

Zur Kenntniss der quergestreiften Muskelfasern¹.

Von

A. Kölliker.

Mit Tafel XLIV und XLV.

Die feinere Anatomie der Muskelfasern hat in den letzten fünf Decennien seit den bemerkenswerthen Arbeiten von BOWMAN eine solche umfassende Bearbeitung erfahren, dass bis vor Kurzem gewisse Sätze als festgestellt erachtet werden konnten, wie vor Allem die, dass die Muskelfasern aus Fibrillen und aus einer Zwischensubstanz (Sarkoplasma ROLLETT) bestehen, von denen die ersteren allein kontraktile sind. Nun haben aber vor Kurzem zwei Forscher, A. v. GEHUCHTEN² und RAMÓN Y CAJAL³, in Arbeiten, die manche gute Beobachtung enthalten, den Satz aufgestellt, dass das Sarkoplasma den einzig kontraktilen Theil der Muskelfasern darstelle und die sogenannten Fibrillen Kunstprodukte seien, die bei den Zusammenziehungen sich nicht betheiligen. Da ich diese Aufstellungen für ganz verfehlt und unbewiesen halte und der Meinung bin, dass in einer für die Physiologie so wichtigen Frage nicht schnell genug der wirkliche Thatbestand festgestellt werden kann, so erlaube ich mir im Folgenden meine Anschauungen über den Bau der Muskelfasern vorzutragen, die sich theils auf langjährige Erfahrungen, theils auf neue Untersuchungen stützen, bei denen vor Allem die fibrillären Flügelmuskeln der Insekten als Untersuchungsobjekt dienten, deren Fibrillen

¹ Ein kurzer Bericht über meine Untersuchungen findet sich in den Sitzungsberichten der Würzb. phys.-med. Gesellschaft vom 24. Juni 1888, dagegen kann ich den in der Münchener medic. Wochenschrift vom 31. Juli, p. 528 enthaltenen sogenannten »Originalbericht« von Dr. HOFFA nicht anerkennen, da derselbe ohne mein Wissen und meine Zustimmung, und auch ohne die der phys.-med. Gesellschaft veröffentlicht wurde.

² La Cellule. II. 2. fasc. 1886. p. 289—453. Pl. I—VI und Anat. Anz. 1887. Nr. 26.

³ Internationale Monatschr. Bd. V. Heft 6, 7. p. 205—232, 253—276. Taf. XI—XXII.

auch v. GEUCHTEN anerkennt, jedoch fälschlich als aus zwei wesentlich verschiedenen Theilen gebildet darstellt, von denen nur der eine kontraktile sein soll.

Die erste Angabe über leicht in Fibrillen zerfallende Thoraxmuskeln gewisser Insekten findet sich in der vergleichenden Anatomie von v. SIEBOLD 1848 p. 542. Hierauf wurden die Fibrillen dieser Muskeln von mir zuerst genauer beschrieben und abgebildet und deren eigenthümliche körnige Zwischensubstanz entdeckt (Mikr. Anat. II, 4. 1850. p. 203, 263. Fig. 56, 79). Seit dieser Zeit haben viele Autoren von AUBERT an (Diese Zeitschr. 1853) diese eigenthümlichen Muskeln besprochen und liegen über die Entwicklung derselben wichtige Arbeiten vor von WEISMANN¹, VIALLANES² und v. REES³, während namentlich BIEDERMANN⁴, RANVIER⁵, LIMBECK⁶, v. GEUCHTEN⁷, CIACCIO⁸, RAMÓN Y CAJAL⁹ und MINGAZZINI¹⁰ sich mit dem Baue derselben beschäftigen.

Die wesentlichsten Ergebnisse meiner neuen Erfahrungen über diese fibrillären oder SIEBOLD'schen Flügelmuskeln der Insekten, wie ich sie heiße, sind folgende:

I. Nicht alle fliegenden Insekten besitzen fibrilläre Flügelmuskeln. v. SIEBOLD spricht im Texte von »den meisten Insekten« und macht in der Anmerkung die Dipteren, Hymenopteren und Hemipteren namhaft. Sicher wusste er, dass auch die Käfer solche Muskeln besitzen. Später hat AUBERT eine größere Zahl von Insekten auf diese Muskeln untersucht und hierbei Folgendes gefunden:

1) Die Coleopteren haben mit Ausnahme des flügellosen *Carabus violaceus* alle (untersucht wurden 43 Gattungen) solche Muskeln und dicke Fibrillen. Ich selbst vermisste solche Muskeln auch bei den geflügelten *Carabus auratus* und *cancellatus* und bei *Staphylinus spec.*

2) Neuropteren. Bei *Phryganea* und *Hemerobius* finden sich feine Fibrillen.

3) Hymenopteren. Neun untersuchte Gattungen zeigten mittelstarke Fibrillen.

¹ Zeitschr. f. ration. Medicin. Bd. XV. 1862.

² Ann. d. sc. natur. Zool. 1882. T. XIV.

³ Zool. Jahrbücher von SPENGLER. Anat. Abth. Bd. III.

⁴ Wien. Sitzungsber. Bd. LXXIV.

⁵ Leçons sur le Syst. musc. Paris 1880.

⁶ Wien. Sitzungsber. Bd. XCI. 1885.

⁷ l. s. c.

⁸ Notomia di quei muscoli, che negl' insetti muovono le ali. Bologna 1887.

⁹ l. s. c.

¹⁰ Sul preteso reticolo plastinico della fibra muscolare striata. in: Bull. de la soc. d. natur. de Naples 1888. p. 24—44. 4 Tafel.

4) Lepidopteren. Haben sehr feine Fibrillen, die bei Nachtfaltern sich leichter isoliren als bei Tagfaltern. Untersucht wurden über 18 Species, unter denen auch *Vanessa polychloros* und *urticae* sich befinden, bei denen v. GEHUCHTEN wohl fälschlich den Mangel fibrillärer Muskeln angiebt, da ich dieselben auch bei *Vanessa Io* und *cardui* fand.

5) Dipteren. Untersucht wurden 13 Arten. Die Fibrillen sollen sehr fein sein, was für *Musca* nicht zutrifft.

6) Orthopteren. Keine fibrillären Muskeln besitzen die Gattungen *Blatta*, *Acheta*, *Locusta*, *Forficula*, was ich bestätigen kann, nach v. GEHUCHTEN auch *Gryllotalpa*. Eben so die Libelluliden, die nach AUBERT bandförmige Muskeln haben sollen, während ich bei *Aeschna prismatische* Muskelfasern mit schönen centralen Kernreihen fand (Fig. 18), die auch CIACCIO richtig abbildet (l. c. Fig. 11—14). Nur bei mehreren *Ephemera*-Arten fand AUBERT feine Fibrillen.

7) Hemipteren. Von den Homopteren haben die Aphiden fibrilläre Muskeln. Bei den Cicaden fand AUBERT nur einmal einen fibrillären Thoraxmuskel. Bei den Heteropteren kamen außer bei *Nabis apterus* solche Muskeln bei fünf untersuchten Arten vor.

Ich selbst habe, außer bei vielen der von AUBERT untersuchten Insekten fibrilläre Thoraxmuskeln gefunden bei *Bombus*, *Xylocopa*, *Tabanus*, *Cicada haematodes*, *Lygaeus*, *Anthrax sinuata*, *Necrophorus germanicus*, *Gyrinus*, *Aromia*, *Sirex*, *Plusia gamma*, *Noctua pronuba*, *Vanessa Io*, *cardui*, *Porthesia chrysorrhoea* und vielen anderen Gattungen aus allen Abtheilungen.

Ich füge hier noch bei, dass weiter ausgedehnte Untersuchungen unzweifelhaft ergeben werden, dass zwischen den fibrillären Thoraxmuskeln und den gewöhnlichen Muskeln Übergänge sich finden, für welche Behauptung weiter unten mehrfache Belege werden gegeben werden.

II. Alle fibrillären Flügelmuskeln bestehen wesentlich aus zwei Bestandtheilen: Muskelfibrillen und einer Zwischensubstanz, dem Sarkoplasma von ROLLETT. Hierzu kommen noch Kerne, Tracheen und eine Umhüllung.

III. Die Fibrillen besitzen an frischen, in $\frac{1}{2}\%$ igem Kochsalz untersuchten Muskeln bei Vermeidung jeder Dehnung eine Breite von 1—2—4 μ . Breitere Fibrillen, die hier und da vorkommen (s. unten), sind vielleicht alle als stark kontrahirte anzusehen, in welcher Beziehung weitere Untersuchungen Aufschlüsse geben werden. Jedenfalls zeigen die Verbindungen dieser Thoraxmuskeln mit dem Chitinskelette, wie ich mit CIACCIO finde, keine verbreiterten Fibrillen.

Bezüglich des feineren Baues erscheinen diese Fibrillen, wie ich schon vor Jahren fand (Mikr. Anat. II, 1. p. 263), bald fast ohne Quer-

streifen und sehr blass, bald mit verschiedener Deutlichkeit quergestreift. Jetzt kann ich beifügen, dass sehr häufig auch Fasern vorkommen, die bei den stärksten Vergrößerungen keine Querstreifen zeigen. Die quergestreiften Fibrillen sind sehr mannigfach gegliedert. Am häufigsten findet sich nach ROLLETT's Nomenklatur¹ bezeichnet 1) ein dunkles kurzes *Z* und ein helleres langes *Q*; dann 2) ein dunkles kurzes *Z*, ein langes *I*, ein schmales dunkleres *Q*, ein langes *I* und *Z*. Häufig ist 3) kurzes *Z*, längeres helles *I*, langes dunkles *Q*, *I* und *Z*. Endlich fand ich auch 4) die ebengenannte Querstreifung mit einem schmalen hellen *h*. — Die Nebenscheiben *N* sah ich nur sehr selten, doch bilden auch RAMÓN Y CAJAL (Fig. 48, 49) und CIACCIO (Fig. 39) dieselben ab.

Beachtung verdienen nun noch in Betreff der Formen der Fibrillen folgende Verhältnisse. Gewöhnlich werden die Fibrillen von parallelen Rändern begrenzt, doch kommen hiervon nach zwei Seiten Abweichungen vor. Einmal finden sich rosenkranzförmige Fäserchen mit Auftreibungen der *Q* und Einschnürungen bei *Z* (Fig. 2 *C*₁) bei Zusatz von Wasser und sehr verdünnten Säuren. Dann sah ich vorspringende *Z* und eingeschnürte *Q* (Fig. 2 *D*) an gekochten und an mit Alkohol behandelten Fasern, auch nach Zusatz von *Ac. aceticum glaciale* besonders an stark gedehnten Fäserchen, in welcher Beziehung ich hervorhebe, dass diese Fibrillen eine solche Dehnung zulassen, dass sie so fein werden wie die feinsten Bindegewebsfibrillen und die Glieder *Q* um das Drei- und Vierfache sich verlängern (Fig. 2 *B*). Beachtung verdient ferner, dass in solchen Fällen auch *Z* zu einem ganz kleinen dunklen Körnchen sich umwandelt, was sich nur durch die Annahme erklären lässt, dass auch *Z* dehnungsfähig ist und hierbei zum Theil die Natur von *Q* annimmt.

In sehr vielen Fällen ist die Art der Querstreifung an verschiedenen Stellen einer und derselben Fibrille verschieden, was die geringe Bedeutung derselben beweist. Bemerkenswerth sind dagegen die Fälle, in denen die Fibrillen bei einer und derselben Querstreifung verbreiterte und verschmälerte Stellen darbieten, von denen die ersteren als kontrahirte anzusehen sind, wenn sie an frischen möglichst schonend untersuchten Theilen sich finden. Solche Stellen fand ich in zwei Formen (Fig. 4), einmal als gleichmäßige, über größere Längen sich erstreckende Verdickungen, und zweitens als spindelförmige Verbreiterungen von der doppelten und dreifachen Dicke der betreffenden

¹ Siehe ROLLETT in den Denkschr. d. Wien. Akad. 1885. Bd. XLIX u. LI. *Z* = Zwischenscheibe; *Q* = Hauptscheibe, Sarcous element; *h* = HENSEN'scher Streifen; *N* = Nebenscheiben; *I* = isotropes helles Glied zwischen *Q* und *Z*, oder wenn *N* da ist, zwischen *N* und *Q*; *E* = isotropes helles Glied zwischen *N* und *Z*.

Fibrille. Solche dicke Stellen hatten kurze helle *Q* und dichtstehende dunkle *Z* und bei den längeren Verdickungen sah ich bei *Cetonia* Fälle, in denen an denselben keine Spur von Querstreifen mehr zu erkennen war und die ganze Stelle gleichmäßig dunkel erschien (Fig. 4 *a*). Eine Fibrille mit einer Verbreiterung an der einen Seite bildet auch *Ciaccio* ab (Fig. 32).

Bei der Dicke der Fibrillen der *SIEBOLD*'schen Flügelmuskeln liegt die Frage nahe, ob dieselben den Fibrillen der gewöhnlichen Muskeln entsprechen oder vielleicht Bündelchen solcher gleichwerthig und den von mir sogenannten Muskelsäulchen gleichzusetzen sind. Von allen Autoren, die bis jetzt über die betreffenden Fibrillen gehandelt haben, finde ich nur bei *RANVIER* und v. *GEUCHTEN* hierauf bezügliche Andeutungen. Der letztgenannte Autor spricht von einer manchmal vorkommenden Streifung der Fibrillen (p. 407) und giebt auch eine Reihe Abbildungen (Fig. 447, 449 u. a.) von solchen Zuständen. Doch hält er diese Streifung für nicht natürlich und als durch zufällig entstandene Niederschläge bewirkt. Nach *RANVIER* soll *RENAUD* bei der Holzbiene (*Xylocopa*) Theilungen und Anastomosen der *SIEBOLD*'schen Fibrillen gesehen haben und schließt *RANVIER* aus dieser Beobachtung auf eine Zusammensetzung derselben aus feineren Fäserchen. Die Abbildung in *RANVIER*'s *Leçons sur le système musculaire 1880* zeigt jedoch nur zwei gröbere Theilungen und zwei Anastomosen.

Ich selbst habe dieser Frage viele Zeit und Mühe gewidmet und hierbei Folgendes gefunden. Bei einer großen Zahl von Insekten war es mir unmöglich, irgend etwas zu finden, was auf Theilungen der Fibrillen der Thoraxmuskeln oder eine Zusammensetzung derselben aus noch feineren Elementen hingewiesen hätte und gehörten zu diesen gerade Thiere mit breiten Fibrillen, wie *Lucanus*, *Dytiscus*, *Musca*.

Bei anderen fanden sich gewisse Bilder, die auf einen zusammengesetzten Bau hinwiesen und zwar folgende: In zwei Fällen sah ich scheinbare Theilungen von Fibrillen und zwar einmal bei *Melolontha* eine Zweitheilung einer breiten Fibrille in halb so breite Äste, von denen jeder etwa zwölf Glieder lang war. Ferner fand ich bei der Schmarotzerhummel, *Psithyrus rupestris*, eine scheinbare Anastomose zweier sich theilender Fasern, und war das Bild dem von *RANVIER* gegebenen sehr ähnlich. Bei einer genauen Analyse der beiden Fasern drängte sich jedoch mit vollster Beweiskraft die Überzeugung auf, dass die zweigetheilten Fasern entzweigerissen waren und dass die Anastomose nur durch das Aneinanderliegen zweier der Theilungsäste vorgetäuscht wurde. Um diese Deutung begreiflich zu finden, muss man wissen, dass die betreffenden Fibrillen sehr zart, weich und dehnbar

sind und dass beim Zerzupfen der Muskelfasern verschiedenartige Verstümmelungen derselben vorkommen. An den scheinbaren Theilungstellen waren die Fibrillen wie durch eine zarte, blasse, ebenfalls gestreifte Zwischenmembran verbunden, deren Deutung als durch Zerzung entstandene Verbreiterung unzweifelhaft war. Ganz Ähnliches sah ich auch bei der von RANVIER speciell angeführten *Xylocopa* in zwei Fällen, während viele Hundert Fasern, die ich speciell darauf untersuchte, keine Spur von Theilungen und Anastomosen zeigten. Da gerade dieses Insekt wunderschöne, sehr breite und auf große Längen leicht isolirbare Fibrillen besitzt, so lege ich auch auf dieses negative Ergebnis großes Gewicht.

Ganz anderer Art sind Beobachtungen bei *Melolontha*, die auf eine Zusammensetzung der Fibrillen aus noch feineren Fäserchen hinweisen. Einmal sah ich an frischen Muskeln stärkere Fibrillen, die zwischen je zwei *Z* mit Linse 3,0 mm von ZEISS und dem apochromatischen Oc. 12 deutlich und klar eine regelmäßige dichte Strichelung zeigten (Fig. 2 *A*₁), von deren Vorhandensein auch Dr. O. SCHULTZE sich überzeigte. Zweitens fand ich ein paar Mal das Glied *Q* am Ende von Fibrillen wie pinselförmig ausgefasert (Fig. 2 *A*₂), und zwar einmal bei Fibrillen, die ich einen Tag in Wasser macerirt und dann mit Chromosmiumessigsäure behandelt hatte, zweitens nach Osmium von 1:500 und drittens nach Zusatz von Chromsäure von 1⁰/₀; endlich erschien die Linie *Z* in zahlreichen Fällen nicht nur bei *Melolontha*, sondern auch bei anderen Gattungen wie punktirt oder körnig. Deutet auch dieses Alles auf die Möglichkeit des Vorkommens noch feinerer Strukturen an den fraglichen Fibrillen, so ist es doch nicht genügend, um die Anwesenheit einer solchen zu beweisen, um so mehr als es mir bisher nicht gelingen wollte, die genannten Erscheinungen durch irgend ein Verfahren als regelrechte nachzuweisen. Immerhin wird bei ferneren Untersuchungen die Möglichkeit, dass die stärkeren Fibrillen der Flügelmuskeln der Insekten aus noch feineren Fäserchen bestehen und somit Muskelsäulchen gleichwerthig sind, nicht aus den Augen zu verlieren sein, um so mehr als solche Säulchen bei gewissen dieser Muskeln wirklich bestehen. Nach meinen bisherigen Erfahrungen scheinen alle Flügelmuskeln mit feinen Fibrillen, die 1 μ oder etwas darunter messen, Muskelsäulchen zu besitzen. Die ersten Beobachtungen der Art machte ich an den Flügelmuskeln von *Cicada haematodes*, einem in Würzburg selten vorkommenden Thiere, die auch sonst viel Eigenthümliches darbieten, so dass CIACCIO, der Einzige, der bisher diese Gattung untersucht zu haben scheint, diese Muskelfasern zu den gewöhnlichen zählt. Dem ist nun freilich nicht so, denn erstens isoliren sich an denselben

ungemein leicht feine Fäserchen, und zweitens befinden sich zwischen denselben in eben so großer Menge, wie bei den gewöhnlichen fibrillären Flügelmuskeln, interstitielle Granula. Bei einer genauen Untersuchung der Fäserchen dieser Muskeln stellte sich nun bald heraus, dass dieselben in zwei Formen vorkommen, einmal als feinste Fibrillen von $0,8 \mu$ — $1,0 \mu$ und etwas darunter, und als gröbere Fäserchen von $2,0$ — $3,0$ — $3,8 \mu$; diese letzteren scheinen in vielen Fällen mit den gröberen Fibrillen anderer Insekten (Lucanus, Musca etc.) ganz übereinzustimmen, durchmustert man jedoch eine größere Zahl von solchen, so stößt man so häufig auf spitzwinklige Theilungen derselben in feinere Fäserchen (Fig. 3 c, d), so wie auf andere, die in der ganzen Länge aus zwei oder selbst drei deutlich geschiedenen Fibrillen bestehen (Fig. 3 a, b), so dass die Überzeugung sich aufdrängt, dass alle gröberen Fäserchen aus Säulchen von zwei oder drei und vielleicht noch mehr feinsten Fäserchen bestehen.

Wie weit solche Verhältnisse bei anderen fibrillären Flügelmuskeln von Insekten verbreitet sind, vermag ich vorläufig nicht anzugeben, doch glaube ich annehmen zu dürfen, dass Muskelsäulchen bei allen SIEBOLD'schen Muskelfasern vorkommen, die feine Fibrillen von höchstens 4μ haben, wie die Schmetterlinge. Mit Sicherheit beobachtet habe ich dieselben außer bei Cicada vorläufig nur bei Vanessa Io, von der auch die Abbildungen der Fig. 3 stammen. Ferner scheinen die Abbildungen von v. GEHUCHTEN von Fibrillen von Hydrophilus piceus (Fig. 447, 449, 452, 455, 457, 460), die derselbe nicht zu deuten vermochte, Muskelsäulchen darzustellen, was ich leider nicht prüfen konnte, da mir in diesem Sommer kein Hydrophilus in die Hände kam. In dieser Deutung macht mich nur das stutzig, dass ich bei vielen anderen Käfern und auch bei Dytiscus bis anhin nichts wahrnahm, was auf das Vorkommen von Muskelsäulchen hätte schließen lassen.

Ich füge nun noch einiges Andere über den Bau der Muskelfasern der Flügel von Cicada bei. Dieselben besitzen ein deutliches Sarkolemma und oberflächlich innen an demselben anliegende zahlreiche Kerne. Im Querschnitte (Fig. 4, 5) erscheinen die Fasern durch radiär gegen die Mitte verlaufende Streifen in große Felder getheilt und ergiebt die Untersuchung frischer Muskeln, dass diese Streifen dem Sarkoplasma angehören und die Träger zahlreicher Luftröhren sind, welche von der Oberfläche her in diese Muskelfasern eindringen. Von der Fläche gesehen (Fig. 8) erscheinen diese Sarkoplasmablätter als Längsstreifen, in deren ganzem Verlaufe die feineren Tracheenäste sich ansetzen und pinselförmig ausstrahlend in das Innere dringen. Im Inneren der Fasern geben diese Tracheen dann noch feinste Seitenästchen in der Richtung

der Tangenten der Querschnitte ab), um schließlich dem Blicke sich zu entziehen. Die genannten Sarkoplasmablätter machen an in Glycerin aufbewahrten Querschnitten in Alkohol erhärteter Muskelfasern oft den Eindruck von engeren oder weiteren Kanälen und fließen auch nicht selten in der Mitte der Fasern in einen Hohlraum zusammen, der einem großen Knochenkörperchen ähnlich mit einer gewissen Zahl solcher Kanäle sich verbindet. Selbstverständlich ist ein Theil dieser Erscheinungen künstlich hervorgerufen, doch sieht man an Längsansichten frischer Muskelfasern sehr häufig scheinbare Querschnitte feiner Tracheen als feine Löcher und werden daher wohl ein Theil der feinen radiären Kanälchen der Querschnitte natürliche Bildungen sein.

Die zwischen den Sarkoplasmablättern befindliche Substanz ist mehr oder weniger deutlich in kleine Felder getheilt und diese wiederum ungemein fein und dicht punktiert, welche Pünktchen die Querschnitte der Fibrillen darstellen. Setzt man einem Querschnitte eine verdünnte Säure zu, so werden die Querschnitte der Fibrillen unsichtbar und erscheint dann einzig und allein die Zwischensubstanz in einer ungemein zierlichen Anordnung, welche die Fig. 6 und 7 nur andeutungsweise wiedergeben. Außer den Blättern erscheinen nun auch noch stärkere Sarkoplasmaanhäufungen zwischen denselben in einfachen oder mehrfachen Reihen und von diesen strahlen dann feine Linien aus, welche diese größeren Gebilde unter einander und mit den Sarkoplasmablättern verbinden, so dass je zwischen zwei solchen Blättern ein feines Schwammgewebe mit sternförmigen Knotenpunkten entsteht, welches in allen Höhen der Fasern in gleicher Weise vorhanden ist und somit eine Varietät des unten zu schildernden Fächerwerkes der Zwischensubstanz darstellt.

In Hinsicht auf die chemische Beschaffenheit der Fibrillen habe ich an frischen Objekten, die allein maßgebend sind¹, Folgendes ermittelt:

1) Säuren. Salzsäure von 1⁰/₀, Acidum aceticum in allen Concentrationen, Ameisensäure von 1⁰/₀ und 25⁰/₀, Dichloressigsäure von 25⁰/₀²

¹ Mehrere Autoren haben in Alkohol erhärtete Muskeln auf ihr Verhalten gegen Säuren und Alkalien untersucht und hierbei Resultate erhalten, die nicht als vollbeweisend erachtet werden können. Solche Objekte verzögern und verhindern die typische Einwirkung der Reagentien in verschiedenen, zum Theil sehr hohem Grade. Ein Gutes haben dieselben jedoch immerhin, dass sie nämlich die Einwirkung stark wirkender Reagentien so verlangsamen, dass dieselbe in ihren Anfängen leichter zu verfolgen ist, als wenn man das Reagens zu frischen Fasern zusetzt; dagegen ist eine Einsicht in die Endwirkung der Reagentien an solchen Objekten nicht oder nur mit großem Zeitaufwande zu gewinnen.

² Auf diese Säure wurde ich durch NASSE aufmerksam, der angiebt, dass dieselbe die Muskelfasern rasch zerstört (Z. Anat. u. Phys. d. querg. Muskelf. 1882).

haben alle die Wirkung, die Fibrillen momentan ungemein quellen und erblasen zu machen, wobei dieselben sich verlängern und verbreitern. Hierbei quellen und erblasen auch die Glieder *Z*, doch bleiben diese Theile am längsten sichtbar. Früher oder später zerfallen dann die Fibrillen, indem *Q* sich löst und *Z* massenhaft, in Form von kleinen Scheiben, sich isolirt, welche endlich ebenfalls sich lösen. Alle diese Vorgänge spielen sich mit verschiedener Geschwindigkeit ab, je nachdem die Säure zu mit Kochsalz von $\frac{1}{2}\%$ oder mit Wasser, oder mit $\frac{1}{3}$ Alkohol oder mit absolutem Alkohol behandelten Theilen zugesetzt wird, ferner je nach der Länge der Zeit oder der Temperatur. Am stärksten wirken Ameisensäure von 4% bei fünf Minuten langem Kochen und Dichloressigsäure in der Kälte und beim Kochen und lösen sich in diesen Reagentien die Fibrillen mit den *Z* schnell ganz und gar. Beachtung verdient ferner Folgendes. Während die Fibrillen, d. h. die *Q*-Abschnitte derselben in Lösung begriffen sind, nehmen die *Z* oft die absonderlichsten Stellungen an und legen sich namentlich oft schief und parallel zur Längsachse der Fibrillen, verbiegen sich auch in verschiedenen Richtungen (Fig. 9 *a, b*) und isoliren sich oft in großer Anzahl (Fig. 9 *a* unten, *c*). Ferner stehen an der Oberfläche der Muskelfasern oft ganze Reihen von *Z* frei heraus, wie wenn nur die eine Seite der Fibrille sich gelöst hätte (s. auch RAMÓN Y CAJAL Fig. 37, 38, 39, 42), was sich einfach daraus erklärt, dass diese *Z* an der anderen Seite noch an der Zwischensubstanz, dem Sarkoplasma, anhaften (Fig. 9 *d*).

Verfolgt man die Einwirkung der Säuren auf dem Objektträger, was immer mein Erstes war, sorgfältig, so ergibt sich keine Thatsache, die dafür spräche, dass die Fibrillen der Flügelmuskeln eine besondere Hülle besitzen, wie z. B. ein Zerreißen, ein Ausfließen eines Inhaltes, das Auftreten eines bestimmten Umrisses, vielmehr werden an den Enden und in den Mitten die von Anfang an einfachen Kontouren je länger um so zarter, bis sie endlich dem bestbewaffneten Auge entschwinden. Dagegen sind die *Z* in der That als Scheibchen von schwieriger löslichem Stoffe anzusehen, obschon auch sie bald und beim Kochen selbst rasch vergehen. Bei solchen Untersuchungen beachte man jedoch Folgendes. Behandelt man frische Fibrillen, die keine Spur einer Querstreifung zeigen, mit 4% iger Salzsäure oder 4% igem Kali causticum, so werden die Fäserchen sofort hell und treten schmale *Z* auf. Bald wölben sich, indem die Fasern quellen, die *Q*, während die Stellen der *Z* eingeschnürt sind und werden die Fibrillen rosenkranzförmig (Fig. 2 *C*₁). Rasch verbreiten sich dann die Fibrillen noch mehr, die *Z* quellen auf und die Fibrillen werden wieder von parallelen Rändern

begrenzt (Fig. 2 C_2). Endlich wird Alles immer breiter und blasser (Fig. 2 C_3) und verschwindet dem Auge ganz, so dass man geneigt ist anzunehmen, die Fibrillen seien ganz gelöst. Dies geschieht auch nach und nach, doch nicht so rasch, wie man zu glauben geneigt ist, indem, nachdem jede Spur der Fibrillen verschwunden scheint, meist ein Zusatz von starkem Alkohol, von Jod-Jodkaliumlösung, von Chromessigsäure und Chromsäure, einzelne Fibrillen und vor Allem ihre Z noch zum Vorschein bringt. Man darf daher erst dann, wenn auch diese Prüfung ohne Ergebnis bleibt, auf eine wirkliche Lösung schließen.

2) Verdauungsflüssigkeiten. Künstlichen Magensaft habe ich bei *Cetonia aurata*, *Tabanus*, *Lucanus*, *Necrophorus germanicus* und *Melolontha* angewendet und in allen Fällen eine vollständige Lösung der Fibrillen sammt ihrer Z erhalten. Eben so wirkte Trypsin, das nur bei *Lucanus* versucht wurde.

3) Kaustische Alkalien. *Kali causticum* von $\frac{1}{2}$ und 1 0/0 wirken wie verdünnte Säuren und lösen die Fibrillen vollständig auf, am leichtesten bei kurzem Kochen derselben in verdünnten Lösungen, aber auch in der Kälte. Koncentrirte Lösungen bewirken ein Zerfallen der Fibrillen in kleine Stücke und bei Verdünnung vollständige Lösung. Wie in Säuren quellen die Fibrillen ungemein auf, werden blass und zeigen die Z noch eine Zeit lang. Manchmal isoliren sich dieselben auch, bevor sie sich lösen. Es ist somit die Angabe von v. GEHUCHTEN, dass in *Kali* die Fibrillen der Flügelmuskeln als inhaltslose Röhren mit intaktem Z sich erhalten, unrichtig und fällt somit auch seine Hypothese, welche diese Röhren mit der Zwischensubstanz anderer Muskeln und ihren Inhalt mit den Fibrillen parallelisirt. Geprüft wurden diese Reagentien bei den Gattungen *Pimpla*, *Lucanus*, *Cetonia*, *Tabanus*, *Melolontha*, *Necrophorus*, *Dytiscus*.

4) Neutralsalze. *Salmiak* von 45 0/0 löste Fibrillen von *Cetonia* ganz und gar, eben so *Kochsalz* von 40 0/0 die von *Musca*.

IV. Die Zwischensubstanz der *SIEBOLD'schen* fibrillären Flügelmuskeln oder das Sarkoplasma derselben ist vor Allem dadurch bemerkenswerth, dass dasselbe in sehr reichlicher Menge vorhanden ist (Fig. 10) und bei allen Gattungen mit größeren Fibrillen selbst an ganz frischen Muskeln bei der schonendsten Behandlung und in den unschädlichsten Medien, wie *Kochsalz* von $\frac{1}{2}$ 0/0, dem Blute der Thiere selbst, in *Humor vitreus* oder *Krebsblut*, eine große Zahl von runden Granula liefert, die das ganze Gesichtsfeld einnehmen und die Fibrillen mehr oder weniger verdecken. Diese von mir zuerst beschriebenen Körner (*Mikr. Anat.* II, p. 204) stellte ich mit den von mir als interstitielle Körnchen bezeichneten Gebilden der Zwischensubstanz anderer Mus-

kelfasern zusammen und hatte somit früher keine Veranlassung ihre Lagerung und ihr Verhalten in der frischen Muskelfaser genauer zu prüfen. Bei meinen neuen Untersuchungen stieß ich nun aber bei der Verfolgung der Einwirkung von Reagentien auf ganz besondere Verhältnisse dieser Granula, die, wie ich dann später fand, auch in der in diesem Sommer erschienenen Abhandlung von RAMÓN Y CAJAL beschrieben sind. Behandelt man die betreffenden Muskelfasern mit verdünnten Säuren oder kaustischen Alkalien oder mit Magensaft, so erscheint die nach Lösung der Fibrillen allein zurückbleibende Zwischensubstanz derselben an zufällig sich darbietenden Querschnittsbildern in der in Fig. 41 wiedergegebenen Gestalt in Form eines Netzes, das aus dicken, sternförmigen Zellen vergleichbaren Abschnitten und dünneren dieselben vereinigenden Platten besteht. In Seitenansichten der Fasern (Fig. 42) zeigen sich die dickeren Stellen des genannten Netzes wie Reihen von rechteckigen oder viereckigen dunklen Körnern, die halbe Rinnen oder Hohlkehlen begrenzen, in denen, jedem Korne entsprechend, zarte quere Grenzlinien wahrzunehmen sind. Untersucht man endlich an Rändern und dünnen Stellen die fraglichen Körner genauer oder prüft man isolirte solche Gebilde, so zeigt sich, dass jedes Korn aus einem dickeren Theile und aus einem flügel förmigen Anhang besteht und in der Fläche gebogen ist. Indem solchergestalt geformte Körner der Reihe nach hinter einander und neben einander sich lagern, entstehen die eigenthümlich gegliederten Zwischensubstanzscheiden dieser Muskelfasern, die leicht zur Verwechslung mit Fibrillen Veranlassung geben könnten.

Nachdem ich einmal diese Verhältnisse an Muskelfasern mit aufgequollenen und gelösten Fibrillen aufgefunden hatte, gelang es mir dann auch an frischen Muskeln dieselben wahrzunehmen, doch ist dies im Ganzen nicht leicht und sieht man an solchen die fraglichen Elemente meist nur in der Form von regelmäßigen Körnerreihen (Fig. 40). Man vergleiche auch die Figuren 38—42 von RAMÓN Y CAJAL.

In chemischer Beziehung sind mir die eben geschilderten Körner ganz räthselhaft geblieben. Obschon dieselben aus einem weichen Stoffe bestehen, wie ihr Quellen in Wasser und ihr Schrumpfen in Alkohol und Chromsäure beweist, so sind dieselben doch ungemein schwer löslich. Am meisten wirkt noch Wasser auf dieselben, in welchem die Körner ungemein quellen und zu Bläschen mit deutlicher aber zarter Membran sich umwandeln. Hierbei kommt der Inhalt meist in Form eines Halbmondes an eine Seite zu liegen und erleidet offenbar eine theilweise Lösung, ja in einzelnen Fällen schien derselbe ganz zu schwinden. Hiermit stimmt jedoch nicht, dass verdünnte Säuren

und Alkalien die Granula zwar auch quellen und erblässen machen, dieselben aber nicht lösen. Alkohol, Äther, Magensaft, Trypsin wirken wenig auf diese Granula; Jod-Jodkalium färbt sie gelb. Gold giebt ihnen manchmal eine rothe Farbe, andere Male lässt es sie unberührt, gerade wie dies auch ROLLETT beim Sarkoplasma anderer Insektenmuskeln nachgewiesen hat. Eine Lösung derselben erzielte ich bisher nur beim Kochen der Muskeln in konc. Kali causticum und nach 24 Stunden langer Behandlung derselben mit concentrirter Salpetersäure in der Kälte. Alles zusammengenommen stimmt die Substanz dieser Granula mit keinem bis jetzt bekannten Stoffe überein.

Außer diesen typischen Granula finden sich übrigens in den Flügelmuskeln der Insekten auch echte Fettmoleküle, die nach Zusatz von Säuren und kaustischen Alkalien als dunkle glänzende Körnchen leicht zum Vorschein kommen und in Äther sich lösen. Gewöhnlich ist die Menge dieser Gebilde gering, doch kommen auch Fälle vor, und zwar wie mir schien vor Allem bei lange im Zimmer gehaltenen Thieren (*Dytiscus*), in denen die Fettkörnchen in ungemeiner Anzahl sich finden und die typischen Granula spärlich oder geschwunden sind.

Außer den Granula enthält die Zwischensubstanz der Flügelmuskelfasern wohl unzweifelhaft noch eine geringe Menge eines homogenen Bindemittels, doch ist es mir nicht gelungen eine solche Substanz zur Anschauung zu bringen und muss dieselbe jedenfalls im Wasser löslich sein, wenn sie nicht von Hause aus flüssig ist, weil in demselben die Granula so ungemein leicht sich isoliren.

V. Umhüllungen, Kerne, Tracheen der Flügelmuskelfasern. Bei gewissen Insekten besitzen diese Muskelfasern ein echtes Sarkolemma, wie ich mit v. GEUCHTEN (v. GEUCHTEN l. c. Fig. 482) bei der Gattung *Dytiscus* und außerdem auch bei *Porthesia chrysoorrhoea*, *Lygaeus hyoseyami*, *Plusia gamma*, *Cicada*, *Vanessa Io* und *Cardui*, *Noctua pronuba* und mehreren andern Eulen ein solches finde (Fig. 13, 14). Bei vielen anderen Gattungen und zwar, wie mir schien, vor Allem bei denen mit dicken Fibrillen scheint ein Sarkolemma zu fehlen und wird durch eine Tracheen tragende Bindesubstanzhülle oder wie bei *Hydrophilus* (v. GEUCHTEN) und *Lucanus* (ich) durch große Fettzellen und Bindesubstanz mit Tracheen ersetzt (Fig. 15). Kerne finden sich in allen diesen Muskelfasern, und zwar, wo ein Sarkolemma da ist, dicht an dieser Hülle, wo dasselbe fehlt, im Inneren der Muskelfasern in sehr großer Anzahl und in reihenförmiger Anordnung (Fig. 15).

Dass Tracheen in das Innere von Insektenmuskelfasern eindringen habe ich schon in meiner Gewebelehre (4. Aufl. p. 40) als sehr wahrscheinlich hingestellt und füge ich hier bei, dass ich bei diesem

Aussprüche diejenigen der Flügelmuskeln der Insekten im Auge hatte (Fig. 46, 47). Von Neueren haben, so viel ich sehe, nur v. LEYDIG, LIMBECK und RAMÓN Y CAJAL diese inneren Tracheen gesehen, wogegen RANVIER, v. GEHUCHTEN und CIACCIO irrthümlich diese Kanäle nur an der Oberfläche der Fasern sich ausbreiten lassen. Der Reichthum dieser Muskelfasern an inneren Tracheen ist ein ganz außerordentlicher und so, dass die letzten Endigungen derselben überall zwischen den einzelnen Fibrillen liegen und der Länge nach verlaufen, jedoch so viel ich sehe keine Anastomosen bilden.

Ich füge nun noch einige Bemerkungen über die anatomische Bedeutung der fibrillären Flügelmuskelfasern der Insekten bei. Diese Muskelfasern sind, besonders wenn man diejenigen mit groben Fibrillen und zahlreichen inneren Kernreihen ins Auge fasst, scheinbar so abweichend von den gewöhnlichen Muskelfasern gebaut, dass die Frage wohl berechtigt ist, ob dieselben ebenfalls wie diese einer einfachen verlängerten vielkernigen Zelle entsprechen oder vielleicht Zellenaggregaten gleichwerthig zu erachten seien. Wäre die Entwicklung der betreffenden Muskeln nach allen Seiten erforscht, so wäre die Antwort leicht, so aber lässt sich für einmal, gestützt auf die neuen Untersuchungen von J. v. REES (Zool. Jahrb. v. SPENGLER, anat. Abth. Bd. III p. 4—434 Taf. I, II) nur so viel sagen, dass die vielkernigen fibrillären Thoraxmuskelfasern der Insekten unmittelbar aus Muskelfasern mit wenigen Kernen hervorgehen und dass es somit in hohem Grade wahrscheinlich ist, dass dieselben einer einzigen Zelle entsprechen¹. Mit dieser Annahme stimmt dann auch, dass viele dieser Muskelfasern ein Sarkolemma, oberflächliche Kerne, feine Fibrillen und selbst Muskelsäulchen und wenig Sarkoplasma besitzen und den Elementen der gewöhnlichen Muskeln sehr ähnlich werden können, so dass schließlich nur das Vorkommen von Tracheen im Inneren derselben als durchgreifendes Merkmal übrig zu bleiben scheint. Aber selbst in dieser Beziehung werden weitere Untersuchungen vielleicht Anderes ergeben, wenigstens glaube ich in einigen Fällen beim Hirschkäfer ganz bestimmt Tracheen im Inneren gewöhnlicher Muskelfasern gesehen zu haben, während ich allerdings bei vielen anderen Fasern dieses Thieres von einem solchen Verhalten mich nicht überzeugen konnte.

Alles was bisher mitgetheilt wurde, bezog sich auf die SIEBOLD'schen Flügelmuskeln der Insekten, nun möchte ich aber noch in Kürze Einiges über die gewöhnlichen Muskelfasern der Arthropoden und Wirbel-

¹ In Betreff der abweichenden Angaben über die Entwicklung dieser Muskelfasern von WEISMANN, KÜNCKEL D'HERCULAI, GANIN, VIALLANES, KOWALEVSKY verweise ich auf die Arbeit von v. REES.

thiere beifügen, indem ich für Weiteres auf die vorzüglichen Untersuchungen von ROLLETT verweise. Alle diese Muskelfasern bestehen ebenfalls aus Fibrillen und einer kernhaltigen Zwischensubstanz und sind auch hier die ersteren in ihrer ganzen Länge von dem Sarkoplasma umgeben. Im Einzelnen ist Folgendes hervorzuheben:

Die Fibrillen sind im Allgemeinen viel feiner als diejenigen der SIEBOLD'schen Muskelfasern, lassen sich jedoch in der Mehrzahl der Fälle aus frischen Muskelfasern beim Zerzupfen derselben in unschädlichen Medien isoliren, was nun selbst v. GEUCHTEN in einer eben, Aug. 1888, von ihm erhaltenen Arbeit (la Cellule T. IV, 2. Fasc. 1888 p. 247—316 Pl. I—III) für die Scherenmuskeln von *Astacus* zugiebt, und kommen selbst im lebenden Thiere zum Vorschein (G. WAGENER). Behandelt man die Muskelfasern vorher mit Alkohol, Chromsäure, Sublimat, chromsaurem Kali etc., so ist die Darstellung der Fibrillen noch leichter. Auch an Querschnitten so behandelter Fasern sieht man die Fibrillen in vielen Fällen, vor Allem bei Amphibien (*Rana*, Triton, Siredon u. a.) und bei Fischen (*Petromyzon* vor Allem), ferner bei *Astacus* und anderen Arthropoden (KÖLLIKER in: Diese Zeitschr. Bd. XVI p. 380 Fig. 2 vom Frosche; ROLLETT l. c. II. Abh. p. 22 u. flgde.), vor Allem bei Zusatz von verdünntem Glycerin. An nicht befeuchteten Querschnitten frischer gefrorener Muskeln gelang es mir dagegen nicht, Querschnitte von Fibrillen mit Sicherheit zu sehen. An befeuchteten solchen Schnitten waren dieselben dagegen hier und da in Andeutungen zu erkennen, dagegen nie so schön, wie z. B. an Alkoholpräparaten. Ähnliches meldet ROLLETT von frischen Muskeln und von Goldpräparaten (l. c. p. 26).

In Betreff der Deutung der Fibrillen als natürlicher Bildungen ist es auch nicht ohne Interesse, dass dieselben bei Embryonen so sehr früh erscheinen. So fand ich (Entw. 2. Aufl. p. 942) beim Kaninchen am 10. Tage in den Muskelzellen des Herzens feine Fäserchen mit Querstreifen. Ähnliche Beobachtungen machte auch G. WAGENER und vor Kurzem hat RABL beim 2. anatomischen Kongresse Präparate demonstirt, die zeigen, dass in der Muskelplatte von Embryonen, die Zellen ebenfalls sehr früh Fibrillen entwickeln, die besonders an Querschnitten deutlich sind, Beobachtungen, die ich für Embryonen des Hühnchens und Kaninchens vollkommen bestätigen kann.

Die Zwischensubstanz der gewöhnlichen Muskelfasern zeigt zwar im Allgemeinen wesentlich dieselben Verhältnisse, wie bei den Flügelmuskeln der Insekten und bildet vollkommene Scheiden um die Muskelsäulchen, erscheint jedoch bei den Wirbelthieren meistens in geringer Menge, während sie bei den Arthropoden fast überall sehr reichlich angesammelt ist.

Bei den Wirbelthieren finden sich die stärksten Ansammlungen von Zwischensubstanz, wie v. LEYDIG zuerst nachwies (Histologie Fig. 74) bei gewissen Muskeln von Fischen (Muskeln der Seitenlinie), bei denen unter dem Sarkolemma eine mächtige Lage einer feinkörnigen Substanz mit Kernen sich findet, die scharf gegen die eigentliche Faser sich abgrenzt (siehe auch RANVIER, Über die Flossenmuskeln von Hippocampus, l. s. c.). Ich kenne diese Verhältnisse vom Karpfen, bei dem nicht nur die Muskelfasern der Seitenlinie (Fig. 49), sondern auch die gewöhnlichen Rumpfmuskeln (Fig. 20) diese besondere Umhüllung besitzen, welche auffallenderweise von v. GEHUCHTEN in seiner neuesten Arbeit, in der auch die Muskelfasern eines Cyprinus (»du cyprin«) beschrieben und abgebildet sind, nicht erwähnt wird. Außer dieser feinkörnigen Umhüllungsschicht besitzen diese Muskelfasern auch noch im Inneren reichliche Ansammlungen von Sarkoplasma, die, wenn sie stärker sind, einzelne Kerne enthalten können und auch sonst eine Menge größerer und kleiner Knotenpunkte zeigen. In manchen in Glycerin untersuchten Querschnitten sieht man nur diese stärkeren Ansammlungen, in anderen auch feinere Verbindungsfäden derselben, in noch anderen das ganze innere Sarkoplasmagerüst und je nachdem zeigt der Querschnitt entweder vereinzelt größere oder kleinere Punkte oder stern- und netzförmige Figuren, oder endlich regelmäßige COHNHEIM'sche Felder, von welchen letzteren als Eigenthümlichkeit hervorzuheben ist, dass dieselben im ganzen Umkreise der Fasern schmale radiär gestellte Bänder darstellen, wie sie v. GEHUCHTEN zuerst von einem Cyprinus (Fig. 38) und dem »Poisson rouge« (Mullus spec.? Trigla spec.?) dargestellt hat (Fig. 48), während im Inneren der Fasern die Querschnitte der Muskelsäulchen meist rundlich polygonal und ansehnlich groß sind (Fig. 20); doch kommen auch hier in manchen Muskelfasern eine größere oder geringere Zahl bandförmiger Muskelsäulchen vor (Fig. 49). Querschnitte mit so eigenthümlichem blätterigem Baue, wie sie genannter Autor von gewissen Fasern seines Cyprinus dargestellt hat (Fig. 45, 46), sind mir beim Karpfen nicht vorgekommen. Noch bemerke ich, dass viele Querschnitte der Muskelfasern des Karpfen auch in einer sehr feinen Punktirung die Fibrillen zeigen. Weitere Untersuchungen werden wahrscheinlich auch bei manchen anderen Fischen reichlichere Sarkoplasma-Ansammlungen zeigen, für welche Annahme jetzt schon Andeutungen von v. LEYDIG bei Hexanchus (l. c. p. 137) sprechen. Auch bei den höheren Wirbelthieren ist das Sarkoplasma nicht überall in so geringer Menge vorhanden, wie Viele glauben, wie man am schnellsten und leichtesten bei Behandlung der Muskelfasern mit verdünnten Säuren sich überzeugt,

durch welche die Zwischensubstanz mit ihren körnigen Bildungen an Querschnitten in Form von dunklen Punkten und an Längsschnitten in Gestalt von Fäserchen zum Vorschein kommt (s. m. Abb. von menschlichen und Froschmuskeln in: Diese Zeitschr. Bd. VIII, Taf. XIV).

Bei den Arthropoden habe ich wohl zuerst eine richtige Beschreibung und zutreffende Abbildung des Sarkoplasma von den Muskelfasern des Krebses gegeben (Diese Zeitschr. Bd. XVI. Taf. XXII), an denen ich die inneren, von den Kernen ausgehenden verästelten Stränge, die Anastomosen ihrer Ausläufer, die Muskelsäulchen und die innen am Sarkolemma befindliche zusammenhängende Sarkoplasma-lage so schilderte, wie diese Bildungen auch später von G. RETZIUS und A. ROLLETT anerkannt wurden. Insektenmuskeln hatte ich damals nicht geprüft und ist RETZIUS der Erste, der die hier vorkommende stärkere Entwicklung der Zwischensubstanz in der Gegend der Z der Fibrillen oder die sogenannten Querfadennetze genau geschildert und schön abgebildet hat. Wie ich aus seinem Munde weiß, betrachtet auch er jetzt diese Bildungen, die er Anfangs anders deuten zu müssen glaubte, mit A. ROLLETT als dem Sarkoplasma angehörend und hat er ja auch die feinen Häutchen gesehen, die die Netze unter einander verbinden und die Muskelsäulchen einscheiden. Eigenthümliche und nur ausnahmsweise vorkommende Bildungen sind die Querfadennetze II. und III. Ordnung, die in den Gegenden der Glieder *h* und *N* vorkommen.

Bei gewissen Insekten kommen ganz besondere Anordnungen des Sarkoplasma vor. *Notonecta* zeigt durch die ganzen Muskelfasern zerstreut stärkere Ansammlungen von Sarkoplasma in Gestalt sternförmiger Körperchen (RETZIUS, Fig. 39). Bei den *Musciden* finden sich solche Anhäufungen der Zwischensubstanz in einer oder mehreren Zonen, die der Oberfläche der Muskelfasern concentrisch verlaufen (RETZIUS, Taf. II, Fig. 35—37 von *Musca*, Fig. 38 von *Oestrus*) und zugleich finden sich hier im Inneren mehrere Kernreihen und bandförmige Muskelsäulchen. Solche Säulchen, die den Querschnitten eine zierliche radiäre Streifung verleihen, finden sich auch sonst noch bei verschiedenen Insekten (RETZIUS, Taf. I, Fig. 1, 2 von *Dytiscus*; ROLLETT, I. Abh., Taf. III, Fig. 47 *C* von *Staphylinus*, Fig. 49 *A* von *Colymbetes*, II. Abh., Taf. I, Fig. 5, 6 von *Brachinus* und *Dytiscus*, Taf. II, Fig. 41, 42 von *Musca*; v. LIMBECK, Fig. 15—17 von *Dytiscus*, Fig. 18 von *Musca*, Fig. 19, 20 von *Staphylinus*; CIACCIO, Fig. 41, 43, 44 von *Libellula*; ich, Fig. 18 von *Aeschna*).

Die echten Granula der gewöhnlichen Muskelfasern sind meist fein, vor Allem bei den Wirbelthieren, doch kommen auch Bildungen vor, die denen der fein fibrillären Thoraxmuskelfasern der Lepidopteren nicht nachstehen und habe ich in einigen solchen Fällen Anordnungen

der Granula gesehen, die denen der SIEBOLD'schen Muskelfasern im Wesentlichen gleich waren.

Mit Bezug auf die Deutung der Bilder, welche die Muskelfasern der Insekten in verdünnten Säuren und kaustischen Alkalien einerseits, in Alkohol und anderen Wasser entziehenden Substanzen andererseits, ferner bei Vergoldung des Sarkoplasma in den einen Fällen, der Fibrillen in anderen Fällen darbieten, stimme ich ganz und gar mit ROLLETT überein und weiß ich den vortrefflichen Auseinandersetzungen dieses hervorragenden Forschers nichts Wesentliches beizufügen. Der Irrthum, in dem RAMÓN Y CAJAL und v. GEHUCHTEN befangen sind, rührt daher, dass aus Insektenmuskeln zweierlei fibrilläre Bildungen sich erhalten lassen, die einander in Vielem ähnlich sehen, einmal die echten Fibrillen, die aus gewissen frischen Muskeln (SIEBOLD'sche Thoraxmuskeln, Krebsmuskeln und gewöhnliche Muskeln mancher Insekten) und aus allen in Alkohol erhärteten Muskeln sich gewinnen lassen, und zweitens Sarkoplasmafäserchen, die nach Zerstörung der echten Fibrillen durch Säuren und kaustische Alkalien übrig bleiben und ebenfalls gegliedert aussehen. Diese Fäserchen sind in ganzen, unverletzten Muskelfasern nicht als wirkliche, selbständige longitudinale Elemente vorhanden, sondern nur als etwas festere Theile des zusammenhängenden Sarkoplasmafächerwerkes, isoliren sich aber unter bestimmten Verhältnissen, wie gar nicht selten in den nach Säurezusatz aus den Enden der Sarkolemma-schläuche hervorquellenden Theilen der Muskelfasern, und sehen dann gegliederten echten Fibrillen oft sehr ähnlich. Solche Bildungen, die aus Reihen von Körnern der Zwischensubstanz bestanden, habe ich selbst häufig aus den fibrillären Thoraxmuskeln der Insekten zu isoliren vermocht und war ich in manchen Fällen oft längere Zeit im Zweifel, was ich vor mir hatte, ob echte Fibrillen oder Theile des Sarkoplasma. Es ist daher gewiss keinem Forscher zu verargen, wenn er mit dieser schwierigen Frage nicht sofort ins Reine kommt. Auf der anderen Seite heißt es aber sicherlich zu weit gehen, bei den einen Muskeln, wie bei den SIEBOLD'schen Flügelmuskeln und den Muskeln der Scheren von *Astacus* Fibrillen annehmen, bei den anderen nicht, und werden gewiss auch v. GEHUCHTEN, RAMÓN Y CAJAL u. A. sich bald davon überzeugen, dass die Fibrillen natürliche Bildungen und das kontraktile Element der Muskelfasern sind, eine Ansicht, für welche in der neuesten Zeit auch MINGAZZINI eingetreten ist (Bullet. de la Soc. d. natur. de Naples 1888 p. 24—41 mit 1 Tafel). Doch geht dieser Forscher auf der anderen Seite wieder zu weit, indem er das Sarkoplasma-gertüst gar nicht anerkennt.

In chemischer Beziehung stimmen die beiderlei Muskelfaservarietäten im Wesentlichen überein. Auch bei den gewöhnlichen Muskelfasern lösen sich die Fibrillen und Säulchen in verdünnten Säuren und kaustischen Alkalien und ist die Zwischensubstanz sehr widerstandsfähig, namentlich auch in ihren körnigen Bildungen, so weit dieselben nicht aus Fett bestehen. Unzweifelhaft finden sich jedoch in dieser Beziehung wohl manche kleinere Abweichungen bei verschiedenen Geschöpfen und in verschiedenen Zuständen, die jedoch nur durch sehr mühsame Untersuchungen Berufener sich werden ermitteln lassen. Besonders betonen möchte ich jedoch, dass auch die Glieder Z oder die Quermembranen von KRAUSE durch verdünnte Säuren und verdünnte kaustische Alkalien sich lösen und mithin kein Grund zur Annahme gegeben ist, dass die Muskelfibrillen aus chemisch verschiedenen Substanzen bestehen.

Die physiologischen Verhältnisse anlangend, so vertheidige ich seit vielen Jahren den Satz, dass die Muskelfibrillen, eben so wie sie in der ganzen Länge aus einem und demselben Stoffe bestehen, so auch in der ganzen Länge kontraktile sind, wie dies auch von den anderen kontraktilen Elementartheilen, den kontraktilen Faserzellen, den Wimperhaaren, Samenfäden, Pseudopodien der Protisten, dem Stielmuskel der Vorticelliden etc. angenommen werden muss. Dem Vorkommen von isotropen und anisotropen Theilen bei den quergestreiften Muskelfasern geht in so weit unzweifelhaft eine gewisse Bedeutung nicht ab, als dasselbe von einer sehr früh sich ausbildenden physikalischen Verschiedenheit der einzelnen Abschnitte der Fibrillen abhängt, physiologisch ist dieses Verhalten jedoch kaum von größerer Bedeutung, wie die große Variabilität der Querstreifen lehrt. Erwägt man ferner, dass bei den Zusammenziehungen der Muskelfasern, wie Beobachtungen lebender Insektenmuskeln unter dem Polarisationsmikroskope lehren, die anisotropen Theile auf Kosten der isotropen ungemein sich vergrößern, so dass selbst, wie ich zu finden glaube, die letzteren ganz verschwinden und nur schwache Andeutungen der Glieder Z sichtbar bleiben, so wird man in obiger Annahme nur bestärkt. Zu dem nämlichen Schlusse führen Erfahrungen über die Fibrillen der Thoraxmuskeln der Insekten. Bei diesen ist es, wie oben schon angegeben wurde, bei Untersuchung frischer Muskeln in Kochsalz von $\frac{1}{2}\%$ ungemein leicht, die Fibrillen in den verschiedenartigsten Kontraktionszuständen zu sehen, so dass einzelne Stellen oder größere Strecken derselben um das Zwei-, Drei- und selbst Vierfache breiter sind als andere. An diesen kontrahierten Fibrillen stehen die Z einander um so näher, je breiter dieselben sind und verschwinden endlich ganz als unterscheidbare Theile, so dass

dann die Fibrillen auch mit der stärksten Vergrößerung ganz homogen erscheinen (Fig. 4). Die schönsten Fibrillen der Art sah ich bei *Melontha* und *Cetonia aurata* und beweisen dieselben wohl besser als alle anderen Thatfachen, dass diese Elemente in ihrer ganzen Länge kontraktile sind. Wollte man einwenden, dass solche Fibrillen keine wirklich kontrahierten, sondern einfach geschrumpfte waren, so wäre hervorzuheben, dass solche Formen nur an frischen Muskelfasern gesehen werden und dass keines der vielen von mir geprüften Reagentien die Fibrillen in dieser Weise verkürzt. Ferner bemerke ich, dass ich, wie schon Andere vor mir, frische Muskelfasern der Thoraxmuskeln von Insekten in unschädlichen Flüssigkeiten unter dem Mikroskope sich habe verkürzen sehen, so dass nicht wohl bezweifelt werden kann, dass auch deren Fibrillen Kontraktionszustände darbieten.

Mit Bezug auf die die Zusammenziehungen bewirkenden Ursachen, so ist die Annahme, dass in den Muskelfasern entstehende Säuren dadurch, dass sie die Eiweißkörper derselben zum Gerinnen bringen, die Verkürzung hervorrufen, von vorn herein abzuweisen, da verdünnte Säuren die Fibrillen lösen und keine Gerinnung in denselben erzeugen. Auch die Hypothese von RANVIER, dass die Glieder *Q* bei der Kontraktion Wasser verlieren und kleiner werden, kann, abgesehen davon, dass sie die Ursachen dieses Wasserverlustes nicht nachweist, keinen Anspruch auf allgemeine Gültigkeit erheben, da sie nur auf gespannte gereizte Muskeln sich bezieht und die gewöhnliche Kontraktion, bei welcher die Glieder *Q* kürzer und breiter werden und an Volumen zunehmen, gar nicht berücksichtigt. Am meisten Beachtung verdient die Theorie von ENGELMANN, welche die Verkürzung der Fibrillen von einem Quellen der *Q* auf Kosten der isotropen Substanz abhängig macht, und scheint mir eine Modifikation derselben wohl der Diskussion werth, nämlich die, dass die Fibrillen in ihrer ganzen Länge durch Quellung sich zusammenziehen wie ein in Wasser gekochtes oder mit Säuren behandeltes Bindegewebsbündel. Da jedoch eine solche Quellung der Fibrillen nicht nachgewiesen und die Annahme, dass eine Säure eine solche mit Verkürzung verbundene Quellung veranlasse unmöglich ist, weil verdünnte Säuren die Muskelfasern wohl zum Quellen bringen aber dieselben nicht verkürzen, so bleibt auch eine solche Hypothese ohne nähere Begründung, abgesehen davon, dass die Schnelligkeit, mit welcher Verkürzungen und Ausdehnungen der Muskelfasern auf einander folgen, entschieden gegen dieselbe zu sprechen scheint. Bei dieser Sachlage ist es vorläufig nicht möglich, eine bestimmte Hypothese über den letzten Grund der Zusammenziehungen der Muskelfasern aufzustellen, oder die hierbei in denselben stattfin-

denden Veränderungen genau anzugeben und stelle ich daher folgende Sätze nur mit großen Vorbehalten der weiteren Erwägung anheim.

1) Bei der Thätigkeit der Muskelfasern findet ein reger Chemismus statt, für dessen Vorkommen die in den so ungemein rasch sich kontrahirenden Muskelfasern der SIEBOLD'schen Insektenmuskeln ungeheure Menge von Tracheen den besten Beweis liefert.

2) Der Sitz dieser Vorgänge ist wohl einem guten Theile nach das Sarkoplasma, wie die ungemeine Menge desselben in den obengenannten Muskeln und die häufig in ihm auftretenden Fettmoleküle beweisen, womit nicht gesagt sein soll, dass nicht auch die Substanz der Fibrillen selbst energisch sich umsetzt.

3) Bei der Kontraktion findet keine Gerinnung eines Eiweißkörpers statt.

4) Die Muskelfibrillen sind in ihrer ganzen Länge kontraktile und werden bei der Kontraktion in allen Theilen doppelbrechend.

5) Unter der Voraussetzung der Richtigkeit von vorstehendem Satze hätte man weiter anzunehmen, dass die Fibrillen aus typischen geformten Theilchen (Disdiaklasten, BRÜCKE; Inotagmen, ENGELMANN) bestehen, die durch ihre Anordnung die Isotropie oder Anisotropie derselben bewirken und bei den Kontraktionen entweder Lage- oder Formveränderungen erleiden, deren Ursachen in elektrischen, oder chemischen noch unbekanntem Vorgängen enthalten sind.

Würzburg, 15. August 1888.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XLIV und XLV.

Fig. 1—17 beziehen sich auf die fibrillären oder SIEBOLD'schen Thoraxmuskeln von Insekten, die Fig. 18—20 auf gewöhnliche Muskelfasern. In allen Figuren bedeutet *s*, Sarkoplasma; *Z*, die Zwischenscheibe; *h*, den HENSEN'schen Streifen; *Q*, die Hauptscheiben (sarcous elements).

Fig. 1. Fibrillen von *Cetonia aurata* in verschiedenen Graden der Kontraktion.

- a*, eine Fibrille, die in eine lange zusammengezogene Stelle ausläuft, an der die *Z* immer dichter stehen und endlich die Querstreifung ganz sich verliert;
- b*, ebensolche mit spindelförmigen dicht gestreiften Anschwellungen.

Fig. 2. Fibrillen in verschiedenen Zuständen.

- A*, Fibrillen von *Melolontha* mit feinen Längsstrichelungen *1*, am Verlaufe der Fasern und *2*, an den Enden derselben;

- B, Fibrillen von *Lucanus* in verschiedenen Dehnungszuständen;
 C, Fibrillen von *Melolontha* bei der Einwirkung verdünnter Salzsäure;
 1, mit gequollenen *q* und Einschnürungen bei *Z*; 2, stärker aufgequollene, überall gleich breite Fibrille; 3, sehr stark gequollene, in Lösung begriffene Fibrille;
 D, Fibrille von *Lucanus* mit eingeschnürten *q* und vorspringenden *Z*.
 Aus Alkohol absolutus.

Apochromat. Oc. 12, Linse 3,0 mm von ZEISS.

Fig. 3. Muskelsäulchen aus den Flügelmuskeln von *Vanessa Io*.

- aa, Säulchen, die aus zwei Fibrillen bestehen;
 b, ein solches Säulchen stärker vergrößert; der Raum zwischen beiden Fibrillen scheint durch Schrumpfen der Glieder *q* entstanden zu sein;
 c, scheinbar einfache Fibrille, die an dem einen Ende in zwei Fibrillen ausläuft;
 d, Muskelsäulchen scheinbar aus drei Fibrillen bestehend, von denen eine bei *d'* sich abzweigt, die vielleicht auch noch aus zwei feinsten Fäserchen besteht.

Fig. 4. Querschnitt einiger Muskelfasern der Flügelmuskeln von *Cicada haematodes*. Die radiären Linien bezeichnen die Stellen, an denen die Tracheen in das Innere der Fasern dringen und zerfallen die Muskelfasern in bandartige Unterabtheilungen. Alkoholpräparat in Glycerin, mit Linse 7, Oc. I, ausgezogenem Tubus eines LEITZ.

Fig. 5. Ein eben solches Präparat mit Karmin gefärbt. Die zahlreichen Kerne an der Oberfläche der Bündel liegen größtentheils unter dem Sarkolemma, ein Theil desselben gehört den interstitiellen Tracheenstämmen an. Die Unterabtheilungen der Muskelfasern sind wenig deutlich, dagegen sind an denselben die Muskelsäulchen und Fibrillen durch feine Punktirung bezeichnet.

Fig. 6. Querschnitt einer eben solchen in Alkohol erhärteten Muskelfaser von *Cicada* mit Essigsäure behandelt in Glycerin zur Darstellung des Sarkoplasma. Dasselbe bildet vom Sarkolemma und seinen Kernen ausgehende stärkere radiäre Blätter und im Inneren der von diesen begrenzten Fächern kleine Knotenpunkte und ein von diesen ausgehendes feines Maschennetz. Vergr. wie vorhin.

Fig. 7. Ein Theil dieses Sarkoplasmanetzes mit apochrom. Oc. 12 und Linse 3,0 mm von ZEISS.

Fig. 8. Theil einer Flügelmuskelfaser von *Cicada* im scheinbaren Längsschnitte mit den im Inneren befindlichen Längsreihen von feinen Tracheen. *a*, Sarkolemma; *b*, Kerne.

Fig. 9 *a—c*. Muskelfibrillen von *Anthrax sinuata* mit Pikrinsäure von 10% behandelt, an welchen die Glieder *q* der Fibrillen in verschiedenen Zuständen der Lösung sich befinden und die Glieder *Z* mehr oder weniger isolirt sind.

- a*, Fibrillen mit theilweise gelösten *q* und einer Reihe Gliedern *Z*, deren unregelmäßige Stellung andeutet, dass dieselben im Begriffe sind, sich zu isoliren und die bei *Z'* wirklich isolirt sind;
b, Fibrille mit gelösten *q* und isolirten, längsgestellten, noch zusammenhängenden *Z*;
c, ganz isolirte *Z* von der Fläche;
d, durch Salzsäure von 1/20% ganz isolirte *Z* am Rande von Theilen von Muskelfasern von *Vespa crabro*, noch in Verbindung mit der Zwischensubstanz *s*.

Fig. 40 A. Ein Theil einer frischen Muskelfaser von *Dytiscus* in Kochsalz von $\frac{1}{2}\%$, um die Reihen der Granula der Zwischensubstanz zu zeigen. Syst. 7, LEITZ.

Fig. 40 B. Dasselbe von einer frischen Muskelfaser einer Hummel in Wasser. Dieselbe Vergr.

Fig. 41. Ein Theil des Sarkoplasma einer Muskelfaser einer Hummel im scheinbaren Querschnitte nach Zerstörung der Muskelfibrillen durch verdünnte Essigsäure. Syst. F, Oc. 2 eines großen ZEISS, kurzer Tubus.

Fig. 42. Sarkoplasma in der Längsansicht von Theilen von Muskelfasern von *Necrophorus germanicus* nach Behandlung derselben mit Ameisensäure. Vergr. wie vorhin. Man sieht die Granula der Zwischensubstanz in regelmäßigen Reihen mit ihren dickeren Theilen *a* und ihren dünneren Theilen *b*. Alle sichtbaren Querlinien sind Grenzen der beiden Theile der Granula. Die Fibrillen sind zerstört. Die kleinere Figur zeigt die Fächer, in denen zwei Fibrillen lagen.

Fig. 43 A. Querschnitte einiger Muskelfasern des Tagpfauenauges, *Vanessa Io*, in Alkohol erhärtet, mit Karmin gefärbt und in Glycerin untersucht. *s*, Sarkolemma mit Kernen an seiner Innenseite. Die rothen Punkte im Inneren der Fasern sind Querschnitte von Muskelfibrillen und Muskelsäulchen. Die hellen Stellen bedeuten das Sarkoplasma.

Fig. 43 B. Ein Theil eines ungefärbten Querschnittes mit Essigsäure behandelt, um das Sarkoplasma zu zeigen, das zierliche Netze bildet ohne stärkere Verbreiterungen. Linse-F, Oc. 2 eines ZEISS.

Fig. 44. Querschnitte zweier Muskelfasern von *Noctua pronuba*, deren Muskelfibrillen zum Theil platte bandartige, zum Theil cylindrische Säulchen bilden. *a*, Kerne der Zwischensubstanz, die auch bei Fig. 43 A zu sehen sind, die wahrscheinlich den Tracheen angehören.

Fig. 45. Querschnitt einer Muskelfaser von *Lucanus* in Alkohol erhärtet und mit Karmin gefärbt. *a*, umgebende Schicht von Fettzellen. In der Muskelfaser Fibrillen und Kerne roth, Sarkoplasma hell. Syst. 7, Oc. I, langer Tubus eines LEITZ.

Fig. 46. Muskelfaser von *Lucanus* mit den in sie eindringenden Tracheen. Ger. Vergr. Syst. 3 eines LEITZ.

Fig. 47. Muskelfaser einer Hummel mit den Tracheen. Starke Vergr. Syst. 7 eines LEITZ.

Fig. 48. Einige Fasern der Thoraxmuskeln von *Aeschna grandis* mit bandförmigen Muskelsäulchen. Apochr. Oc. 12, Immersionslinse 3,0 von ZEISS.

Fig. 49. Querschnitt einiger Muskelfasern der Seitenlinie von *Cyprinus carpio* in Alkohol erhärtet und mit Karmin gefärbt. Syst. F, Oc. 2 von ZEISS. *s*, Sarkolemma mit der oberflächlichen kernhaltigen Sarkoplasmaschicht; *p*, Perimysium internum; *n*, äußerste Lage der Muskelfaser selbst mit bandförmigen Muskelsäulchen; *mi*, innere Theile der Muskelfaser, die auch zumeist aus bandförmigen Muskelsäulchen zu bestehen scheinen, die unregelmäßig zu größeren Fascikeln vereint sind.

Fig. 20. Muskelfaser desselben Thieres aus den Seitenrumpfmuskeln in der Nähe der Seitenlinie. Behandlung und Vergr. wie bei Fig. 49. Buchstaben eben so.

a

millim.

z
h
z
h

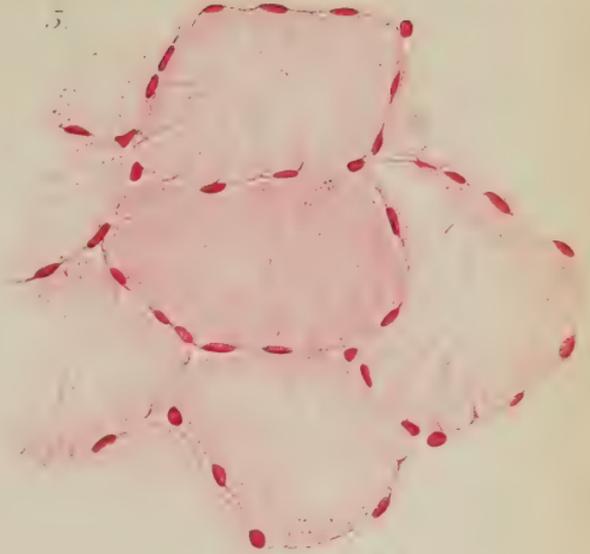
6.

10.A

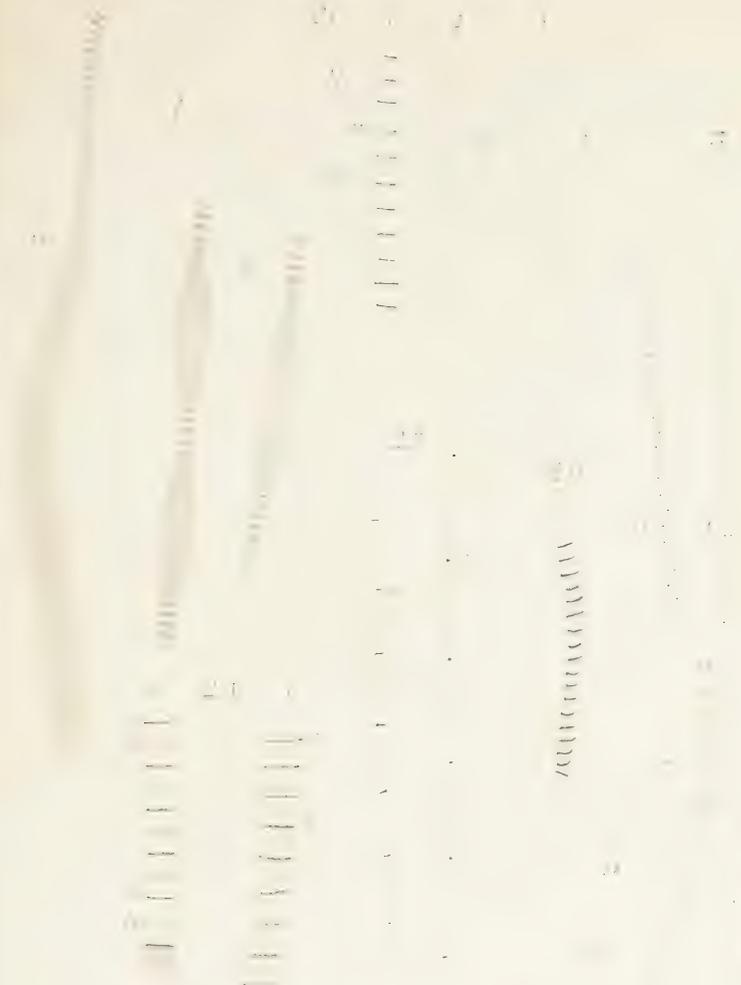
a

b

5.



10.B



10 B



10.1



a
b



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1888

Band/Volume: [47](#)

Autor(en)/Author(s): Kölliker Albert von

Artikel/Article: [Zur Kenntnis der quergestreiften Muskelfasern 689-710](#)