

Untersuchungen über den Zusammenhang von Nerv und Muskelfaser / von Th. Wilhelm Engelmann.

Contributors

Engelmann, Theodor Wilhelm, 1843-1909.
Royal College of Surgeons of England

Publication/Creation

Leipzig : Wilhelm Engelmann, 1863.

Persistent URL

<https://wellcomecollection.org/works/p4yqs5qt>

Provider

Royal College of Surgeons

License and attribution

This material has been provided by This material has been provided by The Royal College of Surgeons of England. The original may be consulted at The Royal College of Surgeons of England. where the originals may be consulted. This work has been identified as being free of known restrictions under copyright law, including all related and neighbouring rights and is being made available under the Creative Commons, Public Domain Mark.

You can copy, modify, distribute and perform the work, even for commercial purposes, without asking permission.



Wellcome Collection
183 Euston Road
London NW1 2BE UK
T +44 (0)20 7611 8722
E library@wellcomecollection.org
<https://wellcomecollection.org>

UNTERSUCHUNGEN

ÜBER

DEN ZUSAMMENHANG

VON

NERV UND MUSKELFASER.

VON

TH. WILHELM ENGELMANN.



MIT VIER KUPFERTAFELN.

LEIPZIG,

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1863.

UNTERSUCHUNGEN

VON

DR. MED. WILHELM ENGELMANN

NERV UND MUSKELFASER.

TEIL I. VON DER NERVENFASER.

LEIPZIG, 1892.

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

Einleitung.

Die nachfolgende Untersuchung behandelt die Frage nach dem Zusammenhange von Nerv und Muskelfaser, eine Frage, die neuerdings von verschiedener Seite her wieder angeregt und zu beantworten versucht worden ist. Man sollte glauben, dass ein Punkt von so grosser physiologischer Bedeutung, wie die Endigungsweise der motorischen Nerven in den Muskeln, schon längst seine Erledigung gefunden hätte; leider ist jedoch gerade das Gegentheil hiervon der Fall. Man hat sich nachgerade daran gewöhnt, mit jedem neuen Forscher in diesem Gebiet zugleich eine neue Ansicht auftauchen zu sehen, und so ist es gekommen, dass die Frage in einen Zustand der Verwirrung gerathen, welcher unerträglich ist. In der Hoffnung, zur Beendigung dieses Zustandes beitragen zu können, ging ich an die Untersuchung der peripherischen Endigungen der motorischen Nerven.

Die Betrachtungen, die mich dabei leiteten, waren kurz folgende. Der Zusammenhang zwischen Nerv und Muskel musste in allen Fällen nothwendigerweise nach einem und demselben Grundplane bewirkt sein. Es wäre undenkbar gewesen, anzunehmen, dass der Nerv z. B. in dem einen Falle ausserhalb, in dem andern innerhalb des Sarkolemm's endige, dass er das eine Mal in die kontraktile Substanz überginge, während er ein andermal von derselben noch durch eine leidlich dicke Membran getrennt sein sollte. Es kam also darauf an, die Endigungsweise der motorischen Nerven in den Muskeln möglichst vieler verschiedner Thiere zu untersuchen. Hierbei musste man auf gewisse Grundverhältnisse stossen, die allen gemeinsam und folglich der Ausdruck eines allgemeingültigen Gesetzes der Nervenendigung in den Muskeln waren. Diess hat sich denn in der That auch gezeigt. — Der Punkt, der vor Allem genau geprüft werden musste, war offenbar das Verhältniss des Nerven zum Sarkolemm. Es war die Frage zu beantworten:

durchbohrt der Nerv das Sarkolemm oder nicht? Hierüber herrscht bekanntlich der lebhafteste Streit. Das Durchtreten des Nerven durch das Sarkolemm, das von physiologischer Seite gefordert wird, läugnet eine grosse Anzahl der Histiologen noch immer hartnäckig. Sicherlich würde der ganze Streit nicht so weit gediehen sein, wenn man gleich anfangs das zur Entscheidung dieser Fundamentalfrage passendste Objekt gefunden hätte. Diess bieten aber keineswegs die Nervenendigungen in den Muskeln des Frosches dar, welche man bisher fast ausschliesslich studirt hat. Es wird sich im Verlauf der folgenden Untersuchung zeigen, dass es vielmehr die Muskeln der höheren Wirbelthiere sind, die sich zur Erforschung des Zusammenhangs von Nerv und Muskelfaser am meisten eignen.

Bevor ich nun zur Mittheilung meiner Untersuchungen schreite, sei es mir gestattet, einen kurzen Abriss der Geschichte unsres Gegenstands vorzuschicken.

Geschichte.

Die ersten Untersuchungen über die Endigungsweise der Nerven in den Muskeln wurden von G. VALENTIN¹ im Jahre 1836 veröffentlicht. VALENTIN nahm an, dass alle Nervenfasern ohne sich zuvor getheilt zu haben peripherisch Endschlingen bildeten, und zwar sollten diese Endschlingen nicht nur den Muskeln, sondern auch der Haut und sämtlichen Sinnesorganen zukommen. Trotz des auffallenden Widerspruchs, in welchem sich diese Ansicht mit den Forderungen der Physiologie befand, ward sie dennoch ganz allgemein adoptirt und in den Lehrbüchern als etwas Feststehendes, worüber kein Zweifel mehr sein könne, behandelt. Ja, so fest hatte sich die Lehre von den Endschlingen eingenistet, dass selbst J. MÜLLER sie noch nicht ganz aufgab, als er im Verein mit E. BRÜCKE² zuerst wirkliche Theilungen von Nervenprimitivfasern in den Augenmuskeln des Hechts nachwies.

Die Beobachtungen von MÜLLER und BRÜCKE wurden bald bestätigt und erweitert durch umfangreiche Untersuchungen, die RUD. WAGNER³ an den Muskeln, namentlich dem *M. hyoglossus* des Frosches anstellte. WAGNER zeigte, dass hier jede motorische Nervenfasern, nachdem sie zuvor durch wiederholte Theilung in eine grössere Anzahl feinerer Aeste zerfallen, schliesslich mit zarten Ausläufern endige, die unter dem Sarkolemm verschwinden sollten. Verlor die alte Lehre von den Endschlingen schon hierdurch allen Boden, so konnte man sie für vollkommen beseitigt ansehen, als später auch REICHERT⁴

1) G. VALENTIN, Ueber den Verlauf und die letzten Enden der Nerven. Mit 8 Kupfertaf. (Aus den Nov. Act. acad. Leopold. XVIII. 4.) gr. 4. Bonn 1836.

2) JOH. MÜLLER, Handbuch der Physiologie, 4. Auflage (1844). Bd. I. p. 324.

3) RUD. WAGNER, Handwörterbuch der Physiologie. 1842—45. Bd. III. p. 381 sqq. und: Neue Untersuchungen über den Bau und die Endigung der Nerven und die Structur der Ganglien. Leipzig 1847.

4) K. B. REICHERT, Ueber das Verhalten der Nervenfasern bei dem Verlauf, der Vertheilung und Endigung in einem Hautmuskel des Frosches (*Rana temporaria*), in J. MÜLLER's Archiv. 1851.

durch neue Untersuchungen an dem Hautmuskel der Brust des Frosches zu fast denselben Ergebnissen gelangte wie WAGNER. — REICHERT bestimmte zugleich das Verhältniss näher, in dem die Zahl der in den Muskel eintretenden Nervenfasern und ihrer Aeste zu der Zahl der Muskelfasern steht und fand so für den erwähnten Hautmuskel des Frosches, dass die 7—10 ursprünglich eingetretenen Nervenprimitivfasern nach vielfachen wiederholten Theilungen und Abzweigungen endlich mit ungefähr 300 Endästen eine Anzahl von 160—180 Muskelfasern versorgen. Die letzten Endigungen der Nerven selbst sollten noch ausserhalb des Sarkolemm's liegen. Endschlingen wurden nie beobachtet. — Man schloss sich nun fast allgemein an die zuerst von WAGNER begründete Ansicht von der freien Endigung der motorischen Nerven an, bestärkt durch die Beobachtungen, welche DOYÈRE¹, QUATREFAGES², KÖLLIKER³, MEISSNER⁴, WALTHER, WEDL u. a. an Wirbellosen anstellten. Nach diesen Beobachtungen sollten die motorischen Nerven schliesslich mit Verbreiterungen sich an die Muskelfasern anheften, nach MEISSNER sogar mit den letzteren verschmelzen.

Die hohe Ausbildung, welche inzwischen Muskel- und Nervenphysik erlangt hatten, erweckte jedoch bald das Bedürfniss nach neuen, gründlicheren Untersuchungen über den Zusammenhang von Nerv und Muskel. Offenbar reichten die bisherigen Beobachtungen nicht aus, da dieselben nicht einmal die Frage entschieden, auf deren Beantwortung die Physiologie jetzt vor allen Dingen dringen musste, die Frage, ob der Nerv das Sarkolemm durchbohre oder nicht. Man musste es daher als ein dankenswerthes Unternehmen begrüssen, dass im Jahre 1862 W. KÜHNE⁵ mit einer grösseren Untersuchung über die Endigungen der motorischen Nerven hervortrat, in welcher er zu Resultaten gekommen war, die in erfreulicher Weise mit den Forderungen der Physiologie übereinstimmten. KÜHNE's Arbeit mag hier kurz in ihren Hauptergebnissen mitgetheilt werden.

Ueberzeugt von der Nothwendigkeit eines innigeren Zusammenhangs zwischen Nerv und Muskelfaser, glaubte KÜHNE die Nervenendigungen am besten auffinden und untersuchen zu können, wenn er Muskelfasern isolirte. Schon früher⁶ hatte er gefunden, dass beim Frosch Nerv und Muskelfaser ohne Vermittlung von Bindegewebe fest verknüpft

1) Annales des sciences nat. 2^{me} Série. Vol. XIV, 1840; Vol. XVII u. XVIII, 1842. (Tardigraden.)

2) Ann. des sc. nat. 1843. (Anneliden, Eolidina, Rotiferen.)

3) Mikroskopische Anatomie. Bd. II. 1te Hälfte (1850). pag. 238 sqq. (Chironomus.)

4) Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. V. (1854). pag. 234. (Mermis albicans). Ibid. Bd. VII. (1856). pag. 26. (Ascariden.)

5) W. KÜHNE, Ueber die peripherischen Endorgane der motorischen Nerven. Mit 5 Kupfertafeln. Leipzig 1862.

6) W. KÜHNE, Myologische Untersuchungen. Leipzig 1860.

seien und hatte bei Insekten (*Hydrophilus piceus*, *Oryctes nasicornis*) sogar den Durchtritt des Nerven durch das Sarkolemm beobachtet. Jetzt gelang es ihm, Muskelfasern ihrer ganzen Länge nach mit den daranhaftenden Nervenendästen zu isoliren. Die Methode, deren sich KÜHNE hierbei bediente, beruhte auf einer Verwerthung der von HEINTZ gefundenen Thatsache, dass man nach Behandlung von Sehnengewebe mit stark verdünnter Schwefel- oder Chlorwasserstoffsäure einen farblosen, gelatinirenden Leim erhält, wenn man das Gewebe nach dem Auswaschen der Säure längere Zeit in destillirtem Wasser auf etwa 40° C. erwärmt. KÜHNE bereitete sich eine Mischung, die auf 1 Liter Wasser 0,1 Gr. Schwefelsäure enthielt. In diese Flüssigkeit warf er den *Sartorius* eines eben getödteten Frosches und liess ihn 24 Stunden darin liegen. Nach Verlauf dieser Zeit wurde der Muskel in destillirtem Wasser ausgewaschen und dann 24 Stunden lang in destillirtem Wasser auf 35—40° C. erwärmt. Wurde der Muskel dann heftig in einem Probirgläschen geschüttelt, so zerfiel er in seine einzelnen Fasern. Die Untersuchung ergab nun, dass an den einzelnen Muskelfasern irgendwo ein Nerv haftete, der sich durch mehr oder minder zahlreiche Endäste an der Muskelfaser befestigte. Diese Endverästelungen bezeichnet KÜHNE mit dem Namen der Nervenendbüsche. Deutlich liessen sich an den Endzweigen SCHWANN'sche Scheide und Mark bis zum Herantritt an das Sarkolemm unterscheiden. Hier hörten jedoch die Nerven nicht auf, sondern durchbohrten das Sarkolemm, in welches die Scheiden übergingen, und setzten sich dicht unter demselben als blasse Fäden in der Richtung der Längsaxe der Muskelfasern fort. Die blassen intramuskulären Fäden (Axencylinder) waren mit einzelnen kernartigen Körpern besetzt und endeten meist sehr scharf zugespitzt. — Diess waren die Hauptresultate, die KÜHNE bei Anwendung einer 500fachen ausgezeichneten Vergrösserung erhielt. Zu denselben fügte er jedoch noch Beobachtungen über den feineren Bau der die intramuskulären Axencylinder begleitenden kernartigen Körper, welche letztere er Nervenendknospen nennt. Er benutzte dabei die äusserst starken Vergrösserungen ($\frac{1000}{1} - \frac{1800}{1}$) der neuesten HARTNACK'schen Immersionslinsen. KÜHNE giebt nun an, mittelst dieser Vergrösserungen in den Endknospen ziemlich complicirt gebaute Organe erkannt zu haben. Seine hierauf bezüglichen Angaben lauten kurz folgendermassen: »Jede Endknospe zeigt eine oder mehrere Einschnürungen und an ihrem spitzen Ende einen kurzen büschelförmigen Ansatz, womit sie endet. In der Axe jeder Knospe aber verläuft ein feiner, heller, geschlängelter Faden, welcher durch eine Abspaltung aus dem Axencylinder entsteht und der demnach einen, wenn auch sehr kurzen Stengel der Knospe bildet. An dem entgegengesetzten Ende geht dieser Faden in ein kleines meist birnförmiges Körperchen über, das

die Spitze der Knospe ausfüllt und fast immer mit kleinen deutlichen Kügelchen erfüllt erscheint, welche sehr verschieden sind von dem feinkörnigen dunkeln Inhalt der übrigen Knospe.

Soviel von den Nervenendigungen in den Muskeln des Frosches. KUHNE theilt ausserdem noch mit, dass beim Karpfen und Hecht die Nerven in derselben Weise endigen wie beim Frosch, nur sollen hier die dunkel contourirten Fasern bei der letzten Theilung noch feiner werden und die Endknospen kleiner sein, als bei *Rana*. — In Betreff der Nervenendigungen in den Muskeln warmblütiger Thiere (Hund, Meerschweinchen, Kaninchen, Taube) giebt KUHNE an, auch bei diesen die Bildung von Endbüschen und das Durchtreten der Endäste durch das Sarkolemm beobachtet zu haben. Ueber die intramuskuläre Fortsetzung des Nerven gelangte er zu keinen bestimmten Resultaten. Schliesslich empfiehlt er noch die Muskeln von *Hydrophilus piceus*, an welchen man sich vom Eintreten des Nerven in die Muskelfaser leicht überzeugen könne. KUHNE glaubt, dass hier als intramuskuläre Fortsetzung des Nerven jene Reihen kernartiger Körper zu betrachten sind, welche die Muskelfaser in ihrer ganzen Länge kettenartig durchziehen.

Fassen wir kurz die Hauptergebnisse der KUHNE'schen Untersuchungen zusammen, so lauten dieselben: Der Nerv durchbohrt das Sarkolemm und setzt sich unter demselben in Form blasser Fasern (Axencylinder) fort, die mit eigenthümlichen Endorganen (Endknospen) besetzt sind. — Man wird die Freude begreifen können, mit der die Physiologen diese Resultate begrüßten, um so mehr, wenn man erwägt, dass nicht lange Zeit vor dem Erscheinen der KUHNE'schen Schrift eine Arbeit von LIONEL BEALE¹ bekannt geworden war, deren Ergebnisse keineswegs geeignet waren, die physiologischen Bedürfnisse zu befriedigen.

Nach BEALE gehen die motorischen Nerven schliesslich in ein feines Netzwerk von blassen Fasern über, welches die Muskelfasern umspinnen und an zahlreichen Stellen mit Kernen besetzt sein soll; diese Kerne sollen den Reiz vom Nerven auf den Muskel fortpflanzen; sie wären somit die eigentlichen Endorgane der motorischen Nerven.

KUHNE hat bereits (a. a. O. pag. 29) die Entstehung dieser Ansicht zu erklären versucht. Er ist der Meinung, die auch ich vollkommen theilen muss, dass BEALE Netzwerke von Bindegewebsfasern mit Bindegewebskernen vor sich hatte, Netzwerke, die in den Muskeln aller Wirbelthiere zu beobachten sind. Behandelt man die Muskeln nach

¹) L. BEALE, On the Distribution of Nerves to the Elementary Fibres of striped Muscle. Proceedings of the Roy. Soc. London. Vol. X. (1860). pag. 519—523. — Philosoph. Transact. 1860. P. II. p. 611.

KÜHNE's Methode mit verdünnter Schwefelsäure und erwärmt sie dann in Wasser auf 40° C., so verschwinden die Netzwerke, während die Nerven bis in ihre feinsten Ausläufer sichtbar bleiben. — In ähnlicher Weise wie BEALE hatte sich schon im Jahre 1859 SCHAAFFHAUSEN auf der Naturforscherversammlung zu Bonn über die Endigungsweise der motorischen Nerven in den Muskeln ausgesprochen und höchst wahrscheinlich werden seine Angaben in derselben Weise wie die von BEALE zu erklären sein.

Bevor wir nun zu den Arbeiten übergehen, welche durch KÜHNE's Schrift hervorgerufen wurden, müssen wir noch einer Untersuchung gedenken, die bereits vor der Veröffentlichung der KÜHNE'schen abgeschlossen war. Es ist diess die Arbeit von TH. MARGÓ¹ über die Endigung der Nerven in der quergestreiften Muskelsubstanz. MARGÓ hatte dieselbe bereits am 14. October 1861 in der Sitzung der ungarischen Akademie der Wissenschaften vorgetragen und veröffentlichte sie dann als besondere Schrift im September 1862. — Die Resultate, zu denen er gelangte, sind folgende: Der Nerv tritt an die Muskelfaser, durchbohrt das Sarkolemm, nachdem er die bindegewebige Hülle und die Markscheide verloren hat und setzt sich in einen eigenthümlichen intramuskulären Endapparat fort. Dieser Apparat besteht aus sehr feinen blassen Fäden (Kornfasern), die stellenweis zu kleinen Körnern oder Bläschen anschwellen und mit einem grossen Theil der Muskelkerne in Verbindung stehen. Durch zahlreiche Anastomosen bilden diese Kornfasern dann ein feines Netz, dessen Maschen durch die kontraktile Substanz ausgefüllt werden. — Bei Insekten soll der intramuskuläre Nervenendapparat aus feinen Fasern und reihenweis geordneten blassen Körnern oder Bläschen bestehen, die untereinander zusammenhängen. — Ferner giebt MARGÓ an, dass die aus letzter Theilung hervorgegangenen motorischen Nervenfasern bei Insekten vor ihrem Eintritt in die Muskelfaser in Ganglienzellen übergehen, deren Fortsätze in Gestalt feiner Nervenfasern sich verästeln und in das Innere der Muskelfaser eindringen. — MARGÓ benutzte zu seinen Untersuchungen namentlich den *M. hyoglossus*, den Hautmuskel der Brust und den *Sartorius* des Frosches; er behandelte dieselben entweder mit einer Mischung von 1 Theil Chlorwasserstoffsäure und 1000 Theilen Wasser, oder untersuchte sie im frischen Zustande.

Wenngleich nun MARGÓ in Betreff des Verhaltens der Nervenfaser zum Sarkolemm zu denselben Resultaten wie KÜHNE kam, so weichen beide doch in einigen sehr wichtigen Punkten von einander ab, und vergleicht man die Abbildungen, welche beide von den

¹) THEODOR MARGÓ, Ueber die Endigung der Nerven in der quergestreiften Muskelsubstanz. Mit 2 Tafeln. Pest. 1862.

Nervenendapparaten geben, so ist es offenbar, dass sie ganz verschiedene Bilder vor sich hatten. MARGÓ kann unmöglich die blassen intramuskulären Fasern gesehen haben, welche KÜHNE als Fortsetzungen des Axencylinders beschreibt und in KÜHNE's Abbildungen wird andererseits Niemand eine Spur von einem Netze von Kornfasern zu erkennen vermögen. — Es handelt sich nun darum, zu entscheiden, wer von beiden denn eigentlich die wirkliche intramuskuläre Fortsetzung des Nerven erkannt habe, und hier kann meiner Ansicht nach keinen Augenblick daran gezweifelt werden, dass diess KÜHNE ist.

Das was MARGÓ als Kornfasern bezeichnet, sind offenbar die längstbekannten interstitiellen Körnerreihen, was er auch selbst zugiebt. Diese Körnerreihen, welche sich übrigens durchaus nicht regelmässig nachweisen lassen, bilden aber weder ein vielmaschiges Netz, noch gehen sie aus den Axencylindern hervor, wie diess MARGÓ behauptet. Ebenso wenig stehen auch die Muskelkerne mit den Nervenendigungen in Verbindung, und vollkommen unbegreiflich ist es, wenn MARGÓ sogar den direkten Uebergang eines Axencylinders in einen Muskelkern beschreibt und abbildet¹. Es ist wohl nicht anzunehmen, dass das POWELL-LEALAND'sche Mikroskop MARGÓ's die Ursache dieser groben Täuschungen war. Eine ausführlichere Widerlegung der Angaben MARGÓ's über den angeblichen intramuskulären Endapparat brauchen wir hier nicht zu geben, da die Nichtexistenz des letzteren durch alles Folgende hinlänglich bewiesen wird. Wir wenden uns jetzt vielmehr zur Besprechung der Erfolge, die KÜHNE's Schrift hatte.

Schon wenige Wochen nach dem Erscheinen der KÜHNE'schen Schrift trat zuerst KÖLLIKER² hervor mit Untersuchungen über die Nervenendigungen in den Muskeln des Frosches. KÖLLIKER bestätigt zunächst KÜHNE's Entdeckung der blassen, marklosen Endfasern, lässt dieselben jedoch nicht das Sarkolemm durchbohren, sondern aussen auf demselben aufliegen. Er giebt zugleich der Vermuthung Raum, dass die Endfasern schliesslich in ein feinstes Endnetz übergehen möchten, welches die Muskelfasern umspinne. Die von KÜHNE als Nervenendknospen beschriebenen Körper erklärt er für einfache zum Nerven gehörige Kerne. KÖLLIKER benutzte bei seinen Untersuchungen theils das von KÜHNE vorgeschlagene Verfahren (Behandlung der Muskeln mit äusserst verdünnter Schwefelsäure und andauerndes Erwärmen auf 40° C), theils ein eignes, das sich durch Einfachheit, Kürze und Sicherheit des Erfolges sehr empfiehlt. KÖLLIKER behandelte nämlich die zu untersuchenden Froschmuskeln mit einer Mischung von 100 Cubem. Wasser und

1) A. a. O. pag. 45 und Tab. I, Fig. 4, k.

2) KÖLLIKER, Untersuchungen über die letzten Endigungen der Nerven. Erste Abhandlung: Ueber die Endigungen der Nerven in den Muskeln des Frosches. Mit 4 Kupfertafeln. Leipzig 1862.

8—16 gtt. Essigsäure. Hat die Flüssigkeit ungefähr zwei Stunden lang auf die Muskeln eingewirkt, so zeigt es sich, dass dieselben sehr durchsichtig geworden sind, ihre Form wenig verändert haben und in vortrefflicher Weise die Verbreitung und Endigung der Nerven erkennen lassen. Auch durch Anwendung von Chlorwasserstoffsäure von 4 *pro mille* und mittelst künstlichen Magensaftes erhielt KÖLLIKER günstige Resultate.

Vergleicht man die Abbildungen KÜHNE's mit den KÖLLIKER'schen Figuren, so kann man nicht daran zweifeln, dass beide dieselben Bilder vor sich gehabt haben; dennoch erklärt sich KÖLLIKER entschieden gegen das Eindringen des Nerven in die Muskelfaser und führt dafür als Beweise an, dass er erstens nie das Eindringen einer dunkelrandigen Faser, zweitens aber viele blasse Endfasern aussen auf dem Sarkolemm habe liegen sehen. Ferner giebt er an, dass sich auch das Neurilemm (SCHWANN'sche Scheide) und höchst wahrscheinlich eine dünne Marksicht auf die blassen Fasern fortsetze. — KÖLLIKER ist also in der Hauptsache, in Betreff des Verhaltens des Nerven zum Sarkolemm gerade der entgegengesetzten Meinung als KÜHNE.

Kurz nach dem Bekanntwerden der KÖLLIKER'schen Untersuchungen erschien eine neue Arbeit über die motorischen Nervenendigungen. Ihr Verfasser, B. NAUNYN¹, geht darin noch viel weiter als KÖLLIKER. Er läugnet nicht nur das Eindringen des Nerven in die Muskelfaser, sondern erklärt geradezu, dass das, was KÜHNE und KÖLLIKER als Nervenendigungen beschrieben, gar nicht die eigentlichen Endigungen seien. Leider sagt uns der Verfasser mit keinem Wort, wie denn nun die Nerven wirklich endigen, sondern begnügt sich damit, uns mitzutheilen, dass die blassen Endfasern (intramuskulären Axencylinder KÜHNE's) weiter nichts sind, als durch die Einwirkung der schwachen Säuren verunstaltete, dunkelrandige Nervenfasern. Zum Beweis dieser Behauptung führt er (pag. 492) Folgendes an. Er behandelte einen Brusthautmuskel des Frosches nach der KÜHNE'schen Methode, suchte dann eine Stelle aus, die ein den KÜHNE'schen Abbildungen vollkommen ähnliches Bild zeigte und entfernte hierauf durch Aufsaugen mittelst Fliesspapiers die Säure von dem Objektträger. Nun setzte er, ohne das Deckgläschen abzuheben, Kalilauge zu und fixirte die erwähnte Stelle. Dabei sah er, während die Kalilauge auf das Präparat zu wirken begann, Folgendes. Der feine, blasse Strang und seine »knospenartigen granulären Anschwellungen« verloren ihr granulirtes Ansehen; die Anschwellungen schmolzen gewissermaassen ein und gingen unmittelbar in den sich ver-

1) B. NAUNYN, Ueber die angeblichen peripherischen Endorgane der motorischen Nervenfasern, in: REICHERT's und DU BOIS-REYMOND's Archiv. Jahrg. 1862, pag. 481—496.

breiternden Strang über. Nach einiger Zeit konnte NAUNYN in dem vorliegenden Gebilde eine deutliche, oft doppeltcontourirte Nervenfasern erkennen, welche sich nicht selten noch über das vorher zu beobachtende Ende hinaus fortsetzte und noch mehrfache Theilungen einging. — Der Schluss, der aus dieser Beobachtung, vorausgesetzt, dass sie richtig ist, gezogen werden muss, ist ganz einfach. NAUNYN hat eben eine verunstaltete, allerhand Gerinnungserscheinungen zeigende, dunkelrandige Nervenfasern, aber keine Nervenendigungen gesehen. Statt dessen zieht aber NAUNYN den Schluss, dass die von KUHNE beschriebenen blassen Fortsetzungen der Nervenfasern sammt den Endknospen nur Gerinnungserscheinungen des in dem Nervenrohre enthaltenen Markes sind. Die von KÖLLIKER beschriebenen blassen Endfasern sind nach ihm auf dieselbe Weise entstanden. — Dass NAUNYN, was hier noch beiläufig erwähnt werden möge, nirgends in der SCHWANN'schen Nervenscheide Kerne finden konnte, beruht ebenso, wie seine Angaben über die KUHNE'schen Nervenendigungen, in der Anwendung der Kalilauge, die des zerstörenden Einflusses wegen, den sie auf die Nerven und Muskeln ausübt, zur Untersuchung der feineren Verhältnisse vollkommen untauglich ist. Will man sich jedoch über gröbere Verhältnisse, z. B. über die Vertheilung und Verbreitung dunkelrandiger Nervenfasern in Muskeln, Kenntniss verschaffen, so reicht Kalilauge in der von REICHERT angewendeten Mischung (9 Theile Wasser, 1 Theil KO) aus.

Neuerdings hat auch W. KRAUSE¹ die Endigungen der Muskelnerven und zwar bei den Säugethieren, namentlich der Katze, untersucht. Nach ihm endigen die Primitivfasern hier mit flächenhaften Ausbreitungen (Endplatten) auf dem Sarkolemm der quergestreiften Muskelfasern. Jede Endplatte, welche zahlreiche Kerne besitzt, wird von einer zarten strukturlosen Membran überzogen, die eine Fortsetzung des Neurilemms ist, und sich hautartig über die äussere Fläche des Sarkolemm's ausbreitet. Die Endplatten haften fest an dem Sarkolemm, das an der Berührungsstelle zuweilen fein gezähnt erscheinen soll. Die Nervenfasern selbst geht nach KRAUSE in eine oder mehrere blasse, mit knopfförmiger Anschwellung endende Terminalfasern über, welche in der Endplatte liegen und sich wie die Terminalfasern der sogenannten terminalen Körperchen (Endkolben und PACINI'schen Körperchen) verhalten sollen. Die Substanz der motorischen Endplatte wird also von KRAUSE der Substanz des Innenkolbens gleichgesetzt, welcher die Terminalfasern in den terminalen Körperchen umhüllt. — KRAUSE ist entschieden der Ansicht, dass

1) W. KRAUSE, Ueber die Endigung der Muskelnerven. Mit Tafel VI. u. VII. in HENLE'S u. PFEUFER'S Zeitschrift für rationelle Medicin. Dritte Reihe. XVIII. Bd. 1863. pag. 136.

das Sarkolemm zwischen Endplatte und kontraktile Substanz hinziehe. Er muss jedoch gestehen, dass die Membran, welche die Endplatte überzieht, sich gegen Reagentien fast genau so verhält wie das Sarkolemm. KRAUSE glaubt, dass die Endplatten überall da vorkommen, wo quergestreifte Muskeln sind und theilt uns mit, dass er ausser der Katze noch beim Menschen, Pferd, Rind, Kalb, Schwein, Schaf, Hund und auch beim Huhn und der Taube Endplatten gefunden habe. Beim Frosch sollen die Endplatten kleiner sein und höchstens einen Kern besitzen. Endlich vergleicht KRAUSE die Endplatten der Muskeln mit den Endplatten in den elektrischen Organen der Fische.

Als ich von den Untersuchungen KRAUSE's Kenntniss erhielt, war meine vorläufige Mittheilung¹ im Centralblatt für die medicin. Wissenschaften bereits gedruckt. Der Inhalt dieser Mittheilung war kurz folgender. — Der Zusammenhang zwischen Nerv und Muskelfaser wird bei allen Wirbelthieren im Wesentlichen nach einem und demselben Gesetz bewirkt. Diess lautet: Die Nervenfaser durchbohrt das Sarkolemm, setzt sich mit Verlust von Neurilemm (SCHWANN'scher Scheide) und Markscheide eine Strecke weit unter dem Sarkolemm fort und geht endlich ohne deutliche Grenze in die Muskelsubstanz über. — Ich zeigte nun an einzelnen Beispielen, wie diess Gesetz in den fünf Abtheilungen der Wirbelthiere ausgeführt sei. Bei den Fischen fanden wir, dass die letzten Zweige des Nerven meist ganz allmählich in sehr feine blasse Fasern ausliefen, welche das Sarkolemm durchbohrten und unmerklich in die Muskelsubstanz übergingen. — Bei den Amphibien zeigten sich verwickeltere Einrichtungen. Die dunkelrandigen Fasern behielten bis zum Herantreten an das Sarkolemm einen ziemlich ansehnlichen Querschnitt und bildeten vor dem Eindringen in das Sarkolemm durch Zerfallen in kurze, dunkelrandige Endzweige sogenannte Endbüsche. Diese Endzweige setzten sich mit Verlust von Neurilemm (SCHWANN'scher Scheide) und Nervenmark unter dem Sarkolemm als blasse, mit zarten Kernen besetzte Fäden (Axencylinder) fort, um schliesslich gleichfalls in die kontraktile Substanz überzugehen. — Bei Reptilien fanden wir statt der blassen intramuskulären Fasern flächenartige Ausbreitungen der Nerven, kernhaltige Endplatten, welche in einer Ausstülpung des Sarkolemm's, zwischen diesem und dem kontraktilem Inhalt der Muskelfaser, lagen. Aehnliches wurde bei Vögeln und Säugern nachgewiesen. Von den letzteren empfahl ich namentlich die Fasern des *Psoas* vom Kaninchen als besonders geeignet, um sich vom Eindringen des Nerven in die Muskelfaser zu überzeugen.

1) Ueber die Endigungen der motorischen Nerven in den quergestreiften Muskeln der Wirbelthiere. Vorläufige Mittheilung. Im Centralblatt f. d. medic. Wissensch. 1863. Nr. 49.

Ganz kürzlich hat endlich BEALE¹ noch eine kurze Notiz veröffentlicht, in welcher er auf seiner oben mitgetheilten Ansicht beharrt. Er hält die von KÜHNE beschriebenen blassen Endfasern nicht für die eigentlichen Nervenendigungen, sondern giebt an, dass dieselben sich noch in sehr feine Fasern fortsetzen, die auf dem Sarkolemm aufliegen. — Die reihenweis geordneten Körner in den Muskeln von *Hydrophilus*, die nach KÜHNE zur intramuskulären Nervenendigung gehören sollen, sind nach ihm Muskelkerne, die nichts mit dem Nerven gemein haben.

Ueerblicken wir kurz die Zahl der hier zusammengestellten Arbeiten über die Endigung der motorischen Nerven, so können wir uns nicht genug wundern über die unglaubliche fast in allen Punkten noch herrschende Verwirrung, deren Ursache nicht allein in der Verschiedenheit der Untersuchungsmethoden gesucht werden kann. Unter diesen Umständen wird es überflüssig sein, über die Nothwendigkeit neuer Beobachtungen ein Wort zu verlieren. Mögen die nachfolgenden Untersuchungen zur Beseitigung der obwaltenden Differenzen, zur Schlichtung des Streites beitragen.

Untersuchung.

Man hat sich bisher darauf beschränkt, an wenigen Thierarten die Endigungsweise der motorischen Nerven zu untersuchen, vielleicht weil man glaubte, dass überall die gleichen Verhältnisse zu finden seien. Ich habe mich bemüht, den Zusammenhang von Nerv und Muskelfaser etwas systematischer, bei möglichst vielen Thierabtheilungen zu studiren, in der Voraussetzung, dass auf diesem Wege einige der wichtigsten Fragen leichter als auf dem bisher eingeschlagenen erledigt werden könnten. Es war möglich, dass gewisse Einrichtungen, deren genaue Kenntniss uns besonders lieb sein musste, sich bei einzelnen Thieren höher entwickelt, sich der Beobachtung günstiger zeigten, als bei andern, dass also wichtige Fragen bei den einen leichter als bei den andern zu entscheiden waren. Ich untersuchte desshalb nacheinander Muskeln aus sämtlichen Hauptabtheilungen der Wirbelthiere; auch die Wirbellosen wurden berücksichtigt.

Die zur Untersuchung gewählten Muskeln waren, besonders bei grösseren Thieren, die Augenmuskeln, welche sich durch ihre Kleinheit sehr empfehlen. Auch die Zungenbeinmuskeln der Fische, Amphibien und Reptilien, die Intercostalmuskeln der

1) L. BEALE, On the Anatomy of Nerve-fibres and Cells, and the Ultimate Distribution of Nerve-fibres, in: Quarterly Journal of microscop. Science. April 1863. pag. 97—105.

Schlangen, die Muskeln des Oberschenkels, namentlich die Adductoren der Amphibien und Reptilien (Chelonier und Saurier), der Vögel und der kleinen Säugethiere zeigten sich zur Untersuchung sehr geeignet. Bei den Säugethiere erwies sich der *Psoas*, der Isolirbarkeit seiner Fasern wegen, als sehr brauchbar. Eine besondere Berücksichtigung musste endlich noch der für die Lehre von der Muskelirritabilität so wichtige *Sartorius* des Frosches erfahren.

Die Muskeln wurden entweder frisch im noch zuckungsfähigen Zustande untersucht, oder zuvor der Einwirkung verdünnter Säuren überlassen. Essigsäure in der von KÖLLIKER benutzten Verdünnung (8—12 gtt. \bar{A} auf 100 Cubcm. HO) erwies sich als äusserst brauchbar. Sie macht im Verlauf von wenigen Stunden die kleineren Muskeln vollkommen durchsichtig und bringt die Nervenendigungen auf's Klarste zur Anschauung. — Sehr gute Dienste leistete auch Chlorwasserstoffsäure von 1 *pro mille*. Sie löst das Syntonin und verschont die Nerven. Bei den Muskeln der Batrachier konnte durch ihre Anwendung sogar der Uebergang der Axencylinder in die contraktile Substanz nachgewiesen werden, wie weiter unten gezeigt werden wird. — Um einzelne, der ganzen Länge nach isolirte Muskelfasern zu untersuchen, bediente ich mich eines doppelten Verfahrens. Zeigte ein frischer, noch zuckender Muskel eine grosse Spaltbarkeit, liessen sich seine Fasern leicht isoliren, so fasste ich mit der Pincette eine einzelne Faser an ihrem einen Ende und zog sie dann vorsichtig ihrer ganzen Länge nach vom Muskel ab. Hauptsächlich verfuhr ich so bei den Adductoren der Amphibien und einzelner Reptilien und beim *Psoas* der kleineren Wirbelthiere. Gelang es, wie bei den meisten andern Muskeln, nicht, auf die erwähnte Weise frische Fasern zu isoliren, so wendete ich mit mehr oder minder günstigem Erfolge die von KÜHNE eingeführte Methode an. Der zu untersuchende Muskel wurde in eine Mischung von 1 Liter Wasser und 0,1 Gr. Schwefelsäure geworfen und darin 24 Stunden liegen gelassen. Hierauf wurde er in destillirtem Wasser gründlich ausgewaschen und 24 Stunden lang in destillirtem Wasser auf 35—40° C. erwärmt. Durch diese Prozesse wird das die einzelnen Muskelfasern verbindende Bindegewebe in Leim verwandelt und es gelingt nun meist, durch heftiges Schütteln des Muskels in einem Probiergläschen die Fasern zu isoliren. — Alkalien erwiesen sich als ganz unbrauchbar für das Studium der Nervenendigungen. Doch kann man verdünnte Kalilauge, welche in sehr kurzer Zeit auch grössere Muskeln vollkommen durchsichtig macht, zur Untersuchung der Verzweigung dunkelrandiger Nervenfasern benutzen. Da bekanntlich Axencylinder und Kerne nach kurzer Behandlung mit Kalilauge unsichtbar werden und das Nervenmark sich dabei ausserordentlich verändert, kann man die erwähnte Flüssigkeit

nicht zur Untersuchung der Nervenenden anwenden, wie diess neuerdings von NAUNYN geschehen ist.

Ich gehe nun zur Beschreibung der Einrichtungen über, durch welche der Zusammenhang zwischen Nerv und Muskel in den einzelnen Abtheilungen der Wirbelthiere bewerkstelligt wird. Dabei wird es das Bequemste sein, von der Betrachtung der einfacheren Verhältnisse allmählich zur Beschreibung der verwickelteren vorzuschreiten; wir müssen demnach mit den Fischen beginnen.

Muskel und Nerv zeigen bei den **Fischen** im Allgemeinen folgende Verhältnisse. Die meist sehr fein quergestreiften Muskelfasern besitzen im Durchschnitt eine ansehnliche Dicke; ihr Querdurchmesser schwankt wie bei allen übrigen Thieren innerhalb weiter Grenzen: während wir z. B. bei *Perca*, *Leuciscus*, *Anguilla* u. a. meist Fasern von nur 0,05—0,06 Mm. finden, besitzen andere Fische, z. B. *Raja*, Fasern von 0,3—0,4 Mm. Dicke. Ausgezeichnet sind die Muskelfasern der Fische durch die im Durchschnitt geringe Zahl der Muskelkerne; diese sind stets sehr klein (0,004—0,01 Mm.), gedrungen rundlich, lassen oft einen Nucleolus erkennen und liegen dicht unter dem Sarkolemm, immer über der quergestreiften Substanz, so dass sie, von der Fläche gesehen, aussen auf der Muskelfaser zu liegen scheinen.

Die dunkelrandigen motorischen Nervenfasern der Fische besitzen bis zum Eintritt in den Muskel einen Durchmesser von durchschnittlich 0,01 Mm. (ohne SCHWANN'sche Scheide). Die SCHWANN'sche Scheide zeigt in den meisten Fällen nur noch sehr vereinzelte Kerne; je mehr man sich aber dem peripherischen Ende des Nerven nähert, desto zahlreicher werden dieselben. Die Kerne sind länglich, meist so gross wie die Muskelkerne und meist ohne Nucleolus. Das Nervenmark wird von verdünnten Säuren nicht so stark angegriffen, wie das Mark anderer Thiere; selten sieht man auffallende Gerinnungserscheinungen; die doppelten Contouren des Marks haben fast regelmässig einen ununterbrochenen, nur schwach welligen, zuweilen sogar geradlinigen Verlauf. Jede in einen Muskel eintretende Nervenfaser versorgt eine grosse Anzahl von Muskelfasern mit Aesten. Diess geschieht in folgender Weise. Eine Primitivfaser, welche, von Blutgefässen begleitet, in der Regel längs der Muskelfasern hinzieht, sendet, oft in ziemlich schneller Aufeinanderfolge, grössere und kleinere Seitenzweige aus, ohne dabei merklich an Durchmesser abzunehmen. Die kleineren Seitenäste sind sehr zart, ihre Markscheide ist dünn, das Neurilemm (SCHWANN'sche Scheide) kernhaltig; sie kreuzen die Muskelfasern unter

den verschiedensten Winkeln, theilen sich entweder gar nicht — und dann senken sie sich in eine der zunächst an der Stammfaser liegenden Muskelfasern ein —, oder zerfallen in wenige kurze Endäste. Die grösseren Seitenzweige schlingen sich meist in langen Spiraltouren um die Muskelfasern, die sie unter mehr oder weniger spitzen Winkeln schneiden. Ihre Markscheide ist doppelt contourirt, das Neurilemm gewöhnlich kernlos. Sie geben selbst wieder eine Anzahl von Aesten ab, theilen sich wiederholt und laufen schliesslich in eine oft beträchtliche Menge von Endzweigen aus. Hat eine Primärfaser in der eben beschriebenen Weise während einer Strecke ihres Verlaufs eine Anzahl von Seitenästen abgegeben, so theilt sie sich in zwei oder mehr Aeste, die zwischen andern Muskelfasern hinziehen, gleichfalls Seitenzweige aussenden und schliesslich nach wiederholten Theilungen und unter allmählicher Verringerung ihres Querschnittes selbst in Endfasern auslaufen. Eine einzige Nervenfasern kann so mehr als hundert Endigungen besitzen.

Die aus einer letzten Theilung oder seitlichen Abzweigung hervorgehenden Endfasern verhalten sich folgendermaassen. Sie sind äusserst schmal (0,001 — 0,003 Mm.) und besitzen nur eine geringe Länge. Das Neurilemm, welches hier stets Kerne aufweist, setzt sich enganliegend auf die Endfasern fort, ebenso das als eine feine, dunkle Contour erkennbare Nervenmark. Verfolgt man nun eine Endfaser, welche an eine Muskelfaser herantritt, nach ihrem Ende zu, so sieht man, wie die Markscheide ganz allmählich verschwindet; das Neurilemm ist nicht mehr zu unterscheiden und man erkennt als Fortsetzung nur noch einen dünnen Streifen einer äusserst feinkörnigen Masse, die sich in der quergestreiften Substanz ohne Grenze verliert. Zuweilen (z. B. bei *Esox*, *Perca*, *Anguilla*) kommt es vor, dass das Nervenmark mit einer deutlicheren Grenze aufhört, und bei Anwendung starker Vergrösserungen ($\frac{1000}{1}$ und darüber) kann man sich dann mit Hülfe der Mikrometerschraube überzeugen, dass an dieser Stelle der bisher dicht auf dem Sarkolemm aufliegende Nerv herabsteigt, das Sarkolemm durchbohrt, um sich innerhalb der Muskelfaser, dicht unter dem Sarkolemm, als kurzer, blasser Streifen fortzusetzen und ohne Grenze in die Muskelsubstanz überzugehen. In den die grosse Mehrzahl bildenden Fällen, wo das Nervenmark nicht plötzlich aufhört, ist es nicht so leicht, die Durchtrittsstelle des Nerven durch das Sarkolemm zu finden; doch gelingt es gleichfalls, wenn man Schritt für Schritt und immer mit der Schraube die Höhen- und Tiefenverhältnisse prüfend die Endfaser nach der Peripherie zu verfolgt. Reine Profilansichten zu erhalten ist der ausserordentlichen Feinheit der Endfasern wegen äusserst schwer; mir war es unmöglich, aus Profilbildern mit Sicherheit das Verhalten der Nervenendfaser zum Sarkolemm festzustellen. Es

bleibt uns also nur eine Vergleichung der Lagerungsverhältnisse zweier unmittelbar aufeinander folgender Nervenstrecken übrig, die in der That auch das Durchtreten des Nerven durch das Sarkolemm lehrt.

Man wird nicht ohne Grund sagen können, dass die hier mitgetheilten Erscheinungen sich auch auf andere Weise erklären lassen. Das scheinbare Herabsteigen der Endfaser könnte ja durch eine Faltung des Sarkolemm bewirkt sein, wie das z. B. NANN (a. a. O. pag. 485) für den Frosch behauptet. Allein wunderbar wäre dann doch die Regelmässigkeit, mit der die vermeinten Falten kurz vor dem Ende jeder Nervenfaser auftreten sollen. Wir haben aber noch andere Gründe, die uns zwingen auch bei den Fischen das Durchtreten des Nerven durch das Sarkolemm zu behaupten, und diese entspringen aus einer Betrachtung der Verhältnisse der Nervenendigungen bei den übrigen Wirbelthieren.

Die Zahl der eine Muskelfaser versorgenden Endfasern ist bei den Fischen verschieden. Meist sieht man nur eine einzige feine Endfaser an eine Muskelfaser herantreten; zuweilen (z. B. bei *Esox*, *Cyprinus*, *Tinca* u. a.) theilt sich eine Faser in zwei Endäste, die beide zusammen herantreten. Untersucht man sorgfältig eine Muskelfaser ihrer ganzen Länge nach, so findet man, dass sie an verschiedenen, meist weit auseinanderliegenden Stellen eine Endfaser erhält. Ich sah jedoch nie, dass zwei verschiedene Primitivfasern eine und dieselbe Muskelfaser versorgt hätten. Dagegen sind Primitivfasern, die über fünfzig Muskelfasern versorgen, nichts Seltenes.

Verschieden von den bei den Fischen getroffenen Einrichtungen sind die motorischen Endigungen bei den **Amphibien**. Die Muskelfasern dieser Thiere zeichnen sich im Allgemeinen durch einen bedeutenden Querdurchmesser aus. Derselbe beträgt z. B. bei *Bombinator*, *Rana temporaria* und *esculenta* 0,08—0,15 Mm., bei *Hyla* meist weniger (0,06 Mm.); den geringsten Querschnitt (0,03—0,05 Mm.) scheinen die Muskelfasern der geschwänzten Batrachier z. B. die der Tritonen zu besitzen. Die meist zahlreichen Muskelkerne sind gross (0,016—0,03 Mm.), ihr Nucleolus deutlich erkennbar. Sie liegen selten dicht unter dem Sarkolemm, sondern sind durch die ganze quergestreifte Substanz zerstreut. — Die in den Muskel eintretenden motorischen Nervenfasern unterscheiden sich dadurch wesentlich von denen der Fische, dass sie nicht wie diese während eines längeren Verlaufs Seitenzweige allen möglichen Kalibers aussenden, sondern fast nur durch wiederholte Theilungen in eine grössere Zahl von Endfasern auslaufen. Dabei besitzen

die Primitivfasern der Amphibien einen sehr verschlungenen Verlauf, kreuzen häufig die Muskelfasern und ziehen nur selten lange Strecken zwischen zwei nebeneinanderliegenden Muskelfasern hin. Ihr Querschnitt vermindert sich trotz häufig wiederholter Theilungen nicht so bedeutend, wie wir diess bei den Fischen fanden. War z. B. der Durchmesser einer Primitivfaser bei ihrem Eintritt in den Muskel 0,015 Mm., so ist der Durchmesser der aus der letzten Theilung hervorgehenden dunkelrandigen Fasern noch immer 0,008 Mm. So z. B. bei *Bombinator*. Bei *Rana esculenta* und *temporaria* besitzen die letzten noch dunkelcontourirten Fasern einen Durchmesser von 0,003—0,008, bei *Hyla* 0,004—0,005 Mm. Entsprechend dieser noch ganz ansehnlichen Dicke ist auch der Markgehalt der letzten dunkelcontourirten Fasern noch ein beträchtlicher.

Kurz vor ihrem Ende zerfallen, wie KÜHNE zuerst nachgewiesen hat, die dunkelrandigen Fasern durch schnell wiederholte dichotomische Theilung in eine Anzahl kurzer dunkelrandiger Endäste, welche zusammen einen sogen. Endbusch (KÜHNE) bilden. Das die Endäste umhüllende Neurilemm (SCHWANN'sche Scheide) enthält stets einzelne Kerne. Die Endäste treten nun an das Sarkolemm heran, ihr Markgehalt verschwindet ziemlich plötzlich und sie setzen sich als blasse Fasern fort, deren Durchmesser selten mehr als 0,004 Mm., meist 0,002—0,003 Mm. beträgt. Die blassen Fasern (intramuskuläre Axencylinder KÜHNE's, blasse Endfasern KÖLLIKER's) schlagen entweder sogleich eine der Längsaxe der Muskelfaser parallele Richtung ein (wie z. B. bei *Rana esculenta* und *temporaria* und bei *Hyla*), oder sie verlaufen, wie bei *Bombinator*, erst eine Strecke in querrer Richtung, um dann plötzlich ebenfalls einen der Längsaxe der Muskelfaser parallelen Verlauf anzunehmen. Eine Fortsetzung des Neurilemm's ist an ihnen nicht zu unterscheiden. An einzelnen Stellen sind sie mit zarten Kernen besetzt. — Es kam nun darauf an, zu entscheiden, ob die blassen Fasern innerhalb oder ausserhalb des Sarkolemm's liegen. Ersteres behauptet, gestützt auf Anschauung zahlreicher Profilbilder, KÜHNE; KÖLLIKER entscheidet sich für Letzteres, da er sich »mit Bestimmtheit überzeugete, dass viele blasse Endfasern aussen auf den Muskelfasern liegen«.

Nach genauer Untersuchung einer Anzahl reiner Profilbilder bin ich zu der Ueberzeugung gekommen, dass die blassen Endfasern allerdings unter das Sarkolemm treten und zwischen diesem und der quergestreiften Substanz hinziehen. Ich habe mich aber ebenso bestimmt auch davon überzeugt, dass (namentlich bei *Bombinator*) die blassen Endfasern häufig erst eine Strecke weit ausserhalb des Sarkolemm's verlaufen, ehe sie dasselbe durchbohren¹. Sie verlaufen ausserhalb meist in einer

¹) Vergl. auch MARGÓ, a. a. O. pag. 11.

die Längsaxe des Muskels nahezu rechtwinklig schneidenden Richtung, sobald sie aber durch das Sarkolemm getreten sind, nehmen sie, wie schon erwähnt, einen der Längsaxe parallelen Lauf. — Bei Profilansichten (vergl. Fig. V.) sieht man nun Folgendes. Das Sarkolemm erscheint als eine scharfe, doppelcontourirte Linie, welche an der Stelle, wo der bis dahin meist noch dunkelcontourirte Nervenendzweig hindurchtritt, eine Unterbrechung zeigt. Betrachtet man den Nerv genau, so sieht man, dass sein Neurilemm mit dem Sarkolemm verschmilzt, das Mark verschwindet und er sich in Form einer zarten, blassen Faser fortsetzt, welche der quergestreiften Substanz unmittelbar aufliegt, zuweilen in dieselbe eingebettet erscheint. Das Sarkolemm zieht über der blassen Faser hinweg und ist an den Stellen, wo in der letzteren ein Kern liegt, nach aussen hervorgewölbt. Nach dem Ende zu verlieren die Umrisse der intramuskulären, blassen Faser an Deutlichkeit, sie gleicht einer äusserst feinkörnigen Masse, welche sich in der quergestreiften Substanz verliert. — Betrachtet man einen Endbusch mit seinen blassen Fortsetzungen nicht im Profil, sondern von der Fläche, so zeigt sich Folgendes. Die markhaltigen Fasern verlieren ziemlich plötzlich ihre dunklen Umrisse und setzen sich nun entweder je in eine oder in zwei entgegengesetzt verlaufende blasse Fasern fort, deren Anfangstheil meist sichtlich tiefer liegt, als das Ende der markhaltigen Faser. Das Neurilemm legt sich beim Uebergang der dunkelcontourirten in die blasse Faser eng an die letztere an und ist nun nicht mehr gesondert zu erkennen. Die blassen Fasern liegen in gleicher Höhe mit den obersten Querstreifen, zuweilen sehr wenig über denselben. Nach einem verschieden langen Verlauf löst sich die Faser in eine äusserst zart granulirte Masse auf, die allmählich in die Muskelsubstanz übergeht. Scharf zugespitzte Enden, wie sie KÜHNE und KÖLLIKER beschreiben, habe ich nie sehen können; ich bemerkte nur, dass nach längerer Einwirkung verdünnter Säuren die Umrisse der einzelnen Theile schärfer wurden, dass sich die intramuskuläre Faser deutlicher von der Muskelsubstanz abhob. — Für ein direktes Uebergehen der blassen intramuskulären Faser in die quergestreifte Substanz liefert auch folgende, häufig von mir beobachtete Erscheinung einen Beweis. Behandelt man eine Muskelfaser vom Frosch, die ein gutes Bild der Nervenendausbreitung zeigt, mit Chlorwasserstoffsäure von 1 *pro mille*, so wird bekanntlich das Syntonin gelöst, der Nerv aber unversehrt erhalten. Es gelingt nun nicht schwer, den ganzen Muskelinhalt zum Ausfliessen zu bringen, wenn das Sarkolemm an irgend einer Stelle zerrissen ist. Betrachtet man, nachdem der Inhalt des Sarkolemm Schlauches mit den Muskelkernen ausgeflossen ist, eine blasse Endfaser, so sieht man, dass sie ganz continuirlich übergeht in eine breitere, helle, feinkörnige Masse, die häufig noch Spuren der Querstreifung zeigt und

weiter nichts ist als ein Rest der kontraktilen Muskelsubstanz, welcher mit der Nervenfaser auf das Innigste verschmolzen ist (vergl. Fig. III.). Zuweilen haftet an diesen Resten von Muskelsubstanz noch ein Muskelkern, und man kann dann mit Hülfe der Schraube ganz deutlich verfolgen, dass die den Muskelkern umgebende Substanz ununterbrochen in die Nervenendfaser übergeht. Die zunächst mit dem Nerven zusammenhängende Muskelsubstanz wird jedenfalls in ihrem chemischen Verhalten sich der blassen Faser, d. h. dem Axencylinder, nähern, und infolge dessen von der angewandten Säure nicht in dem Maasse angegriffen werden, wie die übrige, von der blassen Faser entfernter liegende, nicht so unmittelbar mit derselben zusammenhängende Muskelmasse. Es wird also auch der chemischen Zusammensetzung nach ein ganz continuirlicher Uebergang zwischen Axencylinder und kontraktiler Muskelsubstanz stattfinden. — Die blassen Endfasern müssen wir, KÜHNE's Beispiel folgend, für Fortsetzungen des Axencylinders ansehen, da weder Neurilemm noch Markscheide sich mit unter das Sarkolemm begeben; mit KÜHNE können wir sie also von ihrem Eintritt in die Muskelfaser an intramuskuläre Axencylinder nennen.

Eine besondere Berücksichtigung müssen noch die blassen Kerne erhalten, welche an den intramuskulären Axencylindern gefunden werden. Dieselben sind bekanntlich nach KÜHNE ziemlich complicirt gebaute Organe, und sollen — abgesehen von der Grösse — eine entfernte Aehnlichkeit mit PACINI'schen Körperchen haben. Ich kann nach Untersuchung dieser Gebilde bei *Rana esculenta* und *temporaria*, *Hyla arborea* und *Bombinator igneus* mich nicht an KÜHNE's Angaben anschliessen. Alles, was ich ermitteln konnte, besteht in Folgendem. Die erwähnten Körper sind zarte Kerne von durchschnittlich 0,04 Mm. Länge. Ihre Form ist bei *Rana esculenta* länglich elliptisch und häufig an einem oder zwei Enden zugespitzt. Bei *Rana temporaria* sind sie meist etwas gedrungener, bei *Bombinator* zuweilen fast kreisrund; bei *Hyla* sind sie länglich elliptisch. Ein Nucleolus ist nie in ihnen wahrzunehmen; häufig erscheinen sie durch körnige Niederschläge getrübt. Sie sind stets kleiner als die Muskelkerne, meist um das Zweifache, und scheinen nicht auf dem intramuskulären Axencylinder aufzusitzen, sondern in der äussersten Schicht desselben eingebettet zu sein. Endständig sah ich sie nicht. In allen Fällen stimmen sie, wie schon KÖLLIKER hervorhebt, in Grösse und Bau mit den Kernen der extramuskulären Nervenfasern überein, nur werden die letzteren, weil sie ausserhalb des Sarkolemm's liegen, leichter von Reagentien angegriffen. Die Kerne der intramuskulären Axencylinder erscheinen desshalb mit zarteren Umrissen als die extramuskulären Kerne.

Es fragt sich nun, welche Bedeutung diese intramuskulären Kerne besitzen. Ohne Zweifel sind es die persistirenden Kerne der Zellsubstanz, aus der in früheren Entwicke-

lungszuständen der intramuskuläre Theil des Nerven sich gebildet hat. Dass die Kerne bei der Fortpflanzung des Reizes vom Nerven auf den Muskel mitwirken sollten, ist sehr unwahrscheinlich, da sie stets auf der dem Sarkolemm zugekehrten Seite des Axencylinders liegen und somit gar nicht oder doch nur sehr wenig mit der quergestreiften Masse in Berührung sind. Ueber ihre Funktion lässt sich ebenso wenig etwas Sicheres sagen, wie über die Funktion der Muskelkerne; vorläufig haben sie für uns nur ein genetisches Interesse.

Ueber die quantitativen Verhältnisse der eine Muskelfaser versorgenden blassen Fasern verdanken wir KÜHNE die ersten Mittheilungen. Er fand, dass längere und grössere Muskelfasern eine grössere Anzahl von Nervenästen erhielten, während an die feineren Muskelfasern oft nur ein einziges Aestchen trat. Die Zahl der intramuskulären Fortsetzungen des ursprünglich einfachen Axencylinders ist sehr wechselnd und wächst häufig dadurch bedeutend, dass die intramuskulären Fasern selbst wiederholte Theilungen eingehen. Auch treten nicht selten, wie bereits KÜHNE abbildet und auch KÖLLIKER angiebt, blasse Fasern seitlich von einem dunkelcontourirten Endast ab, um sich direkt durch das Sarkolemm zu senken (vgl. Fig. IV.). Selten findet man nur einen einzigen intramuskulären Axencylinder in einer Muskelfaser; bei sehr grossen Muskelfasern von *Rana* und *Bombinator* laufen die Zweige eines Endbusches zuweilen in 15—20 blasse Fasern aus. *Hyla* besitzt durchschnittlich ziemlich dünne Muskelfasern (0,06 Mm.) und dem entsprechend ist hier die Zahl der Endfasern gering. — Geht, wie man z. B. bei *Bombinator* häufig zu sehen Gelegenheit hat, eine grosse Anzahl blasser Fasern aus sehr wenigen dunkelrandigen Endzweigen hervor, so sind die intramuskulären Axencylinder schwächer und gehen nach kurzem Verlauf in die kontraktile Muskelsubstanz über. Ist dagegen unter übrigens gleichen Verhältnissen die Zahl der blassen Fasern geringer und der Zahl der extramuskulären, markhaltigen Endzweige nahezu gleich, so besitzen die ersteren eine oft sehr ansehnliche Länge (bis 0,4 Mm.) und einen grösseren Querschnitt.

Die hier geschilderten Verhältnisse beziehen sich, hauptsächlich soweit sie den intramuskulären Nervenapparat betreffen, nur auf die ungeschwänzten Amphibien. Abweichende Einrichtungen treffen wir bei geschwänzten, z. B. den Tritonen. Wie schon erwähnt, besitzen hier die Muskelfasern einen verhältnissmässig geringen Querschnitt (0,04—0,05 Mm.), aber sehr grosse Muskelkerne (0,025—0,03 Mm.). Die Nervenfasern bilden keine Endbüsche, sondern treten mit einem einfachen, etwa 0,003 Mm. dicken, dunkelrandigen Endast an jede Muskelfaser heran. Sie durchbohren das Sarkolemm und gehen in einen kurzen ziemlich breiten Streifen einer zart granulirten Substanz über,

welche direkt mit der kontraktile Substanz in Zusammenhang steht. Der blasse, breite, intramuskuläre Streifen ist offenbar eine Fortsetzung des Axencylinders und entspricht den blassen Endfasern oder intramuskulären Axencylindern der ungeschwänzten Amphibien. Die Einrichtungen bei den Tritonen bilden eine Uebergangsstufe zu den bei Reptilien ausgebildeten Verhältnissen, die wir sogleich betrachten werden. — Bei *Salamandra maculata* gehen die Nervenfasern eine ziemliche Strecke vor ihrem Durchtritt durch das Sarkolemm in blasse, marklose Fasern über, die sich meist ein oder wenige Male theilen. Die unter dem Sarkolemm gelegene Fortsetzung des Nerven besteht in einem kurzen Streifen feinkörniger Substanz, der in die quergestreifte Masse übergeht. Der Querschnitt der Nervenfasern nimmt während des intermuskulären Verlaufs allmählich und um ein Beträchtliches ab. Endbüsche kommen nicht vor.

In Bezug auf das bei den Amphibien bestehende Verhältniss der Zahl der Primitivfasern zur Zahl der von ihnen versorgten Muskelfasern mag kurz Folgendes erwähnt sein. Nach REICHERT'S Untersuchungen kommen beim Brusthautmuskel des Frosches ungefähr 18 Muskelfasern auf eine Primitivfaser; beim *Sartorius* werden etwa 15 Muskelfasern von einer Nervenfasern versorgt. Aehnlich ist das Verhältniss in anderen Muskeln, doch schien es mir, als nähme in vielgebrauchten Muskeln die relative Menge der Primitivfasern zu. Die Zahl der aus einer Nervenfasern hervorgehenden Endfasern schwankt zwischen ziemlich weiten Grenzen, doch dürfte dieselbe nur selten die Zahl 50 überschreiten. Bei den Tritonen und Salamandern finden weniger zahlreiche Theilungen statt, und jede einzelne Nervenfasern endigt desshalb mit einer geringeren Zahl von Endästen. — Bei den Amphibien sah ich schliesslich ebenso wenig wie bei den Fischen, dass eine und dieselbe Muskelfaser von zwei verschiedenen Primitivfasern versorgt worden wäre.

Von grossem Interesse sind die Apparate, durch welche bei den **Reptilien** der Zusammenhang zwischen Nerv und Muskel vermittelt wird. Die Muskelfasern der Reptilien besitzen im Durchschnitt einen nur mässigen Querdurchmesser; derselbe schwankt zwischen 0,04 und 0,07 Mm. Die Muskelkerne sind viel kleiner als die der Amphibien und messen 0,009—0,02 Mm., meist 0,01 Mm. Ein Nucleolus fehlt ihnen fast nie. Häufig umhüllt die Kerne ein spindelförmiges Protoplasmahäufchen, welches bei der Entwicklung der Muskelfaser nicht in quergestreifte Substanz umgebildet worden ist. Die Kerne liegen nicht dicht unter dem Sarkolemm, sondern werden allseitig von quergestreifter Masse umgeben. Ihre Zahl ist sehr veränderlich, doch meist nicht unbeträchtlich. — Die

dunkelrandigen Nervenfasern sind bei ihrem Eintritt in den Muskel selten mehr als 0,015 Mm. dick. Die sie umgebende Scheide ist nur sparsam mit kleinen Kernen besetzt. Während ihres Verlaufs zwischen den Muskelfasern theilen sie sich einige Mal, bilden z. B. bei *Testudo* nicht selten Plexus und treten häufig erst nach langem vielfach geschlungenen Verlaufe an ihre Muskelfasern heran. Sie besitzen kurz vor ihrem Durchtritte durch das Sarkolemm noch einen ansehnlichen Querschnitt (0,003—0,005 Mm.) und lassen die Markscheide meist bis dicht an die Durchtrittsstelle verfolgen. Es tritt nun je eine dunkelrandige Endfaser an jede Muskelfaser heran, durchbohrt das Sarkolemm mit Verlust von Neurilemm und Mark und der Axencylinder verbreitert sich zu einer rundlichen Platte von äusserst zart granulirter Masse, welche zwischen Sarkolemm und quergestreifter Substanz liegt und in die letztere übergeht.

Die Nervenendplatte besitzt bei verschiedenen Reptilien verschiedene Dimensionen. Bei *Tropidonotus*, *Anguis* und *Lacerta* fand ich sie am meisten entwickelt. Sie füllt hier eine über sie hinwegziehende, kugelhaubenförmige Ausstülpung des Sarkolemm's vollkommen aus, besitzt eine Breite von 0,03—0,055 Mm. und eine Höhe von etwa 0,005 Mm. In der oberflächlichsten Schicht der Endplatte eingebettet liegen eine Anzahl Kerne, welche genau den Kernen des extramuskulären Nerven gleichen. Die Grösse der Kerne beträgt bei *Tropidonotus* und *Anguis* 0,006—0,008 Mm., bei *Lacerta* 0,0045—0,006 Mm. Bei *Testudo* ist die Endplatte verhältnissmässig klein und dünn; sie stülpt das Sarkolemm nicht nach aussen hervor und stellt eine unregelmässig begrenzte, feinkörnige Masse dar, die selten die Breite von 0,02 Mm. überschreitet. — Die Zahl der in der Endplatte befindlichen Kerne wechselt selbst bei verschiedenen Fasern desselben Muskels ziemlich bedeutend. Bei *Tropidonotus* und *Lacerta* sind meist 6—10, bei *Anguis* 7—8, bei *Testudo* nur 2—3 vorhanden. Nicht immer lässt sich ein Nucleolus in denselben nachweisen. Von den stets um ein Beträchtliches grösseren mit Nucleolus versehenen Muskelkernen sind die Kerne der Endplatten leicht zu unterscheiden.

Die chemische Beschaffenheit der Endplatte gleicht der der intramuskulären Axencylinder bei den Amphibien. Stark verdünnte Säuren, wie Essigsäure, Schwefelsäure und Chlorwasserstoffsäure von 1 *pro mille*, wirken am wenigsten zerstörend ein und lassen Kerne, Sarkolemm, Neurilemm und Nerv am längsten unversehrt. Dagegen bringen alkalische Flüssigkeiten, wie Natron und Kalilauge, schnell Endplatten nebst Kernen zum Verschwinden, während Nervenmark und Neurilemm stark aufquellen. — Bei längerem Aufbewahren der Muskelfasern in schwach sauern Flüssigkeiten stellt sich allmählich eine ziemlich scharfe Grenze zwischen der unteren Fläche der Endplatte und der quergestreiften

Muskelsubstanz her, die jedoch keineswegs von einer Membran herrührt. Zwischen Endplatte und Muskelinhalt liegt keine Membran; zwischen beiden existirt vielmehr während des Lebens ein ununterbrochener, wenngleich ziemlich schneller Uebergang. — Dass die Endplatte wirklich eine Verbreiterung des Axencylinders ist, zeigt sowohl die direkte Beobachtung des Zusammenhangs beider, als auch das chemische Verhalten der Endplatte. Bei genauen Profilansichten von Endplatten, die mit stark verdünnter Essigsäure oder Chlorwasserstoffsäure behandelt wurden und bei denen die Eintrittsstelle des Nerven deutlich und frei vorliegt (nicht von Blutgefässen oder Kernen bedeckt ist), sieht man nicht selten, dass die Endplatte sich eine Strecke weit in die dunkelcontourirte Nervenfaser hinein fortsetzt, in Gestalt eines blassen, zartgekörnten Stranges. Offenbar ist letzteres der Axencylinder. Dasselbe sieht man bei Ansichten von der Fläche, jedoch minder deutlich. — Das Neurilemm bildet mit dem Sarkolemm nicht einen einzigen communicirenden Schlauch, sondern überkleidet meist noch einen Theil des die Endplatte überziehenden Sarkolemm's, bevor es mit demselben verschmilzt. Häufig liegen auch in diesem Abschnitte des Neurilemm's einige Kerne, die denen der Endplatte gleichen. Die Kerne der Endplatte besitzen ebensowenig eine complicirte Struktur, wie die Kerne, welche wir in den blassen, intramuskulären Fasern der Amphibien fanden. Auch sie sind nur die Kerne derjenigen Zellmasse, aus deren Protoplasma in einer früheren Entwicklungsperiode die Nervenendplatte sich gebildet hat.

Jede Muskelfaser scheint nur eine einzige Endplatte zu besitzen. Zuweilen tritt eine Nervenfaser mit zwei ganz kurzen dunkelrandigen Endästen an eine Platte heran; meist geht die Endplatte jedoch nur aus einem einzigen Nervenast hervor. Die einzelnen in den Muskel eintretenden Nervenfasern versorgen in der Regel eine viel geringere Anzahl von Muskelfasern, als die Primitivfasern der Amphibien und Fische. Selten wird die Zahl der zu einer einzelnen Primitivfaser gehörigen Endplatten die Zahl 10 übersteigen.

Im Wesentlichen dieselben Einrichtungen wie bei den Reptilien treffen wir bei den **Vögeln**. Hier hält es ganz besonders schwer, einzelne Muskelfasern zu isoliren, da reiche Netze von Bindegewebsfasern und Blutgefässen dieselben fest untereinander verbinden. Der Querdurchmesser der Muskelfasern ist im Mittel noch etwas geringer als der der Reptilien; er schwankt zwischen 0,03 und 0,07 Mm.; die ovalen Muskelkerne sind klein, meist 0,006—0,008 Mm. lang und nicht sehr zahlreich. Sie liegen dicht unter

dem Sarkolemm, wölben dasselbe häufig nach aussen hervor, so dass es zuweilen den Anschein hat, als lägen sie in demselben drin. Im Innern der quergestreiften Substanz, die oft auch zur Längsstreifung sehr geneigt ist, liegen keine Muskelkerne. Ein Nucleolus lässt sich nicht immer in ihnen nachweisen. — Die Nervenprimitivfasern besitzen beim Eintritt in den Muskel einen mittleren Durchmesser von 0,015 Mm. Kurz vor ihrem Durchtritt durch's Sarkolemm messen sie oft noch 0,008 Mm., verschmälern sich jedoch meist noch auf 0,003—0,006 Mm. Sie verlaufen im Allgemeinen wie die Nervenfasern der Reptilien, umspinnen nicht selten die Muskelfasern in mannichfachen Windungen und theilen sich mehr oder minder häufig, bevor sie an ihre Muskelfasern treten. Das Neurilemm enthält nach der peripherischen Ausbreitung des Nerven zu zahlreiche Kerne. Die Markscheide des Nerven besitzt bis dicht an das Sarkolemm heran deutlich doppelte Umrisse. Nachdem der Nerv nun das Sarkolemm durchbohrt hat, breitet er sich flächenartig aus, geht in eine Nervenendplatte über, die, wenn sie ansehnlichere Dickendimensionen besitzt, durch Hervorwölbung des Sarkolemm's einen Nervenhöcker bildet. Wie bei den Reptilien besteht die Nervenendplatte aus einer zart granulirt erscheinenden Masse, welche die direkte Fortsetzung und Verbreiterung des Axencylinders der herantretenden Nerven-faser ist. Ihre oberflächlichste Schicht enthält gleichfalls Kerne, die den Kernen der extra-muskulären Nerven-faser gleichen.

Die Grösse der Endplatte ist auch bei den Vögeln eine sehr verschiedene. Sehr entwickelte Endplatten findet man bei hühnerartigen Vögeln, z. B. *Meleagris gallopavo*, *Gallus domesticus* u. a. Ihre Grösse beträgt hier nicht selten 0,05 Mm. Auch die Tauben besitzen ganz ansehnliche Platten, die jedoch selten eine bedeutendere Dicke erreichen. Sehr flach und zart sind die Endplatten von finkenartigen Vögeln, z. B. von *Fringilla canaria*; selten übersteigt ihr Querdurchmesser 0,03 Mm. — Die Zahl der in die Platte eingebetteten Kerne schwankt sehr beträchtlich, selbst bei Fasern eines und desselben Muskels. Meist zählt man 6—10, selten bis 20 Kerne. Bei *Fringilla* sind zuweilen nur 3 vorhanden. — Die Grösse der Kerne der Endplatte ist überall ziemlich gleich und beträgt 0,006 Mm. Die kleinsten Kerne (*Meleagris*) massen 0,003, die grössten 0,007 Mm. Zuweilen besitzen sie ein kleines Kernkörperchen. — Das Neurilemm verhält sich zum Sarkolemm ebenso wie bei den Reptilien.

Die Anzahl der Muskelfasern, welche von einer in den Muskel isolirt eingetretenen Primitivfaser versorgt werden, schwankt zwischen ziemlich weiten Grenzen. Während z. B. bei hühnerartigen Vögeln zahlreiche Theilungen der Nerven-faser in zwei und mehr Aeste eine gewöhnliche Erscheinung sind, laufen bei anderen die Nervenfasern nur in

äusserst wenige Endäste aus, innerviren folglich eine geringere Anzahl von Muskelfasern. Keine Muskelfaser scheint mehr als eine einzige Endplatte zu erhalten.

Die motorischen Nervenendapparate der **Säugethiere** gleichen fast vollständig denen der Vögel, sind im Allgemeinen jedoch etwas stärker entwickelt. Ihre Untersuchung ist mit viel weniger Schwierigkeiten verbunden als die Untersuchung der Endigungen in Vögelmuskeln, da die meisten Muskelfasern der Säuger schon im frischen Zustande leicht isolirt und somit nach den verschiedensten Methoden untersucht werden können. Bei kleineren Säugethiere, wie *Lepus*, *Cavia* u. a., ist der *Psoas* sowie die Adductorengruppe des Oberschenkels sehr zu empfehlen; bei grösseren, z. B. *Equus*, *Bos*, *Canis*, *Sus* u. a., wird man am besten Augenmuskeln wählen.

Die Muskelfasern aller Säuger zeichnen sich durch ihren verhältnissmässig sehr geringen Querdurchmesser aus; derselbe beträgt meist nur 0,035 Mm., häufig nur 0,02 Mm., wohl nie mehr als 0,06 Mm. Die Muskelkerne sind grösser als die der Vögel, messen 0,006—0,012 Mm., sind nicht zahlreich und liegen stets dicht unter dem Sarkolemm, welches sie meist nach aussen hervorwölben. In der quergestreiften Substanz liegen keine Kerne. Häufig enthalten die Kerne einen Nucleolus. — Die Nervenprimitivfasern besitzen dieselben Dimensionen wie die der Vögel, zeichnen sich aber durch zwei Verhältnisse vor den motorischen Fasern der meisten Vögel und aller andern Wirbelthiere aus. Sie theilen sich nämlich innerhalb des Muskels gar nicht, oder doch nur ein bis zwei Mal; jede Nervenfaser innervirt somit nur eine oder sehr wenige Muskelfasern. Dem entsprechend ist auch der Durchmesser der dunkelrandigen Fasern kurz vor dem Eintritt in die Muskelfaser noch ein ansehnlicher; er misst nicht selten 0,04 Mm.; meist 0,004—0,007 Mm. — Ein zweites Verhältniss, das die Nervenfasern der Säugethiermuskeln kennzeichnet, ist der gerade, wenig geschlungene Verlauf. Die meisten Nervenfasern gehen, sobald sie in den Muskel eingetreten sind, auf dem kürzesten Wege zu ihren Muskelfasern und berühren auf ihrem intramuskulären Verlauf nur eine kleine Zahl von anderen Muskelfasern. Die Folge dieses Verlaufs ist, dass die Nervenendapparate benachbarter Muskelfasern nahe beieinander liegen, ein Umstand, der für die Untersuchung von grosstem Vorthail ist. Ist man bei Durchmusterung eines Bündels von Muskelfasern unter dem Mikroskop einmal auf eine Nervenendplatte gestossen, so kann man sicher sein, in ihrer Nähe an den benachbarten Muskelfasern gleichfalls Endplatten zu finden. Bei

schwachen Vergrösserungen (z. B. $\frac{200}{1}$) hat man oft eine grosse Anzahl von Endplatten gleichzeitig im Gesichtsfeld¹.

Ein anderer für die Untersuchung sehr günstiger Umstand liegt in der Beschaffenheit der Endplatten selbst. Dieselben besitzen nämlich in fast allen Fällen eine ansehnliche Höhe, einen starken Dickendurchmesser; wir treffen desshalb an den Muskelfasern der Säuger die ausgebildetsten Nervenhöcker an. Da die Muskelfasern meist sehr dünn sind, kommt es vor, dass die Nervenendplatte fast den halben Umfang der Muskelfaser umgreift. In der Regel umfasst sie jedoch einen geringeren Theil des Umfangs. — Die Grösse der Endplatte schwankt zwischen ansehnlichen Grenzen und beträgt meist zwischen 0,04 und 0,06 Mm. Die kleinsten Endplatten, die ich fand, massen 0,02 Mm., die grössten 0,07 Mm. Der Dickendurchmesser der Nervenendplatten ist in der Mitte oder nahe der Mitte am grössten und nimmt nach der Peripherie zu stetig ab. Er erreicht in der Mitte zuweilen die Grösse von 0,008 Mm. Ausführlichere Grössenangaben² sind der Veränderlichkeit wegen überflüssig, der die Grösse der Endplatten selbst eines und desselben Muskels unterliegt.

Wie die Grösse der Endplatte schwankt auch die Zahl der oberflächlich in dieselbe eingelagerten Kerne. Beim Schwein findet man häufig bis 20 Kerne, beim Rind zuweilen nur 4; beim Kaninchen 7—10, beim Meerschweinchen 6—9 u. s. w. — Die Kerne sind elliptisch, meist noch einmal so lang als breit, besitzen zuweilen einen Nucleolus und messen 0,005—0,01 Mm.

Die Endplatte liegt nun ganz entschieden unter dem Sarkolemm, nicht auf demselben. Endplatte und kontraktile Substanz berühren sich direkt, sind nicht durch eine Membran von einander getrennt. Leichter als bei Reptilien und Vögeln kann man sich bei den Säugethieren auf's Bestimmteste davon überzeugen, dass das Sarkolemm über, nicht unter der Endplatte hinwegzieht. Zur Entscheidung dieses Punktes sind namentlich solche Endplatten zu empfehlen, die möglichst wenige Kerne enthalten, z. B. die Endplatten des Meerschweinchens. Untersucht man dieselben im frischen Zustande oder nach Behandlung mit verdünnter Essig- oder Chlorwasserstoffsäure, so sieht man mit unzweideutiger Klarheit, dass das Sarkolemm, sobald es an die Peripherie der Endplatte gelangt ist, sich an die vom Muskel abgewandte Seite der Platte anlegt und die ganze

1) Vgl. auch KRAUSE, a. a. O. pag. 150 u. Figg. 4 u. 7.

2) Vgl. auch die mit den meinigen übereinstimmenden Grössenangaben bei KRAUSE, a. a. O. pag. 148 und 149.

Platte überzieht. Natürlich ist hier nur von vollkommen genauen Profilansichten die Rede, bei denen das Sarkolemm und die die Endplatte überkleidende Membran gleichzeitig als ganz scharfe Contouren erscheinen müssen. — Es wäre ja nun denkbar, dass das Sarkolemm sich in zwei Lamellen spalte, zwischen denen die Endplatte eingeschlossen läge; doch auch davon, dass diess nicht der Fall ist, kann man sich bei ganz reinen Profilansichten mit grösster Sicherheit überzeugen, namentlich bei Präparaten, die etwa vier Tage lang in Chlorwasserstoffsäure von 1 *pro mille* lagen. Bei diesen hat sich die Endplatte an ihrer ganzen Peripherie abgerundet und scharf von der überkleidenden Membran und dem Inhalt der Muskelfaser abgehoben. Nirgends lässt sich eine unterhalb der Platte hinziehende Membran erkennen. Sollte jedoch Jemand durch solche Bilder immer noch nicht davon überzeugt sein, dass die Endplatte unter dem Sarkolemm liegt, so braucht man nur Kalilauge zu dem vorher mehrere Tage lang mit verdünnter Chlorwasserstoffsäure behandelten Präparat zuzusetzen. Am besten ist es, die Kalilauge hinzutreten zu lassen, während man eine in genauer Profillage befindliche Endplatte unter dem Mikroskop fixirt. Sobald die alkalische Flüssigkeit herantritt, verschwinden Endplatte, Kerne und Muskelinhalt und nur das Sarkolemm bleibt erhalten, das sich, wie man nun mit überraschender Klarheit sieht, über die nunmehr fast unkenntliche Endplatte hinwegwölbt. Man sieht, dass der Nervenhöcker der Muskelfaser in der That durch eine kugelhaubenförmige Ausstülpung des Sarkolemm's gebildet wurde, innerhalb deren die Endplatte lag. Eine Fortsetzung des Sarkolemm's zwischen Nervenhöcker und Muskelinhalt lässt sich jetzt auf keine Weise erkennen. Der an das Sarkolemm herantretende dunkelrandige Nerv ist nach der Behandlung mit Kalilauge noch deutlich wahrzunehmen.

In Betreff der Lage der Endplatte muss ich KRAUSE somit auf das Bestimmteste widersprechen. Zwar habe ich bei dem Thiere, das KRAUSE hauptsächlich zur Untersuchung benutzte, bei der Katze, mich nicht nach allen Methoden von der intramuskulären Lage der Endplatte zu überzeugen gesucht, da ich über dieselbe bei *Lepus*, *Cavia* und *Talpa* schon zur Gewissheit gelangt war; indessen wird es wohl Niemand geben, der glaubt, dass dieses Grundverhältniss, die Lage des Sarkolemm's zur Endplatte, bei verschiedenen Thieren verschieden sein könne. Ist für ein einziges Thier nachgewiesen, dass die Endplatte wirklich innerhalb des Sarkolemm's liegt, so muss diess bei allen so sein.

Wie bei Reptilien und Vögeln sind auch die Endplatten der Säugethiere direkte Fortsetzungen und Ausbreitungen des Axencylinders. Auch hier kann man bei Profil- und Flächenansichten häufig sehen, wie die feingranulirte Substanz der Endplatte sich in Form eines rundlichen, oft ziemlich weit zu verfolgenden Stranges in die dunkelcon-

tourirte Nervenfaser hinein fortsetzt. Dass dieser blasse Strang nur der Axencylinder sein kann, scheint mir ausser allem Zweifel zu stehen, da auch sein chemisches Verhalten vollkommen das des Axencylinders ist. Das Nervenmark hört dicht an der Durchtrittsstelle des Nerven durch das Sarkolemm auf.

Ganz entgegengesetzt dieser hier begründeten Ansicht von der Natur der Nervenendplatte ist die von KRAUSE. Nach KRAUSE stellen nämlich die Endplatten Gebilde dar, deren Bau im Wesentlichen mit den sogenannten terminalen Körperchen der sensibeln Nerven übereinstimmt. Die eigentliche Fortsetzung der Nervenfasern bilden nach KRAUSE eine oder mehrere sehr kleine, blasser Fasern, welche in der Endplatte, der zart granulirten Masse, liegen und mit knopf- oder kolbenförmigen Anschwellungen endigen sollen. Diese feinsten, blassen Endfasern würden somit den bekannten blassen Terminalfasern, die zartkörnige Substanz der Endplatte aber dem sogenannten Innenkolben der Terminalkörperchen (PACINI'schen Körperchen und Endkolben) entsprechen. Die die Endplatte überkleidende Membran, welche nach KRAUSE eine Ausbreitung des Neurilemms ist, würde der bindegewebigen Hülle der terminalen Körperchen gleichzusetzen sein. — Auch hierin kann ich nicht mit KRAUSE übereinstimmen. Ich konnte mich nicht davon überzeugen, dass die angeblichen Terminalfasern normale, regelmässig vorkommende Gebilde und Fortsetzungen der Nervenfasern sind; in der grossen Mehrzahl der Fälle konnte ich in der Endplatte überhaupt nichts finden, was einer feinen, blassen Faser geglichen hätte, und nie habe ich mit zuverlässiger Bestimmtheit eine wirkliche blasser, in der Endplatte gelegene faserartige Fortsetzung der Nervenfasern erkennen können. Zur Entscheidung dieses Punktes können nur reine Flächenansichten benutzt werden, und zwar kann man nur solche Endplatten benutzen, die sehr wenig Kerne besitzen. Die Endplatten der Katze, die KRAUSE zur Untersuchung benutzte, enthalten eine zu grosse Anzahl von Kernen, zwischen denen nur wenig von der eigentlichen Substanz der Endplatte sichtbar bleibt. Man ist hier vor Täuschungen durchaus nicht sicher. In den Endplatten des Menschen, die weniger Kerne aufweisen, bildet KRAUSE keine Terminalfasern ab¹. Untersucht man Endplatten, die möglichst frei von Kernen sind, wie die des Meerschweinchens in frischem Zustande oder nach Behandlung mit verdünnten Säuren, so wird man nicht im Stande sein, wirkliche Terminalfasern zu finden. Man sieht im Gegentheil, wie schon erwähnt, gar häufig den Axencylinder der dunkelcontourirten Nervenfasern direkt in die Substanz der Endplatte übergehen. — Ferner spricht gegen die KRAUSE'sche Ansicht das chemische

1) KRAUSE, a. a. O. Tab. VI, Fig. 1 u. 2.

Verhalten der Endplatte. Dieselbe müsste, wenn sie der Substanz des Innenkolbens der terminalen Körperchen entspräche, offenbar eine dieser ähnliche chemische Beschaffenheit besitzen. Diess ist jedoch nicht der Fall. Die Endplatte wird z. B. von Alkalien, wie Kali und Natron, viel heftiger angegriffen als der Innenkolben; die Endplatte verschwindet fast vollständig, während im Innenkolben Veränderungen ganz anderer Art vor sich gehen.

Wären KRAUSE's Angaben richtig, so würden wir sogar genöthigt sein, die Nervenendplatte (d. h. die feingranulirte Substanz) für eine Verbreiterung oder Anschwellung der Markscheide, die Terminalfaser in der Endplatte aber für die direkte Fortsetzung des Axencylinders anzusehen. Der sogenannte Innenkolben der Terminalkörperchen ist nämlich, wie ich beweisen zu können glaube¹, in der That weiter nichts als eine verdickte, etwas modificirte Markscheide, die blasser Terminalfaser der PACINI'schen Körperchen und Endkolben aber der Axencylinder selbst. Da wir nun nach KRAUSE in den motorischen Endplatten genau dieselben Verhältnisse antreffen, wie in den sensibeln terminalen Körperchen, müssen wir auch bei ihnen die kleinen, blassen Endfasern für Axencylinder, die Substanz der Endplatte für eine Verbreiterung des Nervenmarkes halten. Abgesehen davon, dass die Rolle, welche das Nervenmark bei der Leitung und Uebertragung der Erregung spielt, höchst wahrscheinlich nur von sehr untergeordneter Wichtigkeit ist (man erinnere sich an das Fehlen des Markes in den blassen oder REMAK'schen Nervenfasern), lässt auch ein Vergleich mit den motorischen Endapparaten niederer Wirbelthiere, wie der Amphibien und Fische und die Betrachtung des allmählichen Uebergangs, der zwischen diesen Einrichtungen und denen der höheren Wirbelthiere besteht, ein Vergleich endlich mit den Endplatten der elektrischen und pseudoelektrischen Organe, — diess Alles lässt nur die Annahme zu, dass die Substanz der Endplatte eine Endanschwellung des Axencylinders ist. Und diess bestätigt ja auch die direkte Beobachtung. Ich stehe somit nicht an, die Endplatten in den Muskeln der Säugethiere, Vögel und Reptilien für direkte Fortsetzungen des Axencylinders anzusehen.

Ausser der Beschaffenheit der Endplatte und ihren Beziehungen zum Nerven und zum Sarkolemm haben wir nun noch das Verhalten derselben zur kontraktilen, quergestreiften Substanz zu berücksichtigen. Nach Untersuchung zahlreicher frischer sowohl als mit Säuren behandelter Endplatten bin ich zu der Ueberzeugung gekommen, dass ein continuirlicher, wenngleich ziemlich schneller Uebergang der granulirten Masse der Endplatte

¹) Ich muss hier auf einen demnächst erscheinenden Aufsatz verweisen.

in die quergestreifte Substanz stattfindet. Untersucht man Flächenansichten von Endplatten, die entweder frisch oder nur kurze Zeit der Einwirkung saurer Flüssigkeiten (stark verdünnte Essigsäure, Chlorwasserstoffsäure) ausgesetzt waren, so sieht man die scheibenförmige Endplatte an ihrer Peripherie keineswegs von einer scharfen Contour umgrenzt, wie diess z. B. KRAUSE¹ zeichnet; die feinkörnige Substanz verliert sich vielmehr an der Peripherie der Endplatte ganz allmählich, ohne scharfe Grenze auf der quergestreiften Substanz. Nirgends kann man die Stelle bestimmen, wo die Endplatte aufhört. Erst nach tagelanger Einwirkung der Säuren, jedoch auch dann nicht immer, macht sich eine schärfere Begrenzung im Umfange der Endplatte bemerkbar. — Bei der Betrachtung vollkommen reiner Profilansichten kann man gleichfalls deutlich erkennen, dass es keine scharfe Grenze zwischen der unteren Fläche der Endplatte und der kontraktilen Substanz giebt. Endplatte und Muskelinhalt berühren sich durchaus nicht so, wie etwa Collectorplatte und Condensatorplatte sich berühren, sondern es findet zwischen beiden Substanzen ein ununterbrochener, wenngleich schneller Uebergang statt. Da dieser Uebergang jedoch überall auf einen sehr kleinen Raum (etwa 0,001 — 0,002 Mm.) beschränkt ist, erhält man bei Anwendung schwacher Vergrösserungen ($\frac{200}{4} - \frac{300}{4}$) den Eindruck, als ob zwischen Endplatte und quergestreifter Masse eine ziemlich scharfe Grenze existire. Nach mehrtägiger Einwirkung von Säuren, namentlich verdünnter Chlorwasserstoffsäure oder doppelt-chromsaurem Kali, verschwindet der Uebergang der beiden Substanzen; es stellt sich nun eine schärfere Grenze her, die jedoch keineswegs der optische Ausdruck einer Membran ist.

Das Verhalten des Neurilemms zum Sarkolemm ist nicht leicht zu ermitteln. Zuweilen scheint es, als verbreitere sich das Neurilemm direkt zu der die Endplatte überkleidenden Membran, die man dann mit fast demselben Rechte zum Neurilemm wie zum Sarkolemm rechnen könnte. In anderen, sehr zahlreichen Fällen sieht man jedoch deutlich, dass das Neurilemm an der Stelle, wo der Nerv durch das Sarkolemm des Nervenhöckers hindurchtritt, sich verbreitert, dass es das Sarkolemm in der Umgebung der Nervendurchtrittsstelle überkleidet und erst dann peripherisch mit demselben verschmilzt. Diese aussen auf dem Sarkolemm gelegene Verbreiterung des Neurilemms ist meist mit einigen Kernen besetzt, die den Kernen der Endplatte gleichen.

1) KRAUSE, a. a. O. Taf. VI, Figg. 2, 4, 5, 7, 8.

Wir haben bisher die Einrichtungen betrachtet, durch welche bei den Wirbelthieren der Zusammenhang zwischen Nerv und Muskelfaser hergestellt wird; es bleibt mir nun noch übrig, auf die bei **Wirbellosen** anzutreffenden Verhältnisse einzugehen. Wie lückenhaft auch meine hierauf bezüglichen Beobachtungen sind, glaube ich dieselben doch nicht zurückhalten zu dürfen, da sie in einigen, nicht unwesentlichen Punkten mich zu anderen Resultaten geführt haben, als die sind, zu denen die bisherigen Untersucher gelangten.

Ich habe Nervenendigungen nur bei Arthropoden untersucht und unter diesen nur bei Käfern (*Carabus auratus*, *Silpha obscura*, *Melolontha vulgaris*, *Geotrupes stercorarius*), Fliegen (*Musca domestica*, *Tabanus bovinus*), Hymenoptern (*Bombus*) und Spinnen (*Tegenaria*).

Die Muskelfasern der meisten Arthropoden unterscheiden sich von denen der Wirbelthiere in ziemlich auffallender Weise. Während wir an dem Muskelinhalte der Wirbelthiere meist nur einfach-brechende und doppelt-lichtbrechende Substanz und Muskelkerne unterscheiden können¹, zeigen die Arthropodenmuskeln, mit nur wenigen Ausnahmen², ausser jenen Bestandtheilen noch eine oft in grosser Masse vorhandene, zartkörnige Substanz, welche stets die Kerne umhüllt und durch Commissuren unter einander verbindet. In sehr zahlreichen Fällen (z. B. bei vielen Culicinen, Musciden, bei *Apis*, *Forficula*, bei vielen Käfern und Spinnen) bildet diese zartkörnige Masse einen oft ansehnlich dicken Cylinder, der die ganze Längsaxe der Muskelfaser durchzieht. In diesem centralen Längsstrange eingebettet liegen die Kerne, oft in ausserordentlich grosser Zahl, perlschnurartig oder wie Geldrollen eng aneinander gereiht. In anderen Fällen bildet die feinkörnige, die Kerne umhüllende Masse nicht einen einzigen ununterbrochenen Cylinder, sondern mehrere durch quergestreifte Substanz von einander getrennte Längszüge im Innern des Muskels. — Wieder in anderen Fällen liegen die Kerne und die sie umhüllende Masse nicht im Innern der quergestreiften Masse, werden nicht allseitig von derselben umschlossen, sondern liegen dicht unter dem Sarkolemm. Dann ist aber, mit Ausnahme von *Astacus*, die Menge der die Kerne umgebenden, zartgranulirten Masse nicht bedeutend und meist nur auf einen zarten Strang beschränkt, der von Kern zu Kern zieht. Bei *Astacus fluviatilis* bildet die feinkörnige Masse einen dünnen zusammenhängenden Mantel, der die quer-

1) Die interstitiellen Körnchenreihen kann ich durchaus nicht als einen ganz regelmässigen, nothwendigen Bestandtheil der Muskelfaser anerkennen.

2) Ausnahmen finden sich z. B. bei *Hemerobius perla*, *Notonecta glauca*, *Locusta viridissima*, *Phalangium opilio*.

gestreifte Masse umhüllt und unmittelbar unter dem Sarkolemm liegt. In der quergestreiften Substanz liegen keine Kerne. — In manchen Fällen lässt sich endlich kaum eine Spur jener feinkörnigen Substanz mehr wahrnehmen; die Kerne liegen dann entweder in Längsreihen geordnet dicht unter dem Sarkolemm oder überall unter demselben zerstreut¹. — Die Kerne der Arthropodenmuskeln sind häufig sehr klein, verändern bei Einwirkung von verdünnten Säuren ihre Form in der mannichfachsten Weise und verschwinden sogar in älteren Muskeln nicht selten bis auf einen fast unkenntlichen Rest. Die ungewöhnliche Kleinheit der Muskelkerne bei gewissen Insekten (z. B. *Hydrophilus piceus*, *Tipula gigantea* u. a.) hat MARGÓ und KÜHNE zu der Annahme geführt, dieselben seien gar keine Kerne, sondern eigenthümliche Körner unbekannter Bedeutung. Bei einer Vergleichung zahlreicher Muskelfasern verschiedener Arthropoden überzeugt man sich jedoch mit grösster Leichtigkeit, dass diese Körper weiter nichts als Muskelkerne oder Reste von Muskelkernen sind. Ich muss also in diesem Punkte L. BEALE² Recht geben.

Die feingranulirte Substanz, welche die Muskelkerne umhüllt und unter einander verbindet, ist Protoplasma, ist Zellmasse, die sich noch nicht in einfach- und doppeltbrechende Substanz umgebildet hat. Dass dem so sei, geht mit grösster Klarheit aus einer Untersuchung der verschiedenen Entwicklungszustände der Muskelfasern von Arthropoden und aus einem Vergleich mit embryonalen Zuständen von Wirbelthiermuskeln hervor.

Untersucht man die Muskeln ganz junger Spinnen, z. B. *Tegenaria*, so findet man im Innern der noch sehr schmalen und kurzen Muskelfasern eine cylinder- oder spindelförmige Anhäufung einer zartkörnig erscheinenden Masse, in der ein Kern liegt. Die centrale Masse, das Protoplasma einer einfachen Zelle, wird vollkommen umgeben von einer sehr dünnen, glänzenden Substanzlage, in der sich schon deutlich eine Trennung von einfach- und doppeltbrechender Substanz bemerkbar macht. — In etwas älteren Muskeln zeigen sich schon mehrere Kerne, die aus Theilung des ersten hervorgegangen sind. Das Protoplasma hat an Menge zugenommen, gleichzeitig hat sich aber auch die quergestreifte Substanz verdickt. Je mehr die Muskelfaser wächst, desto grösser wird die Zahl der Kerne und mit ihr die Protoplasmamasse, desto mehr nimmt die quergestreifte Substanz an Ausdehnung zu. Hat die Muskelfaser eine bestimmte Grösse, oder ein

1) Auch Combinationen der hier geschilderten Verhältnisse kommen vor, z. B. bei *Forficula*, *Tegenaria* u. a.

2) BEALE, a. a. O. pag. 100 u. 105.

bestimmtes Alter erreicht, so nimmt die Menge des Protoplasma ab; dasselbe wird in quergestreifte Substanz umgebildet. Je nachdem nun noch ein grösserer oder kleinerer Rest von Protoplasma um und zwischen den Kernen übrig bleibt, erhalten wir die eine oder andere der oben beschriebenen Formen von Muskelfasern.

Ganz ähnlich ist bekanntlich der Vorgang bei der Entwicklung von Wirbelthiermuskeln. Untersucht man Muskelfasern von 30—40 Mm. langen Froschlarven, oder von Kaninchenembryonen, die 60—70 Mm. messen, so findet man auch hier eine Anzahl in eine Längsreihe geordneter Muskelkerne, die umhüllt und unter sich verbunden sind durch einen langen ununterbrochenen Streifen von Protoplasma. Die noch ziemlich dünne Schicht quergestreifter Substanz umgiebt jedoch Kerne und Protoplasma nicht allseitig, sondern nur an einer Seite. Wenigstens ist diess bei embryonalen Säugethiermuskeln der Fall. — Während nun bei der weiteren Entwicklung der Muskelfasern der Wirbelthiere das Protoplasma sich so vollständig in einfach- und doppelt-lichtbrechende Substanz umbildet, dass es am fertigen Muskel nur selten in der Umgebung der Kerne noch nachgewiesen werden kann, persistirt es bei Arthropoden in der Mehrzahl der Fälle viel längere Zeit und in viel grösserer Masse¹.

Mit Hülfe dieser einfachen Betrachtungen verstehen wir leicht den Bau einer entwickelten Arthropodenmuskelfaser. Wir erkennen als ihre Bestandtheile Protoplasma mit Kernen und verändertes, umgebildetes Protoplasma, nämlich quergestreifte Substanz. — KÜHNE und MARGÓ behaupten nun, dass die Protoplastreifen und ihre Kerne in Verbindung treten mit dem intramuskulären Nerven, dass sie die direkte Fortsetzung des in die Muskelfaser eingetretenen Nerven seien. Ich kann ihnen hierin nicht beistimmen. Meine Beobachtungen an Muskelfasern der oben erwähnten Arthropoden haben mich vielmehr zu folgenden Resultaten geführt.

Der Nerv durchbohrt das Sarkolemm und setzt sich unter demselben, so wie es KÜHNE beschreibt, in der Richtung der Längsaxe der Muskelfaser meist nach zwei entgegengesetzten Seiten hin fort. Die intramuskuläre Fortsetzung des Nerven besteht aus einer feingranulirten, ziemlich glänzenden Substanz, welche nicht selten eine ansehnliche Längsausdehnung erreicht. Dieselbe verliert sich an ihren Enden in der quergestreiften Substanz. Dass das letztere der Fall ist, lässt sich leicht bei solchen Muskelfasern entschei-

1) Das Protoplasma, welches häufig die Kerne erwachsener Muskelfasern umhüllt, ist, wie KÜHNE schon hervorhebt, nicht als vollkommen unverändertes, embryonales Protoplasma aufzufassen, sondern nur als noch nicht umgeformtes. Dass seine chemische Zusammensetzung etwas von der des Protoplasmas embryonaler Muskelzellen abweicht, hindert uns nicht, darin wirkliches Protoplasma zu erkennen.

den, bei denen nur eine in der Axe des Muskels gelegene Kernreihe vorhanden ist. Die intramuskuläre Nervenfortsetzung erstreckt sich hier keineswegs bis nach dem Axenstrang von Protoplasma und Kernen, sondern hält sich dicht unter dem Sarkolemm, bleibt von Protoplasma und Kernen noch durch eine ansehnlich dicke Schicht quergestreifter Substanz getrennt. Man kann sich hiervon leicht überzeugen bei *Bombus*, *Musca domestica*, *Carabus auratus*, *Silpha obscura* u. a. — Liegen die Kernreihen, wie es ja auch nicht selten der Fall ist, dicht unter dem Sarkolemm, so mag es wohl nicht selten vorkommen, dass die Enden der intramuskulären Nervenfortsetzung unmittelbar an solche Kernreihen grenzen, dass aber die Kernreihen und ihr Protoplasma wirkliche Fortsetzungen der Nervensubstanz, also ein intramuskulärer, nervöser Apparat seien, das kann unter keiner Bedingung zugegeben werden. Wäre es der Fall, dann müsste auch in den oben erwähnten Fällen der mittlere Kernstrang mit dem Nerven in Verbindung stehen, was nicht nachzuweisen ist.

Wenn ich mich somit, bis auf den einzigen, letzterwähnten Punkt in der Auffassung des intramuskulären Nervenapparates der Arthropoden an KÜHNE anschliesse, so erkläre ich mich zugleich gegen die Richtigkeit der Angaben MARGÓ's. MARGÓ hat allerdings das Durchtreten des Nerven durch das Sarkolemm erkannt, das aber, was er als intramuskuläre Nervenfortsetzung beschreibt, sind wieder jene winzig feinen »Kornfasern«, die uns schon aus MARGÓ's Angaben über die Nervenendigung bei Froschmuskeln bekannt sind. Dieselben können nur mittelst starker Vergrösserungen und nach Behandlung der Muskelfaser mit verdünnter Chlorwasserstoffsäure erkannt werden, jedoch auch dann nicht immer. Feinste Tracheenästchen oder zarte Fasern von bindegewebiger Natur, die sich häufig an Nerveneintrittsstellen finden, mögen MARGÓ zu jenen Angaben veranlasst haben.

Was schliesslich MARGÓ's Angabe betrifft, dass die motorischen Nervenfasern der Insekten ganz kurz vor ihrem Eintritt in die Muskelfaser in Ganglienzellen übergehen, so muss ich leider auch hierin anderer Meinung sein. Kleine Anschwellungen oder Verbreiterungen von Nervenfasern, wie sie überall vorkommen, die häufig einen Kern zeigen (von dem jedoch nicht zu beweisen ist, dass er im Centrum der Anschwellung liegt), brauchen doch noch keine Ganglienzellen zu sein! Ich vermag selbst in MARGÓ's Abbildungen keine Ganglienzellen mit Sicherheit zu erkennen.

Resultate.

Vergleichen wir die verschiedenen Einrichtungen, durch welche bei Arthropoden und Wirbelthieren der Zusammenhang zwischen Nerv und Muskelfaser hergestellt wird, so finden wir trotz zahlreicher, ziemlich bedeutender Unterschiede leicht einige Verhältnisse, die allen gemeinsam sind, die überall wiederkehren, in denen wir also Fundamentalverhältnisse erblicken müssen. Diese constanten Verhältnisse bestehen im Durchtreten des Nerven durch das Sarkolemm und in seinem innigen Zusammenhange mit der quergestreiften Substanz. Wir können als allgemeingültiges Gesetz der Verbindung von Nerv und quergestreifter Muskelfaser den Satz aufstellen: Der Nerv durchbohrt das Sarkolemm, setzt sich mit Verlust von Mark und Neurilemm zwischen Sarkolemm und quergestreifter Substanz fort und geht endlich ununterbrochen in die letztere über.

Durch das bei verschiedenen Thieren verschiedene Verhalten des Nerven ausserhalb und innerhalb des Sarkolemm's werden nun alle jene zahlreichen Modificationen der Nervenendigung bedingt, denen wir bei den verschiedenen Thierabtheilungen begegnen. Es lässt sich nicht verkennen, dass die Nervenendapparate um so höher entwickelt, um so complicirter sind, je höher wir in der Reihe der Wirbelthiere hinaufsteigen. — In allen Fällen haben wir den intramuskulären Theil des Nerven als eine direkte Fortsetzung des Axencylinders zu betrachten, mag diese Fortsetzung nun bestehen in einem kurzen Streifen feinkörniger Substanz, wie bei den Fischen, oder in mehr oder weniger langen, blasen Fasern, wie bei Amphibien, oder endlich in flächenhaften Ausbreitungen, in Endplatten, wie bei Reptilien, Vögeln und Säugethieren. Die Aehnlichkeit der motorischen Endplatten der höheren Wirbelthiere mit den elektrischen und pseudoelektrischen Organen der Fische ist unverkennbar. Auch diese sind nur kolossale Verbreiterungen des Axencylinders, die z. B. bei *Raja clavata* noch ununterbrochen in eine der kontraktilen, quergestreiften Masse verwandte Substanz übergehen¹.

Nicht ausser Acht zu lassen ist das Verhältniss, in dem die Masse der intramuskulären Nervenfortsetzung zur Dicke der Muskelfaser steht. Auch hierin lässt sich ein allmähliches Aufsteigen beobachten. Während die Fische sehr dicke Muskelfasern und nur

1) Vgl. hierüber besonders die bekannten Abhandlungen von MAX SCHULTZE.

äusserst wenig intramuskuläre Nervenmasse besitzen, ist bei den Amphibien bereits die Masse der intramuskulären Nervenfortsetzung im Verhältniss zum Querschnitt des Muskels viel bedeutender. Ganz auffallend wird die Zunahme der intramuskulären Nervenmasse bei den höheren Wirbelthieren. Hier besitzen die Säugermuskeln den geringsten Querschnitt, aber die grössten Endplatten. Wir können sagen, dass, je geringer der mittlere Querschnitt der Muskelfasern eines Thieres, desto grösser bei demselben die Gesamtmenge der intramuskulären Nervensubstanz ist, und umgekehrt.

Von Interesse ist ferner die mit dem oben erwähnten Verhältniss in direktem Zusammenhange stehende Thatsache, dass die Zahl der in einen Muskel eingetretenen Nervenprimitivfasern sich der Zahl der Muskelfasern immer mehr nähert, je höher man in der Reihe der Wirbelthiere heraufsteigt. Theilungen der Nervenprimitivfasern sind bei Fischen am zahlreichsten und in mannichfachster Form zu finden; bei Amphibien noch häufig, werden sie von den Reptilien an aufwärts immer seltner und sind bei Säugern nur mit Mühe zu finden. Dem entsprechend nimmt die Zahl der von einer einzelnen Primitivfaser versorgten Muskelfasern nach den höheren Wirbelthieren zu stetig ab. Auch hierin können wir nur ein Aufsteigen von niedrigeren Entwicklungsstufen zu höheren Entwicklungszuständen erkennen.

Ob jede einzelne Muskelfaser nur von einer einzigen Nervenfaser oder deren Theilungsprodukten versorgt wird, oder ob sie auch von mehreren isolirt bis zum Centralorgan verlaufenden Nervenfasern innervirt werden kann, ist noch nicht zu entscheiden. Doch ist mir das erstere wahrscheinlicher.

Physiologisch wichtig ist das Verhalten der intramuskulären Nervenfortsetzung zum kontraktile Muskelinhalt. Zwischen beiden findet ein ununterbrochener Uebergang statt; der molekuläre Bewegungsvorgang, der bei Reizung eines Nerven in demselben veranlasst wird, wird sich also von kleinstem Theilchen zu kleinstem Theilchen bis in die quergestreifte Substanz hinein fortpflanzen können, ohne irgendwo durch eine Membran oder einen andern, chemisch und physikalisch verschiedenen Körper aufgehalten zu werden. — Der vom Nerven ausgehende Reiz trifft ferner den kontraktile Muskelinhalt stets zuerst an einer Stelle des natürlichen Längsschnittes und pflanzt sich von hier aus nach den übrigen Punkten des Längsschnittes und Querschnittes der Muskelfaser fort. Es ist diess eine nothwendige Folge der Lagerung der intramuskulären Nervensubstanz, die bekanntlich nur die Oberfläche des quergestreiften Inhalts berührt, nie in der Mitte desselben gelegen ist. Die Eintrittsstelle des Nerven in die Muskelfaser liegt meist sehr weit von dem natürlichen Querschnitt der Muskelfaser entfernt. — Dass unter diesen Umstän-

den die Annahme einer Querleitung, einer Erregung von der Flanke des Nerven aus zum mindesten überflüssig erscheint, ist offenbar. Die erwähnte Annahme ist übrigens schon durch den zuerst von KÜHNE¹ am *Sartorius* des Frosches angestellten Versuch von partieller Muskelcontraktion hinlänglich beseitigt worden.

Von grösstem Interesse ist schliesslich das Verhalten der Nervenendapparate zur Muskelfaser für die Frage von der Muskelirritabilität. Dieselbe würde, wenn MARGÓ's Angaben über das im Innern der quergestreiften Muskelfaser gelegene nervöse Fachwerk richtig wären, wohl kaum zu beantworten sein. MARGÓ selbst spricht der quergestreiften Substanz direkte Erregbarkeit ab. Da jedoch MARGÓ's Angaben auf Irrthümern beruhen und es in der That nervenfreie Muskelstrecken giebt, muss sich die Frage entscheiden lassen. Und hier behalten die namentlich von KÜHNE in umfassender Weise am *Sartorius* des Frosches angestellten Versuche ihre volle Beweiskraft. In den beiden Endstücken dieses Muskels besitzen wir wirklich nervenfreie und dennoch erregbare Muskelsubstanz. Ebenso ist der vorderste Abschnitt des *Retractor bulbi* der Katze, wie KRAUSE nachgewiesen hat, sowie das gleiche Muskelstück anderer Wirbelthiere nervenfrei und dennoch erregbar, dennoch zur Contraktion zu bringen. Auch ist gar nicht einzusehen, wesshalb die Muskelfaser, die wir nach allen oben mitgetheilten Erfahrungen mit Recht für das peripherische Endorgan des motorischen Nerven ansehen können, und deren physikalisches, namentlich elektrisches Verhalten so sehr mit dem des Nerven übereinstimmt, — es ist gar nicht einzusehen, wesshalb die Muskelfaser nicht auch direkt, ohne Vermittelung des Nerven, durch plötzlich in ihr eintretende, heftige Veränderungen erregt werden soll, da doch auch der Nerv nicht bloß von der Ganglienzelle aus, sondern durch elektrische, chemische, thermische und mechanische Reize erregt wird.

1) S. auch KÜHNE, die peripherischen Endorgane der motor. Nerven, pag. 3 u. 4.

Erklärung der Abbildungen.

Die Untersuchung der motorischen Nervenapparate in den thierischen Muskeln erfordert die stärksten und schärfsten Linsensysteme. Diese sind, abgesehen von der Bequemlichkeit, die sie bei Untersuchung sehr kleiner Theile bieten, ganz unumgänglich nothwendig da, wo es sich um feine Unterschiede in der relativen Lage einzelner Gegenstände handelt. Zur Entscheidung der intra- oder extramuskulären Lage der blassen Endfasern bei Fischen und Amphibien sind z. B. Vergrößerungen von $\frac{300}{1}$ bis $\frac{500}{1}$ noch zu schwach. Dieselben Vergrößerungen reichen auch zu einer genauen Untersuchung der Endplatten der höheren Wirbelthiere nicht aus. Ich arbeitete fast ausschliesslich mit einer ausgezeichneten tausendmaligen Vergrößerung eines neueren HARTNACK'schen Mikroskopes, welches mir mein hochverehrter Lehrer und Freund, Herr Professor ALBERT VON BEZOLD in Jena zur freien Benutzung zu überlassen die Güte hatte.

Die Buchstabenbezeichnung ist in allen Figuren dieselbe.

A . . . Axencylinder.

E . . . Endplatte.

K . . . Muskelkern.

k . . . Kern des Nerven und seiner intramuskulären Fortsetzung.

N . . . Neurilemm.

S . . . Sarkolemm.

X . . . Uebergangsstelle der intramuskulären Nervenmasse in die quergestreifte Substanz.

α . . . Durchtrittsstelle des Nerven durch das Sarkolemm.

Tafel I.

Fig. 1. Eine Schicht Muskelfasern aus einem Brustflossenmuskel von *Perca fluviatilis*. Eine grössere Nervenfaser giebt seitlich einen Ast ab, der sich wiederholt theilt und kleinere Seitenzweige aussendet. Nach der Peripherie zu sind Kerne am Nerven zu erkennen. Mit Chlorwasserstoffsäure von 0,4 % behandelt. Vergrößerung $\frac{150}{1}$.

Fig. 2. Muskelfaser mit Nerven von *Leuciscus rutilus*. Flächenansicht. Von der stärkeren Nervenfaser tritt ein schwächerer Ast seitlich ab, der einen sekundären Zweig entsendet. Letzterer durchbohrt bei α das Sarkolemm und setzt sich unter demselben als ein blasser Streifen feinkörniger Substanz fort, die in den quergestreiften Inhalt übergeht. Mit verdünnter Essigsäure behandelt. Vergrößerung $\frac{1000}{1}$.

Tafel II.

Fig. 3. Stück einer mit Chlorwasserstoffsäure von 0,1 % behandelten Muskelfaser aus dem *Adductor magnus* von *Bombinator igneus*. Flächenansicht. Der Muskelinhalt ist fast ganz ausgeflossen, nur die blassen, intramuskulären Fasern hängen noch mit Resten von quergestreifter Substanz zusammen, an denen hier und da ein Muskelkern haftet. Nur die der Längsaxe des Muskels parallel laufenden, blassen Fasern sind innerhalb des Sarkolemmis gelegen. Vergrößerung $\frac{500}{1}$.

Fig. 4. Muskelfaser mit Nervenendausbreitung aus dem *Sartorius* von *Rana esculenta*. Flächenansicht. Die blassen Fasern gehen in die quergestreifte Substanz über. Der Unterschied zwischen den Muskelkernen und den Kernen der blassen Fasern ist deutlich. — Mit verdünnter Essigsäure behandelt. Vergrößerung $\frac{1000}{1}$.

Tafel III.

Fig. 5. Profilansicht einer intramuskulären Nervenfaser aus dem *Adductor magnus* von *Bombinator igneus*. Von der Muskelfaser ist nur etwa der dritte Theil der Breite gezeichnet. Das Sarkolemm zieht sich über der blassen Faser und ihren Kernen hin. — Nach 24stündiger Behandlung mit stark verdünnter Essigsäure. Vergrößerung $\frac{1000}{1}$.

Fig. 6. Flächenansicht einer Endplatte aus einem *Adductor* des Oberschenkels von *Lacerta agilis*. Der Axencylinder (A) verbreitert sich zur Endplatte. An der Peripherie allmählicher Uebergang der Endplatte in die quergestreifte Masse. Die Muskelkerne liegen in Protoplasmaresten. Nach 45stündigem Liegen in verdünnter Essigsäure. Vergrößerung $\frac{1000}{1}$.

Fig. 7. Rand einer Muskelfaser mit Endplatte von *Tropidonotus natrix*. Reine Profilansicht. Aus einem Zungenbeinmuskel. Das Sarkolemm wölbt sich über die Endplatte hinweg. Zwischen Endplatte und quergestreifter Substanz keine scharfe Grenze. Mit verdünnter Essigsäure behandelt. Vergrößerung $\frac{1000}{1}$.

Fig. 8. Stück einer Muskelfaser mit Nerv von *Testudo graeca*. Flächenansicht. Der Axencylinder setzt sich nach Durchbohrung des Sarkolemmis in einen breiten Streifen feinkörniger Substanz fort, der der Endplatte anderer Reptilien entspricht. — Nach 24stündiger Behandlung mit stark verdünnter Essigsäure. Vergrößerung $\frac{1000}{1}$.

Fig. 9. Muskelfaser mit Endplatte aus einem *Adductor* von *Columba livea*. Reine Profilansicht. Nach längerer Behandlung mit verdünnter Essigsäure. Vergrößerung $\frac{1000}{1}$.

Fig. 10. Flächenansicht einer Endplatte von *Meleagris gallopavo*. Aus einem Augenmuskel. Nach Zusatz von wenig Essigsäure. Vergrößerung $\frac{1000}{1}$.

Tafel IV.

- Fig. 11.** Nervenhöcker von *Cavia cobaya* nach 4tägiger Einwirkung von äusserst verdünnter Chlorwasserstoffsäure. Reine Profilansicht. Die Nervenendplatte hat sich ziemlich scharf von der quergestreiften Substanz getrennt. Das Sarkolemm zieht über der Nervenendplatte hin. Vergrößerung $\frac{650}{1}$.
- Fig. 12.** Derselbe Nervenhöcker nach Zusatz von Kalilauge. Das Sarkolemm überzieht die Endplatte, die jetzt fast unkenntlich geworden ist. Zwischen Endplatte und Muskelinhalt ist keine Membran zu erkennen. Vergrößerung $\frac{650}{1}$.
- Fig. 13.** Zwei Muskelfasern aus dem *Psoas* von *Cavia cobaya*, mit einer Flächen- und einer Profilansicht eines Nervenhöckers. Nach Zusatz von wenig Essigsäure. Vergrößerung $\frac{1000}{1}$.
- Fig. 14.** Nervenhöcker aus einem noch zuckenden *Psoas* von *Lepus cuniculus*. Profilansicht. Der Axencylinder (A) setzt sich deutlich in die granulirte Substanz der Endplatte fort. Zwischen Endplatte und quergestreifter Substanz existirt keine scharfe Grenze. Das Sarkolemm liegt aussen auf der Endplatte. Vergrößerung $\frac{1000}{1}$.
- Fig. 15.** Flächenansicht einer Endplatte von *Sus domesticus*. Augenmuskel. Die Nervenfasert tritt mit zwei kurzen Endästen an die Muskelfaser. Nach Zusatz von wenig Essigsäure. Vergrößerung $\frac{1000}{1}$.

Nachschrift.

Soeben (29. Mai) geht mir eine in den Pariser *Comptes Rendus* (1862, Deux. Sé-
mestre. No. 13. pag. 548) befindliche Mittheilung von ROUGET zu: *Note sur la terminaison
des nerfs moteurs dans les muscles chez les reptiles, les oiseaux et les mammifères.* — Es
geht daraus hervor, dass ROUGET bereits im Sommer 1862 Endplatten bei der Eidechse,
dem Huhn, dem Kaninchen und der Spitzmaus entdeckt hat. Seine Angaben stimmen
mit den meinigen fast in allen wesentlichen Punkten überein. Auch er hat die intra-
muskuläre Lage der Endplatten erkannt und hält dieselben wie ich für direkte Verbrei-
terungen des Axencylinders. — Für den Frosch theilt ROUGET zum grossen Theil KÖLLI-
KER's Ansichten. — Es freut mich, noch nachträglich die Uebereinstimmung meiner
Beobachtungen mit den Entdeckungen ROUGET's aussprechen zu können.

Inhaltsverzeichniss.

	Seite
Einleitung	3
Geschichte	5
Untersuchung	14
Fische	16
Amphibien	18
Reptilien	23
Vögel	25
Säugethiere	27
Wirbellose	33
Resultate	37
Erklärung der Abbildungen	40
Nachschrift	43

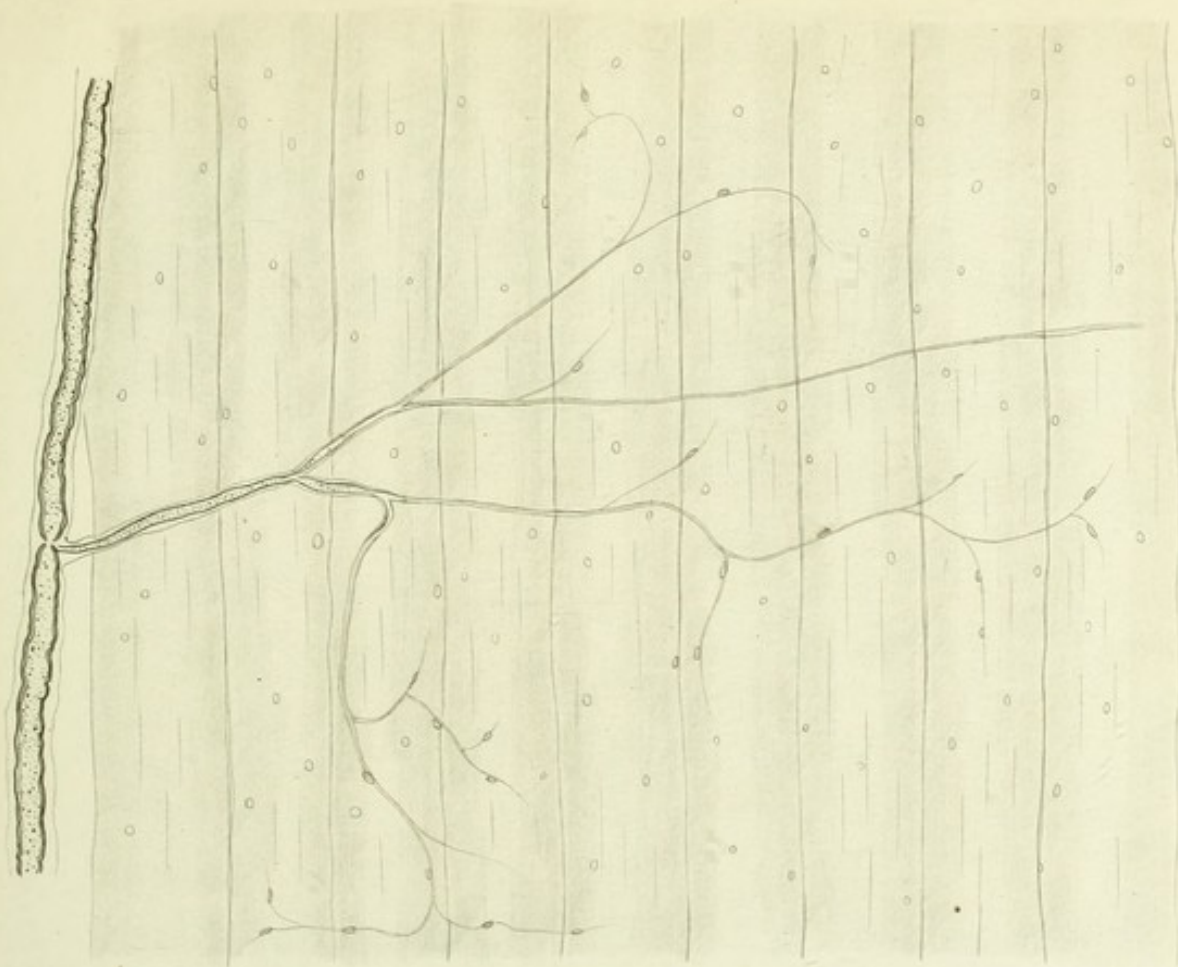
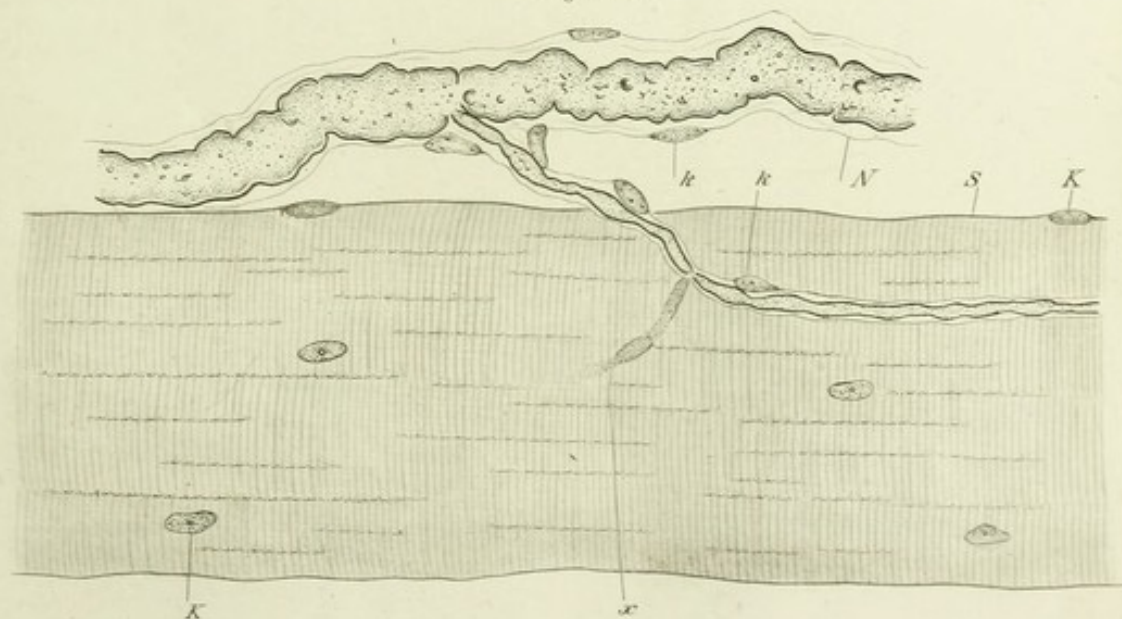
Fig. 1. $\frac{150}{1}$ Fig. 2. $\frac{300}{1}$ 

Fig. 3. 500

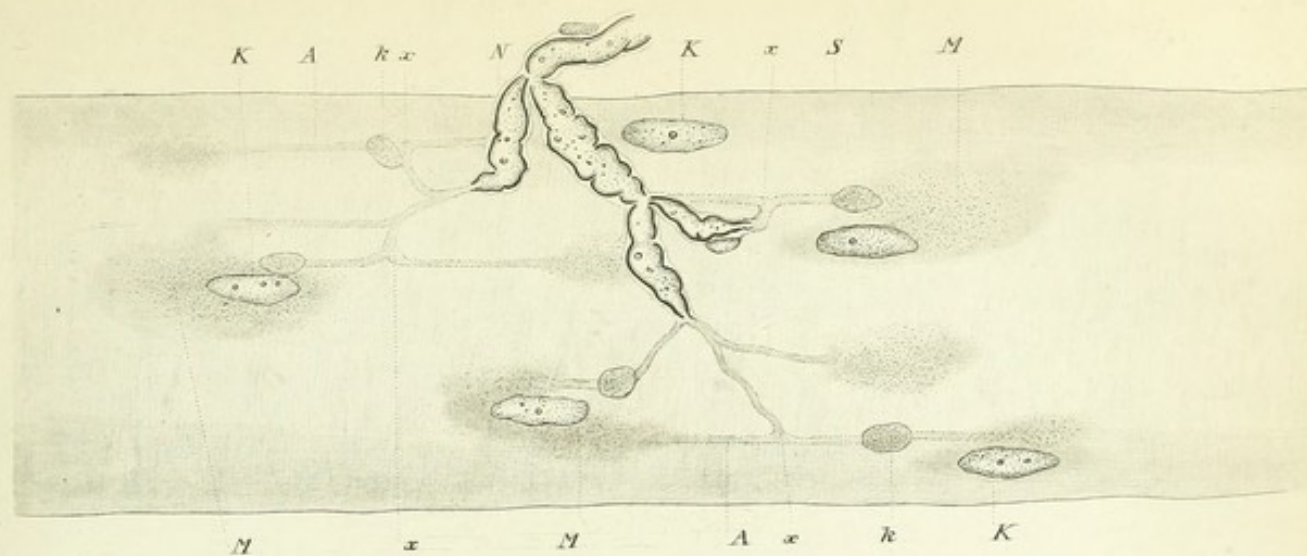


Fig. 4. 1000

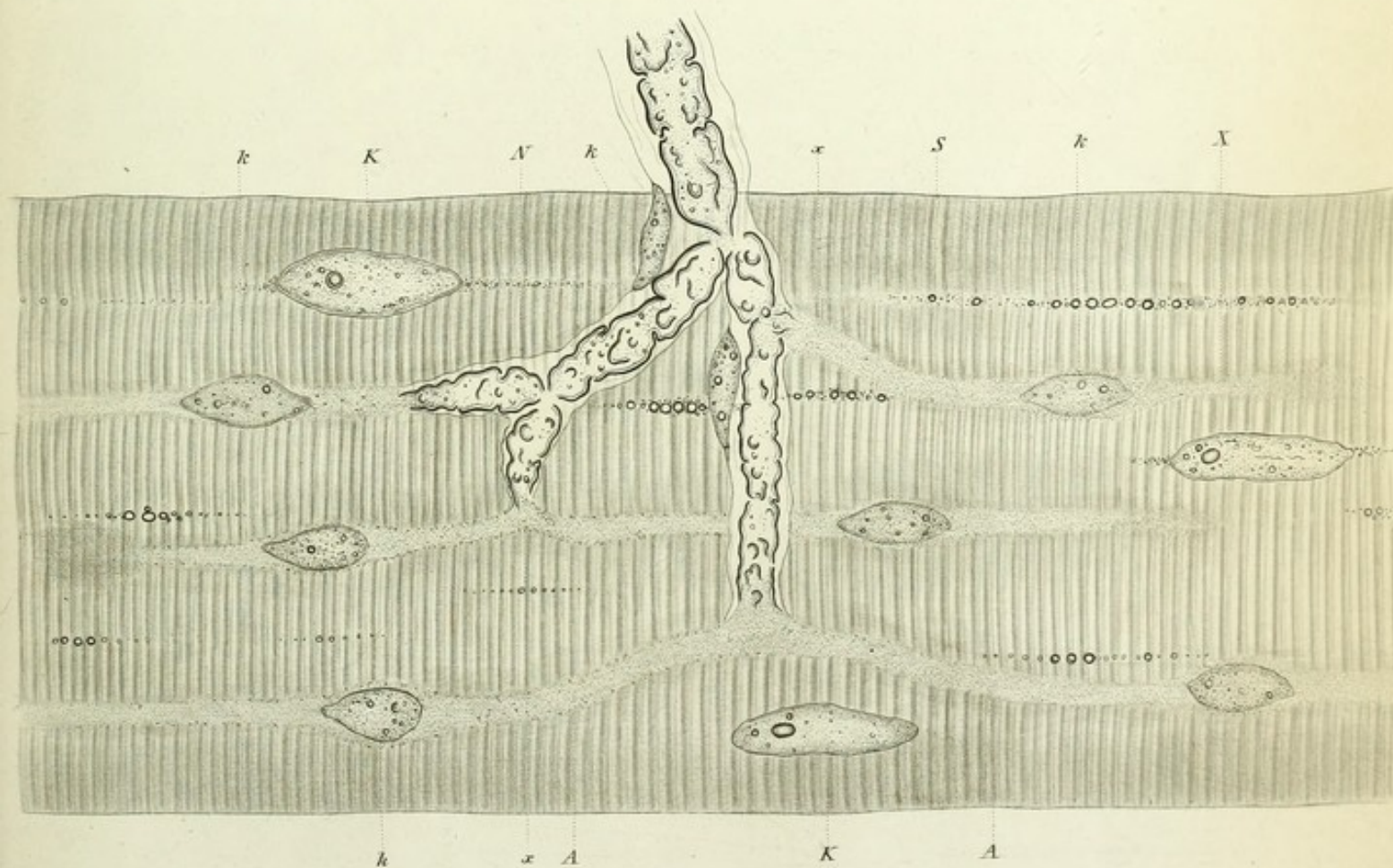


Fig V. ¹⁰⁰⁰₁

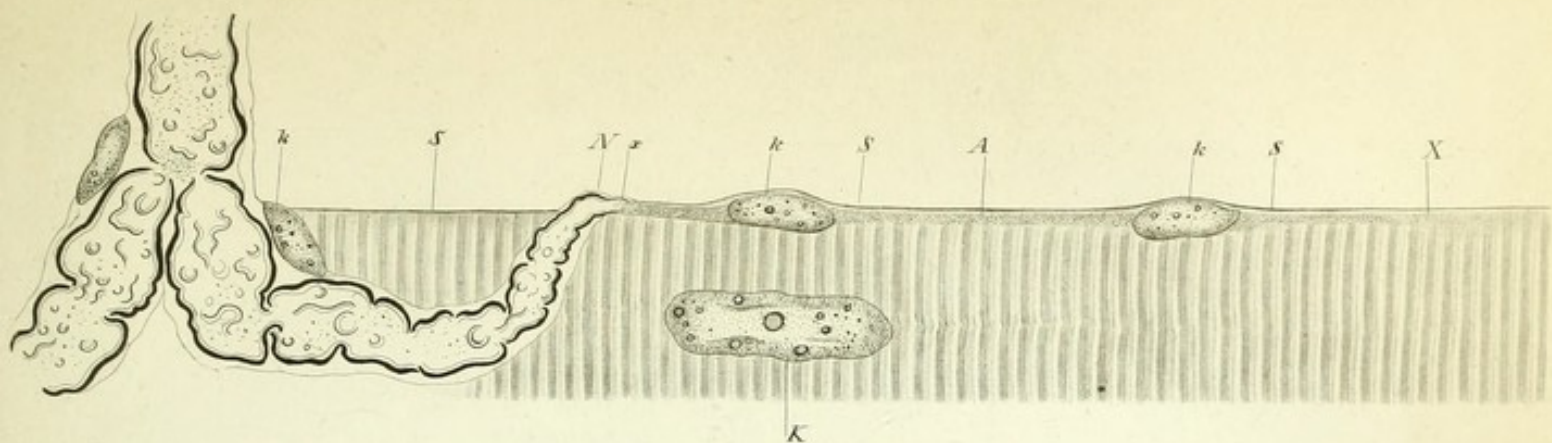


Fig VI. ¹⁰⁰⁰₁

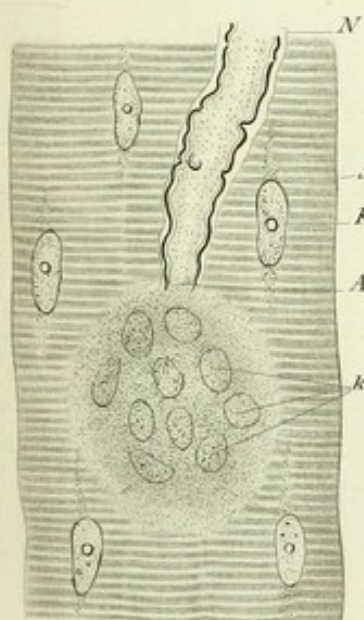


Fig VII. ¹⁰⁰⁰₁

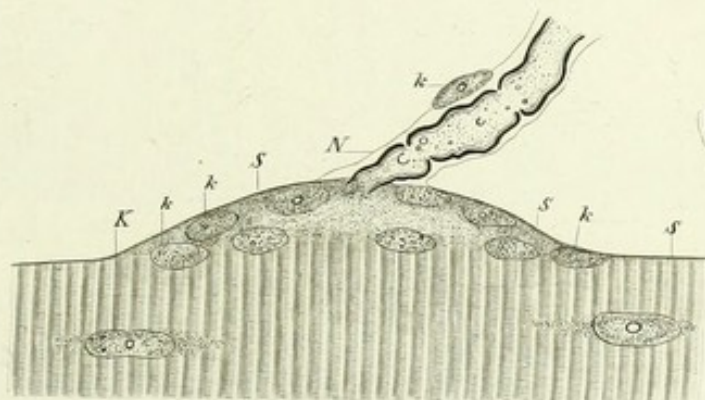


Fig VIII. ¹⁰⁰⁰₃

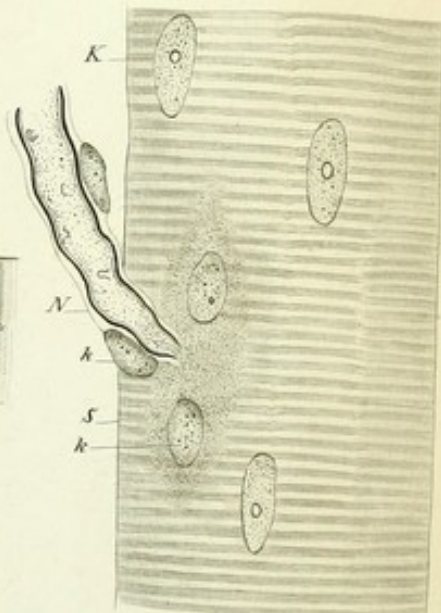


Fig IX. ¹⁰⁰⁰₁

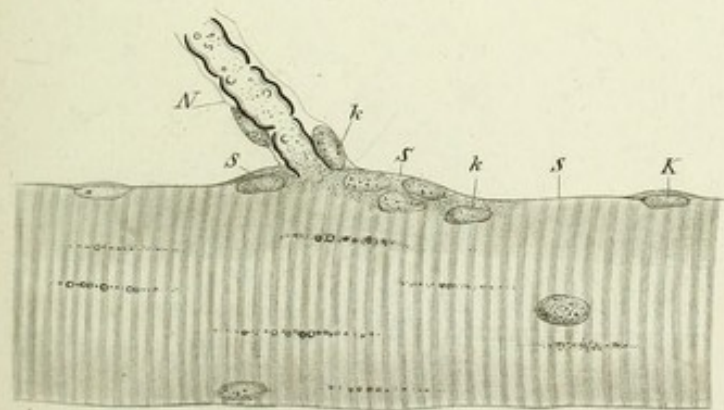


Fig X. ¹⁰⁰⁰₁

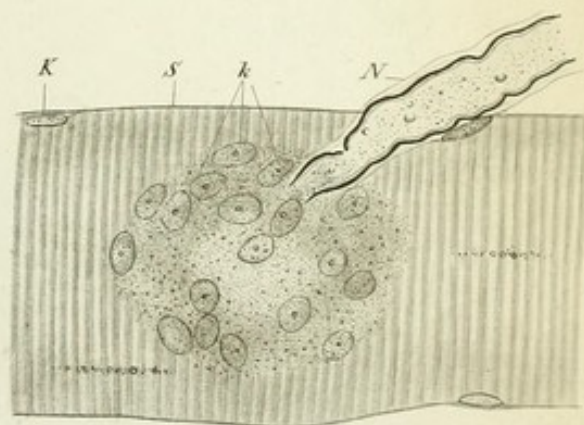
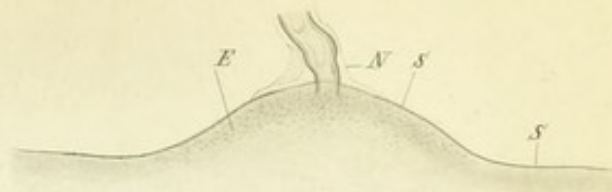
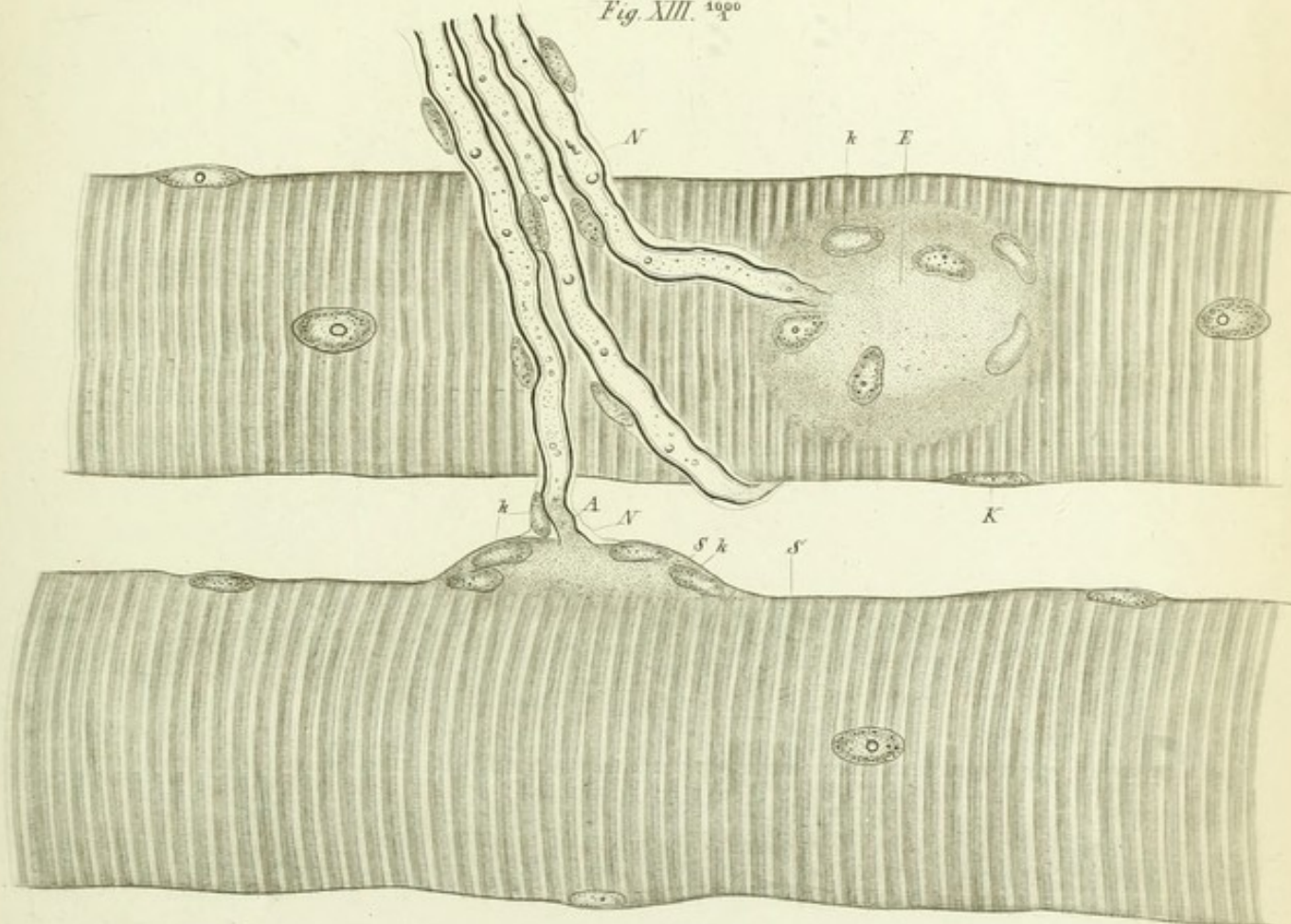
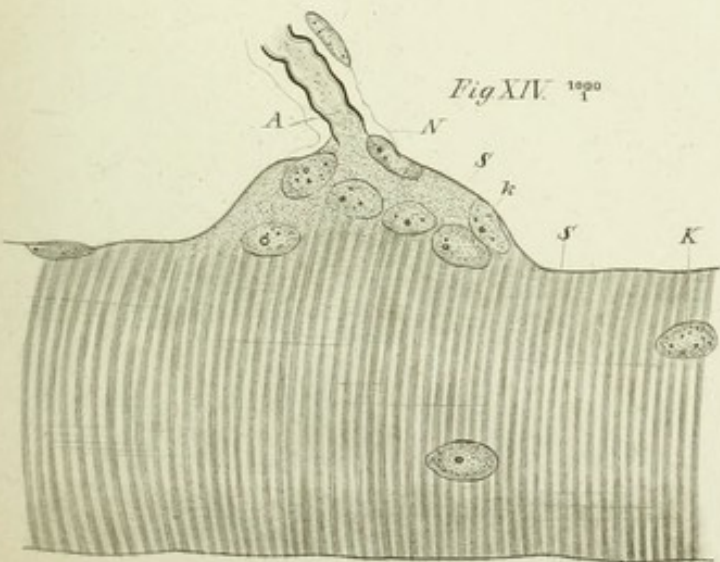


Fig. XI. $\frac{1000}{\mu}$ Fig. XII. $\frac{1000}{\mu}$ Fig. XIII. $\frac{1000}{\mu}$ Fig. XIV. $\frac{1000}{\mu}$ Fig. XV. $\frac{1000}{\mu}$ 