

und praktischer die Tiere nach erfolgter Abtötung aus dem Becher in große Becken mit Chromsäure u. s. w. zu gießen, wobei der Becherrand aber, bevor die Siphonophore über ihn gleitet, mindestens so tief unter dem Flüssigkeitsspiegel liegen muss, als der Querdurchmesser der Kolonie beträgt. (Auf diese Weise kann man auch mit einiger Geschicklichkeit lebende Kolonien von einem Gefäß ins andere transportieren.) Andernfalls wirkt der Becherrand verderblich. Um dann die Kolonie von einem Becken ins andere zu transportieren, wendet man mit großem Vorteile die bekannten, fast halbkugelförmigen Porzellan- oder Glassehalen an, mit denen man sie heraus-schöpft und wieder ausgießt, immer mit der oben angegebenen Vorsichtsmaßregel.

Diese und andere hier angegebene kleine Kunstgriffe mögen manchem Leser kaum mitteilenswert vorkommen; ich weiß aber aus Erfahrung, dass ihre Auffindung mehr Zeit- und Materialverlust erfordert, als man gemeiniglich glauben möchte, und dass sie für das Zustandekommen eleganter Präparate oft entscheidend sind. Ich habe sie hier mitgeteilt, um andern traurige Erfahrungen, so viel an mir liegt, zu ersparen.

Berlin 1890. Anfang Juli.

Max Fürbringer, Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane.

Sechstes Stück.

Die Muskulatur und ihr Verband mit dem Nervensystem.

Schon in den vorhergehenden Kapiteln ist die Bedeutung des Muskelgewebes für die Umbildung und Formung des Stützgewebes oftmals betont und die mehr aktive Rolle, welche es dem letzteren gegenüber spielt, hervorgehoben worden. Es darf aber dabei nicht übersehen werden, dass das Gesetz der Wirkung und Wechselwirkung auch in diesem Falle zur Geltung kommt, dass unter Umständen auch das Stützgewebe bestimmend auf das Muskelgewebe einwirken kann und das letztere überdies auch noch von anderweitigen Einflüssen beherrscht wird. Da aber die Muskulatur in ihren Formen und Lebensäußerungen einen großen Reichtum und eine große Mannigfaltigkeit aufweist und infolge dessen auf den Untersucher oft verwirrend einwirkt, ist es häufig recht schwierig, primär und sekundär Gebildetes aus einander zu halten und das Wesentliche von dem Unwesentlichen abzuscheiden. Als sicheren Führer bei diesbezüglichen Untersuchungen (bei der Bestimmung von Muskelhomologien etc.) haben F. und andere Myologen nun das motorische Nervensystem erkannt und erprobt, deshalb als unentbehrliches Hilfsmittel, als

Leitfaden benutzt und erblicken in ihm, so lange die im Laufe der letzten Jahre über die Entwicklung des Nerven- und Muskelsystems angestellten Untersuchungen noch nicht zum Abschluß gelangt sind, den besten Leitfaden, den Muskel in seiner ganzen Kontinuität zu verstehen.

(Kap. 9.) Nerv und Muskel.

Diese oben angedeutete Untersuchungsmethode beruht auf der Grundlage, dass die quergestreifte Muskelfaser und der sie versorgende Nerv ein einheitliches Gebilde darstellen und die erstere gleichsam als das Endorgan der letzteren zu betrachten sei; ferner stützt sich diese Methode auf die physiologische Thatsache, dass die natürliche Erregung des Muskels immer durch diejenige seines Nerven vermittelt wird und dem zufolge mit der Lähmung oder Zerstörung des Nerven resp. dessen Endigung am Muskel nicht allein die natürliche Aktionsfähigkeit des letzteren, sondern schließlich selbst seine Lebensfähigkeit aufhört. Zur Sicherung dieser morphologischen Grundlage wurden mehrere Wege benutzt. Man prüfte vergleichend - anatomisch das Verhalten des Nerven und Muskels von dem primitivsten Zustande bei den niedrigsten Metazoen bis zu den höchsten Formen (phylogenetische Methode Haeckel's), oder man studierte die ontogenetische Entwicklung des betreffenden Apparates und suchte so Bau und feinere Struktur des vollendeten Gebildes aufzuhellen (tektogenetische Methode) oder endlich ging eine Reihe Forscher in experimenteller Weise vor, um durch Untersuchung der Degeneration und Regeneration Klarheit zu erlangen. Obgleich nun alle diese Methoden mannigfach benutzt worden sind, haben sie doch bis jetzt zu keiner Uebereinstimmung geführt, F.'s Annahme einer ganz bestimmten und im gewissen Sinne unabänderlichen Verknüpfung von Nerv und Muskel ist noch nicht widerlegt und er erblickt infolge dessen in der Muskelinnervation das gewichtigste und unentbehrlichste Mittel zur Bestimmung der Muskelhomologien. Bevor er zur eigentlichen Behandlung der hier in Betracht kommenden Fragen übergeht, skizziert er kurz die hauptsächlichsten diesbezüglichen Untersuchungen und Anschauungen über diesen Gegenstand. Es sind dies folgende:

a) Kleinenberg's Neuromuskeltheorie. Dieser Forscher erblickt bei Hydra in ektodermalen Zellen mit fadenförmigen zwischen Ektoderm und Entoderm liegenden kontraktile Fortsätzen die primitiven Zustände eines Neuro-Muskelsystems und verlegt die nervösen Eigenschaften in die Zelle, die muskulösen in die Fortsätze.

b) Huxley's Anschauung. Huxley schreibt den Fortsätzen der von Kleinenberg bezeichneten Zellen lediglich eine leitende nervöse Funktion zu und versetzt die Kontraktionsvorgänge hauptsächlich in die epithelialen Elemente des Ekto- und Entoderm.

c) **Theorie der Gebrüder Hertwig.** Dieselben erblickten in den Neuromuskelzellen Kleinenbergs nur Epithelmuskelzellen, deren Zellkörper nicht den nervösen Abschnitt des Apparates, sondern die kontraktile Substanz ausscheidende Matrix darstellt. Nach ihrer Ansicht bilden bei den Metazoen die Epithelzellen des Ekto- und Entoderm den Ausgang für die Entstehung des Nerven- und Muskelsystems. Durch Protoplasmafortsätze treten diese Zellen untereinander in Zusammenhang und es entsteht dadurch ein inniger Zellenverband, aus dem sich durch Arbeitsteilung allmählig ein Nervensystem primitiver Art differenzierte, ein Teil der Zellen wurde hierbei zu Sinnesepithel, ein anderer zu Ganglienzellen und ein 3. zu Epithelmuskelzellen, während die protoplasmatischen Verbindungen zu einem spezifisch nervösen Fibrillenplexus sich umwandelten. Durch weitere Arbeitsteilung vollzog sich dann eine förmliche Sonderung der mehr indifferenten und der mehr sensiblen oder muskulösen Bezirke, eine Partie der ektodermalen oder entodermalen Zellen blieb an der Oberfläche, ein anderer Komplex rückte in die Tiefe und verlor dadurch nach und nach das epitheliale Ansehen. Das letztere geschah sowohl mit Epithelmuskelzellen, deren Epithelteil zum Muskelkörperchen wurde, als auch namentlich mit dem durch Ganglienzellen und Nervenfasern repräsentierten Nervensystem, welches sich in einen zentralen und peripherischen Teil gesondert und successive gleich der Muskulatur in den mesodermalen Bereich getreten war. Wenn es auch den Gebr. Hertwig nur gelang, mit Wahrscheinlichkeit von einem ektodermalen sensiblen und einem mesodermalen motorischen Nervensystem zu sprechen, so haben sie doch durch ihre mit bewundernswerter Umsicht und Ueberlegung aufgestellten Theorie die in Rede stehende Frage einen bedeutenden Schritt weiter geführt und es erfreut sich deshalb diese Theorie einer außerordentlich großen Zustimmung.

d) **Claus' und Chun's Theorie der sekundären Vereinigung von Nerven- und Muskelfasern.** Beide Forscher erheben gegen eine primäre, d. h. in sehr früher Zeit stattfindende Verbindung der Nerven- und Muskelzellen durch Protoplasmafortsätze Einspruch und behaupten eine erst später sich ausbildende Vereinigung der motorischen und sensiblen Elemente.

Ontogenetische Untersuchungen und Auffassungen.

A. Histologische Vorstellungen.

Der neuromotorische Apparat setzt sich bekanntlich zusammen aus der zentralen Ganglienzelle, der peripherischen Nervenfasern und der mit ihr zusammenhängenden quergestreiften Muskelfaser resp. der Muskelplatte oder dem Muskelkästchen.

a) Die motorische Ganglienzelle repräsentiert eine ziemlich große bis recht große Zelle (ihre Größe scheint zur Stärke und Länge der

Nervenfaser in einem direkten Verhältnis zu stehen) und liegt meist im ventralen Abschnitte des zentralen Nervensystems. Ihre Substanz ist meist schwach grundiert und weist namentlich in den peripherischen Schichten zart fibrilläre Struktur auf, die auch auf die Fortsätze übergeht. Von denselben ist nur einer unverästelt und setzt sich direkt in die peripherische Nervenfaser resp. in den Axenzylinder fort (Nervenfortsatz, Axenzylinder), die anderen bilden sehr komplizierte Verästelungen und endigen in einer großen Anzahl im zentralen Nervensystem bleibender Fibrillen (Protoplasmafortsätze, verästelte Fortsätze). Bei neueren Forschern herrscht die Ansicht, dass diese Fortsätze frei endigen — die früheren Untersucher dagegen glaubten an ein Anastomisieren der aus den verschiedenen Ganglienzellen kommenden Fasern.

b) Der Hauptbestandteil des motorischen Apparates ist der unmittelbar aus dem Nervenfortsatz hervorgehende und sich direkt mit der Muskelfaser verbindende Axenzylinder. Auch er zeigt einen fibrillären Bau (wie bei der motorischen Ganglienzelle angedeutet) und es ist noch unentschieden, ob er von einer ihm eigentümlichen Scheide (Mauthner's Scheide, Axolemm, Axenzylinderscheide) umschlossen ist. Im Gegensatz zu den niederen Wirbeltieren, bei denen der Zylinder erst beim Verlassen des zentralen Nervensystems eine zarte Scheide, das Neurilemm (Schwann'sche Scheide) erhält, schiebt sich bei den höheren (Wirbeltieren) am ausgebildeten motorischen markhaltigen Nerven, noch im Zentralnervensystem beginnend und am Eintritt des Nerven in die Muskelfaser endigend, zwischen ihm und dem Neurilemm die Markscheide ein. Dieselbe ist im peripherischen Gebiete durch zahlreiche Schnürungen unterbrochen und im Bereiche jeder dieser interannulären Segmente liegt ein von Protoplasma umgebener Kern, welcher von den meisten als der Schwann'schen Scheide zugehörig betrachtet wird. Diese Scheide besteht, wie man gegenwärtig annimmt, aus einer zarten glashellen entweder den Nerven und die Markscheiden ununterbrochen überziehenden oder ebenfalls an den Schnürungen teilnehmenden Membran. Nicht bloß im Gehirn und Rückenmark, sondern auch im peripherischen Bereiche zeigen die Nervenfasern sehr wechselnde, namentlich zu der Länge der Nerven in direktem Verhältnis stehende Dicke. Während in Betreff der Zugehörigkeit der Kerne der untern Segmente die Meinungen auseinander gehen, sind die peripherischen, distalwärts zunehmenden und meist auf den Endbereich der Muskelfaser lokalisierten Teilungen, durch welche die Fasern oft in eine ansehnliche Zahl von Endzweigen zerfallen, allgemein anerkannt.

Verbindung von motorischen Nerven mit der Muskelfaser.

Bei den Amnioten scheint gewöhnlich eine motorische Nervenfaser eine Muskelfaser zu versorgen, bei den Anamnia dagegen ge-

hört es nicht zu den Seltenheiten, dass zwei und mehr Nerven mit einer Muskelfaser in eine Verbindung eingehen. Ist der Muskel klein, so besorgt ein Nerv, d. h. ein Komplex aus demselben Intervertebralloche herauskommender Nervenfasern, die Innervation; bei größerem Umfange des ersteren dagegen setzt sich der letztere gewöhnlich aus Anteilen von zwei Spinalnerven zusammen. In den meisten Fällen vollzieht sich die Verbindung von Nerv- und Muskelfaser etwa in der Mitte der letzteren. Der speziellen Art dieser Verbindung ist in letzter Zeit von zahlreichen Forschern ganz besondere Aufmerksamkeit geschenkt worden. Bekanntlich besteht die Muskelfaser aus zwei Substanzen, aus der kontraktilen quergestreiften (Rhabdia von Kühne) und der sarkoplasmatischen (von verschiedenen Forschern verschieden benannt, z. B. von Gerlach Intravaginales Nervenetz). Erstere Substanz bildet den Hauptteil der Faser und wird von zwei in wechselnder Weise gröberen oder feineren Netzen durchzogen und umhüllt, die sarkoplasmatische Substanz enthält auch die zahlreichen Kerne, welche mit dem sie umgebenden Sarkoplasma die sog. Muskelkörperchen bilden. Die kontraktile Substanz — den höher differenzierten Anteil des Faserinhalts repräsentierend — besteht aus regelmäßig auf einander folgenden isotropen und anisotropen Schichten, welche sich zu sog. Muskelkästchen gruppieren, die durch feine anisotrope Schichten von einander geschieden sind. Ein derartiges Kästchen besteht aus einer mittlern anisotropen und einer obern und untern isotropen Lage — die gesamte Muskelfaser, entweder als eine riesige vielkörnige Zelle (Syneytium) oder als Komplex von Zellen betrachtet, umhüllt eine dünne Haut, das Sarkolemm. Die Verbindung der Nervenfaser mit der Muskelfaser geschieht nun derart, dass der Axenzylinder meist unter mehr oder weniger zahlreichen Verästelungen (Endgeweihe oder Axialbaum genannt) an einer bestimmten Stelle mit dem kernhaltigen Sarkoplasma (als Plattensohle, Granulosa bezeichnet) sich verbindet. Bei *Amphioxus* soll nach Schneider die Muskelplatte dem kurzen motorischen Nerven einen feinen Fortsatz entgegen schicken, der direkt mit ihm eine Verbindung eingeht.

Ontogenetische Befunde.

a) Entwicklung der motorischen Ganglienzelle und Nervenfaser. Die Ganglienzellen entwickeln sich in der Hauptsache aus dem (bleibenden) Ektoblast. Die anfangs epithelartig die Oberfläche des embryonalen Körpers einnehmenden Zellen teilen sich fortwährend und es entstehen mehrere, auch ihrerseits sich durch Teilung vermehrende, Zellschichten, die entweder zu Ganglienzellen sich umwandeln oder als Bildungsmaterial für die Neuroglia und Granulosa (Hornspungiosa) dienen. Die oberflächlichen für die Produktion der Ganglienzellen wichtigen Lagen werden schließlich zu Epithelien des Zentralkanales, können aber bei niederen Wirbeltieren

(z. B. bei *Ammocoetes*, *Proteus*) noch postembryonal oder auch das ganze Leben hindurch als Nervenzellen fungieren.

Was nun die Entstehung der motorischen Nervenfasern anbelangt, so nimmt eine Anzahl Forscher (v. Baer, Remak etc.) eine Entwicklung aus dem mittleren Keimblatte an, andere (wie His, Kölliker, Balfour etc.) haben sich für einen ektoplastischen Ursprung entschieden und noch andere, darunter Hertwig, Haeckel, halten eine mesoplastische Entstehung für möglich.

Während mit großer Wahrscheinlichkeit dargethan worden ist, dass Ganglienzelle und Nervenfasern im Laufe der Entwicklung an Größe zunehmen und zu der Entfaltung der von ihnen versorgten Muskelfasern resp. Muskelfaserkomplexe in direktem korrelativen Verhältnisse stehen, herrschen darüber, ob beide Gebilde auch normaler Weise gänzlich schwinden können, ob demnach eine physiologische Degeneration eintreten kann und sie durch im postembryonalen Leben neu sich ausbildende Elemente ersetzt werden können — demnach eine physiologische Regeneration stattfindet, bei den verschiedenen Forschern sehr von einander abweichende Ansichten.

b) Entwicklung der quergestreiften Muskelfaser und ihrer Verbindung mit der Nervenfasern. Fast allgemein gilt zwar die Annahme, dass die quergestreiften Muskelfasern der Wirbeltiere sich aus dem Mesoderm, aus den embryonalen Zellen der Urwirbel bilden, aber ob an dieser Bildung nur die innere Lage derselben (Gebr. Hertwig) oder diese und die äußere Schicht (Balfour, Kölliker, Haeckel) teilnimmt, oder ob endlich nur die äußere als Muskel bildende Partie zu betrachten sei, wie die meisten älteren Autoren glaubten, darüber gehen die Meinungen weit auseinander. Mehrfach ist nachgewiesen worden z. B. von Harting, Auerbach etc., dass die entstandene Muskelfaser in den weiteren Phasen ihres Lebens unter günstigen Verhältnissen an Volumen zunehmen, unter ungünstigen abnehmen kann (physiologische Re- und Degeneration). Ueber den Ablauf dieses Prozesses herrschen aber keine übereinstimmenden Ansichten. Die Entwicklung der Verbindung von Nerv- und Muskelfaser ist nicht besonders eingehend studiert worden und es fehlt überdies auch hier eine Gleichmäßigkeit der betreffenden Angaben.

Untersuchungen über Degeneration und Regeneration.

a) Degenerative Prozesse. Die Degeneration des Neuro-Muskelsystems vollzieht sich in erster Linie in zentrifugaler Richtung; auf die Zerstörung der motorischen Ganglienzelle folgt Degeneration des abgehenden motorischen Nerven und der zugehörigen Muskelfaser. Bei der motorischen Ganglienzelle des zentralen Nervensystems vollzieht sich dieser Prozess unter dem Bilde einer einfachen Verkleinerung bis zu einer totalen Rückbildung der Zelle, oder er

geht unter anfänglicher Aufquellung oder granulöser Trübung, dann unter Auflösung des Zellinhaltes vor sich. Bei der motorischen Nervenfasern — gleichviel ob dem zentralen oder peripherischen Nervensystem angehörig — beginnt die Degeneration mit einer Aufquellung, Trübung der Markscheide und einer Verkürzung ihrer Segmente, die bald von einem scholligen Zerfall derselben gefolgt wird; fortgesetzte Auflösung führt dann zur Bildung von Myelintropfen, die sich weiter in immer kleiner werdende Tröpfchen und Körnchen von teils fettiger, teils albuminöser Beschaffenheit zerstückeln. Mit diesen Veränderungen Hand in Hand gehen solche der anderen Nervenscheiden und des Axenzylinders (andere Autoren, z. B. Fr. Schultze sind hingegen der Ansicht, dass die Degeneration des letzteren früher beginnt als die der Markscheide); überdies lauten die Angaben der Forscher über seine Zerstörung auch nicht übereinstimmend. Die Scheiden (resp. das umgebende Gewebe) zeigen dagegen in der Regel eine progressive Ausbildung. Durch Vermehrung des Gliagewebes, der Schwann'schen Scheide und des Perineurium erfolgt eine ansehnliche mit einer Resorption resp. Aufzehrung der fettigen Detritusprodukte der Markscheide verbundene Zellvermehrung. Die Schwann'schen Scheiden persistieren dann in Gestalt von mit fettführenden Protoplasmazellen gefüllten, zum teil aber auch leeren Schläuchen.

Degeneration der quergestreiften Muskelfaser und ihrer Verbindung mit der Nervenfasern. Die neuropathische und myopathische Atrophie der Muskulatur geschieht unter vorwiegender Rückbildung der quergestreiften Substanz. Bei Degeneration der motorischen Nervenendigung wird die Nervenplatte am spätesten diesem Prozesse unterworfen und ist selbst bei ziemlich weitgehender Reduktion der markhaltigen Strecke des Nerven noch erhalten.

b) Regenerative Prozesse. Ueber eine Regeneration von Ganglienzellen ist nur wenig bekannt, weit zahlreichere Untersuchungen dagegen wurden über diejenige der Nervenfasern angestellt; aber wenn auch dieser Prozess zwar von keinem Forscher mehr bezweifelt wird, so herrscht doch über die Art und Weise, in welcher er sich vollzieht, keine Uebereinstimmung. Dasselbe ist auch der Fall in Bezug auf die quergestreiften Muskelfasern, auch lauten über diesen Reduktionsprozess die Angaben der Autoren verschieden.

Kritische Bemerkungen, eigene Befunde und Auffassungen.

Die im vorhergehenden kurz angeführten Resultate der vergleichend-morphologischen und ontogenetischen Untersuchungen, sowie die Befunde der Experimente über Degeneration und Regeneration gewähren ein sehr buntes Bild, es ist aber dadurch eine gesicherte Kenntnis und zweifellos richtige Lösung der hier in Betracht kommen-

den Fragen noch nicht gewonnen werden. Wie früher schon angedeutet, handelt es sich um Entscheidung der folgenden Sätze:

- 1) Fehlt überhaupt eine Einheit des neuromotorischen Apparates und handelt es sich bei demselben nur um eine lockere und veränderliche Assoziation diskret und selbständig bleibender Zellen, oder
- 2) bildet sich eine wirkliche neuromotorische Einheit und zwar mittels Verschmelzung ursprünglich getrennter Komponenten, oder
- 3) entstehen Ganglienzellen, Nervenfasern (Axenzylinder) und Muskelfaser als ein von vorn herein einheitliches Gebilde?

Bevor F. zur Beantwortung dieser Fragen übergeht, unterzieht er die von andern Forschern bei den betreffenden Untersuchungen angewendeten Methoden einer eingehenden Abschätzung, deren Resultate andeutungsweise die folgenden sind. F. selbst ist Anhänger der namentlich von Gegenbaur, Haeckel und von den Gebrüder Hertwig ausgebildeten und vertretenen Methode, welche den Schwerpunkt auf die Vergleichung niederer und höherer Typen legt, ohne dabei aber den großen Wert der ontogenetischen Untersuchung zu unterschätzen. Um das Wesen des neuromotorischen Apparates zu verstehen, empfiehlt es sich zwar seine ontogenetische (tektonische) Entwicklung zu studieren — denn man erhält dadurch mannigfache Aufklärungen über denselben — aber einerseits ist eine strenge Durchführung der diesbezüglichen ontogenetischen Untersuchungen bis jetzt unmöglich und andererseits würden dieselben, selbst wenn auch durch ihre Anwendung eine sichere Kenntnis der ontogenetischen Verhältnisse zu erlangen wäre — bei dem heutigen Stande der Deszendenztheorie noch nicht eine wirkliche Lösung der Frage herbeiführen. Nach dem biogenetischen Grundgesetz wiederholt die Ontogenie in der Kürze die im Verlaufe der Phylogenie von den Vorfahren successive eingenommenen Entwicklungszustände des Organismus. Außere Einflüsse, sei es von Seiten der mütterlichen Umgebung, sei es von Seiten der Außenwelt, können wohl modifizierend auf die ontogenetische Entwicklung des Eies einwirken, nicht aber den Prozess seiner inneren Natur noch umwandeln. Am wirksamsten erweisen sich diese Einflüsse, wenn die ontogenetische Entwicklung ohne Eihüllen stattfindet, oder, wie bei der Mehrzahl der Tiere, von dem Zeitpunkte an, wo die Entwicklung nicht mehr innerhalb derselben (postembryonal) sich vollzieht. Selbstverständlich bleibt auch dann der in das Ei gelegte Impuls noch in Kraft, aber die von außen kommenden Kräfte vermögen direkter auf den freilebenden Organismus zu wirken (zu den von den Vorfahren erworbenen und dem befruchteten Keime mitgegebenen Schätzen gesellen sich jetzt unter günstigen Umständen neue individuelle Erwerbungen). Aus diesem Grunde liegt gerade in dem Studium der postembryonalen Periode

ein sehr gewichtiges Mittel, um in die eigentlichen mechanischen Werkstätten des Werdens einzudringen. Leider befindet sich dieses Studium gegenwärtig erst in den Anfangsstadien seiner Entwicklung und überdies hat Haeckel auf Grund seiner eigenen und der Forschungen anderer (insbesondere der von Fr. Müller) nachgewiesen, dass die Ontogenie wohl in der Regel keine reine Rekapitulation der Phylogenie gebe, sondern ein Gemisch zweier Prozesse, von denen einer, der palingenetische, die primären phylogenetischen Entwicklungsvorgänge wiederhole, der andere, der cenogenetische, eine neue Zuthat, eine sekundäre Anpassung an die veränderten Verhältnisse, unter denen der Embryo lebt, darstelle. Die Aufgabe des ontogenetischen Untersuchers sei es, beide Prozesse aus einander zu halten. Die Erfüllung dieser Forderung ist allerdings in den meisten Fällen sehr schwierig, die Lehre Haeckel's hat daher neben vielen Anhängern auch viele Widersacher gefunden. F. ist aber der Ueberzeugung, dass die Auseinanderhaltung der Cenogenie und Palingenie eine der allerwichtigsten morphologischen Fragen für die Zukunft bilden wird. Haeckel und Gegenbaur bedienten sich zur Durchführung dieser Scheidung der vergleichenden Methode und erkannten in ihr das beste Mittel, das Ziel zu erreichen; eine Reihe anderer Forscher hat diese Methode ebenfalls erprobt und es hat sich im allgemeinen ergeben, dass für diejenigen Forscher, welche mit der Entwicklung zugleich die Geschichte eines beliebigen Organismus resp. Organes kennen lernen und kausal verstehen wollen, die rein ontogenetische Methode nicht genügt, sondern nur die vergleichend-morphologische Irrtümer ausschließt. Dieselbe leistet bei unserem jetzigen Können relativ das Höchste und F. möchte bei keiner ontogenetischen Untersuchung den Prüfstein derselben vermissen. Ein weiteres Hilfsmittel, die hier in Rede stehenden Aufgaben zu lösen, bietet das Studium der pathologischen Degenerations- und Regenerationserscheinungen. Bekanntlich verdanken wir auch dieser Methode wichtige Aufklärungen auf den verschiedensten morphologischen Gebieten und sie ist als abhängiges Glied in der Kette der Untersuchungsmethoden ganz vortrefflich, als alleinige Methode aber reicht sie weder zur Lösung der vorliegenden noch für diejenigen der meisten morphologischen Fragen aus.

Spezielles über den neuro-motorischen Apparat.

1) Stellt der aus Ganglienzelle, Nervenfaser und Muskelfaser zusammengesetzte neuro-motorische Apparat eine lockere und veränderliche Assoziation von selbständigen Nerven- und Muskelzellen vor? Oder 2) bietet er im ausgebildeten Zustande eine wirkliche und unveränderliche Einheit dar, die aber erst durch eine sekundäre Vereinigung einstinals getrennter Zellenelemente entstanden ist? Oder

3) repräsentiert er ein von Anfang an aus einer Zelle hervorgegangenes und einheitliches Gebilde?

ad 1) Wie die Mehrzahl der Forscher betrachtet auch F. Ganglienzelle und Axencylinder als das letztere, ferner hält er eine Verschmelzung zwischen Nerven- und Muskelfaser an der Verbindungsstelle für höchst wahrscheinlich und ist endlich geneigt, bei der Entscheidung, ob die quergestreifte Muskelfaser selbst eine einheitliche Riesenzelle darstelle oder ob sie sich in gewissen Fällen nicht aus mehreren mit einander verwebten Fasern zusammensetze, bei Insektenmuskeln und bei gewissen Muskelfasern niederer Wirbeltiere den letzteren Vorgang für nicht unmöglich anzusehen. Darum ist die morphologische Existenz einer aus getrennten Zellenelementen bestehenden neuro-muskulösen Kette nicht ganz von der Hand zu weisen.

ad 2) Zwei Entstehungsarten werden hier von den verschiedenen Untersuchern behauptet; die eine Kategorie derselben ist der Ansicht, die neuro-muskulöse Einheit komme dadurch zu Stande, dass nervöser und muskulöser Teil sich gesondert und entfernt von einander anlegen dann erst sekundär einander entgegen wachsen und sich vereinigen. Die andere Reihe der Forscher lässt sie durch eine Verschmelzung ursprünglich gesonderter, aber immer im gegenseitigen Kontakte gelegener Zellen sich bilden. Die erstere Entstehungsweise vertritt die Mehrzahl der ontogenetischen Untersucher. Was nun die Ausbildung des nervösen Abschnittes anbelangt, so meinen eine Anzahl Forscher, dass der Axencylinder aus der Ganglienzelle hervorsprosse, andere glauben, dass er durch Vereinigung von anfänglich selbständigen aber in Kontakt stehenden Bildungszellen zu Stande komme; die Kommunikation mit dem motorischen Abschnitt soll dann derart vor sich gehen, dass der Nerv die ursprünglich von ihm entfernte Muskelfaser erst aufsucht und sich mit ihr verbindet. In Uebereinstimmung mit anderen Autoren ist F. auf Grund seiner Untersuchungen der Ansicht, dass die Ganglienzellen des nervösen Apparates aus Zellen des Ektoderm und der Axencylinder als ein Fortsatz der Ganglienzelle entstehe. Allgemein anerkannt ist gegenwärtig die Bildung der quergestreiften Muskelfaser aus den mesodermalen Urwirbeln, dagegen ist die Entwicklung des neuro-muskulösen Zusammenhanges noch am wenigsten aufgeklärt. F. ist zwar wie andere Forscher geneigt, anzunehmen, dass diese Verbindung nur dadurch zu Stande kommen kann, dass der Nerv der Muskelfaser entgegen wachse und sich dann mit ihr vereinige, aber nach Prüfung der Resultate der bisherigen Untersuchungen und derjenigen seiner eigenen Arbeiten gelangt er zu der Auffassung, dass es sich hinsichtlich der Nervenfasern (Axencylinder) nicht um einen in den verschiedenen Phasen ihres ontogenetischen Wachstums peripher freiliegenden Ganglienzellenfortsatz handle — der wachsende Nerv hat

in Wirklichkeit kein freies Ende, sondern dieses vermeintliche freie Ende bedeutet lediglich die Grenze der Leistungsfähigkeit unserer jetzigen histologischen Technik und bei Vervollkommnung unserer Untersuchungsmethoden steht zu hoffen, dass manches jetzt noch Unsichtbare, den späteren Untersuchern ganz deutlich erkennbar und vielleicht auch messbar sein wird. Die Annahme einer sekundären Vereinigung von Nerv und Muskel gewann bekanntlich auch eine vergleichend morphologische Stütze in der namentlich von Claus, Chun und Krukenberg vertretenen Theorie. (Chun ist auf Grund seiner Untersuchungen der Ansicht, dass bei den niederen Metazoen die Muskelfasern sich anfänglich ohne irgend welche Beziehungen zu Nerven ausgebildet haben, erst späterhin beide mit einander in Verbindung traten und dadurch ein neuro-motorischer Zusammenhang entstand, in welchem der Nerv eine die bisher selbständige Bewegung des Muskels hemmende Funktion übernahm). F. kann jedoch in den von Chun angeführten vergleichend-morphologischen Thatsachen kein Argument für diese Hypothese (der sekundären Vereinigung von Nerv und Muskel) erblicken, sondern ihm ist die Entstehung des neuro-motorischen Apparates durch Verschmelzung von ursprünglich gesonderten, aber von vorn herein in Kontakt stehenden Zellen nicht wahrscheinlich.

ad 3) Wie im vorstehenden angedeutet hat F. die beiden andern Auffassungen über Entwicklung der in Rede stehenden Gebilde teils zurückgewiesen, teils für nicht sehr wahrscheinlich erklärt und damit schon ausgesprochen, dass er die obige Frage mit „Ja“ zu beantworten gesonnen ist und sich infolge dessen im wesentlichen in Uebereinstimmung mit den von Baer und Hensen vertretenen Anschauungen befindet. Wenn er auch den Gebrüder Hertwig das große Verdienst zuschreibt, auf die unlängbaren Schwächen der alten Neuromuskeltheorie aufmerksam gemacht zu haben, so scheinen ihm doch die Fundamente dieser Theorie bis jetzt nicht erschüttert zu sein und sie scheint an Wahrscheinlichkeit alle andern bisher aufgestellten Hypothesen zu übertreffen. F. hält demnach die Annahme einer ganz bestimmten und in gewissem Sinne unabänderlichen Verknüpfung von Nerv und Muskelfaser noch nicht widerlegt und erblickt in der Muskelinnervation das gewichtigste und unentbehrlichste Mittel zur Bestimmung der Muskelhomologien.

Verhältnis der Größe der Ganglienzellen und der Dicke der Nervenfasern zu der Nervenlänge.

Schon frühere Untersucher haben dargelegt, dass die Ganglienzellen um so größer werden, je bedeutender die Länge der mit ihnen in Zusammenhang befindlichen centripetalen oder centrifugalen Nervenfasern ist, und Schwalbe hat nachgewiesen, dass auch die Kaliberverhältnisse der Nerven sich gleich verhalten, d. h. zu ihren

Längen in einem direkten Verhältnis stehen. F. kam jedoch durch eigene Untersuchungen zu der Ueberzeugung, dass die Dicke der Nerven nicht bloß von ihrer Länge abhängt, sondern dass auch die geringere oder größere Dicke zu der schwächeren oder stärkeren Muskelentfaltung in Beziehung zu bringen ist und dabei gleichzeitig der Umstand Bedeutung erlangt, ob es sich um eine progressive oder regressive Entwicklung handelt. Mit dem Wachstum des Muskels nimmt auch die Dicke der Nervenfaser zu, mit der Rückbildung des ersteren geht umgekehrt eine Dickenabnahme des letzteren Hand in Hand. Es bleibt aber umfangreicheren diesbezüglichen Untersuchungen vorbehalten, den bisherigen Befunden eine größere Allgemeinheit zu geben. Dasselbe gilt auch über die Eintrittsstelle des Nerven in den Muskel. Es ist hier zu konstatieren, ob nach den wenigen bis jetzt darüber ausgeführten Untersuchungen die allgemeine Annahme gerechtfertigt ist, dass bei schnell und nicht gleichmäßig vor sich gehenden Differenzierungen der (pleiomenen) Muskeln der geometrische Mittelpunkt als Eintrittsstelle des Nerven nicht gewahrt bleibt, bei langsamer und gleichmäßiger erfolgenden Wachstumsvorgängen dagegen sich erhält und schließlich bei allen Veränderungen der Muskeln im Laufe langer Zeiten sich herstellen kann.

Kap. 10. Variierungen der Muskulatur.

Wenige Systeme des tierischen Körpers neigen im gleich hohen Grade zu Variierungen wie das Muskelsystem, und schon seit den ältesten Zeiten hat diese Erscheinung das Interesse zahlreicher Forscher in Anspruch genommen. Selbstverständlich war und ist es noch gegenwärtig die menschliche Anatomie, welche sich zuerst damit beschäftigte. Für die Sichtung der verschiedenen Muskelvarietäten wie überhaupt der Variierungen der Organe erwies sich schon sehr früh die Zootomie als ein treffliches Mittel. Je größere Reihen Tiere auf ihre Muskulatur untersucht wurden, um so mehr gelang es, zahlreiche menschliche Varietäten bei dieser oder jener Gattung als normalen Befund zu konstatieren. Unter Berücksichtigung der durch Vergleichung erhaltenen Resultate teilte man die menschlichen Varietäten in 2 große Gruppen ein:

a) In solche, die ererbte Rückschlagsbildungen repräsentieren, embryonale und atavistische zootomische Parallelen von tieferer genetischer und verwandtschaftlicher Bedeutung besitzen und uns somit Einblicke in die phylogenetische Entwicklung thun lassen (primäre, konservative, embryonale und atavistische Varietäten) und

b) in solche, für die bisher keine Parallelen gefunden wurden und wahrscheinlich auch nicht zu finden sind, die wir vielmehr als neu erworbene Gebilde auffassen müssen (sekundäre, progressive, adaptive Varietäten). Während nun die vergleichende Anatomie uns über die Genealogie der menschlichen Varietäten aufklärt, (die kon-

servativen, atavistischen Varietäten bilden dabei naturgemäß den Schwerpunkt) wird der embryologische Forscher, Anhänger der Deszendenztheorie und der Erbllichkeit der individuellen Erwerbungen, die jetzt konservativ auftretende Varietät als von den Vorfahren einmal erworben betrachtet (also als progressive, adaptive Varietät begonnen haben muss), es sich zur weiteren Aufgabe machen, aus dem Stadium der genealogischen Methode zu dem Versuche einer kausalen Begründung fortzuschreiten, oder wenigstens die Entstehung und Ausbildung dieser neuen Anpassungen zu studieren. Allgemein bekannt ist, dass die menschlichen Varietäten sich auf die verschiedenen Regionen des Körpers sehr ungleich verteilen, der Rumpf zeigt deren viel weniger als die Extremitäten und bei diesen die vordere wiederum viel zahlreichere als die hintere. Dies erklärt sich daraus, dass die vordere einen komplizierteren Bau als die hintere aufweist und dass bei dem Uebergange der Vorfahren des Menschen aus dem quadrapeden in den bimanen Typus die erstere mehr neue bedeutsame Veränderungen erfuhr als die letztere. Was für die Muskelvarietäten des Menschen gilt, wird selbstverständlich im Prinzipie auch auf diejenigen der Tiere, namentlich der Wirbeltiere und in erster Linie der Vögel anwendbar sein. Vor allen Dingen der Flügel derselben lässt zufolge seiner phylogenetisch nicht sehr alten, aber doch ungemein ausdrucksvollen eigentümlichen Differenzierungen, besonders im proximalen Abschnitte (auf welchen sich die Hauptbewegungen concentrieren) eine reiche Fülle von Variierungen erwarten; daneben zeigt jedoch auch die hintere Extremität eine ungemein gute Ausbildung derselben.

Der ruhende Muskel verfällt einer unaufhaltsam fortschreitenden Reduktion, der arbeitende aber gewinnt bei seinen Kräften proportional zu erfüllenden Leistungen eine höhere Entfaltung, welche von dem Grade der Arbeit und von den Korrelationen, unter denen diese Arbeit verrichtet werden kann, bestimmt wird. Diese Korrelation der Muskulatur zu den benachbarten oder mittelbar durch das Nervensystem mit ihr verbundenen Organen und der umgebenden Außenwelt sind natürlich höchst mannigfaltige. Wie schon früher erörtert, formt und bildet der Muskel einerseits die umliegenden und ihn umgebenden Stützgewebe, wird aber andererseits — falls diese Gewebe festere Konfiguration und bestimmtere Gelenkverbindungen erlangt haben — von ihnen beherrscht. Allerdings geschieht dies nicht unumschränkt, sondern er vermag, bei ausreichender Möglichkeit zu funktionieren, die meisten ihm gesetzten Schranken zu überwinden. Dieser Umstand spricht sich namentlich im Wechsel des Ursprunges und der Insertion, d. i. in den Wanderungen der Muskeln aus. Schon bei seinen ersten myologischen Untersuchungen des Kehlkopfes des Menschen und der Säugetiere wurde F. durch die ungemein große Mannigfaltigkeit der Wanderungen oder Aberrationen des Ursprunges

und der Insertion der Muskeln überrascht. Umfangreichere diesbezügliche Untersuchungen, nach dieser ersten Arbeit angestellt, haben nur dazu gedient, ihn in seinen Anschauungen zu befestigen. In jedem lebenden Muskel findet eine fortwährende innere Bewegung, ein steter Wechsel von Wachstum und Verkleinerung, von Werden seiner Fasern statt. Dieselben vermögen nicht, ad infinitum zu wirken, sondern erreichen nach einiger Zeit das Ende ihrer Thätigkeit; eine neue Generation, die wohl größtenteils von dem kernhaltigen Sarkoplasma der alten abgespalten wurde, ist inzwischen an ihre Stelle getreten und hat ihre Funktion übernommen. So lange die Leistungen eines Muskels die gleichen bleiben, vollzieht sich auch dieser Umbildungsprozess in gleicher Weise. Werden aber seine Aufgaben gesteigert, so überwiegen seine Wachstums- und Regenerationsprozesse — der Muskel wird größer — vermindern sich die Leistungen, so wird er kleiner. Werden durch irgend welche Umstände die Leistungen eines Muskels in ungewöhnlicher Weise beeinflusst, so verlaufen die Regenerationen nicht mehr in der alten Bahn, sondern passen sich den Verhältnissen an, die neuen Fasern erreichen eventuell eine größere Länge, gewinnen damit neue Anheftungen in Gebieten, die vorher außerhalb des Muskelbereiches lagen, oder sie verkürzen sich, der Muskel giebt die bisher innegehabten Anheftungen auf — die Wanderung [Aberration]¹⁾ des Muskels beginnt.

Aus den Verhandlungen gelehrter Gesellschaften.

Sitzungsprotokolle

der biologischen Sektion der Warschauer Naturforschergesellschaft.

Sitzung vom 17. (29.) November 1889.

H. Hoyer machte eine kurze Mitteilung über direkte (amitotische) Kernteilung bei *Rhabdonema nigrovenosum*. Der Inhalt derselben ist in ausführlicherer Darstellung in Nr. 1 des Anatomischen Anzeigers vom J. 1890 wiedergegeben.

J. P. Eismond hielt einen Vortrag „über den Sangmechanismus bei der Ordnung Suctoria“. Gestützt auf eigene Untersuchungen an *Tokophrya Steinii*, *Trichophrya epistylidis* und *Dendrocometer paradoxus* gelangte E. zu folgender Ansicht über den Saugvorgang: Die Suctorien besitzen bekanntlich pulsirende Vacuolen, die mit den sogenannten lacunären Kanälen in Verbindung stehen, in welchen sich in Form von Tropfen Wasser und flüssige Umsetzungsprodukte ansammeln. Aus diesen Kanälen gehen letztere in die Vacuolen über und füllen dieselben an. Wenn das Maximum der Füllung erreicht ist, erfolgt eine Kontraktion der Vacuole und der Inhalt derselben wird nach außen befördert. Die Vacuole ist dann scheinbar geschwunden, doch

¹⁾ Das Wort „Aberration“ in einem von dem gewöhnlichen Sprachgebrauch etwas abweichenden Sinne, nämlich um überhaupt Verschiebungen der Muskelanheftungen im Laufe der phylogenetischen Entwicklung zu determinieren, gebraucht.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1890-1891

Band/Volume: [10](#)

Autor(en)/Author(s): Anonymos

Artikel/Article: [Bemerkungen zu Max Fürbringer: Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. 491-504](#)