel des Schließmuskels aus breiten Gebilden, die einen 3—4fachen Durchmesser der normalen Zellen besitzen. Sie sind ähnlich wie in Fig. 1 aus mehreren Fasern durch Verflechten hervorgegangen. Auch sie haben spiralig verlaufende Fibrillen. Die Fibrillen selbst sind wieder in Körnchen gehüllt. Viele haben aber schon eine weitgehende Veränderung zur hetero-

genen Struktur hin erfahren. Auch sind viele dieser Muskelmassen an der Schale befestigt und enden frei im Innern des Schließmuskels, wo sie oft in mehrere Teile zerfasern. Anderseits liegen dort auch wieder stark angeschwollene, granulierte Fasern, die sich nach beiden Enden hin verjüngen. Ihre Fibrillen sind zwar noch parallel der Achse gerichtet, doch ist die heterogene Struktur auch schon weit ausgebildet, und der Muskel täuscht eine Querstreifung vor wie der obere Teil von Fig. 4.

Auch Teilungsstadien der Muskeln finden sich in diesem Adductor posterior. Ähnlich wie ich es in der letzten Veröffentlichung in Fig. 56, 57, 58 darstellte, finden sich auch hier Fasern, die eine mehr oder weniger tiefe Einschnürung bereits erfahren haben. In jedem der beiden Teile sind dann die Fibrillen in schönen Spiralen und heterogener Struktur ausgebildet, doch ist die Steigung, d. h. der Winkel der Spiralen, in jedem der Teile voneinander verschieden.

Der Adductor posterior dieser 13 mm-*Unio* zeigt also weitgehende Ähnlichkeit mit dem der 7,8 mm-*Unio*. Nur ist hier die Umbildung der Fibrillen zum Teil weiter fortgeschritten.

Die nun folgende, 14 mm messende *Anodonta* war mit Flemmings starkem Gemisch konserviert und nach Benda s Eisenalaun-Sulfalizarin-Kristallviolett-Methode gefärbt. Diese Behandlung war angewandt worden, um die Entstehung der Fibrillen aus Plastosomen zu studieren. Die Methode ist sehr schön, da sie gestattet, das Plasma und die Fibrillen für sich getrennt zu färben. Infolge der riesigen Menge an Körnchen wurden aber die Schließmuskeln derart dunkel, daß ihr Studium nicht ganz leicht war. Dagegen war das Plasma der Herzmuskulatur und Körpermuskeln manchmal fast schon zu schwach gefärbt.

Im Herzen fanden sich durchweg sehr klare Bilder. Die Fibrillen in ihrer tiefvioletten Färbung und die rotbraunen Granula sind deutlich zu unterscheiden. Die Fibrillen sind bei dieser 14 mm-*Anodonta* stets homogen. Regelmäßige Körnchenanhäufungen waren im Herzen noch nicht zu finden.

Wie man hiernach vermuten konnte, zeigten auch die Schließmuskeln noch durchweg homogene Fibrillen.

Der Adductor anterior weist viele granulierte, zum Teil unregelmäßig angeschwollene Fasern auf. Sehr häufig tritt hier die Drehung einzelner Fasern, ein Verflechten von 2—3 solcher Zellen, ja ein Umeinanderschlingen mehrerer solcher Bündel auf. Der wirre Eindruck wird noch dadurch erhöht, daß sehr viele dieser Muskelzellen stark abgeflacht sind und bei ihrer Drehung bald die breite, bald die schmale

Seite dem Beobachter zukehren. Oft kann man auch wahrnehmen, wie der lange Kern an der Drehung der ganzen Faser teilnimmt und die korkzieherartige Gestalt einer Raumspirale aufweist. Breite Anschwellungen der einzelnen Fasern finden sich nicht selten. Auch das Chromatingerüst der Muskelkerne nimmt bei den stärker granulierten, d. h. in Umbildung begriffenen Fasern eine grobkörnige Struktur an und färbt sich intensiver.

Ganz gleiche Verhältnisse bietet der Adductor posterior der 14 mm-*Anodonta* dar: Drehungen einzelner Fasern, Verflechten mehrerer Muskeln und stark granulierte Anschwellungen. In den letzteren erkennt man oft schon deutlich eine spiralige Anordnung der Fibrillen, die aber noch immer eine homogene Struktur aufweisen. Auf einigen Schnitten durch den hinteren Schließmuskel finden sich auch Bilder, die an die bei der 7,8 mm-*Unio* erhaltene Fig. 1 stark erinnern.

Die nun in der Untersuchung folgende *Anodonta* von 17 mm Länge gehört auch zu dem neubearbeiteten Material. Auch hier war als Färbung das saure Hämalaun und Säurefuchsin angewandt.

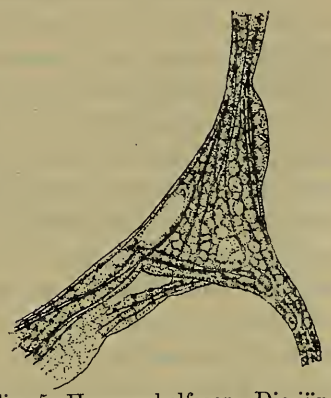

Fig. 5. Herzmuskelfaser. Die jüngeren und älteren Fibrillen mit regelmäßigen Körnchenanhäufungen. Saures Hämalaun-Säurefuchsin. Aus dem Herzen der 17 mm-*Anodonta*. Vergr. 940:1. Nicht verkleinert.

In der Herzmuskulatur traten die in den Vacuolenwänden des Plasmas aufgespeicherten Körnchen wieder klar hervor. In den stark gefärbten Zellen finden sich auf den ersten Blick meist nur wenige, aber intensiv färbbare Fibrillen, die in einen dichten Mantel von Körnchen eingehüllt sind. Einige dieser starken Fibrillen scheinen sich manchmal in Längsteilung zu befinden. In der Fig. 5 tritt die Aufspaltung ja genügend deutlich hervor. Bei genauerer Untersuchung stellte sich bald heraus, daß außer diesen wenigen starken noch eine große Anzahl feinerer, zarter Fibrillen vorhanden sind. Diese scheinen zum Teil gerade angelegt zu werden, denn man sieht sie manchmal noch stark geknickt den verschieden langen Wabenkanten des Plasmas anliegen. Dabei sind diese feinen roten Fasern stets von bläulichen Körnchen begleitet, wie dies aus Fig. 5 auch zu ersehen ist. Wenn die Fibrillen stärker werden, strecken sie sich gerade; an den Kanten der Plasmawaben bilden sich dann starke Granulaanhäufungen. Gerade bei den alten, starken Fibrillen sind diese am klarsten ausgebildet.

Dadurch kommt das eigenartige und doch so regelmäßige Bild zustande, das die in Fig. 5 dargestellte Faser zeigt. Infolge des geringeren Reichtums an Fibrillen kann man hier die ganzen Verhältnisse bei der Ansammlung der Granula besser studieren als bei den Adductorenmuskeln. Da die in Fig. 5 sichtbaren Fibrillen alle noch homogen sind, so dürfte diese Zelle auf derselben Entwicklungsstufe stehen wie die in Fig. 4 dargestellte. Nur sind eben im Herzen die Verhältnisse wegen der geringeren Zahl der Fibrillen meist leichter zu verfolgen; auch färbt sich das Plasma der Herzmuskulatur nicht so stark wie das der Adductoren. Sobald die Fig. 5 erkennbaren starken und dichten Granulaanhäufungen verschwinden, sind die Fibrillen vollendet, d. h. in die heterogene Struktur übergeführt.

Eine weitere interessante Erscheinung bot das Herz dieser 17 mm-*Anodonta* noch. An und für sich fiel schon der große Kernreichtum in den Fasern auf. Bei genauerem Zusehen fanden sich dann zahlreiche Vorbereitungsstadien für die Kernteilung. Das Chromatin ordnete sich erst in der Längsachse der Kerne, dann nahmen die Kerne selbst, die eine starke Volumvergrößerung erfuhren, eine bohnenförmige oder gar zweilappige Gestalt an. Schließlich waren auch Kerne zu finden, deren Chromatin die Knäuelstruktur zeigte. Alle diese Vorstadien stimmen mit denen überein, die W. Harms 1910 kurz vor Eintritt der Mitose in Muskelzellen von *Rana* fand. Doch konnten bei der 17 mm-*Anodonta* leider keine Mitosen gefunden werden. Es scheinen alle diese Umstände darauf hinzudeuten, daß wir bei *Anodonta* auch mitotische Teilungen in den Muskelfasern haben werden.

Nicht ganz so klare Bilder wie das Herz lieferten die Fasern der Schließmuskeln. Im Adductor anterior traten ovale Myocyten, spindelförmige Muskelzellen und unregelmäßig angeschwollene Fasern auf. Viele Muskeln, besonders die stark granulierten, zeigten oft eine abgeflachte, bandförmige Gestalt. Meist waren sie außerdem noch gedreht, bzw. zu mehreren umeinander geflochten. Infolgedessen war vielfach die spiralige Anordnung der Fibrillen schon deutlich ausgeprägt; doch waren sie stets homogen, selbst wenn die Körnchen bis auf die regelmäßigen Anhäufungen verschwunden waren, so daß die Fasern dann auf dem in Fig. 5 gekennzeichneten Entwicklungszustand angekommen waren. Eine ausgesprochene, vollendete heterogene Struktur der Fibrillen war nirgends festzustellen.

Auch im Adductor posterior waren ähnliche Bilder zu finden, doch waren sie nicht so klar und schön ausgebildet wie im Adductor anterior. In beiden Schließmuskeln machte sich ein großer Kernreichtum bemerkbar, doch färbten sich die anscheinend zum Teil auf dem Knäuelstadium befindlichen Kerne meist zu dunkel, um sie genauer untersuchen

zu können; auch waren dann die Fasern derart dicht mit Körnchen erfüllt, daß man nur selten deutliche Bilder erhielt.

Wir wenden uns nun zu der 18 mm-*Anodonta*, die zum erstenmal einige echte heterogene Fibrillen aufweist.

Im Herzen waren nur homogene bzw. in Umbildung begriffene, doch noch nicht vollendete Fibrillen zu finden. Dafür machte sich die häufiger vorkommende Drehung von Muskeln, d. h. die Ausbildung der spiraligen Struktur geltend.

Der Adductor anterior war nach Mallory gefärbt. Doch machten die Schnitte auf den ersten Blick keinen vertrauenerweckenden Eindruck. Es war ein Teil der Muskeln rot, ein andrer Teil mehr oder weniger blauviolett gefärbt. Eine genauere Untersuchung ergab aber folgendes Resultat. Die längsgestreiften Fasern mit homogenen Fibrillen waren durchweg rot gefärbt. Außerdem wiesen viele der Myocyten, denen ich in der letzten Veröffentlichung eine eingehende Beachtung gewidmet hatte, diese Farbe auf. Aber die schon öfter beschriebenen Anschwellungen an den Fasern wiesen infolge der stark gebläuten Granula einen violetten Farbton auf. Diese Anschwellungen besaßen zum Teil noch parallel (längs) gerichtete, zum Teil schon spiralig verlaufende Fibrillen. Meist waren die Fibrillen noch mit Körnchen umgeben, einige aber waren bereits so weit entwickelt, daß sie eine echte, heterogene Fibrille aufwiesen, die aus abwechselnd helleren und dunkleren Abschnitten bestand.

Außer diesen Anschwellungen einer einzelnen Faser fanden sich auch Drehungen und Verflechten von mehreren Muskeln. Gerade bei dieser Mallory-Färbung ließ sich nun eine interessante Beobachtung machen. Es kam oft vor, daß zwei Zellen nur eine kurze Strecke weit sich aneinander legten und zum Teil umschlangen. An dieser Stelle nahmen beide einen gleichmäßigen dunkleren Ton an; außerdem traten dort viele Körnchen auf, welche die Fibrillen begleiteten. Die Vereinigung der beiden Muskelzellen mußte hier eine sehr innige sein, denn sie bildeten hier eine spiraliggestreifte Faser, deren Fibrillen auch die Umwandlung von der homogenen zur heterogenen Struktur durchmachten, was bei der angewendeten Fibrillenfärbung (Säurefuchsin) sehr deutlich zu verfolgen war.

Bisher hatten wir gefunden, daß sich die heterogene Struktur der Fibrillen in den Anschwellungen einzelner Zellen oder an den Verflechtungsstellen mehrerer Fasern nach vorangehender spiraliger Anordnung ausbildete. Im Adductor anterior finden sich aber auch Muskelzellen, die zuerst die heterogene Struktur entwickeln, also das Stadium der Fig. 4 durchlaufen und erst sekundär durch Drehung auch noch die spiralige Anordnung der Fibrillen erhalten. Diesen Fall beschrieb ich

schon früher (loco cit. S. 577) folgendermaßen: »Zunächst treten die Zellen, die sich zu spiraliggestreiften Muskeln ausbilden wollen, zwischen den gewöhnlichen, längsgestreiften nur dadurch hervor, daß das Sarcoplasma körniger wird und dadurch den Muskelfasern ein dunkleres Äußeres verleiht. Die Kerne sind in diesem Stadium recht lang, ziemlich breit, mit starken Chromatinschollen erfüllt, die die Farbe sehr intensiv festhalten. . . . . Dies ganze Bild läßt vermuten, daß sowohl der Kern wie auch das Sarcoplasma intensiv betätigt sind. Vielfach sind die Körner des Plasmas so geordnet, daß sie in langen Zügen die Fibrillen begleiten, so daß diese oft nur noch wie durch einen Schleier sichtbar sind. Dann kann man beobachten, wie in einigen Zellen die erst in ihrer ganzen Länge intensiv gefärbten Fibrillen streckenweise verblassen. Dann ist also der Muskel noch längsgestreift, doch färben sich die Fibrillen nur noch wenig; aber an einigen Stellen, die ziemlich gleichen Abstand voneinander haben, behält die Fibrille ihre intensive Färbung bei. Gleichzeitig legen sich dort noch besonders dichte Granula an die Fibrille, so daß man leicht die eigentliche, noch parallel der Längsachse der Zelle verlaufende Fibrille übersieht und die in schräger Richtung nebeneinander gelegenen dunkeln Partien der verschiedenen Fibrillen als eine — durch optische Täuschung entstandene — echte Querstreifung ansieht. Oft vollführen die Muskelfasern noch eine Drehung um ihre Achse, so daß dann die typische spiralige Streifung erhalten wird.«

Ganz ähnliche Stadien fanden sich auch im Adductor posterior, doch waren die mit Eisenhämatoxylin behandelten Schnitte nicht so klar wie die mit Mallory gefärbten. Außerordentlich groß war der Kernreichtum der Fasern des hinteren Schließmuskels. Oft waren in einer Zelle dicht hintereinander 3, 4 auch 5 runde Kerne zu finden, deren ganzes Chromatinnetz dafür sprach, daß sie erst kürzlich durch Teilung entstanden waren.

Die nunmehr folgende *Unio* von 20 mm Länge war im Verhältnis zu ihren äußeren Ausmessungen noch recht wenig entwickelt. Die Herzmuskulatur war trotz der großen Plasmawaben nur schwer zu studieren; so groß war die Menge der Körnchen. Soweit festgestellt werden konnte, waren die Fibrillen immer noch homogen. Allerdings fanden sich sehr dunkle, regelmäßig angeordnete Körnchenanhäufungen. Die meisten Zellen standen auf dem in Fig. 5 dargestellten Stadium.

Noch ungünstiger waren die beiden Adductoren. Trotz der Anwendung von saurem Hämalaun und Säurefuchsin waren die Muskeln derart stark gefärbt, daß es unmöglich war, überall die Fibrillen zu verfolgen und zu untersuchen. Meist zeigten die schräg oder quer angeschnittenen Fasern, daß das kleinmaschige Plasma dicht mit Granula erfüllt

war, die die Fibrillen meist vollständig verdeckten. Nur in der central gelegenen, den Kern enthaltenden Sarcoplasmaachse waren die Körnchen spärlicher verteilt. Es ließen sich allerdings einige Anschwellungen sowie das Verflechten der Fasern erkennen, auch fanden sich mehrere spindelförmige und ovale Myocyten auf den Schnitten, doch nirgends war eine voll ausgebildete heterogene Fibrille zu erkennen. Stets konnte man nur homogene Fibrillen mit regelmäßiger Körnchenbekleidung feststellen.

Wir kommen nunmehr zu der letzten der jungen Najaden, zu einer *Anodonta* von 22 mm Länge. Diese ist recht brauchbar. Sie zeigt im Herzen wie in den beiden Schließmuskeln Übergänge, d. h. Entwicklungsstadien bis zur ausgebildeten heterogenen Fibrille. Die Schnitte waren mit Eisenhämatoxylin gefärbt.

Im Herzen fanden sich noch zarte, anscheinend neu angelegte homogene Fibrillen. Doch waren diese wie auch die stärkeren, älteren stets von Granula begleitet. Auch regelmäßig angeordnete Körnchenanhäufungen nach dem Typ der Fig. 5 fanden sich häufig. Daneben konnte man aber auch Fibrillen wahrnehmen — und zwar waren es meist die stärksten —, welche eine ausgesprochen heterogene Struktur anfwiesen.

Im vorderen Adductor kamen viele starke Anschwellungen von einzelnen Fasern, auch häufig Verflechtung zu breiten Muskelkomplexen, ähnlich denen der Fig. 1 vor. Vielfach lösten sie sich nach dem Innern des Adductors hin in eine Anzahl von Einzelfasern auf, während das breite andre Ende an der Schale festsaß. Diese starken Muskeln zeigten alle Übergänge von der homogenen zur fast vollendet heterogenen Struktur. Dunkel gefärbte Myocyten mit zum Teil noch parallelen, zum Teil schon spiralig angeordneten Fibrillen waren nicht selten.

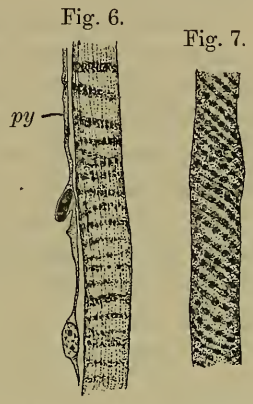

Fig. 6. In Umwandlung begriffene Muskelzelle mit längsverlaufenden, schon heterogenen Fibrillen und quergerichteten Granulabändern. *py*, Perimysium. Aus dem Adductor anterior der 22 mm-*Anodonta*. Eisenhämatoxylin. Vergr. 940 : 1. Auf $^4/_5$ verkleinert.

Fig. 7. Vollständig ausgebildete spiraliggestreifte Muskelfaser mit heterogenen Fibrillen. Aus dem Adductor anterior der 22 mm-*Anodonta*. Eisenhämatoxylin. Vgr. 1165 : 1. Nicht verkleinert.

Außerdem kamen in dem Adductor anterior dieser 22 mm-*Anodonta* auch Fasern vom Typ der Fig. 4 vor. Schön parallele Fibrillen weist die Fig. 6 auf, bei der die Fibrillen bis an die in Umbildung begriffenen Segmente schon körnchenfrei geworden sind. Auch das Zellplasma ist

auffallend klar und durchsichtig. Doch sind auf diesem Stadium, das etwa dem der Fig. 5 vom Herzen entspricht, die Fibrillen nicht mehr homogen. An den in Umbildung begriffenen Abschnitten liegen die Granula derart dicht der Fibrille an, daß dort keine weiteren Einzelheiten zu sehen sind. Doch erkennt man deutlich, daß die körnchenfreien Partien der Fibrillen sich nicht mehr ganz so stark färben wie die homogenen Fibrillen der andern Muskeln. Wir haben hier also ein neues Glied in der Kette der Stadien, die bei der Umwandlung der homogenen Fibrillen in heterogene auftreten. Im übrigen gilt für die nach diesem Modus sich umwandelnden Muskelzellen das auf S. 186 angeführte Zitat.

Weiterhin fanden sich dann Muskelfasern, die nach Ausbildung der heterogenen Fibrille einer Drehung unterworfen waren, die meist durch zopfartiges Verflechten mit einer Nachbarfaser herbeigeführt wurde. Dann endlich traten Muskeln hervor, bei denen fast alle Granula verschwunden waren, und die deutliche heterogene, d. h. aus abwechselnd hellen und dunklen Abschnitten bestehende, spiralig angeordnete Fibrillen zeigten. Eine derartige Muskelfaser aus dem Adductor anterior zeigt Fig. 7. Damit ist die vollkommen ausgebildete Struktur der Fasern erreicht, die die eine Hälfte der Schließmuskeln ausmacht und das rasche, plötzliche Schließen der Schalen bedingt.

Im Adductor posterior fanden sich alle diese Stadien wieder, doch überwogen die durch Verflechten entstandenen breiten, an Fig. 1 erinnernden Muskelmassen. Auch teilweise sowie ganz durchgeführte Durchschnürungen in Richtung der Längsachse der Fasern fanden sich hier. Durch diese Art der Längsteilung und wohl auch durch Längenwachstum erreichen dann die breiten Fasern wieder einen normalen Durchmesser.

Bei den größeren, 30—70 mm messenden Anodonten waren im Schließmuskel stets nur fertigentwickelte Fasern mit heterogenen Fibrillen zu finden. Eine Neuanlage von Muskeln scheint im allgemeinen allein durch Längsspaltung erreicht zu werden. Wohl fanden sich manchmal unregelmäßig geformte Zellen, doch machten sie stets den Eindruck von Sarcolyten, d. h. degenerierenden Zellen. Allerdings kommen junge Zellen vor; diese kann man meist an ihren wenigen Fibrillen erkennen. Zwei solche habe ich in der letzten Arbeit auch in Fig. 71 und 72 wiedergegeben. Doch waren bei diesen Muskeln die Fibrillen stets körnchenfrei.

Aus den hier mitgeteilten Untersuchungen geht hervor, daß in einem gewissen Stadium der Größe und also auch des Alters die Anlage der Muskeln mit heterogenen Fibrillen in den beiden Adductoren und im Herzen vor sich geht. Diese Muskeln entstehen auf verschie-

dene Weise. Jedesmal ist aber die Drehung bzw. ein Verflechten von Fasern die Ursache für die spiralige Anordnung der Fibrillen. So überraschend es auf den ersten Blick auch erscheint, daß eine ausgebildete, funktionsfähige Muskelfaser mit homogenen Fibrillen in eine andre, spiraliggestreifte mit heterogenen Fibrillen und vor allem mit ganz andrer physiologischer Funktion umgewandelt wird, so wird man, nachdem elf junge Najaden zur Untersuchung herangezogen sind, an der Richtigkeit wohl nicht mehr zweifeln können. Allerdings sind auf diesem Gebiete noch viele verwandte Fragen, besonders physiologischer Natur, zu beantworten. So möchte ich hier nur daran erinnern, daß die Glochidien und auch die jungen Najaden ihre Schalen sehr rasch schließen können, obgleich sie nur längsgestreifte Muskeln mit homogenen Fibrillen besitzen, die sich von denen des ausgewachsenen Tieres morphologisch gar nicht unterscheiden. Hier ist der Spekulation Tür und Tor geöffnet, so lange wir noch nicht die Physiologie und die Innervierung der Muskeln bei den Glochidien und jungen Najaden kennen. Mögen vorstehende Zeilen dazu beitragen, auf diese interessanten und doch noch so dunklen Fragen einiges Licht zu werfen.

Zum Schluß möchte ich nicht versäumen, Herrn Geh. Rat Prof. Dr. Korschelt für die freundliche Überlassung eines Arbeitsplatzes und für sein reges Interesse an dieser Untersuchung meinen herzlichen Dank auszusprechen. Ebenso bin ich Herrn Dr. Harms sowie Herrn Dr. Herbers für die tatkräftige Unterstützung und für die freundliche Überlassung des Materials zu Dank verpflichtet.

7. Some Fossil Fish Scales.

By T. D. A. Cockerell.

(With 1 figure.)

eingeg. 28. August 1914.

In the Cretaceous rocks of Colorado, as in many other places, it is possible to find many isolated scales of Teleostean fishes. These remains have usually been put aside without any attempt at identification; but since we have paid special attention to the scales of living fishes [1], it has become evident that fossil scales, hitherto considered of small value, may indicate much concerning the character of otherwise unknown fish-faunæ.

With the experience gained from the study of recent fishes, we might well proceed to the description of the various scales found in the rocks; but before doing so, it is extremely desirable to determine the

[1] Observations on Fish Scales. Bulletin U. S. Bureau of Fisheries. XXXII. October 1913.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zoologischer Anzeiger

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: 45

Autor(en)/Author(s): Brück Artur

Artikel/Article: Die Entstehung der spiraliggestreiften Muskeln mit heterogenen Fibrillen bei Anodonta und Unio. 173-189