© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ueber die Endigungsweise der Nerven in den quergestreiften Muskeln der Amphibien.

Von

Dr. Ernst Calberla.

Mit Tafel XX.

Wesentlich durch die Arbeiten Kühne's[1]) und daran anschliessend, durch die Untersuchungen von Engelmann[2]), Rouget, Waldeyer, Cohnheim u. A. ist die Endigungsweise der Nerven in der quergestreiften Muskulatur im Ganzen sicher festgestellt worden. Ueber die Verhältnisse wie sie bei den Arthropoden, Reptilien, Fischen, Vögeln und Säugethieren vorkommen, sind nahezu alle Forscher einig, nur über die Art der Nervenendigung bei den Amphibien herrschen noch verschiedene Ansichten. Der Zweck dieser Arbeit war es nun durch Untersuchung einer ganzen Reihe von Amphibien diese fraglichen Verhältnisse etwas näher zu verfolgen. Kühne der blos Rana und Proteus in den Bereich seiner Untersuchungen gezogen hat, fand bei diesen Thieren, dass die dunkelrandigen Nervenfasern kurz vor ihrem Ende durch schnell wiederholte dichotomische Theilung in eine Anzahl kurzer dunkelrandiger Endäste zerfallen, welche zusammen den sogenannten Endbüschel bilden. Das die Endäste umhüllende Neurilemm (Schwann'sche Scheide) enthält stets einzelne Kerne. Die Endäste treten nun an das Sarko-

1) W. Kühne »Ueber die peripherischen Endorgane der motorischen Nerven«. Leipzig 1862.

2) Th. W. Engelmann »Untersuchung über den Zusammenhang von Nerv und Muskelfaser« Leipzig 1863.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lemm, durchbohren dasselbe, ihr Markgehalt verschwindet plötzlich, und sie setzen sich als blasse Fasern fort, deren Durchmesser selten mehr als 0,004 Mm., meist nur 0,002—0,003 Mm. beträgt. Die blassen Fasern der intramuskulären Achsencylinder, schlagen sogleich eine der Längsachse der Muskelfasern parallele Richtung ein. Eine Fortsetzung des Neurilemm ist an ihnen nicht zu unterscheiden. An einzelnen Stellen sind sie mit zarten Kernen besetzt. Gewöhnlich dehnt sich übrigens der genannte blasse Faden nicht einfach als Fortsetzung des Nervenästchens aus, sondern er besitzt auch noch ein in der entgegengesetzten Richtung mit der Längsachse des Muskels fortlaufendes Stück; das ebenfalls mit jenen zarten Kernen besetzt ist, und bei längerer Ausdehnung auch zugespitzt oder scharf abgerundet endigt. Neben diesen längeren Fortsätzen der in einem Nervenendbusch enthaltenen Nervenfasern giebt es ausserdem noch äusserst kurze, blasse Fäden, welche dann in der Regel mit einem einzigen an ihrem Ende aufsitzenden knospenähnlichen Körperchen aufhören. Kühne nennt diese Endigungen »Endknospen«. Nach ihm haben dieselben einen complicirten Bau. Jede Endknospe zeigt ein oder mehrere Einschnürungen und an ihrem Ende einen kurzen büschelförmigen Ansatz; in der Achse jeder Knospe aber verläuft ein heller, feiner geschlängelter Faden, welcher durch eine Abspaltung aus dem Achsencylinder entsteht, und der demnach einen wenn auch kurzen Stengel der Knospe bildet. An dem entgegengesetzten Ende geht dieser Faden in ein kleines meist birnförmiges Körperchen über, das die Spitze ausfüllt und fast immer mit kleinen deutlichen Kügelchen erfüllt erscheint, welche sehr verschieden sind von dem feinkörnigen Inhalt der übrigen Knospe. Kühne lässt die übrigen Endfasern mit abgerundeter Spitze endigen [1]. In etwas anderer Art stellt sich Margo [2] die intramuskuläre Nervenendigung vor; er findet, dass, nachdem der Nerv Mark und Bindegewebsscheide verloren hat, er sich in einen eigenthümlichen Endapparat fortsetzt. Dieser Apparat besteht aus blassen Fäden (Kornfasern) die stellenweise zu kleinen Körnern und Bläschen anschwellen, und mit einem grossen Theil der Muskelkerne in Verbindung stehen. Durch zahlreiche Anastomosen bilden diese Kernfasern dann ein feines Netzwerk, dessen Maschen durch die contractile Substanz ausgefüllt sind. Engelmann [3] hält diese Margo'schen Kornfasern für die interstitiellen Körnerreihen; nach ihm sollen letztere aber gar nicht immer vorkommen, und vor Allem war es Engelmann nie

1) W. Kühne »Nerv und Muskelfasern« in Striker's Handbuch der Gewebelehre.

2) Th. Margo, »Ueber die Endigung der Nerven in der quergestreiften Muskelsubstanz. Pest 1862.

3) L. c. pag. 9.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

möglich einen Zusammenhang dieser Reihen oder der an denselben anliegenden Muskelkerne mit den feinsten Endfasern des Achsencylinders zu sehen. Engelmann selbst bestätigt die Angaben Kühne's über die Theilung und den Eintritt des Nerven in den Muskel vollständig, nur giebt er an, dass die Nerven bei Bombinator meist schon, ehe sie durch das Sarkolemm treten ihr Mark verlieren und dann erst eine Strecke quer zum Muskel verlaufen, bis sie an der Durchtrittsstelle durch das Sarkolemm plötzlich (ganz wie bei Rana) einen der Längsachse des Muskels parallelen Verlauf nehmen. Auch das Vorkommen von Kernen an der Durchtrittsstelle des Nerven durch das Sarkolemm konnte Engelmann bestätigen. Verliert der Nerv sein Mark vor dem Eintritt in den Muskel, so legt sich seine Schwann'sche Scheide sofort dicht an den Achsencylinder an. Nach einem verschieden langen Verlauf, löst sich die Faser in eine äusserst zart granulirte Masse auf, die allmälig in die Muskelsubstanz übergeht. Scharf zugespitzte Enden, wie sie Kühne und Kölliker beschreiben, leugnet Engelmann. Er erhielt deutliche Bilder seiner granulirten Substanz durch Einwirkung sehr verdünnter Säuren (HCl 1 : 1000).

An der Endfaser konnte auch Engelmann feine blasse Kerne sehen, die, ohne einen Nucleolus zu besitzen, nach ihm durch feinkörnige Niederschläge getrübt sind; sie scheinen sich in der äussersten Schicht des intramuskulären Achsencylinders zu befinden und besitzen zartere Umrisse als die extramuskulären Kerne der Nerven. Bei Rana sind diese Kerne mehr elliptisch, bei Bombinator mehr rundlich, endständig sah er sie nie. In Allem stimmen dieselben mit Ausnahme der zarteren Umrisse mit den Kernen der extramuskulären Nerven überein. Die Angaben Kühne's über ihren complicirten Bau konnte Engelmann in keiner Weise bestätigen. Ohne Zweifel sind es nach ihm die persistirenden Kerne der Zellsubstanz aus der in früheren Entwickelungszuständen sich die intramuskulären Theile der Nerven gebildet haben; nichts spricht für eine nervöse Natur derselben.

Bei den geschwänzten Amphibien, die keine Theilung der Nerven in Endbüsche haben, sah Engelmann nur einen einzigen Nerven, der an den schmalen Muskel tritt, dort sein Mark verliert, und sich als feine Faser innerhalb des Sarkolemm eine Strecke weit fortsetzt, um auch hier in einer fein granulirten Masse zu endigen. Bei Triton ist es fast stets nur eine Endfaser, bei Salamandra finden sich mehrere.

Trinchese [1]) schreibt den an der Durchtrittsstelle der Nerven durch das Sarkolemm gelegenen Kerne eine nervöse Natur zu; auf diese und

1) Trinchese, Journ. de l'Anat. et de la Physiol. 1867 pag. 485.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auf die neuerdings von Arndt [1]) beschriebene ungemein complicirte Bauart der intramuskulären Nervenendigung komme ich weiter unten zu sprechen. Es stehen sich also in Bezug auf die intramuskuläre Nerverendigung zwei Ansichten gegenüber. Die Anhänger der einen schreiben den Kernen der Endfasern eine ganz besondere Wichtigkeit zu, indem sie dieselben (Kühne) als nervöse Endapparate ansehen, die Anhänger dieser Ansicht verneinen das allmälige Aufhören der Endfaser in einer fein granulirten Substanz, sie beschreiben ein scharf abgerundetes Ende der Endfaser. Die Anhänger der andern Ansicht betrachten die Kerne der Endfaser als accessorische Elemente ohne nervöse Natur, lassen aber den Nerven in einer fein granulirten Masse endigen, und so möglicherweise mit den Muskelkernen, oder wenigstens mit der quergestreiften Substanz (Engelmann) in Verbindung treten.

Andere wie Margo, Trinchese und Arndt schreiben den Kernen am Eintritt der Nerven in den Muskel, sowie denen an den Endfasern eine besondere Bedeutung zu, gehen aber noch weiter, indem sie durch die feingranulirte Masse, die sie auch annehmen, stets einen Zusammenhang (Margo, Arndt) mit den Muskelkernen constatirt haben wollten.

Die Frage ob zu einem Muskel, ein oder mehrere Fasern gehen, und ob dieselben schon vor dem Durchtritt durch das Sarkolemm ihr Mark verlieren, die von sehr untergeordneter Bedeutung ist, habe ich gesucht an einer Reihe von Präparaten etwas aufzuklären. Als Untersuchungsmaterial habe ich Triton taeniatus, Triton cristatus, Salamandra maculosa, Bombinator igneus, Rana esculenta und Bufo viridis benutzt.

Die Muskeln wurden nach der von Kühne angegebenen (l. c.) ausgezeichneten Methode der Zerzupfung isolirt, und dann ausschliesslich in Kochsalzlösung von 0, 6 : 100 untersucht. Nur zur Orientirung über die Stelle des Markverlustes, empfahl es sich in einzelnen Fällen, nachdem die intramuskuläre Endigung mit wünschenswerther Deutlichkeit gesehen worden war, Kalilauge in verdünnter Lösung dem Präparate zuzusetzen. Man sieht dann meistens im ersten Moment des Einwirkens der Kalilauge genau die Stelle, wo das Mark sich abschnürt und wird hierbei (besonders gilt dies von Profilbildern) genauer über die Stelle, wo der Nerv durch das Sarkolemm tritt, aufgeklärt.

Die Behandlung der Muskeln mit verdünnter Essig- oder Salzsäure hat mir nie bessere Bilder gegeben, als die frische Untersuchung in Kochsalzlösung; was man nicht mit guten Vergrösserungen an frischen Präparaten bei aufmerksamer Beobachtung sieht, kann man sich auch durch diese Reagentien nicht deutlicher machen.

1) »Untersuchung über die Endigung der Nerven in den quergestreiften Muskelfasern«. Archiv für mikroskop. Anat. Bd. IX. pag. 484.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Triton taeniatus.

Bei diesem, sowie überhaupt bei den geschwänzten Amphibien zeigt sich die tiefere Halsmuskulatur als besonders für das Studium der Nervenendigung geeignet, weil diese Muskeln wenig Bindegewebe zwischen den einzelnen Muskelfasern besitzen, und man so neben der leichten Isolirbarkeit der einzelnen Fasern sehr reine Bilder erhält. Bei sorgfältiger Präparation gelingt es oft einzelne Muskelfasern in ihrer ganzen Länge zu isoliren. An solchen Fasern bemerkt man dann als einziges Anhängsel in der Mitte, oder mehr nach einem Ende hin den Muskelnerv, und kann die intramuskuläre Endigung deutlich verfolgen. Die Muskeln von Triton taeniatus haben eine Breite von 0,030 Mm. bis 0,042 Mm., sie enthalten sehr grosse Kerne in spärlicher Anzahl, an dem Kerne sitzt verhältnissmässig wenig krümliges Protoplasma, nur an dem Muskelkern jüngerer Thiere tritt letzteres deutlicher ausgeprägt auf.

Der Nerv, der meist eine Strecke weit neben den Muskelfasern verläuft, macht eine fast rechtwinklige Biegung, spitzt sich etwas zu, das Mark wird abgeschnürt und es tritt (Fig. 1 *a*) nun an dieser Stelle der Nerv unter das Sarkolemm. Nie habe ich eine Theilung des Nerven in mehrere Aeste, oder eine Abschnürung des Markes vor dem Durchtritt des Nerven durch das Sarkolemm beobachten können. Direct nach dem Durchtritt des Nerven durch das Sarkolemm verbreitert sich die blasse Endfaser etwas; in einzelnen Fällen findet sich an dieser Stelle ein Kern, der ganz das Aussehen der Kerne der Schwann'schen Scheide hat. Meist fehlt derselbe und die Endfaser schlägt eine Richtung nach dem am weitesten entfernt gelegenen Muskelende ein; nur in seltenen Fällen sah ich eine Theilung des Achsencylinders in 2 Fasern von denen dann meist die kleinere nach dem am nächsten gelegenen Muskelende verlief. Diese Endfasern laufen nach mässig weitem, kaum das 1 ½fache der Muskelbreite betragenden Verlaufe in eine Spitze aus (Fig. 1 *f*). Nie gelang es mir, an dieser Stelle eine granulirte Masse zu sehen, noch weniger konnte ich einen Zusammenhang mit dem um die Muskelkerne angehäuften Protoplasma beobachten. Ich habe eine ganze Reihe Bilder gehabt, an denen man mit grösster Klarheit sehen konnte, wie die Endfasern über die Muskelkerne hinweg gingen, um erst dann ihre Endigung als feine Spitzen zu finden. Nimmt man andere Muskeln als die erwähnten, so findet man gewöhnlich an der Stelle des Nerveneintritts grosse Belegzellen, die oft durch feine Bindegewebshäutchen und Fasern verbunden sind, und so leicht zu falschen Schlüssen verleiten können. Ich komme auf dieses Bindegewebe noch weiter unten zu sprechen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Triton cristatus.

Nimmt man wieder die tieferen Halsmuskeln, die sich bei diesem Thier ungemein gut in feine Fasern isoliren lassen, so findet man dann die Muskelfasern etwas breiter als bei Tr. taen. nämlich 0,034 Mm. bis 0,050 Mm. Die Muskelkerne haben fast die nämliche Grösse wie die der Muskeln von Tr. taen., sie sind 0,008 bis 0,018 Mm. breit, und 0,015 bis 0,025 Mm. lang. An den Polen der Muskelkerne findet sich sehr viel krümliges Protoplasma in langen Reihen angeordnet. Der Nerv tritt ganz wie bei Tr. taen. an die Muskelfasern heran, verliert, ohne sich vorher zu theilen, sein Mark (Fig. 2 *a*), und tritt dann sofort durch das Sarkolemm; hier findet sich stets unterhalb des Sarkolemms aber dicht an der Durchtrittsstelle des Nerven liegend, ein etwas grösserer fast runder Kern (Fig. 2 *d*) der eine Grösse von 0,008 bis 0,012 Mm. besitzt.

Die Verbreiterung der Endfaser die ich bei Tr. taen. nur als schwach angedeutet erwähnte, findet sich hier, hinter der Stelle, wo der eben beschriebene Kern der Endfaser anliegt (*e*), etwas deutlicher ausgeprägt, es hat diese Verbreiterung etwa dieselbe Grösse wie ein Kern der Schwann'chen Scheide. Dicht hinter der eben genannten Verbreiterung theilt sich nun der Nerv sofort in 2 Aeste die allerdings zuerst meist nach einer und derselben Richtung verlaufen, jedoch sich bald so verhalten, dass der grössere parallel der Längsachse des Muskels nach dem entferntesten Ende desselben verläuft, und der andere mehr die Muskelfaser umspinnend quer über dieselbe sich hinwegwendet. In einzelnen Fällen konnte ich noch eine dritte Faser, die nach der, der Hauptfaser entgegengesetzten Richtung verlief, beobachten; es war dies meist dann der Fall, wenn der Nerveneintritt mehr in der Mitte einer ganzen Muskelfaser gelegen war. Manchmal spaltet sich die grösste Faser noch einmal kurz ehe sie, wie die übrigen Endfasern, in eine feine Spitze auslaufend endigt. Die eigentliche Endigung des Achsencylinders ist auch hier ganz dieselbe wie bei Tr. taen.: die Faser läuft in eine feine Spitze aus, ohne dass an dieser Stelle die geringste Andeutung einer granulirten Substanz, oder etwa ein Uebergang der Endfaser in die grossen Muskelkerne, sei es nun direct, oder durch die an letzteren anliegenden Protoplasmahaufen sich constatiren liesse. Auch bei Tr. crist. gelang es mir oft Bilder zu erhalten, bei denen man ein Hinweglaufen der Endfaser über die Muskelkerne und die Protoplasmahaufen, ohne auch nur die Andeutung eines Zusammenhanges beider zu sehen, deutlich beobachten konnte. In einzelnen Fällen, und dies war besonders bei sehr breiten Muskeln der Fall, wenn der Nerv in der Mitte des Muskels sein Ende fand, sah ich, dass die Endfaser nur eine

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sehr kurze Verbreiterung erfuhr, sich aber sofort in zwei nach entgegengesetzten Richtungen verlaufende Endfasern auflöste, die nun wieder in der gewöhnlichen Art endigten. In den meisten der letztgenannten Fälle lag der Kern, der sich sonst stets an der Seite der Endfaser dicht hinter der Durchtrittsstelle durch das Sarkolemm vorfand, in der Gabel der Theilung und dann meist umgeben von einigen Protoplasmakügelchen. Die Verhältnisse bei Triton cristatus liegen, wie aus dieser Beschreibung hervorgeht, ganz so oder nur unwesentlich anders als bei Triton taeniatus.

Salamandra maculosa.

Die Muskeln dieses Thieres zeichnen sich durch eine äusserst prägnante Querstreifung aus, auch der Krause'sche Streifen ist sichtbar. Die Breite des Muskels schwankt zwischen 0,04 Mm. bis 0,06 Mm. Die Muskelkerne haben dieselbe Grösse wie die bei Triton cristatus, sie sind nur meist etwas schmäler aber länger als die Kerne des eben genannten Thieres. An den Polen der Kerne liegen sehr lange Protoplasmazüge an, jeder Kern hat ein Kernkörperchen. Die zutretenden Nerven haben eine grössere Breite als bei den Tritonen. Sehr schön kann man an den Nerven des Landsalamanders die Ranvier'schen Einschnürungen und die Zugehörigkeit eines Kernes der Schwann'schen Scheide, zu einer durch zwei Abschnürungen abgegrenzten Strecke des Nerven beobachten. Der Nerv tritt auf analoge Weise wie bei den Tritonen, ohne sich vorher zu theilen, an die Muskelfaser heran, dort spitzt er sich zu, das Mark wird abgeschnürt, und der Durchtritt des Nerven durch das Sarkolemm erfolgt an dieser Stelle. Nie habe ich ein früheres Aufhören des Markes, oder ein Eintreten des Markes unter das Sarkolemm beobachten können. Meist enthält die Schwann'sche Scheide des Nerven, dicht vor der Durchtrittsstelle desselben durch das Sarkolemm einen grossen Kern, manchmal befindet er sich gerade an der Durchtrittsstelle. In Bezug auf die intramuskuläre Endigung findet man bei Salamandra mac. einige Variationen. So sieht man bei kleinen Thieren und bei kleinen Muskeln, Muskelfasern, die vielleicht noch auf einer jüngern Entwickelungsstufe stehen, dass der durch das Sarkolemm getretene Nerv einen kleinen Kern, an der Endfaser angelagert besitzt, sofort nach einer der beiden Enden des Muskels hinläuft, und in sehr geringer Entfernung einfach zugespitzt endigt. Meist jedoch ist der Bau complicirter, die Endfaser theilt sich bald nach dem Durchtritt des Nerven, oder nach längerm Verlauf in 2 bis 3 feine aber nicht gleich grosse Aeste, die sich unter Umständen nochmals theilen können, und die oft eine bedeutende Länge haben. Stets findet sich an der ersten Theilungsstelle (Fig. 3 *d*),

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

aber nie in der Gabel sondern aussen angelegt, ein etwas grösserer Kern der bis auf seine etwas bedeutendere Grösse ganz den Kernen, wie ich sie bei Trit. crist. beobachtet habe, gleicht. Die an der ersten Theilungsstelle gelegenen Kerne können fast die doppelte Breite der Muskelkerne erreichen, meist sind sie im Innern fein granulirt, oft findet sich aber auch nur die Andeutung einer Granulirung. Eine feinere Structur oder eine vollkommen hyaline Beschaffenheit habe ich nie beobachten können, trotzdem ich stets auf den Rath Kühne's[1]) mit starken Immersionssystemen und schwachen Ocularen gearbeitet habe. Bei diesen Endigungen sieht man oft, dass die Theilung sich in der Nähe, oder gerade über dem Muskelkern befindet. Beim Gerinnen des Muskelinhalts lassen sich dann die Endfasern in ihrem Verlauf über diese Kerne, ohne dass es möglich wäre einen Zusamenhang beider zu constatiren, sehr gut verfolgen. Die Endfaser geht stets scharf begrenzt, an dem ihr angelagerten Kern vorbei. Auch hier, und zwar gerade bei Salamandra kann man mit ungemeiner Leichtigkeit und Schärfedas Endigen der Endfaser in eine feine Spitze beobachten. Manchmal nehmen die Endfasern nicht einen gestreckten, sondern einen mehr geschlängelten Verlauf, trotzdem ich gerade in solchen Fällen nie einen Insult der Muskelfaser nachweisen konnte; es muss dieser geschlängelte Verlauf eben unter Umständen als normal angesehen werden. Der weitere Verlauf der Endfaser ist folgender: tritt eine gabelige Theilung ein, so gehen stets die Fasern nach den beiden Enden des Muskels, zerfällt aber die Hauptfaser in drei oder mehrere Endfasern, so verläuft stets eine Faser, und zwar dann meist die schwächste quer über den Muskel, ihn fast umschlingend, aber immer noch mit einer Neigung nach einem der beiden Enden des Muskels sich hinzuziehen.

Im Ganzen ähnelt die Nervenendigung beim Landsalamander sehr derjenigen, wie ich sie bei Triton fand, obgleich hier schon etwas complicirtere Verhältnisse vorhanden sind. Uebereinstimmend tritt nur eine Faser markhaltig bis zur Durchtrittsstelle an die Muskelfaser heran, verliert beim Durchtreten durch das Sarkolemm ihr Mark, um sich innerhalb des Sarkolemms in feine Endfasern, von denen allerdings bei Salamandra die Hauptfaser stets noch einen Kern angelagert hat, aufzulösen. Die Endfasern endigen, ohne in einen Zusammenhang mit den Muskelkernen oder deren Protoplasmahof zu treten, noch sich in einer fein granulirten Masse zu verlieren, einfach fein zugespitzt.

Bombinator igneus.

Die Breite der Muskelfasern dieses Thieres beträgt 0,064—0,082 Mm.

1) Stricker's Handbuch pag. 155.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die zahlreichen Muskelkerne sind bedeutend kleiner als die des Landsalamanders; sie haben eine Breite von 0,004 bis 0,009 Mm. und ihre Länge schwankt zwischen 0,012 bis 0,016 Mm.; sie haben eine eiförmige Gestalt mit nur wenig Protoplasma an ihren Polen. Ein Kernkörperchen konnte ich nicht entdecken, dagegen enthielten die Kerne eine krümlig-körnige Masse. Die Nerven, die eine geringere Breite als die von Salamandra haben, treten fast stets ohne sich vorher zu theilen an die Muskelfaser, dann verlieren sie plötzlich ihr Mark, treten durch das Sarkolemm, um nun als feine intramuskuläre Endfaser sich weiter zu verbreiten. Dies ist die Regel, doch sieht man, und dies besonders bei grössern Muskeln öfters, dass der zu einer Muskelfaser hinzutretende Nerv sich in zwei noch markhaltige Aeste theilt, die nur sehr kurz sind, sich aber sonst ganz, wie oben von den einfachen Nervenästen beschrieben ist, verhalten. Stets finden sich an der extramuskulären Theilung des Nerven ein oder zwei Kerne der Schwann'schen Scheide (Fig. 4 *a*), die dann oft in der Gabel der Theilung liegen. Die Ranvier'schen Einschnürungen sind stets sehr deutlich zu sehen. An dem eben unter das Sarkolemm getretenen Achsencylinder findet sich stets ein länglich ovaler Kern mit fein granulirtem Inhalt und scharfer Begrenzung (Fig. 4 *b*); er hat ungefähr die Grösse und das Aussehen eines Kernes der Schwann'schen Scheide. Um den genannten Kern geht nun die Endfaser herum, um sich dann sofort mit kurzem meist rechtwinklich zur Muskellängsachse gerichteten Verlauf in zwei oder drei Endäste, die sich dann noch einmal theilen, zu spalten. An dieser Theilungsstelle des Hauptastes liegt stets ein etwas kleinerer Kern als der an der Eintrittsstelle des Nerven in den Muskel befindliche; beide Kerne zeigen bis auf die Grössendifferenz gleiche Beschaffenheit. Auch hier sieht man deutlich den Zusammenhang der Endfasern mit den Kernen, ohne dass sich jedoch eine andere Verbindung als eine seitliche Verwachsung oder Ankittung erkennen liesse. Bei den weitern Theilungen der Endfaser konnte ich nie noch einen Kern beobachten. Meist sehr kurz nach der letzten Theilung endigen die Endfasern in feinen Spitzen. Auch bei Bombinator sah ich nie an diesem Theil der Endfaser eine fein granulirte Masse, in der die erstere etwa endigte, oder gar einen Zusammenhang mit den Muskelkernen; auch hier war es mir oft möglich, das Hinweglaufen der blassen Endfaser über Muskelkerne zu beobachten. Diejenigen Endfasern, die sich sofort nach dem Eintritt des Nerven in den Muskel von der Hauptendfaser abzweigen, endigen stets ohne sich noch einmal zu theilen mit feiner Spitze. Man sieht, die Verhältnisse bei Bombinator ähneln noch sehr denjenigen bei den geschwänzten Amphibien, wenn gleich das Auftreten von zwei Kernen im Verlauf der etwas weiter gehenden Theilung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

des Achsencylinders schon eine Abweichung darstellt. Ein Verlaufen von marklosen Fasern ausserhalb des Sarkolemms, wie es Engelmann angiebt, habe ich nie beobachtet. Von Bombinator ign. benutzte ich vor Allem die Adductoren des Oberschenkels; dieselben enthalten zwischen den Muskelfasern wenig Bindegewebe, und lassen sich leicht in einzelne Fasern auflösen.

Rana esculenta.

Die Muskelfaser von Rana ist ein wenig breiter als die von Bombinator, sie schwankt zwischen 0,070 Mm. bis 0,140 Mm. Dagegen sind die Muskelkerne fast noch etwas kleiner, die Protoplasmahaufen an letzteren sind ebenso entwickelt wie bei Bombinator. Auch bei diesem Thier erhielt ich die klarsten reinsten Bilder von den Adductoren des Oberschenkels. Die Nerven, die denselben Durchmesser wie diejenigen vom Landsalamander haben, treten direct, wie dies bei kleinen Muskeln vorkömmt, oder nachdem sie sich zwei bis vier mal getheilt haben, an die Muskelfaser heran, das Mark schnürt sich ab, und es erfolgt dann sofort der Durchtritt durch das Sarkolemm. Manchmal, und dies kömmt bei grössern Muskeln (Fig. 5) gar nicht selten vor, begleitet eine dünne Markscheide die eingetretenen Nerven noch eine Strecke, wobei sich nach und nach das Mark verliert; meist findet sich an diesen intramuskulären markhaltigen Endfasern ein Kern angelagert. Die Endfaser zerfällt nun in ihrem weitern Verlaufe unter dem Sarkolemm in zwei bis drei Hauptäste, die sich fast stets wieder ein- oder zweimal theilen um dann fein zugespitzt zu endigen. An der Theilungsstelle oder unweit derselben liegen den Endfasern zarte Kerne an, die einen fein granulirten Inhalt besitzen; sie entsprechen den nämlichen bei Bombinator beobachteten. Die Endfaser geht scharf begrenzt an diesen Kernen vorüber. An der Eintrittsstelle der Nerven in das Sarkolemm, sei nun das erste Stück des intramuskulären Nerven noch markhaltig oder nicht, findet sich stets ein grösserer Kern, der ganz den Kernen der Schwann'schen Scheide entspricht.

Erfolgt die Theilung des Nerven extramuskulär, so verlaufen beide Fasern in entgegengesetzter Richtung; es wird dann das Stück zwischen beiden Fasern nur von einem kurzen Aestchen, von einem der beiden Hauptäste oder auch von einem dritten Ast aus, der sofort von dem Hauptstamm des Nerven aus marklos durch das Sarkolemm tritt, versorgt. In den Fällen wo sich noch markhaltige Fasern unterhalb des Sarkolemms vorfinden, geht meist an der Eintrittsstelle des Nerven in den Muskel auch eine feine marklose Faser in entgegengesetzter Richtung zu der noch markhaltigen Faser ab, es sind dies dann Präparate, an

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

denen man das Vorhandensein markhaltiger Fasern unterhalb des Sarkolemms sehr gut beobachten kann (Kalilauge). Oft findet sich an der Stelle wo der Nerv unterhalb des Sarkolemms sein Mark verliert, eine kleine Anschwellung, aus der dann die feinen Endfasern, die sich später nochmals theilen, hervorgehen. Vielleicht noch besser als bei allen früher genannten Thieren kann man sich bei Rana von der einfach spitzen Endigung der Endfaser überzeugen. Die Kerne, die an den Endfasern liegen, haben (Fig. 5 *d*) eine oval bis runde Gestalt und etwa die Grösse der Muskelkerne, doch sind sie meist etwas kürzer aber dicker als Letztere, ihre Grösse schwankt zwischen 0,008 bis 0,010 Mm. Länge und 0,005 Mm. bis 0,008 Mm. Breite. Oft sieht man gerade an der Stelle wo ein solcher Kern an einer der letzten Endfasern liegt, wie eine feine Endfaser sich seitlich abzweigt, die nun zwar meist den Kern gabelförmig umgreift, manchmal aber auch gerade über den Kern hinweggeht. Nie konnte ich einen Zusammenhang der fein zugespitzten Endfaser mit den Muskelkernen oder mit fein granulirten Massen beobachten; trotzdem ich manchmal auf weite Strecken, die vier bis fünffache Muskelbreite, die feinsten Endfasern verfolgen konnte, ehe sie mit der feinen Spitze endigten. An Profilbildern sieht man sehr oft, wenn z. B. nach einem Ende des Muskels 2 Endfasern verlaufen, dass die eine bald in schiefer Richtung unter dem Sarkolemm über die Muskelfaser sich hinwegbewegt, um dann bald spitz zu endigen, während die andere ganz am Rande der Muskelfaser verläuft. Allemal an den Stellen, wo sich Kerne an letzterer befinden, oder feine Endäste abgehen, erscheint sie dann breiter und kann man zuletzt deutlich das Auslaufen der Endfaser in eine feine Spitze, die auf der quergestreiften Substanz unter dem Sarkolemm liegt, beobachten.

An solchen Bildern sieht man manchmal nicht weit vor der letzten Endigung unter derselben einen Muskelkern, aber nie einen Zusammenhang beider.

Wie man sieht liegen bei Rana die Verhältnisse am complicirtesten, indem nicht nur eine intramuskuläre Theilung der markhaltigen Faser erfolgt, unter Umständen eine feine Markscheide den Achsencylinder eine Strecke weit unter das Sarkolemm begleitet, sondern auch die Endfaser sich zwei oder dreimal theilt, und bis zu dieser dritten Theilung meist an den Theilungsstellen mit Kernen besetzt ist, die allerdings wieder ganz den oben bei Bombinator beobachteten entsprechen. Bei Rana, wie bei Salamandra und Bombinator, findet sich stets an der Durchtrittsstelle der Nerven durch das Sarkolemm ein grösserer Kern.

Bufo.

Bei Bufo sind die Verhältnisse dieselben wie bei Rana, nur Alles

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

in grösserem Massstabe. Die Muskeln sind breiter, an den Polen der verhältnissmässig nicht vergrösserten Muskelkerne liegt viel krümliges Protoplasma. Bei Bufo theilt sich der Nerv, ehe er an den Muskel herantritt, meist in drei bis sechs Aeste, von denen sich einzelne nochmals theilen können.

Der Eintritt des Nerven erfolgt in derselben Art und Weise wie bei Rana, nur fand ich, dass bei Bufo die Endfaser sich noch weiter theilt als bei Rana, auch fanden sich an den Endfasern mehr Kerne als bei letztgenanntem Thier. Die Kerne sowie der Verlauf der Endfasern zeigten sonst keine Abweichung.

Ueberblicken wir nun das Resultat der Untersuchung, so ergiebt sich trotz vieler Verschiedenheiten folgendes typische Verhalten: Die Nervenfaser, sei sie nun getheilt oder ungetheilt, tritt an den Muskel, erfährt eine Einschnürung, verliert dabei ihr Mark und tritt an derselben Stelle durch das Sarkolemm; hier liegt mit alleiniger Ausnahme von Triton taen. stets ein Kern, bei letztgenanntem Thiere habe ich ein Fehlen desselben öfters beobachtet. Der durch das Sarkolemm getretene Achsencylinder endigt nun entweder einfach, oder nachdem er sich mehrfach in einzelne Endfasern getheilt hat, mit feiner Spitze auf der quergestreiften Substanz des Muskels. Bei allen Arten fehlte die fein granulirte Masse in der Engelmann die Endfasern auslaufen lässt und ich kann somit nicht umhin, der oben erwähnten Methode Engelmann's die Erzeugung derselben zuzuschreiben. Im Verlauf der Endfasern finden sich an denselben Kerne, mit schärferem oder zarterem Contour, die jedoch nur als accessorisch zu betrachten sind, da sie nicht allen Arten gleichmässig vorkommen. Einen so complicirten Bau, wie Kühne ihnen zuschreibt, konnte ich nie entdecken. Ganz deutlich sieht man bei guten Präparaten, dass die Endfaser scharf begrenzt um den Kern herumgeht. Die Kerne haben ganz das Aussehen der Kerne der Schwann'schen Scheide, und unterscheiden sich nur dadurch von diesen letzteren, dass sie meist etwas kleiner sind. Auch gegen die Kühne'schen Angaben, dass die Endfaser kolbig abgerundet endigt, muss ich mich erklären; bei klaren Bildern sah ich stets die Endfaser in eine feine Spitze auslaufen. Ich halte diese an den Endfasern angelagerten Kerne mit Engelmann für die persistirenden Kerne der Zellsubstanz aus der in früherern Entwickelungszuständen sich die intramuskulären Theile der Nerven gebildet haben. Die Uebereinstimmung der im Laufe der Untersuchung erhaltenen Bilder mit dem, welches Kölliker in seinem Handbuch der Gewebelehre 1867, pag. 168 Fig. 119 abbildet, ist fast vollständig, nur dass Kölliker die Nervenendigung als extramuskulär beschreibt.

In Bezug auf die Margo'schen Angaben, kann ich mich ganz der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Engelmann'schen Kritik derselben anschliessen; nie war auch nur der geringste Zusammenhang der Endfaser mit den Muskelkernen, oder der an ihnen abgelagerten Protoplasmahaufen zu sehen. In neuerer Zeit sind die Margo'schen Angaben mit einigen Modificationen von Arndt wieder aufgenommen worden. Arndt konnte auch bei den Amphibien Nervenhügel sehen, die sich an der Stelle des Nerveneintrittes in den Muskeln vorfinden sollen; in diesem Hügel beschreibt er eine Anzahl grosser, runder, glänzend granulirter Kerne mit zwei bis drei Kernkörperchen, ausserdem eine noch grössere Anzahl meist 10 bis zwölf etwas kleinere blasse Körner, beide umgeben von feinkörnigen Massen; aus diesem Hügel sollen nun feine körnig-faserig erscheinende, hauptsächlich transversal verlaufende Fasern entstehen. Diese Fasern, die in der Muskelfaser bleiben, dieselbe wohl auch umspinnen, gehen nun zu einem zweiten Nervenhügel, der zwar stets etwas kleiner ist, aber sonst dieselben Elemente wie der erstbeschriebene Hügel enthält.

Aus diesem zweiten Nervenhügel treten nochmals blasse Fasern hervor, die unter Umständen zu Nervenhügeln dritten Grades gehen, um von diesen, oder schon von den Nervenhügeln zweiten Grades aus mit den feinen Protoplasmaanhäufungen an den Muskelkernen in Verbindung zu treten, ja manchmal sollen verschiedene Nervenhügel durch die blassen Fasern mit ein und demselben Muskelkern in Verbindung stehen, und so durch letzteren mit einander communiciren. Oft gehen nach Arndt von den Nervenhügeln ersten oder zweiten Grades Nerven hervor, die das Sarkolemm wieder durchbohren, und dann mit andern Muskelfasern in Verbindung treten. Dies ist nach Arndt das Verhältniss bei Rana und Salamandra: bei Triton sollen die Verhältnisse so fein sein, dass es schwer ist, alles fest zu constatiren, doch will er auch hier Nervenhügel erster und zweiter Ordnung gesehen haben. Er beschreibt also einen Nervenhügel, der wieder durch feine Fasern mit Nervenhügeln zweiten und dritten und letzten Grades und schliesslich mit den Muskelkernen in Verbindung stehen soll. Trinchese, dessen Angaben sich auch auf das Vorhandensein eines Nervenhügels bei Rana beziehen nimmt nur einen Nervenhügel an, er schreibt aber den in demselben vorkommenden Kernen die Function von Ganglien zu.

Zur Besprechung dieser beiden Angaben ist es nöthig, dass ich einiges über das die Muskelfasern umspinnende Bindegewebe berichte. Meist umspinnen breite Bündel fibrillären Bindegewebes die Muskelfasern. In die einzelnen Maschenräume des erstern sind kleinere oder grössere Zellenhaufen eingestreut; es sind dies theils grosse oval bis runde starkglänzende Zellen mit ein oder mehreren Kernen und fein granulirtem Inhalt, theils sind es kleine runde, oft lang ovale Zellen mit

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

krümligen Körnern im Innern; beide liegen direct an einander gedrängt nur umgeben von körnig krümligen Massen, auch einzelne Pigmentkörperchen (Bombinator) habe ich manchmal zwischen diesen Körner- und Zellenhaufen gesehen. Oft sind die Fibrillen so zart, dass das Ganze den Eindruck eines zarten Zellenhäutchens macht, welches die Muskelfasern stellenweise umgiebt. Durch dieses Netz von Fasern und Körnerhaufen ziehen die, die Muskelfasern umspinnenden Capillaren. Diese ebenerwähnten Zellenhäutchen ähneln sehr denen, die Key und Retzius von den Häuten des Centralnervensystems beschrieben haben. In dieses Gewirr der verschiedenartigsten Elemente sieht man ab und zu einen Nerven noch hineingehen, dessen Eintritt in den Muskel wegen des alles verdeckenden Bindegewebes nicht zu sehen ist. Was nun die obenerwähnten Zellenhaufen betrifft, so sieht man sehr oft, besonders bei Extremitäten-Muskeln von Triton und Salamandra, oder der Halsmuskulatur von Rana, dass gerade an der Eintrittsstelle des Nerven in den Muskel ganze Haufen solcher Zellen sich abgelagert finden, die dann in feinkörnige Masse eingehüllt sind, auch weiter sieht man an einer Stelle des Muskels aussen demselben einen kleinen Zellenhaufen anliegen. Gehen nun aus solchen Zellen oder Körnerhaufen leere Capillaren oder blasse Bindegewebsstränge zu andern Zellenhaufen, so erhält man Bilder wie die, die Arndt als Nervenhügel erster, zweiter, dritter und letzter Ordnung gezeichnet hat.

Ich möchte hier noch auf ein Verhalten des Muskels beim Gerinnen aufmerksam machen, welches schon Schwann[1]) abbildet. Man sieht nämlich oft, dass die geronnenen Strecken Muskel sofort mit der Gerinnung fibrilläre Structur zeigen, indem an den Bruchstellen die Muskelsubstanz in einer Anzahl langer Säulchen, die alle noch Querstreifung besitzen, zu Tage tritt (Fig. 8).

Es spricht dies für eine Präexistenz von Fibrillen im Muskel, eine Ansicht, welche in neuester Zeit sich mehr und mehr Anerkennung verschafft.

Zum Schlusse drängt es mich noch vor Allem, für die überaus liebenswürdige und eingehende Unterstützung, die ich bei dieser Arbeit von Seiten des Herrn Geheimenrath Prof. Dr. Ecker und des Herrn Prosector Dr. Langerhans erhalten habe, diesen Herren meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Freiburg im Juli 1873.

1) Schwann in seinen mikroskop. Untersuchungen Taf. IV, Fig. 5.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Erklärung der Abbildungen: Tafel XX.

Die Bilder sind von Muskelfasern, die stets frisch in 0,6 % Kochsalzlösung untersucht wurden, bei einer Vergrösserung von circa 1000 (Hartnack Immersion 10) gezeichnet worden.

Fig. 1. Muskelfaser von Triton taeniatus.
- *a.* Stelle des Nervendurchtritts durch das Sarkolemm.
- *b.* Theilung der Endfaser.
- *c.* Muskelkern.
- *e.* Verbreiterung der Endfaser.
- *f.* Ende derselben.

Fig. 2. Muskelfaser von Triton cristatus. Bezeichnung wie in Figur 1.
- *d.* Kern an der Stelle des Nerveneintritts.

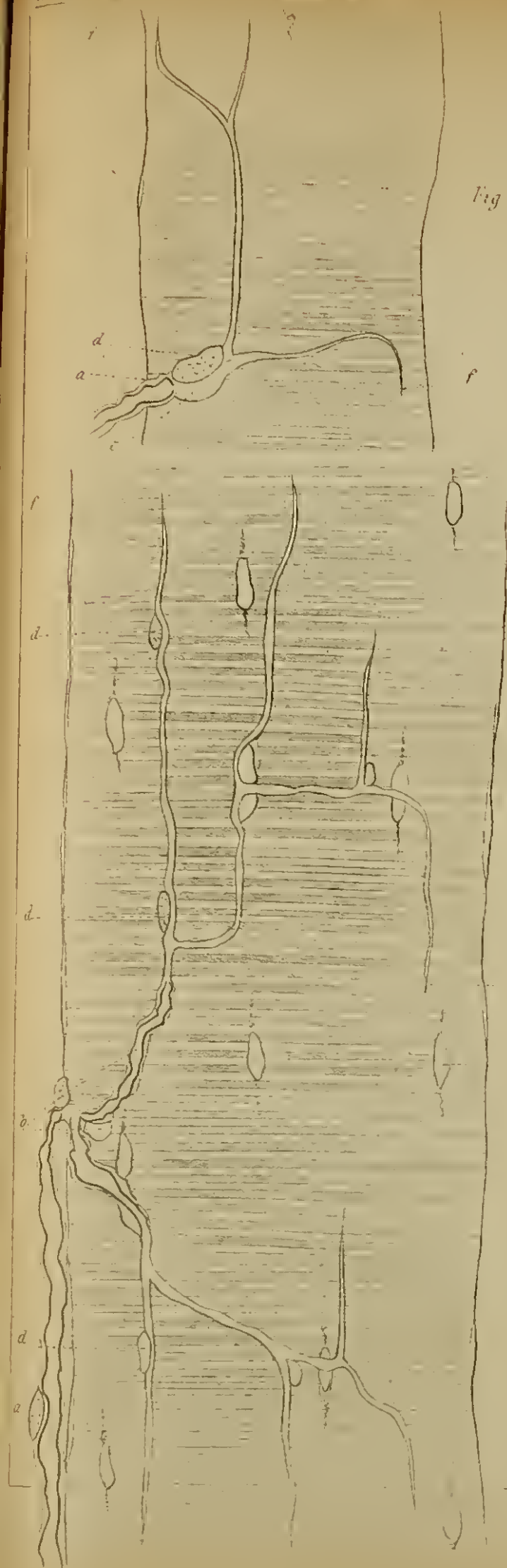
Fig. 3. Muskelfaser von Salamandra maculosa. Bezeichnung wie in Fig. 2.

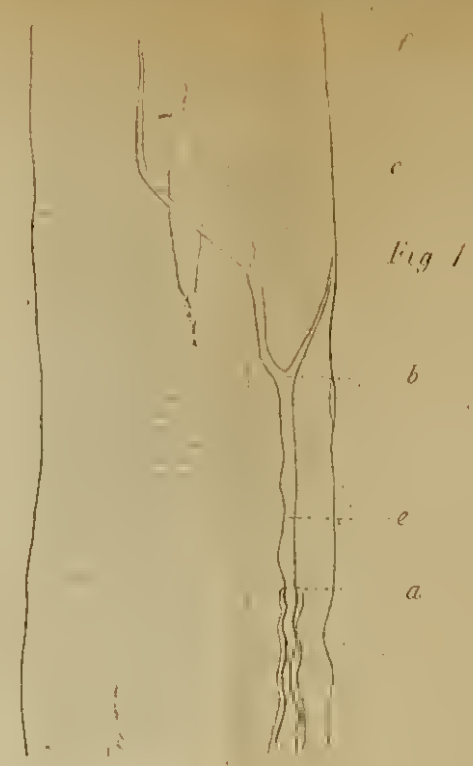
Fig. 4. Muskelfaser von Bombinator igneus.
- *a.* Kern der Schwann'chen Scheide.
- *b.* Kern an der Stelle des Nerveneintritts in den Muskel.
- *c.* Muskelkern.
- *d.* Kern an der Endfaser.
- *f.* Ende der Endfaser.

Fig. 5. Muskelfaser von Rana esculenta.
- *a.* Kern der Schwann'schen Scheide.
- *b.* Markhaltige Nervenfasern unterhalb des Sarkolemm.

Fig. 6. Muskelfaser von Salamandra maculosa, im ersten Moment der Gerinnung.
- *a.* Muskelkern.
- *b.* Endfaser.
- *c.* Muskelsäulchen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at





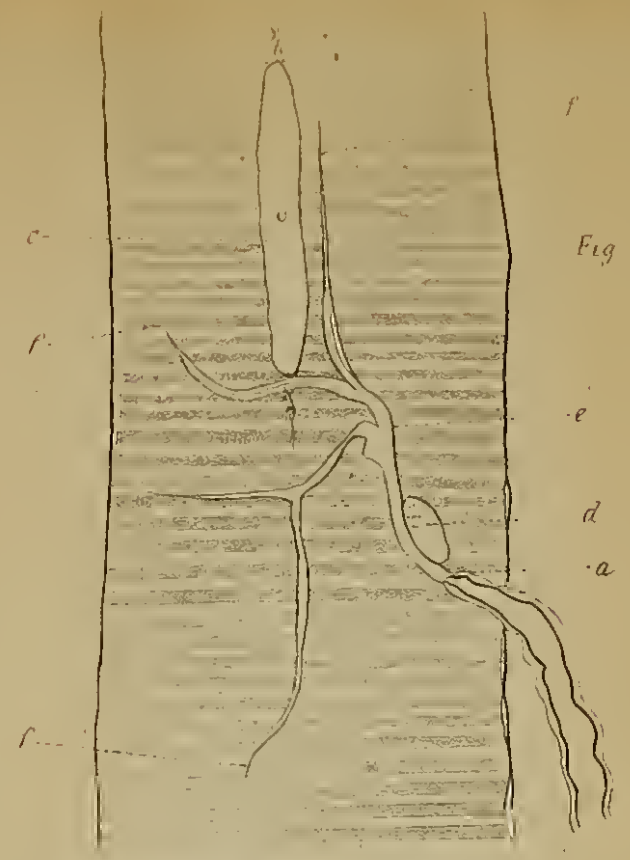
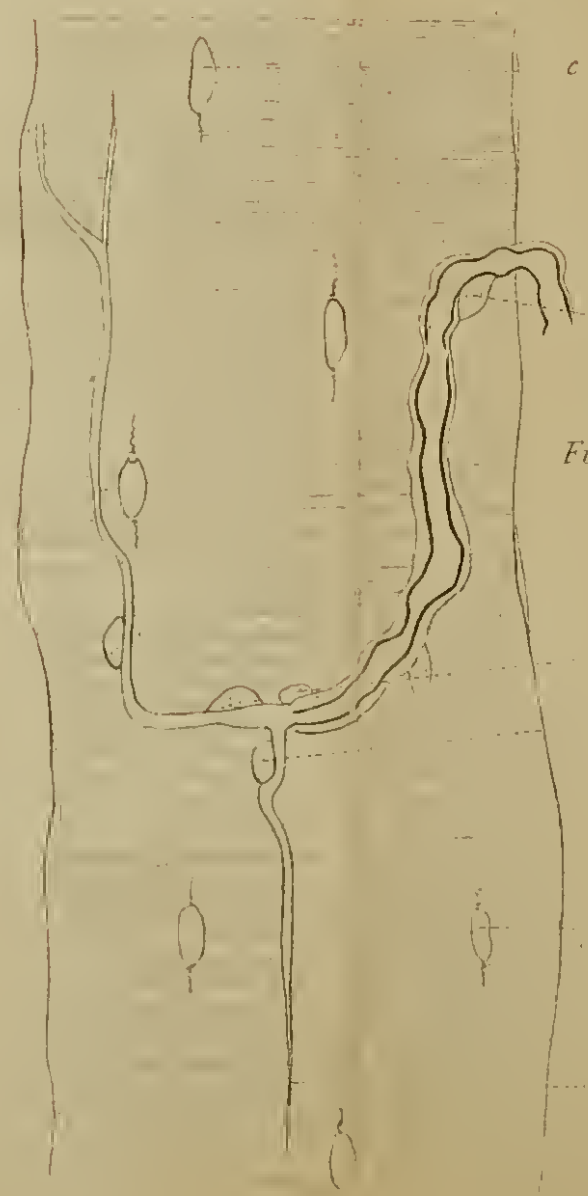


Fig. 3



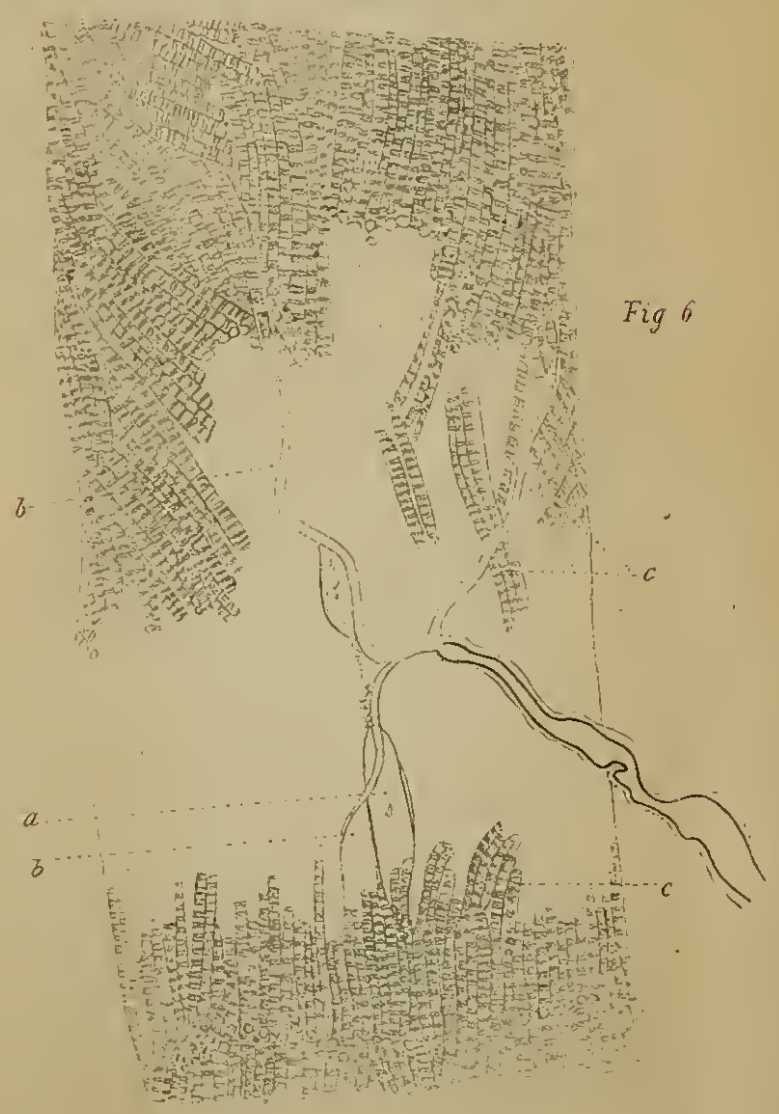


Fig. 6

Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1874

Band/Volume: 24

Autor(en)/Author(s): Calberla Ernst

Artikel/Article: Ueber die Endigungsweise der Nerven in den quergestreiften Muskeln der Amphibien. 164-178