Aus dem Laboratorium des Marine-Hospitals in St. Petersburg.

Histologische Untersuchungen über das Muskelgewebe.

I. Die Myofibrille des Hühnerembryos.

Von
Dr. Gustav Schlater.

Hierzu Tafel XXX—XXXII und 2 Textfiguren.

Ungeachtet dessen, dass sich schon die namhaftesten Biologen des XVII. Jahrhunderts mit dem Muskelgewebe beschäftigt haben, und dass die Histologie, schon seit den ersten Tagen ihres Bestehens als Wissenschaft, dieses Gewebe in unzähligen Arbeiten behandelt, sind wir auch gegenwärtig nicht in der Lage, eine der Wirklichkeit vollkommen entsprechende Vorstellung von der Struktur der kontraktilen Muskelsubstanz zu gewinnen, d. h. von derjenigen morphologischen Einheit, welche dieses Gewebe kennzeichnet. Erst in den allerletzten Jahren ist eine Reihe interessanter Untersuchungen erschienen, welche Klärung in diese Frage bringen, und die histologischen kontraktilen Muskel-Elemente treten in ihren Hauptumrissen aus dem Gefüge der verschiedenen, das Muskelgewebe zusammensetzenden, histologischen Elemente hervor. Als histologisches kontraktiles Muskel-Element wird jetzt, mehr oder weniger allgemein, die sogenannte „histologische“ oder „elementare“ Myofibrille angesehen, und dieser Standpunkt wird schon in einigen neuesten Lehr- und Handbüchern der Histologie vertreten. Um diesen Standpunkt zu kennzeichnen, führe ich nur zwei Werke an. In seinem „Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, 1902“ äussert sich K. C. Schneider folgendermaßen: „Sie (d. h. die Muskelfaser) besteht aus Myofibrillen, die grosse Neigung besitzen, sich in Gruppen dicht aneinander zu legen und derart Muskelsäulchen (Muskelleisten) zu bilden. Die Fibrillen eines Säulchens sind nicht selten durch eine kittartige Grundsubstanz mehr oder weniger innig verbunden. Die Säulchen selbst erscheinen oft als dicke Fibrillen, deren Zusammensetzung aus Elementarfibrillen nicht immer mit Sicherheit erkannt werden kann, besonders wenn die ganze Faser aus einem Säulchen besteht. Die Fibrillen sind entweder glatt oder gestreift. In beiden Fällen leiten sie sich von den Fäden embryonaler Myoblasten

ab, die unter leichter Verdickung ihr färberisches Verhalten ändern und sich nun mit Eisenhämatoxylin schwärzen, auch stark doppelbrechend (anisotrop) sind.“ In seinem Lehrbuch: „Grundzüge der Histologie der Tiere und des Menschen, zweite Ausgabe, Charkow 1903“ (russisch) sagt Prof. N. Kultschitsky folgendes: „Die kontraktile Substanz ist aus einer sehr grossen Anzahl feinsten Fäden, den Elementarfibrillen, zusammengesetzt. Jede dieser Elementarfibrillen repräsentiert im Grunde eine kontraktile Einheit der Muskelfaser, und in jeder von ihnen gewahren wir mit auffälliger Genauigkeit jene Aufeinanderfolge der doppelt- und einfachbrechenden Substanzen, welche wir soeben beschrieben haben. Wenn die ganze Muskelfaser eine regelmässige Querstreifung aufweist, so wird das ausschliesslich durch die Beziehungen der Elementarfibrillen zueinander bestimmt. Alle ihre gleichwertigen Teile liegen in einer geraden Linie und geben natürlich bei verhältnismässig schwacher Vergrösserung den Eindruck von Querstreifen. Ein gutes Immersions-Objektiv kann uns aber jederzeit davon überzeugen, dass es keine durch die ganze Faser durchgehende Streifen gibt, [und dass jeder Streifen nur das Resultat einer regelrechten Aneinanderreihung der Elementarfibrillen ist.“

Wenn also die Existenzberechtigung der Myofibrille kaum anzuzweifeln ist, obschon man sich noch oft an die alten Vorstellungen vom Bau der Muskelfaser hält, herrscht über die feinere Struktur derselben noch wenig Einklang, und stehen sich verschiedene Anschauungen gegenüber, welche in einigen neuesten Arbeiten ganz interessante Gesichtspunkte eröffnen.¹⁾

¹⁾ Ich huldige nicht dem hergebrachten Usus, die ganze, die betreffende Frage behandelnde, Literatur anzuführen und zu besprechen: das muss die Aufgabe spezieller Übersichten sein. Deshalb schliesse ich die Literatur aus meiner Arbeit aus, und werde nur diejenigen Angaben berühren, welche zu meinen Resultaten in unmittelbarer Beziehung stehen. Dagegen muss es als Mangel empfunden werden, dass die meisten Arbeiten, die mikroskopischen Bilder getreu wiedergebender und vollkommen überzeugender Abbildungen ermangeln. Deshalb habe ich besonderes Augenmerk auf möglichst gute Abbildungen gerichtet und darnach gestrebt, dass meine Abbildungen möglichst getreue Kopien des mikroskopischen Bildes seien, ohne jegliche Schematisierung und ohne subjektive Korrekturen des wirklich Gesehenen. Jede histologische Arbeit muss möglichst kurz und sachlich gefasst sein, und mit einwandfreien, das mikroskopische Bild getreu wiedergebenden Zeichnungen versehen sein. Ich meinesteils bin weit davon entfernt, durch vorliegende Arbeit, welche gerade die feinere Struktur der histologischen Myofibrille

Von der Erwägung ausgehend, dass das embryonale Gewebe wegen der sozusagen ontogenetischen Einfachheit der dasselbe zusammensetzenden histologischen Elemente, uns eher Aufschluss geben könnte über das Wesen und die feinere Struktur der Myofibrillen, unterzog ich das so leicht zu beschaffende Untersuchungsobjekt, den Hühnerembryo, einer entsprechenden Analyse. Meine vorläufigen histologischen Befunde, welche in vorliegender Arbeit besprochen werden sollen, sind hauptsächlich an Paraffinschnitt-Präparaten gewonnen (Fixation der Embryonen in O. Hertwigs Gemisch,¹⁾ welche mit Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhein (mit verschiedenen Vor- und Nachfärbungen) behandelt wurden. Es muss hier betont werden, dass mir diese Färbungsmethode bisher die besten Dienste geleistet und mir die überzeugendsten Bilder gegeben hat. Ich schicke voraus, dass ich mich hier mit der fertigen histologischen Myofibrille des sogenannten quergestreiften Muskelgewebes befassen werde, ohne die Frage von der Histogenese derselben zu erörtern. Jeder einzelne Embryo, von einem bestimmten Entwicklungsstadium an, bietet uns in seinen verschiedensten Muskelanlagen die mannigfachsten Stadien der Myofibrillen-Ontogenie dar: neben vollkommen differenzierten, sehr leicht zu erkennenden Fibrillen finden wir die allerersten Anzeichen ihres Entstehens. Deshalb konnte ich vollkommen bewusst mich mit zwei Exemplaren eines siebentägigen Embryos begnügen, welche in zwei verschiedenen Richtungsebenen in Serienschnitte zerlegt, und die Schnitte mit den verschiedensten Methoden gefärbt wurden²⁾.)

behandelt, diese Frage für gelöst anzusehen, und würde mein vorläufiges Ziel schon für erreicht ansehen, wenn meine wenigen, aber positiven Tatsachen für beweisend und feststehend angesehen werden könnten.

¹⁾ Die Zusammensetzung dieser Fixierungsflüssigkeit ist folgende:

Acidi chromici 1° o	150 ccm
Sublimat (Hg Cl ²), konzentr. wässr. Lös.	150 "
Acidi acetici glacial	15 "
Formalini (40°/o)	50 "
Aqua destillata	135 "

²⁾ Die Schnittdicke meiner Präparate beträgt 5 μ . Nur vergleichswegen wurden einige dünnere Schnitte studiert. Ich halte eine Schnittdicke von 5 μ für vollkommen ausreichend, um die feinsten Strukturverhältnisse zu erkennen; sie bietet sogar einige nicht zu verkennende Vorteile vor zu geringen Schnittdicken dar, da die letzteren unter anderem zu grosse destruktive Eingriffe bewirken, welche eine histologische Analyse so feiner Strukturen sehr erschweren.

Auf dem hellen Grunde des embryonalen Bindegewebes, des Mesenchyms, mit seinen verzweigten Zellen, die ein Netzwerk bilden, dessen weite Maschen ungefärbt bleiben, ziehen in breiteren, oder schmäleren, längeren oder kürzeren Zügen, sich wellenartig schlängelnd, dunklere Streifen hin. Sie haben ein ausgesprochen fibrilläres Aussehen und verlaufen einander annähernd parallel, wobei in ihrem Bereiche eine Anhäufung von Kernen zu bemerken ist. Solch ein Bild zeigen uns die Anlagen schon vollkommen ausgesprochener Skelettmuskel, und zwar bei verhältnismässig geringen Vergrösserungen (Taf. XXX, Fig. 1, Taf. XXXI, Fig. 1, 2) Ein etwas anderes Bild bieten die ontogenetisch jüngeren Muskelanlagen dar. Hier sehen wir die direkt aus den Mesenchymzellen hervorgegangenen Myoblasten ein sehr lockeres, unregelmässiges, weitmaschiges Gefüge bilden, wobei die dunkleren, fibrillär gebauten Streifen noch dünn sind, ziemlich unregelmässig verlaufen, sich durch mehrere Myoblasten hindurchschlängelnd, und noch durch sehr grosse Zwischenräume voneinander getrennt sind (Taf. XXXI, Fig. 6, Taf. XXXII, Fig. 1); wobei sich schon an solchen Muskelanlagen, sozusagen das Bestreben der Myofibrillen kund gibt, sich in parallel verlaufende Bündel zu ordnen, und gerade solche Muskelanlagen sind zum Studium der Myofibrillen am geeignetsten. Ungemein zahlreich sind solche Stellen des Präparats, welche sozusagen eine Zerfaserung der Fibrillenbündel und isolierte, einzeln verlaufende Fibrillen zeigen, und solche Stellen sind natürlich besonders günstig. Schon ein flüchtiger Blick auf die Muskelbündel eines guten Präparats (Eisen-Hämatoxylin nach M. Heidenhain) zeigt, dass von einer durch das ganze Bündel hindurchgehenden Querstreifung keine Rede sein kann; dass die sogenannte Querstreifung (auf den Präparaten schwarz gefärbt) von lichten Zwischenstücken in regelmässiger Reihenfolge unterbrochen wird, und dass diese ganze Kette von abwechselnd schwarzen und lichten Elementen eine regelrechte Reihe bildet, welche zum Längsverlauf des ganzen Bündels senkrecht steht. Da nun diese angebliche Querstreifung sich in regelmässigen Abständen der Länge nach wiederholt, so gewahren wir auch dementsprechend, dass jedes dieser schwarz gefärbten Elemente, welche die Form eines länglichen Vierecks haben, durch einen lichten Abstand von einem anderen, ebensolchen, über und unter ihm gelegenen Elemente getrennt ist, sodass eine

regelrechte, der Längsachse des Muskelbündels parallel verlaufende Kette entsteht. Wenn wir nun unsere Aufmerksamkeit diesen Längsketten zuwenden, überzeugen wir uns leicht davon, dass der lichte Abstand zwischen den schwarzgefärbten viereckigen Elementen in der Querrichtung des Bündels in den meisten Fällen ein etwas grösserer ist, als in der Längsrichtung, obschon öfters auch das umgekehrte Verhältnis vorherrscht. Gleichzeitig zeigen die lichten Verbindungsstücke der dunkel gefärbten Elemente in der Längsrichtung ein etwas anderes färberisches und optisches Verhalten, als die der Querrichtung, wie auf den nur mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten, so besonders auf denen, welche einer Vor- oder Nachfärbung unterzogen werden: Dieses besondere Verhalten äussert sich darin, dass sie (bei Eisenhämatoxylinfärbung allein) einen lichten stahlblauen Farbenton zeigen und bei gewissen Einstellungen des Tubus glänzen. Man bekommt die Überzeugung, dass die dunkelgefärbten Elemente in der Längsrichtung der Faser kontinuierlich zusammenhängen. Dieser Umstand hat zur Folge, dass die fibrilläre Streifung der Muskelfaser viel schärfer in die Augen sticht, als die sogenannte Querstreifung, obschon auch noch andere Momente dazu beitragen.

So konstatieren wir also zu allererst, dass jede Muskelfaser aus einer gewissen Anzahl von Fäserchen zusammengesetzt ist, und dass jedes Fäserchen eine metamere kettenartige Anordnung fraglicher viereckiger Elemente darstellt, welche kontinuierlich verbunden sind.¹⁾ Fassen wir nun ein einzelnes Fäserchen

¹⁾ Besonders gut sind solche Fäserchen zu sehen auf Taf. XXX, Fig. 1; Taf. XXXI, Fig. 2, 7; Taf. XXXII, Fig. 1, 4 (mit a bezeichnet). Es unterliegt keinem Zweifel, dass schon etliche Forscher diese Fäserchen auf ihren Präparaten deutlich gesehen haben, und gibt z. B. Emil Godlewski jun. in seiner wertvollen Arbeit („Die Entwicklung des Skelett- und Herzmuskelgewebes der Säugetiere“, Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. 60; 1902) eine sehr hübsche Abbildung: Fig. 7, welche einen Myoblast eines Kaninchenembryos darstellt, in welchem zwei solche Fäserchen parallel verlaufen, und ein Vergleich dieser Figur mit meiner Fig. 2 auf Taf. XXXII zeigt, dass sich seine zwei Fäserchen mit den zwei oberen meiner Figur vollkommen decken. Jedoch haben die meisten Forscher, andere spezielle Fragen behandelnd, diese Bilder nicht weiter analysiert und ausgenutzt. So sagt genannter Autor, welcher die Fäserchen auf seiner Fig. 7 „segmentierte, differenzierte Fibrillen“ nennt, folgendes: „Die Frage jedoch, ob morphologisch ein Segment einem Körnchen entspricht, muss vorläufig unentschieden bleiben“, obschon seine Abbildung schon Andeutungen auf eine morphologische Differenzierung dieser Segmente

ins Auge, so schwindet schon sofort die angebliche Homogenität und regelrechte Form der einzelnen schwarzgefärbten Elemente. Schon ein flüchtiges Studium der Präparate, natürlich mit homogener Immersion, und ein aufmerksames Betrachten meiner Abbildungen zeigt, dass die dunkelgefärbten Elemente morphologisch differenzierbar sind. Zu allererst spalten sie sich sozusagen in ihrer Längsachse in zwei stäbchenförmige Gebilde, welche bei einer gewissen Einstellung des Tubus besonders scharf hervortreten und in einer Ebene zu liegen scheinen. Wenn wir aber die Mikrometerschraube arbeiten lassen, überzeugen wir uns oft von einer Existenz noch zweier solcher Stäbchen, welche zu den ersten parallel, aber tiefer gelegen sind. Wie gesagt, haben wir bei einer gewissen Einstellung zwei annähernd gleich scharf hervortretende und gleich dunkel tingierte Stäbchen vor uns (Einstellung derselben im Focus), wobei oft ein drittes als Schatten tiefer liegt, und das vierte unsichtbar (verdeckt) ist. Bei weiterer Analyse ergibt sich, dass jedes Stäbchen an seinen Enden abgerundet, verdickt und stärker tingiert ist, und in der Mitte — dünner und heller: es erweist sich aus zwei granulaartigen, miteinander verbundenen Gebilden bestehend. Diese Verhältnisse, welche besonders gut auf Taf. XXX, Fig. 2 und Taf. XXXII, Fig. 2, 5 zu sehen sind, geben uns manchmal das Bild von vier, ein Viereck bildenden Granula.¹⁾ Entsprechend der eben be-

aufweist. Im übrigen sagt E. Godlewski weiterhin ganz richtig: „In dieser Segmentierung der Fibrillen in zwei tinktoriell verschiedene Substanzen ist die erste Anlage der Querstreifung zur Ausbildung gekommen“. Dieser, vollkommen dem wahren Tatbestande entsprechende Satz, enthält jedoch eine faktische Ungenauigkeit (was die Segmentierung der Fibrillen in zwei tinktoriell verschiedene Substanzen anlangt: eine mit Eisenhämatoxylin und die andere mit Eosin färbbare), auf welche ich des weiteren noch zurückkommen werde.

¹⁾ Einer der neuesten Erforscher des Muskelgewebes, N. Kornilowitsch, nennt dieses, aus vier granulaartigen Gebilden bestehende Viereck „Tetrade“. Die schematischen Figuren 16 a und 16 b (Muskelfaser aus dem Schwanz der Kaulquappe) seiner inhaltsreichen und gediegenen Arbeit („Über den feineren Bau der kontraktile Substanz der quergestreiften Muskeln einiger Tiere“ Jurjeff 1903, russisch) geben eine deutliche Vorstellung davon, was er mit seinem Begriff „Tetrade“ meint, und überzeugen mich davon, dass sich meine diesbezüglichen Abbildungen vollkommen mit seinen, vor mir gesehenen Bildern decken. Auf denselben Abbildungen N. Kornilowitschs finden sich Fäserchen abgebildet, welche statt einer metameren Anordnung von „Tetraden“ aus einer metameren Reihenfolge von dunkeln Vierecken gebildet

schriebenen Zusammensetzung der dunkelgefärbten Elemente des Fäserchens aus anscheinend vier einander parallelen (zu zwei in einer Ebene) Stäbchen, zeigen auch die lichten, sie der Länge nach verbindenden Schaltstücke eine Differenzierung in ebensoviel sehr dünne Fädchen, wobei jedes derselben je zwei in der Längsrichtung der Faser hintereinander liegende dunkle Stäbchen verbindet. Jedes Fäserchen, welches also augenscheinlich den sogenannten Säulchen (Muskelsäulchen) der Autoren entspricht, besteht aus vier Fibrillen, wobei die gleichwertigen morphologischen Differenzierungen derselben in einer zur Längsachse der Faser senkrechten Linie gelagert sind. Bevor ich nun zur Analyse der Myofibrille selbst übergehe, sei noch folgende Betrachtung gestattet. Aus dem Studium aller meiner Präparate geht hervor,

sind. Dementsprechend sagt auch der Autor im Text: „Oft verschwimmen die „Tetraden“ infolge einer übermässigen Aufnahme der Heidenhainschen Farbe (er färbte mit Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhain), oder irgend eines anderen Farbstoffes zu dunklen Vierecken. Es erweist sich aber immer, dass diese Vierecke, bei starker Vergrösserung betrachtet und nach genügender Extraktion des Farbstoffes, aus vier Körnchen bestehen“ (S. 159). Die Extraktion des Eisenhämatoxylin spielt also eine sehr wichtige Rolle bei der Beurteilung der feineren Strukturverhältnisse der Myofibrillen. Das hat ja schon M. Heidenhain selbst besonders eingehend behandelt und gibt er sogar Schemata, welche die Effekte einer allmählich fortschreitenden Extraktion des Farbstoffes zeigen. (M. Heidenhain: „Über die Struktur des menschlichen Herzmuskels“. Anat. Anz., Bd. XX, N. 2/3, Sept. 1901). Und wenn M. Heidenhain bei Besprechung dieses Prozesses sagt: „Dadurch zerfällt Q in zwei immer kleinerwerdende, symmetrisch gestellte Abschnitte, welche auf rundliche Granula zusammenschrumpfen. Diese mikrosomenartigen Gebilde entsprechen den dichten Randteilen von Q und kommen lediglich als Extraktionseffekte zustande“ —, so glaube ich mit N. Kornilowitsch nicht fehl zu gehen, wenn wir annehmen, dass M. Heidenhain dieselben Dinge gesehen hat. Es sei aber gleich hervorgehoben, dass, obschon ich oben bei Besprechung meiner Präparate auch von dunkelgefärbten Vierecken ausgehe, die sich später in vier (eine „Tetrade“ nach N. Kornilowitsch bildende) granulaartige Gebilde auflösen, ich solche gleichmässig gefärbte Vierecke auf meinen Präparaten des Hühnerembryos (wenn die Präparate nur einigermaßen gut gefärbt waren), streng genommen, nicht angetroffen habe, da sie, wie gesagt, sogar mit schwachen Systemen schon morphologisch differenziert erscheinen, und nur bei oberflächlicher Betrachtung gleichmäßig gefärbte schwarze Vierecke vortäuschen. Nichtsdestoweniger sind die Bilder, welche N. Kornilowitsch und M. Heidenhain gesehen haben, nicht anzuzweifeln, und auch ich habe solche schwarzgefärbte Vierecke, z. B. auf den Präparaten des Froschmuskels, sehr schön ausgeprägt gesehen.

dass sich beim Hühnerembryo vollkommen deutlich, sozusagen das Bestreben der Myofibrillen kund gibt, sich zu zweien und dann zu vierten zu vereinigen, die sogenannten „Muskelsäulchen“ oder richtiger Primitivfaserchen bildend, aus deren Vereinigung die Muskelfaser zustande kommt. Diese Gruppierung der Myofibrillen zu zweien und zu vierten kommt aber auch wahrscheinlich auf dem Wege einer Spaltung der Myofibrille zustande, wofür ich in meinen Präparaten gewisse Beweise finde (siehe z. B. Taf. XXXII, Fig. 2, die rechte Hälfte der Figur, wo sich jede der beiden oberen Fibrillen in zwei Fibrillen gespalten zu haben scheint); ja ich wäre geneigt anzunehmen, dass dies der gewöhnliche Modus der Fibrillenvermehrung der schon im Embryo (von einem gewissen Stadium an) angedeuteten Muskelanlagen sei. Man trifft nämlich nicht selten solche Faserchen, welche aus vier vollkommen deutlich differenzierten Fibrillen bestehend, auf einmal sich in eine grössere Anzahl dünnerer Fibrillen aussplitteln. Noch überzeugender sind die Bilder, wo eine einzige, isoliert verlaufende Myofibrille sich in zwei dünnere zu spalten scheint. Dass die Myofibrillen morphologisch differenzierte, physiologisch spezialisierte, lebendige Gewebselemente sind, wird heutzutage kaum jemand bestreiten,¹⁾ und haben ja schon manche Forscher, vor allen M. Heidenhain, darauf hingewiesen, dass sich die Myofibrille durch Teilung (Spaltung) vermehren und wachsen könne. „Auch die Muskelfibrillen vermehren sich durch Teilung, wie unmittelbar aus den histologischen Bildern hervorgeht,“ sagt M. Heidenhain auf S. 61 seiner zitierten Arbeit.²⁾

¹⁾ Ich sehe ab von solchen, geradezu metaphysischen Anschauungen über den realen Wert histologischer Gewebselemente, wie sie neuerdings K. Münch entwickelt, („Die sogenannte Querstreifung der Muskelfaser, der optische Ausdruck ihrer spiraligen anisotropen Durchwindung“, Archiv für mikr. Anat., Bd. 60, 1903), welcher die Myofibrillen „nicht als eigentliche Formgebilde, sondern als Kraftäusserungen —“ auffasst. Mit diesem Autor werde ich noch an anderer Stelle Gelegenheit haben, mich zu beschäftigen.

²⁾ Indem ich in diesem Punkte die Anschauung dieses namhaften Histologen vollkommen teile, muss ich mich, schon an dieser Stelle, entschieden gegen seine Anschauungsweise aussprechen, welche in folgenden Worten gegeben ist: „Nun sind im Muskel die kleinsten lebenden Teilchen, wie wir aus physikalischen und chemischen Tatsachen schliessen müssen, in Reihen hintereinander geordnet, sodass faserartige Gebilde von molekularem Querschnitt oder Molekularfibrillen, wie ich sie genannt habe, entstehen. So lange die Entwicklung dauert, assimilieren, wachsen und spalten sich diese Muskel-

Nach allen Literaturangaben und nach den Ermittlungen der neuesten Muskelforscher steht es ausser Zweifel, dass die von mir beschriebenen, mit Eisenhämatoxylin dunkelgefärbten viereckigen Elemente des primitiven Muskelfaserchens („Muskelsäulchens“), oder die entsprechenden, dunkelgefärbten verdickten, anscheinend aus zwei granulaartigen Gebilden bestehenden Stäbchen der Myofibrille, der sogenannten anisotropen Substanz, der Substanz Q, entsprechen, d. h. derjenigen Substanz, welche im Muskel, in der Myofibrille, spezifisch ist, an welche die kontraktile Leistung derselben gebunden ist, welche also der quergestreiften Muskelsubstanz eigentümlich ist. Indem sich nun die Q-Elemente aller Fibrillen der Muskelfaser in einer zur Längsachse der Faser senkrechten Linie befinden, bekommt die Muskelfaser ihre charakteristische Q-Streifung. Die Q-Streifung ist also das Resultat einer Summierung der Q-Streifungen der Primitivfaserchen („Muskelsäulchen“), welche ihrerseits der Ausdruck einer Summierung der Q-Stäbchen der Myofibrillen (gewöhnlich vier an der Zahl) ist. Die Q-streifung der Muskelfaser besteht also, nach

fibrillen; durch ihre Vermehrung entstehen ganze Bündel von Molekularfibrillen und diese sind es, welche allmählich einen so grossen Querschnitt gewinnen, dass sie mikroskopisch als histologische Fibrillen sichtbar werden. Daher haben auch die Muskelfibrillen, welche für histologische Primitivfibrillen galten, ein durchaus verschiedenes Aussehen, sowohl, was das Kaliber und ebenso was die Querschnittsfigur anlangt, weil sie eben selber wiederum etwas in verschiedenen Verhältnissen zusammengesetzt sind.“ Meiner Überzeugung nach hat nur die histologische Myofibrille (oder Primitivfibrille wie sie der ausgezeichnete ungarische Histologe S. Apáthy nennt) einen realen Wert, da Molekularfibrillen (oder Elementarfibrillen nach S. Apáthy) unmöglich existieren können. Denn, wenn wir uns auch mit M. Heidenhain eine Reihe hintereinander geordneter „kleinster lebender Teilchen“ sinnlich vorstellen, so ist es ja noch lange keine Myofibrille, möge man sie auch „Molekularfibrille“ nennen. Wie schon einige, volle Beachtung verdienende Literaturangaben lehren (besonders E. Godlewski jun. l. c.), scheint sich ja die Myofibrille aus besonderen Mikrosomen zu entwickeln. Nun ist es ja aber kaum zu bezweifeln, dass schon die Mikrosomen, diese elementaren histologischen Einheiten, wie ich es ja noch in meiner letzten Schrift (G. Schlater: „Zelle, Bioblast und lebendige Substanz“, St. Petersburg 1903) entwickelte, ganze Systeme von, zu einer Einheit verbundenen, Elementarteilchen lebendiger Substanz sind. Und erst wenn sich die Mikrosomen auf dem Wege einer speziellen morphologischen Differenzierung zu den histologischen Fibrillen entwickeln, haben wir das Recht von Myofibrillen zu reden. Ich komme noch weiterhin auf dieses Thema zurück.

dem oben gesagten, aus zwei Reihen von granulaartigen Gebilden, welche in einigen Fällen, bei oberflächlicher Betrachtung, wie echte Granula aussehen können; dabei ist der Zwischenraum zwischen diesen beiden Granulareihen jedes Q-Streifens ein viel geringerer, als zwischen zwei Q-Streifen. Keine der anderen, in der quergestreiften Muskelfaser beschriebenen, Streifungen habe ich auf meinen Präparaten des Hühnerembryos finden können: weder Z, noch M, geschweige denn Qh.¹⁾ Mit Qh hat es aber eine besondere Bewandnis, worüber an anderer Stelle die Rede sein wird.

Schon hier sei darauf hingewiesen, dass ich in keinem Falle auf meinen Präparaten des Hühnerembryos einen anderen Charakter der sogenannten Querstreifung der Muskelfaser beobachtet habe, als den eben beschriebenen. Ich halte es für nötig, diesen Umstand besonders hervorzuheben, da andere Forscher behaupten, die Querstreifung könne nicht nur bei verschiedenen Tierspezien, sondern auch bei einem Individuum, in demselben Muskel, einen verschiedenen Charakter haben. So sagt z. B. N. Kornilowitsch in seiner zitierten Arbeit auf Seite 163: „Das Aussehen der Querstreifung ist bei verschiedenen Tieren verschieden, sodass man mit Bestimmtheit glauben könnte, dass bei jeder Tierspezies die Querstreifung einen besonderen Charakter hat, wenn man

¹⁾ Nur höchst selten erhielt ich Bilder, welche mir eine blasse Andeutung derjenigen Elemente zu geben schienen, welche der sogenannten Z-Streifung (oder „Grundmembran“ entsprechen. Siehe Taf. XXX, Fig. 2 (Z) und Taf. XXXI, Fig. 8 (Z). Die Figur auf Taf. XXXI gibt den Eindruck, als befände sich in der Mitte zwischen zwei Q-Stäbchen je ein kleines, mit dem Kompensationsokular 18 kaum messbares Mikrosoma, während die Fig. auf Taf. XXX zu zeigen scheint, dass diese kleinsten Mikrosomata durch feinste Querlinien verbunden sind, welche also durch das ganze Primitivfäserchen quer hindurchgehen. Dass hier die Sachen wahrscheinlich so liegen, ist kaum zu bezweifeln, nach alledem, was M. Heidenhain über die Z- und M-Streifungen an anderen Objekten aufgedeckt hat. Dass ich an meinem Objekte keine Einsicht in die Z-Streifung (Grundmembran) erlangen konnte, (die Streifung M — Mittelmembran — ist an meinem Objekte absolut nicht vorhanden), ist vielleicht dadurch zu erklären, dass diese Streifung mehr Verwandtschaft mit den sogenannten Protoplasmafibrillen (wie M. Heidenhain meint), oder Bindegewebsfibrillen hat, als mit der kontraktile Substanz, und, da diese histologischen Differenzierungen im embryonalen Gewebe manchmal sehr schwer färberisch zu differenzieren sind, auf meinen Präparaten nicht hervortritt, da ich vorläufig daraufhin mein spezielles Augenmerk nicht gerichtet hatte. Ausserdem ist es sehr möglich, dass sich

nicht verschiedene Querstreifungen nicht nur an ein und derselben Faser irgend eines Tieres, sondern auch an ein und demselben Säulchen, an ein und derselben Fibrille, beobachten würde. Ich erlaube es mir, auf diesen Umstand besonders hinzuweisen, welcher nur durch ungleichmässige und zeitlich differente, d. h. unnormale Kontraktion, erklärt werden kann: bald treten die Granula zu Tetraden zusammen, bald halbieren sich die Tetraden, bald enthalten die hellen Zwischenräume Granula, bald enthalten sie sie nicht (Einknickung der Fibrille).“ Indem ich weiterhin diese Frage besprechen werde, stelle ich hier nur die Behauptung auf, dass überall, in jeder Muskelanlage und bei jeglicher Kontraktion (vorläufig spreche ich nur vom Hühnerembryo), die Muskelfaser ein und denselben, oben beschriebenen, Charakter der Querstreifung aufweist, und dass die Angaben der Autoren ihre Erklärung finden werden müssen.

Was die Querschnittsbilder anlangt, so muss gesagt werden, dass sie uns, was die Myofibrillen betrifft, um viel weniger belehren, als man eigentlich hoffen könnte. Wir haben es ja hier mit ungemein kleinen Elementen (Bruchteilen eines „“) zu tun, wie die weiter angeführten Resultate der Messungen zeigen werden; dabei kann ja der Schnitt nur zufällig die Faser zur Längsachse ganz regelrecht quer treffen, was ja erforderlich ist; sodann muss die Dicke der Schnitte berücksichtigt werden, und

in unserem Falle die Z- und M-Streifung ontogenetisch noch nicht herausdifferenziert hat. Um zu zeigen, dass ich einiges Recht habe mich so zu äussern, führe ich folgende Worte M. Heidenhains an. Indem er in seiner Arbeit über den Herzmuskel ein konstruktives Schema der am quergestreiften Muskel produzierten Färbungsbilder gibt, sagt er: „Die hier beigegefügte Tafel (Fig. 5) habe ich fernerhin aus dem Grunde zusammengetragen, um zu zeigen, dass aus dem quergestreiften Muskel sehr verschiedene granula- oder mikrosomenartige Gebilde herausgefärbt werden können, und es wird sich nun fragen, welche dieser Gebilde den gemeinen Protoplasmamikrosomen homolog sind“ . . . „ . . . und bin nunmehr meinerseits überzeugt, dass die Glieder Z der Muskelfibrille den Plasmamikrosomen gleichwertig sind.“ — „Nach dieser Auffassung würde mithin der Streifen Q der quergestreiften Muskelsubstanz eigentümlich sein. Hingegen würden die Glieder Z der Fibrillen auch in den gemeinen Plasmafibrillen sich finden. Der Ort der Glieder Z würde sich demnach durch die Querverbindungen der Plasmafäden näher bestimmen. Es würde fernerhin das Vorhandensein der Glieder Z direkt nichts mit der Kontraktilität des Protoplasmas zu tun haben.“ Mein dritter Aufsatz über das Muskelgewebe des Hühnerembryo, welcher das Bindegewebe der Muskulatur behandeln soll, wird diese Frage ausführlich berühren.

es kommen infolgedessen, da ja die Myofibrille keine homogene, in ihrer Länge gleichmässig beschaffene Fibrille ist, verschieden beschaffene und unter verschiedenem Winkel durchschnitene, also auch verschieden aussehende, Querschnitte der Fibrillen in einer Fläche zu liegen. Alle diese Momente werden uns noch überzeugender vor Augen treten, wenn wir uns eingehender mit der Myofibrille beschäftigt haben werden. Deshalb ist es begreiflich, wenn wir auf Querschnitten bald schwarze Punkte verschiedenen Aussehens, bald schwarze kurze Stäbchen, bald helle, stahlgraue Punkte und Stäbchen gewahren. Nur in höchst seltenen Fällen sehen wir anscheinend kreisrunde Punkte, und ebenfalls höchst selten können wir die Zusammensetzung der Fasern aus Primitivfäserchen und dieser aus Fibrillen, heraussehen, und das nur bei sehr angestrengtem Studium der betreffenden Stelle des Präparats. Auf Taf. XXX, Fig. 3 gebe ich ein Querschnittsbild eines Augenmuskels. Die in Fig. 3 a wiedergegebene Stelle des Präparats ist mit den höchsten Kompensations-Okularen studiert, und das Bild noch stark vergrössert, und nur an ein paar Stellen gewinnt man die Überzeugung von einer Gruppierung der Myofibrillen zu vieren, dabei kann das nur als Bestätigung dessen dienen, was wir schon an Längsschnitten kennen gelernt haben.

Das Primitivfäserchen ist also aus vier Fibrillen zusammengesetzt. Die sogenannte Q-Streifung des Primitivfäserchens ist demnach aus vier Q-Stäbchen zusammengesetzt; da nun jedes Q-Stäbchen (weiterhin werde ich erklären, warum ich vorläufig die Elemente der Q-Streifung Stäbchen nenne) aus einer Vereinigung von zwei granulaartigen Gebilden besteht, so stellt folglich das Primitivfäserchen (oder „Muskelsäulchen“) eine gleichmässig metamere Reihenfolge von acht granulaartigen, schwarzgefärbten Gebilden dar, welche zu je vier in zwei zur Längsachse des Fäserchens parallelen Flächen gelegen sind. Wenn wir nun die Fäserchen im Längsbilde betrachten, so sehen wir in den meisten Fällen sehr deutlich eine kettenartige metamere Anordnung von vier schwarzgefärbten, zu einem langgezogenen Viereck vereinigten, granulaartigen Gebilden, da ja nur zwei Fibrillen des Fäserchens annähernd gleichzeitig im Brennpunkte zu liegen kommen. Besonders schön ist dieses Verhalten auf Taf. XXXII, Fig. 3 zu sehen. Wir sehen also eine metamere Reihenfolge von „Tetraden“, wie N. Kornilowitsch diese

Vierecke nannte. Auf S. 157 (l. c.) sagte dieser Forscher folgendes: „Da auf dünnen Schnitten oft ein Zerfall in Säulchen (zuweilen auch in einzelne Fibrillen) eintritt, welche, wie ich es schon auf Grund der Querschnittsbilder (Cohnheimsche Felder) anführte, aus vier Fibrillen bestehen, so ist es begreiflich, dass die oben beschriebenen dunkeln Streifen (d. h. anisotropen Querstreifen) auf solchen von ihrer Oberfläche, also paarweisen Fibrillen Vierecke darstellen werden, welche aus vier Körnern gebildet sind. Diese Vierecke nenne ich der Kürze halber „Tetraden“. Solche „Tetraden“ sind bei vielen Tieren eine gewöhnliche Erscheinung“. Ich meinerseits kann hierzu bemerken, dass die „Tetraden“ bei meinem Untersuchungsobjekte wenigstens, und wie ich es anzunehmen mich für berechtigt halte, für das Primitivfäserchen des sogenannten quergestreiften Muskels überhaupt eine charakteristische und spezifische, nie zu vermissende (im Gegensatz zu N. Kornilowitsch) Erscheinung ist, welche der Ausdruck der Myofibrillen-Struktur ist, und welche sich sofort kund tut, wenn nur zwei Myofibrillen sich zum Primitiv-Halbfäserchen vereinigen, oder auch wenn sich eine Myofibrille in zwei Fibrillen teilt. Da also, wie ich eben sagte, von den „Tetraden“ auf die Struktur der Myofibrille geschlossen werden kann, was weiterhin bewiesen werden wird, so ist es klar, dass die „Tetraden“-Erscheinung von grosser Bedeutung sein muss, welche aber von N. Kornilowitsch selbst, der auf dieselbe zuerst hingewiesen hat, nicht in ihrer ganzen Tragweite erkannt worden ist. Ein aufmerksames Studium seiner höchst interessanten Arbeit (welche aber leider guter Abbildungen ermangelt) überzeugt mich, dass er auf seinen Präparaten ganz dasselbe gesehen haben muss wie ich, nur gelangt er, einige nebensächliche Momente irrtümlich in den Vordergrund rückend, zu keiner vollen Würdigung der Tetraden-Erscheinung¹⁾, und infolgedessen zu einer anderen Vorstellung

¹⁾ N. Kornilowitsch hält, wie ich schon sagte, die „Tetraden“-Bildung für eine sozusagen zeitweilige, vorübergehende Erscheinung, welche mit der normalen, wirklichen Struktur der Myofibrille eigentlich nichts zu tun hat, und auf eine maximale, ans Pathologische grenzende Kontraktion hindeutet, welche er sich durch eine metamere Einknickung der Myofibrille zu erklären sucht. Indem N. Kornilowitsch, wie sein schon oben angeführtes Zitat zeigt, die verschiedensten Bilder von Querstreifungen gesehen zu haben glaubt, stellt er sogar ganze drei Typen von Querstreifungen auf, die durch verschiedene gegenseitige Lagerungen der Myogranula bewirkt werden

von der Struktur der Myofibrille, als diejenige ist, zu der mich eine eingehende Analyse meiner Präparate gebracht hat.

Nachdem wir uns nun vom morphologischen Bilde der schon ausgesprochenen embryonalen Muskelanlage überzeugt, und die Zusammensetzung der Primitivfaser („Muskelsäulchen“) aus vier Myofibrillen erkannt haben, nachdem wir die wahre Natur der sogenannten Querstreifung (d. h. der sogenannten Q - Streifung) uns vergegenwärtigt und auf eine Summierung der einzelnen Q-Stäbchen der Myofibrillen zurückgeführt haben, — können wir nun an eine eingehendere Analyse der Myofibrillen - Struktur herantreten. Dazu sind natürlich am geeignetsten die auf jedem Präparate in Fülle anzutreffenden isolierten Primitivfäserchen, Halb-Primitivfäserchen (aus zwei nebeneinander parallel verlaufenden Myofibrillen bestehend) und isoliert verlaufenden Myofibrillen. Eine genügende Extraktion des Eisen-Hämatoxylin und eine gute Differenzierung des Präparats durch eine geeignete Nachfärbung ¹⁾

sollen. Die „Tetraden“ entsprächen seinem zweiten Typus. Der Autor weist auf seine Fig. 21 hin (Muskelfibrillen einer Schollenart), welche seine Anschauung illustrieren soll. Jedoch, diese allzu schematische Abbildung ist garnicht überzeugend. Im Gegenteil, ich kann mir sehr gut dasjenige mikroskopische Bild vergegenwärtigen, welches dem Autor den Anlass zur betreffenden Abbildung gegeben hat. Es ist eine Muskelfaser, in welcher eine Isolierung einiger Primitivfäserchen, isoliert verlaufende Myofibrillen, eine Verschiebung einzelner Myofibrillen usw. zu sehen ist, wobei eine gewisse Einstellung bestimmter Elemente im Brennpunkte und ein Heben und Senken des Tubus zeigen wird, dass diese sozusagen topographischen Verschiebungen den Charakter der Querstreifung nicht verändern, denn eine jede, ins Auge gefasste Myofibrille zeigt in jedem Falle ganz dieselben morphologischen Elemente der Querstreifung, d. h. die metamer in der Längsrichtung verlaufenden, aus zwei granulaartigen Gebilden bestehenden Q-Stäbchen. Dabei muss noch berücksichtigt werden, dass ausser den eben angeführten Momenten, welche auch normale Erscheinungen sein können, die allzu geringe Dicke der Schnitte N. Kornilowitsch's (bis zu $\frac{1}{4}$ „?) Zerrbilder der Primitivfäserchen und Myofibrillen begünstigend, den Autor irre führen konnte.

¹⁾ Als genügende Extraktion bezeichne ich die, wenn die granulaartigen Gebilde des Q-Stäbchens noch dunkelgraublau gefärbt sind. Ich muss aber gleich hier betonen, dass der Extraktionsgrad unsere Analyse der Strukturverhältnisse nicht wesentlich beeinflussen, allenfalls nur erschweren kann, dabei sind aber überfärbte Schnitte zu vermeiden, während auch die stark entfärbten uns ganz dieselben morphologischen Verhältnisse zeigen, nur erfordern sie natürlich ein viel angestrengteres Studium, da die granulaartigen Gebilde des Q-Stäbchens hell stahlgrau erscheinen und das ganze Bild sehr blass ist. Es muss dabei noch hervorgehoben werden, dass ein und dasselbe

liefern, wenn wir ausgebildete Fibrillen ins Auge fassen, vollkommen überzeugende Bilder, welche meines Erachtens nur eine bestimmte, unanfechtbare Deutung der Strukturverhältnisse zulassen. Taf. XXX, Fig. 2; Taf. XXXI, Fig. 3, 7; Taf. XXXII, Fig. 3, 5 und 7 — geben ein vollkommen getreues, geradezu photographisch ähnliches, aber viel deutlicheres Bild dessen, was uns wirklich das Mikroskop in meinen Präparaten offenbart. Jede Myofibrille stellt eine metamere Anordnung von dunkelgrau blau bis schwarzgefärbten hantelartigen Stäbchen (Q-Stäbchen) dar, welche durch kaum sichtbare dünnste, hell stahlblau erscheinende Fädchen untereinander verbunden sind. Die einzelnen Stäbchen jeder Fibrille sind anscheinend gleich lang; die kaum sichtbaren Verbindungsfädchen sind untereinander auch gleich lang. Jedes hantelartige Stäbchen erweist sich nun an seinen beiden Enden gleichmässig morphologisch differenziert, zu je einem granulumartigen Gebilde, welches intensiver gefärbt ist, während das Stäbchen in seiner Mitte dünner ist und lichter gefärbt zu sein scheint. Besonders deutlich ist das z. B. auf Taf. XXX, Fig. 2 zu sehen. Zuweilen bekommt man den Eindruck, als wären es wirklich zwei echte Granula, und als wäre also die Myofibrille eine metamere Reihenfolge (in gleichen Abständen) von Doppel-Granulis, ganz nach der Art von doppelten Zentralkörpern, oder Diplocoecen (z. B. Taf. XXXI, Fig. 7; Taf. XXXII, Fig. 3). Diesen Eindruck bekommen wir aber sehr selten. Gewöhnlich besteht kein Zweifel daran, dass beide granulaartigen Gebilde zu einem einheitlichen morphologischen Strukturelemente verbunden sind. Ein eingehendes Studium und Analyse der gegebenen Strukturverhältnisse zeigt nämlich, dass beide dunkelgefärbten granulaartigen Anschwellungen allmählich dünner werden und in ein kurzes, helleres Verbindungsstück von geringem Durchmesser übergehen. Dabei erweist es sich, dass dieses Verbindungsstück

Präparat uns zuweilen die verschiedensten Extraktionseffekte zeigt, sodass ein vergleichendes Studium derselben an ein und demselben Präparate möglich ist. Wovon diese Erscheinung abhängt, kann vorläufig nur vermutungsweise ausgesprochen werden. Ich glaube, dass hier sozusagen das ontogenetische Alter der Myofibrille eine Hauptrolle spielt, da ich bemerkt habe, dass sich die ersten Anlagen derselben sehr schwer und blass färben. Zur Illustration diene Fig. 3 auf Taf. XXXII. Eine sehr gute Differenzierung der Eisen-hämatoxylinfärbung, wobei die hantelartigen Q-Stäbchen vollkommen rein elektiv hervortreten, erzielte ich durch eine Nachfärbung mit Pikrofuchsin (siehe Taf. XXXII, Fig. 7).

anscheinend gebogen ist, und dass die granulaartigen Anschwellungen keine typischen Granula sind, d. h. keine kugeligen isolierten Gebilde, sondern in den weitaus meisten Fällen wie zwei Ellipsoide erscheinen, deren parallele Längsachsen mit der Längsachse der ganzen Myofibrille einen gewissen Winkel bilden. Wenn wir typische Granula vor uns hätten, so müssten sie bei jeglicher Einstellung des Tubus kreisrund erscheinen, während wir uns überzeugen können (bei einem vorsichtigen Heben und Senken des Tubus), dass ein sozusagen in die Länge gezogenes Granulum (dessen Längsachse zur Längsrichtung der Fibrille selbst einen scharfen Winkel bildet) ins hellere Verbindungsstück übergeht, welches sich in die Tiefe senkt, um sodann wieder an die Oberfläche zu steigen und auf derselben Höhe wie das erste Granulum in das zweite Granulum überzugehen. Dabei scheinen die oben erwähnten Verbindungsfädchen in einer Fläche zu liegen. Wir bekommen vollkommen den Eindruck, als befände sich jedes Q-Stäbchen in einer leichten spiraligen Drehung. Um uns die vorhandenen Verhältnisse verständlich zu machen, stellen wir uns ein kurzes zylindrisches, stahlgrau gefärbtes Stäbchen vor, welches an seinen beiden Enden zu grossen dunkelblaugrau gefärbten, kugeligen Körnern von grösserem Durchmesser differenziert ist, und dabei um seine Achse spiralig gedreht ist. Wenn wir berücksichtigen, mit was für winzig kleinen (Bruchteile eines μ) Strukturen wir es hier zu tun haben, so wird es begreiflich, dass nur eine sehr eingehende und sorgfältige Analyse meiner Präparate mich zu dieser endgiltigen und wie ich glaube, einzig möglichen Auffassung gebracht hat. Deshalb lege ich auch besonders Gewicht auf die Abbildungen. Taf. XXXI, Fig. 4, 5, 8; Taf. XXXII, Fig. 1 b, 2 a, 3 a, 3 b, 5 a sollen das Gesagte augenscheinlich machen. Besonders überzeugend sind: Taf. XXXI, Fig. 8, und Taf. XXXII, Fig. 3 a, 3 b. Alle diese Abbildungen sind das Resultat eines Studiums der Präparate mit den höchsten Kompensations-Okularen, und ist das vom Zeichenapparat gegebene Bild derselben noch erheblich vergrössert worden. Meine Vorstellung von der Struktur der histologischen Myofibrille des Hühnerembryos kann also folgendermaßen formuliert werden: Die histologische Myofibrille¹⁾ stellt eine gleichmässig

¹⁾ Indem ich die Frage vom sozusagen realen Wert der Myofibrille im Zusammenhange mit der Histogenese derselben in einem anderen Aufsatz

kettenartige Anordnung von kontraktile Struktur-elementen dar. Jedes dieser kontraktile Struktur-elemente ist ein um seine Achse spiralig gewundenes kurzes Fädchen, welches an beiden Enden zu einem sich mit Eisenhämatoxylin stark tingierenden, granulaartigen Gebilde von grösserem Durchmesser morphologisch differenziert ist. Die kontraktile Strukturelemente werden durch sehr dünne Verbindungsfädchen zusammengehalten. Der erste oberflächliche Eindruck dieser wahren Strukturverhältnisse ist, je nach den Bedingungen der Eisenhämatoxylin-Extraktion und anderer Momente der, als stelle die Myofibrille entweder eine metamere Anordnung von dunkelgefärbten Doppel-Granula, oder von schwarzen hantelartigen Stäbchen dar. Meine Auffassung der Myofibrillen-Struktur bezieht sich in erster Linie auf die Myofibrillen des Hühnerembryos, allein ich habe einigen Grund zu vermuten, dass sie allgemeingiltig sein könnte und die Struktur der sogenannten quergestreiften Myofibrille überhaupt charakterisiert. Ich will nicht, wie es zuweilen üblich ist, damit gesagt haben, dass ich was besonderes neues, niemanden bekanntes gesehen habe. Schon oben hatte ich bemerkt, und mache hier noch darauf aufmerksam, dass eine Reihe von Abbildungen verschiedener Forscher mich überzeugt, dass sie dieselben Bilder vor Augen gehabt haben müssen, aber dieselben nur keiner entsprechenden speziellen Analyse unterzogen und wissenschaftlich nicht verwertet haben.¹⁾ Bevor ich aber weiterhin noch einige

zu behandeln hoffe, will ich es hier nur betonen, dass ich die Myofibrille als wahre histologische Einheit des Muskelgewebes auffasse, da man nach meiner Auffassung von keiner Myofibrille reden kann, solange sie noch in ihrem Entstehen begriffen ist, sei es aus Mikrosomen (E. Godlewski jun.), sei es aus Linen der Myoblasten (K. C. Schneider).

¹⁾ So finden wir z. B. im schönen Werke von K. C. Schneider: „Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, 1902“ — einige Abbildungen, welche das Gesagte bekräftigen. Fig. 121 (Myofibrillen von *Salamandra maculosa*) zeigt uns eine metamere Reihenfolge von Q-Stäbchen, welche, obschon sie als kompakte Stäbchen abgebildet sind, ohne Zweifel in der von mir angegebenen Weise morphologisch differenziert sind. Ein paar Stellen auf Fig. 122 (Myofibrille von *Branchipus stagnalis*) überzeugten mich davon, dass hier die Verhältnisse ganz ebenso liegen müssen. Sodann weise ich auf die von M. Heidenhain gegebene Abbildung aus dem Myocard eines dreitägigen Entenembryos hin („Beitäge zur Aufklärung des wahren

Struktureinheiten bespreche, führe ich hier die Resultate meiner Messungen an, welche zeigen, mit was für geringen Grössen wir es hier zu tun haben. Eine möglichst sorgfältige Messung der Myofibrillen verschiedener Altersstufen ergab annähernd folgende maximale Grössen: $Q + J = 2,325 \mu$
 $Q = 1,25 \mu$ $J = 1,075 \mu$. Die Länge jeder der zwei granulaartigen Gebilde des Q-Stäbchens kann annähernd auf $0,45 \mu$ bis $0,50 \mu$ geschätzt werden. Der Querdurchmesser einer „Tetrade“, d. h. zweier Myofibrillen in ihrer breitesten Stelle, beträgt ungefähr $0,62 \mu$. Die annähernde Breite eines granulumartigen Gebildes ist $0,25 \mu$. Die Dicke des die Q-Elemente in ihrer Längsrichtung verbindenden Fäserchens kann kaum etwas über $0,05 \mu$ betragen.

Der Durchmesser der von mir, wie schon oben gesagt, höchst selten gesehenen Mikrosomen,

Wesens der faserförmigen Differenzierungen“, Anat. Anzeiger, Bd. XVI, N. 5/6, Juni 1899), welche zeigt, dass dieser Forscher annähernd dasselbe vor Augen gehabt haben muss, was ich auf Taf. XXXI, Fig. 8 meiner Arbeit abbilde. Endlich sei noch auf die neuesten Untersuchungen über die Struktur des Herzens der Mollusken hingewiesen, welche, nach der kurzen Beschreibung ohne Abbildungen, zu urteilen, annähernd dieselben Bilder aufdecken, die ich gebe (P. Vigier: „Structure des fibres musculaires du coeur chez les mollusques“. Comptes Rend. des Séances de l'Acad. des Sciences, Paris, Tome 138, N. 24, p. 1534, 1904 — M. Mader: „Sur les fibres musculaires du coeur chez la Nasse“. Ibidem, p. 1537). Jedoch, da ich eine Arbeit über die Myofibrillen des Herzens in nächster Zeit in Aussicht stelle, so werde ich an dieser Stelle diese interessanten Angaben nicht besprechen. Der Vollständigkeit wegen sei auch auf die interessante Arbeit des Japaners Gozō Moriya hingewiesen („Über die Muskulatur des Herzens“, Anat. Anz. XXIV, No. 19/20, März 1904), aus dessen Beschreibung (leider ohne Abbildungen) zu schliessen ist, dass auch er ähnliche Bilder gesehen hat.

welche der durch die Faser hindurchgehenden Z-Querstreifung angehören, beträgt nicht mehr als $0,1 \mu$.¹⁾ Wie schwer es sein muss, in die feinere Struktur solch winziger Gewebelemente einen klaren Einblick zu gewinnen, ist begreiflich, dass es aber möglich ist, beweisen meine Untersuchungen. Man kann von der Myofibrille eine ganz klare, reale Vorstellung bekommen, und auf jedem Präparate kann man ganz genau und bestimmt zeigen, was eine histologische Myofibrille ist. Und wenn z. B. solch ein erfahrener Histologe, wie M. Heidenhain sagt: „Durch die Literatur geht betreffs der Muskelfibrillen eine grosse Konfusion. Wo der eine Fibrillen sieht, sieht der andere Muskelsäulchen, d. h. Fibrillenbündel. Der eine findet sie schon mit einem Trockensystem bei schwacher Vergrösserung, der andere sieht sie nur bei hoher Vergrösserung unter Immersion, und wer so vorsichtig ist wie Rollet, und so erfahren auf diesem Gebiete, der vermeidet von den Fibrillen mehr als dringend notwendig zu reden“ (l. c. Anat. Anz. XVI, 1899, S. 115), so müssen diese Worte uns nicht abschrecken von unserem Bestreben, endlich eine vollkommen klare histologische Formulierung des Myofibrillen-Begriffs zu finden. Die in der Literatur herrschende Konfusion ist ja bekannt, aber es fällt heutzutage nicht mehr so schwer den Gründen derselben nachzuspüren, und

¹⁾ Hier führe ich noch eine Reihe von Zahlen an, welche zeigen, dass die Grösse der einzelnen Strukturelemente der Myofibrille sich in gewissen Grenzen bewegt, aber auch nicht unter eine gewisse minimale Grenze herabsinkt. Die annähernd minimalen Grössen sind nämlich folgende: $Q + J = 1,94 \mu$. $Q = 1 \mu$. $J = 0,94 \mu$. Der Querdurchmesser einer „Tetrad“ = $0,51 \mu$. Dementsprechend sind auch die granulaartigen Gebilde ein wenig kleiner. Geringere, als diese Grössen, haben meine Messungen in keinem Falle ergeben. Diese Tatsache zeigt erstens, dass wir es mit ganz bestimmten histologischen Differenzierungen zu tun haben, mit einer morphologischen, und mit ihr verbundenen physiologischen Spezialisierung gewisser indifferenten Strukturelemente, höchst wahrscheinlich gewisser Granula, und dass, solange diese Differenzierung, diese Ausbildung der Myofibrille, nicht erreicht ist, wir von keinen Myofibrillen reden können, mögen wir sie auch „Molekularfibrillen“ (M. Heidenhain) nennen. Zweitens beweisen diese Zahlen, dass die Myofibrille eine lebendige histologische Gewebeinheit ist, welche assimiliert, wächst, sich vermehrt, mit einem Worte lebt, wie es einige Forscher, besonders M. Heidenhain, zugeben. Dieses ist um so beweisender, als sich z. B. meine hier angeführten minimalsten Grössen auf ontogenetisch jüngste Myofibrillen beziehen (einzelne Myoblasten; die jüngsten Anlagen der Muskeln).

auf die vielfältigen Fehlerquellen hinzuweisen, welche die Forscher irre geführt haben.

Interessant und wichtig ist die Frage, wie die histologischen Fibrillen untereinander verbunden sind, eine Frage, betreffs welcher auch eine Konfusion in der Literatur besteht, und welche nicht so leicht endgültig zu lösen ist. Ohne mich auf eine Besprechung dieser Konfusion einzulassen, sage ich nur, dass ich den Eindruck gewonnen habe, dass die Myofibrillen durch Vermittlung einer besonders differenzierten, vollkommen homogenen Substanz zu den Primitivfaserchen („Muskelsäulchen“) wie verkittet zu sein scheinen, wobei sich diese Substanz von der übrigen interfasciculären Substanz unterscheidet. Dieser Umstand wird bemerkbar, wenn man die Eisenhämatoxylin-Präparate z. B. mit Rosabengale nachfärbt.¹⁾ Dann erscheinen die vier, das Primitivfaserchen bildenden, Myofibrillen in einen grellrosa, vollkommen homogenen, stark glänzenden Streifen eingebettet, während die übrige interfasciculäre Substanz mattrosa und nicht so homogen aussieht. Wo nun aber die Primitivfaserchen zu Fasern in einen engeren Verband zusammentreten, da ist dieser Unterschied sehr schwer zu konstatieren. In diesen Säulchen

¹⁾ Rose bengale, Eosin und Pikrinsäure bezeichnet N. Kornilowitsch als besonders günstige Farbstoffe zur Färbung der intergranulären Substanz, d. h., wie aus seiner Beschreibung hervorgeht, der sogenannten isotropen Substanz (J), welche die Q-Elemente verbindet. Er sagt, diese Strukturelemente der Fibrille färben sich mit den genannten Farbstoffen. Hierin liegt aber ein Irrtum, der natürlich sehr leicht begangen werden konnte. Es sind nicht intergranuläre Farbstoffe im Sinne N. Kornilowitschs, sondern interfibrilläre, denn die sogenannte isotrope Substanz der Myofibrillen, die Elemente J, welche sehr dünne Verbindungsfädchen der Q-Stäbchen sind, färben sich mit diesen Farben nicht, sondern nehmen in den Eisenhämatoxylin-Präparaten eine helle stahlgraue Färbung an. Dieser Umstand ist aber sehr leicht zu übersehen, und nur eine sehr eingehende Analyse vorliegender Verhältnisse führte mich zu dieser Behauptung. In denselben Irrtum war, wie ich es oben schon anführte, E. Godlewski jun. (l. c. 1902) verfallen. Fig. 1b, 2a, 3a, 3b, 5a und 8a meiner Tafel XXXII veranschaulichen das Gesagte. Überhaupt muss ich bemerken, dass die Verbindungsfädchen ganz dieselben Farbstoffe aufnehmen, wie die Q-Stäbchen, nur in einer anderen Schattierung. Das, was zwischen den schwarzen „Tetraden“ rosa gefärbt erscheint, ist eben nur die interfibrilläre Substanz, während die sehr dünnen, hellstahlgrauen, in ihr verlaufenden Verbindungsfädchen optisch natürlich sehr schwer zu differenzieren sind und sehr leicht übersehen werden können.

vollkommen homogener, glänzender Substanz, die einen annähernd gleichen Querdurchmesser, wie das Primitivfäserchen (d. h. wie die vier vereinigten Fibrillen) haben, verlaufen nun kontinuierlich, parallel nebeneinander, die vier Myofibrillen als feinste hellstahlgrau gefärbte Fädchen von einem Durchmesser von ungefähr $0,05 \mu$, wobei sie in gleichmässigen Abständen voneinander von den dunkelblaugrau bis schwarz gefärbten, zu Doppelgranulis differenzierten, spiralig gewundenen Q-Stäbchen unterbrochen werden.

Ich hatte schon am Anfange hervorgehoben, dass alle Befunde über die feinste Struktur der Myofibrille an Eisenhämatoxylin-Präparaten (nach M. Heidenhain) gewonnen wurden, und dass diese Methode in diesem Falle unersetzlich ist. Andere Färbungen liefern viel zu unklare und von den übrigen Strukturen des Gewebes viel zu wenig differenzierte Bilder, als dass sie uns Aufschluss geben könnten über etwaige Einzelheiten der Myofibrillen-Struktur. Erst eine angestrengteste und peinlichste Analyse der Präparate zeigt uns endlich die Strukturverhältnisse, welche wir schon zuerst an Eisenhämatoxylin-Präparaten kennen gelernt haben, und das in einem viel blässeren und weniger klaren Bilde. Um ein Beispiel zu geben, kopiere ich auf Taf. XXX, Fig. 4 ein Präparat (Extremitätenmuskelanlage), welches mit Boraxkarmin und Indigokarmin gefärbt wurde, und Taf. XXX, Fig. 5 zeigt das mikroskopische Bild eines mit Thiazinrot- R. und Toluidinblau (nach M. Heidenhain, Anat. Anz. XX, N. 2/3) gefärbten Extremitätenmuskels. Auch an diesen Präparaten überzeugen wir uns schliesslich davon, dass die Myofibrille eine metamere, kettenartige Reihe hantelartiger Q-Stäbchen darstellt, welche an ihren beiden Enden zu granulaartigen Gebilden morphologisch differenziert sind. Fig 4a (Taf. XXX), welche das Gesagte illustriert, deckt sich vollkommen mit Fig. 7 (Taf. XXXI) oder Fig. 7 (Taf. XXXII), nur gibt sie die Myofibrillen viel schärfer gezeichnet wieder, als es das mikroskopische Bild selbst dem Beobachter zeigt. Ohne die Eisenhämatoxylin-Methode kann man also nicht zu den Resultaten kommen, die ich in dieser Arbeit vorlege.¹⁾

¹⁾ Um etwaigen Missverständnissen vorzubeugen, muss ich diese Behauptung dahin korrigieren, dass sie sich in erster Linie auf mein Untersuchungsobjekt bezieht und wahrscheinlich auf das embryonale Muskelgewebe

Jetzt kann ich alles Gesagte zusammenfassen, die Ergebnisse meiner Untersuchung formulieren und daran einige Betrachtungen über die Funktion der Myofibrille knüpfen, wie sie aus den histologischen Tatsachen gefolgert werden können. Im Gegensatz zu den Forschern, welche meinen, es sei sehr schwer und kaum möglich, eine strenge Definition der Myofibrille zu geben, muss ich behaupten, dass es nicht schwer ist eine klare Vorstellung davon zu bekommen, was eine Myofibrille ist, und wie sie histologisch gebaut ist. Ich nehme Abstand von der Histogenese der Myofibrille, da diese Frage in Anbetracht der viel zu dürftigen Literaturangaben einer speziellen und eingehenden Behandlung bedarf, und gehe von der fertigen Myofibrille aus, welche als solche erkannt werden kann, d. h. von der histologisch differenzierten Myofibrille, welche die physiologisch spezifisch tätige, lebendige Struktureinheit des Muskelgewebes ist, welche assimiliert, wächst, sich vermehrt, welche also ontogenetisch von verschiedenem Alter und verschiedener Grösse sein kann, welche aber, so sie

überhaupt. Dagegen kann man z. B. beim Herzmuskel auch mit den verschiedensten Färbungen klaren Einblick in die feinsten Details der Myofibrillen-Struktur bekommen, wie ich es in meiner Arbeit über die Myofibrillen des Herzens zeigen werde. Auf ein besonderes Verhalten der Myofibrille den Farbstoffen gegenüber sei hier hingewiesen. Wenn mit einer Kombination von Farbstoffen tingiert wird, so nehmen die Myofibrillen die blauen Farben an, dabei in ihrer ganzen Länge, nur erscheinen die verschiedenen, oben besprochenen histologischen Differenzierungen derselben verschieden distinkt gefärbt. Die granulaartigen Gebilde des Q-Stäbchens sind am dunkelsten tingiert, das Verbindungsstück derselben blasser, und die dünnen Verbindungsfädchen der Q-Stäbchen (die Elemente der sogenannten J-Streifung) noch blasser. Dabei ist die Färbung der Myofibrillen keine rein blasse, sondern eine stahlblaugraue von verschiedenen Nuancen. Es scheint also eine gewisse Vorliebe der Myofibrillen zu den blauen Farbstoffen zu bestehen; ich betone es aber nochmals, dass dieses Verhalten für mein Untersuchungsobjekt giltig ist, ob für die Myofibrille überhaupt, sei dahingestellt. Es möge erwähnt werden, dass auf den mit Indigokarmin, Toluidinblau und anderen Farbstoffen tingierten Myofibrillen die dünnen Verbindungsfädchen verhältnismässig stärker gefärbt werden, als auf den mit Eisenhämatoxylin behandelten Präparaten. Infolgedessen ist sehr deutlich die histologische Kontinuität der Myofibrille ausgesprochen, während andererseits nur die Eisenhämatoxylin-Präparate so scharfe und elektive Bilder gerade der histologischen Elemente der sogenannten Q-Streifung geben, wie es z. B. Fig. 7, Taf. XXXII zeigt. Dieser Umstand zeigt, dass sich die verschiedenen Färbungsmethoden in gewisser Hinsicht ergänzen.

ihren histologischen Habitus verliert, oder denselben histogenetisch noch nicht erreicht hat, keine Myofibrille ist.

Die Myofibrille des sogenannten quergestreiften Muskels (das Herz ausgeschlossen) des Hühnerembryos ist ein sehr dünnes, vollkommen homogenes Fädchen (möge man es Protoplasmafädchen nennen), welches seiner Länge nach in gleichen Abständen voneinander histologisch differenziert ist. Diese Differenzierung besteht darin, dass das Fädchen an den betreffenden Stellen verdickt ist, wobei diese stäbchenartigen Verdickungen eine leichte spiraloge Drehung haben. An seinen beiden Enden ist jedes Stäbchen

stark verdickt, wie angeschwollen, zu einem granulum-artigen Gebilde von ellipsoider Gestalt, welches sich besonders mit Eisenhämatoxylin stark tingiert. Diese histologischen Differenzierungen der Stäbchen treten sehr deutlich hervor, und täuschen zuweilen echte Doppel-Granula vor. Anders ausgedrückt kann man sagen: Die Myofibrille ist ein sehr dünnes, voll-

kommen homogenes Protoplasmafädchen, auf welches in gleichen Abständen voneinander metamer, granulaartige, zu zweien vereinigte Gebilde perlenartig aufgereiht sind. Um ohne unnütze Worte zu veranschaulichen, welche histologischen Differenzierungen der Myofibrille den üblichen Querstreifungen und den spezifisch kontraktilen Elementen entsprechen, habe ich hier einige Schemata zusammengestellt, welche deutlich genug für sich reden: Bei einem Vergleich dieser Schemata fällt aber sofort auf, dass ich zu einer etwas anderen endgiltigen Vorstellung vom Bau der Myofibrille gekommen bin, wie M. Heidenhain und N. Kornilowitsch. Bei M. Heidenhain finden wir nur eine Andeutung, dass sich schliesslich die Myofibrille in eine kettenartige metamere Reihe von Granulis auflöst. N. Kornilowitsch, welcher die Frage von der Myofibrillen-Struktur ausführlich behandelt, kommt zu einem gleichen Resultate. Er sagt nämlich: „ . . . als Fibrille ist ein feinstes Protoplasma-Fädchen zu bezeichnen, in welchem eins hinter dem anderen Granula metamer eingereiht sind, . . .“ und aus seinem Schema, sowie aus dem Text seiner Arbeit ist zu ersehen, dass dieses Protoplasma-Fädchen überall die gleiche Beschaffenheit hat, und alle Granula in ganz gleichen Abständen voneinander aufgereiht sind. Das soll die normale Struktur der ruhenden Myofibrille sein. Ich muss gestehen, dass ich auf meinen Präparaten keine einzige Myofibrille gesehen habe, welche so ausgesehen hätte. Immer, sogar wenn es auf den ersten Blick den Schein hätte, als wäre eine Kette von wirklichen drehkrunden Granula vor uns, und wenn die Eisenhämatoxylin-Extraktion sogar eine fast vollständige war — sah ich nur eine metamere Anordnung von Doppel-Granula, von zu zwei vereinigten granulaartigen Gebilden. Das kann auch nicht anders sein, da ja, wie ich es gezeigt habe, das Verbindungsstück, welches die sogenannten Granula zu zweien vereinigt, histologisch differenziert ist, von den die Doppelgranula zusammenhaltenden Verbindungsfädchen, und da ausserdem die oben angeführten Resultate meiner Messungen deutlich zeigen, dass je zwei Granula¹⁾ einander genähert sind. Und wenn N. Korni-

¹⁾ Ich spreche von granulaartigen Gebilden, welche ich auch schlechtweg Granula nenne. Aus dem Gesagten ist ersichtlich, dass es keine Granula

lowitsch diejenige Myofibrillenstruktur, welche ich für die normale und allein für die Myofibrille charakteristische halte, als vorübergehende auf übermässige Kontraktion hinweisende Erscheinung hält, so muss ich dem entschieden widersprechen: Die Struktur der Myofibrille bleibt in allen Phasen der Kontraktion immer dieselbe, und die Querstreifung zeigt auch immer ein und denselben Typus. Das könnte auf den ersten Blick unglaublich erscheinen, da man gewisse morphologische Änderungen erwartet, welche die Kontraktion und das Erschlaffen des Muskels, der Myofibrillen begleiten sollen. Gewisse mit der Funktion der Myofibrille verbundene morphologische Änderungen sind tatsächlich zu beobachten, und meine Präparate zeigen sie zur Genüge. Sie bestehen aber in einer Verlängerung oder Verkürzung der Q-Stäbchen mit entsprechender Verkleinerung oder Vergrösserung ihres Durchmessers, wobei natürlich die Maße der Q-Elemente und hauptsächlich das Verhältnis der Q- und J-Elemente, sowie der beiden granulaartigen Gebilde zum ganzen Q-Stäbchen in gewissen Grenzen sich bewegen. Jedoch, obschon alle diese Verhältnisse auf den Präparaten ziemlich deutlich wahrzunehmen sind, haben sie sogar

im wahren Sinne des Wortes sind, sondern granulaartige Bildungen von elliptischer Form, wobei sie histologische Enddifferenzierungen kurzer Stäbchen darstellen. Jedoch man kann sie auch Granula nennen, da ja mit dem Begriff Granulum nicht unbedingt die Vorstellung von einem regelrecht kugeligen histologischen Elemente verbunden sein muss, da es ja gewisse Granula ellipsoidaler Form gibt, wie z. B. einige Kernkörperchen-Arten. Ausserdem sind es höchst wahrscheinlich Differenzierungen echter Granula, wobei man sich eigentlich nicht das Verbindungsstück des Q-Stäbchens an seinen beiden Enden zu diesem Granula differenziert denken, sondern die Granula dasselbe aus sich herausdifferenziert vorstellen muss. Es haben also diese granulaartigen Gebilde ausser Zweifel eine unmittelbare verwandtschaftliche Beziehung zu echten Granulis, indem sie aus diesen hervorgegangen sind. Die granulaartigen Gebilde des Q-Stäbchens, sowie das ganze Q-Stäbchen überhaupt, sind vollkommen homogen und geben absolut keine Andeutung auf eine weitere histologische Differenzierung. Ich betone hier diese Tatsache deshalb, weil N. Kornilowitsch eine Beobachtung mitteilt, welche auf andere Verhältnisse hindeutet. Er sagt auf S. 148: „Bei möglichst stärksten Vergrösserungen, welche ich anwandte, um zu erfahren, ob das Granulum unteilbar ist, oder ob es seinerseits auch aus noch kleineren Teilchen zusammengesetzt ist, gelang es mir in allerletzter Zeit auf einigen Präparaten zu sehen, dass das Granulum seinerseits aus vier kleinsten Punkten, welche eine Tetrade bilden, zusammen-

auf die Messung keinen merkbaren Einfluss, da wir es hier mit so minimalen Grössen-Differenzen zu tun haben, welche mit unseren Okular-Mikrometern nicht bestimmt werden können. Wir sehen z. B., wie zuweilen die ellipsoidalen granulaartigen Q-Gebilde gleichsam auseinanderücken und sich der wahren Granulaform nähern, und dementsprechend ihr Verbindungsstück etwas deutlicher und heller hervortritt; wie andererseits diese Gebilde eine unverkennbare ellipsoide Form zeigen, und dementsprechend das Verbindungsstück kürzer und dunkler wird, — aber auf die oben geschilderte Struktur der Myofibrille haben diese Änderungen absolut keinen Einfluss: sie bleibt immer dieselbe, und infolgedessen können sie auch auf den Charakter der Querstreifung nicht verändernd einwirken. Die metamere Reihenfolge der granulaartigen Q-Gebilde zu zweien, dieses Charakteristikum der Myofibrillen-Struktur, bleibt immer bestehen und deutlich ausgeprägt.

gesetzt ist, ich glaube aber, dass deren mehr vorhanden sind. Eine Spaltung aber des Fädchens, in welches die aus vier kleinsten Körnchen zusammengesetzten Granula eingelagert sind, habe ich nicht gesehen.“ Dementsprechend definiert er auch auf S. 164 die Myofibrille folgendermaßen: „Die Fibrille stellt ein protoplasmatisches Fädchen dar, welches mit einer Reihe von Körnern besetzt ist, welche in gewissen Entfernungen von einander gelagert sind. Jedes Körnchen-Granulum (wie ich zuweilen, unter besonders günstigen Bedingungen, beobachtet habe) ist seinerseits aus vier kleinsten Körnchen (jedes von ihnen teilt sich vielleicht auch noch); der protoplasmatische (intergranuläre) Abschnitt der Fibrille spaltet sich, an das Granulum herantretend in vier dünnste, kurze Fädchen (siehe die Abbildung), von welchen jedes eines der vier Körnchen enthält, welche zusammen das Granulum bilden. Nachdem sie die Körnchen passiert haben, vereinigen sich die vier dünnsten Fädchen wieder zu einem Fädchen, dem nächstfolgenden intergranulären Abschnitte usw. Diese Struktur wiederholt sich längs dem ganzen Verlauf der Fibrille.“ An diese höchst feine und interessante Beobachtung, welche leider durch keine einwandfreie Abbildung bekräftigt wird, knüpft N. Kornilowitsch seine sinnreiche Theorie der Myofibrillen-Kontraktion. Ich kann hier nicht auf eine Besprechung derselben eingehen, und muss auf die Originalarbeit verweisen, kann nur sagen, dass es, wenn sich diese Beobachtung bewähren würde, die einzige wissenschaftliche Theorie der Muskelkontraktion sein würde, welche wie mit den histologischen Tatsachen, so auch mit den physikalischen Gesetzen in Einklang stehen würde. Allein ich neige der Annahme zu, dass hier höchstwahrscheinlich irgendwelche optische Täuschungen oder Kunstprodukte, ich weiss es nicht, N. Kornilowitsch irre geführt haben müssen. Jedoch ich verhalte mich vorläufig reserviert dieser Beobachtung gegenüber.

Die geschilderten histologischen Differenzierungen der Myofibrille und das daraus resultierende Schema der Struktur der Myofibrille der sogenannten quergestreiften Muskelfaser geben uns von selbst den Schlüssel zum Verständnis des Mechanismus der Kontraktionserscheinung in die Hand. Das über die Q-Stäbchen Gesagte uns veranschaulichend, können wir die Vorstellung nicht von der Hand weisen, dass die Q-Stäbchen, d. h. die spezifisch kontraktile histologischen Elemente der Myofibrille eine Spiral-Windung haben müssen. Dementsprechend können wir folgende histologisch-physiologische Definition der Myofibrille geben: Die Myofibrille der sogenannten quergestreiften Muskelfaser ist eine metamere Kette von kurzen, dicken Spiralen, welche eine Windung haben und durch dünne Fädchen untereinander verbunden sind. Zusammengehalten werden diese Ketten von Spiralen (Myofibrillen) zu Primitivfäserchen und Fasern durch die sogenannte „Grundmembran“ (Z-Streifung), welche durch die ganze Faser Querverbindungen der Myofibrillen darstellen (von den „Mittelmembranen“ M. Heidenhains ist an meinem Objekt keine Spur zu sehen).¹⁾ Eine Summierung der nicht zu messenden, minimalen Verkürzungen der einzelnen Spiralen bewirkt die sichtbare, messbare Verkürzung der Myofibrille, also auch des ganzen Muskels, und eine Summierung aller kaum bestimmbarer Kraftäusserungen der einzelnen Myofibrillen, welche den Muskel ausmachen, bewirkt die messbare Kraftäusserung der Muskelkontraktion.

Das ist in wenigen Worten die Vorstellung vom Mechanismus der Muskelkontraktion, welche ich gewonnen habe, und welche rein logisch aus den hier mitgeteilten Tatsachen der histologischen Differenzierungen der Myofibrille hervorgeht.

Damit sei mein erster Aufsatz über das Muskelgewebe abgeschlossen, welcher nur die Struktur der Myofibrille im Auge hatte, und zwar an einem Objekt studiert; aber ich bin der

¹⁾ Leicht möglich, dass das Fehlen der „Mittelmembran“ auf den embryonalen Zustand zurückzuführen ist, und dass sie beim ausgebildeten Huhn zur Anschauung zu bringen ist; darüber habe ich aber vorläufig keine Erfahrung.

Ansicht, dass sich der Histologe nicht mit einem Mal zu umfangreiche Ziele stellen soll, welche in einer Arbeit nicht zu überwältigen sind, wie es leider zuweilen geschieht; dabei kommt nicht viel heraus. Andererseits habe ich, wie schon gesagt, einige Anhaltspunkte und Hoffnung, dass sich die hier entwickelte Vorstellung von der Myofibrillen-Struktur wird verallgemeinern lassen.

St. Petersburg, 1. Januar 1905.

Erklärung der Tafeln XXX, XXXI und XXXII.

Alle Abbildungen sind nach Präparaten eines 7-tägigen Hühnerembryos (Embryo B) gezeichnet, welcher der Länge nach in Serienschritte zerlegt wurde. Nur Fig. 4, Taf. XXX stammt von einem Präparate eines anderen, auch 7-tägigen Embryos (Embryo A), welcher in frontale Serienschritte zerlegt wurde.

Sämtliche Abbildungen sind mit dem Zeichenapparate Abbé-Zeiss, in der Höhe des Objektstischchens, gezeichnet. Fig. 3a, Taf. XXX; Fig. 1, 8, Taf. XXXI; Fig. 1b, 3a, 3b, 5a, Taf. XXXII sind ausserdem noch stark vergrössert. Mikroskop von Zeiss. Nur Fig. 4, Taf. XXXII Mikroskop von Hartnack.

Tafel XXX.

- Fig. 1. Objektträger No. 76. Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhain. Aus der Anlage der Rückenmuskulatur. Hom. Immers. Comp.-Ok. 4.
- Fig. 2. Dasselbe. Ein einzelnes Muskelsäulchen. Hom. Immers. Comp.-Ok. 12.
- Fig. 3. Dasselbe Präparat. Querschnitt der Augenmuskulanlage. Hom. Immers. Comp.-Ok. 4. Fig. 3a. Idem. Comp.-Ok. 12—18.
- Fig. 4. Objektträger No. 307. Boraxkarmin und Indigokarmin, Muskulanlage des Flügels. Hom. Immers. Comp.-Ok. 4. Fig. 4a. Comp.-Ok. 12.
- Fig. 5. Objektträger No. 151. Thianzinroth R. und Toluidinblau. Aus der Anlage der Kopfmuskulatur. Hom. Immers. Comp.-Ok. 4.

Tafel XXXI.

- Fig. 1. Objektträger No. 55. Eisenhämatoxylin und Eosin (schwach). Halsmuskulanlage. Obj. A A; Comp.-Ok. 4.
- Fig. 2. Idem. Ein Paar Muskelbündel dieser Anlage. Hom. Immers. Comp.-Ok. 4.
- Fig. 3. Ein Muskelbündel aus Fig. 2. Hom. Immers. Comp.-Ok. 8.
- Fig. 4. Ein Muskelsäulchen, in welchem nur zwei Myofibrillen zu sehen sind. Aus Fig. 3. Hom. Immers. Comp.-Ok. 12—18.
- Fig. 5. Eine einzelne Myofibrille. Hom. Immers. Comp.-Ok. 12—18.

- Fig. 6. Derselbe Schnitt wie Fig. 1. Eine etwas niedriger (kopfwärts) gelegene Muskelanlage. (Im Gesichtsfelde der Fig. 1 nicht sichtbar.) Hom. Immers. Comp.-Ok. 4.
Fig. 7. Aus Fig. 6. Hom. Immers. Comp.-Ok. 8.
Fig. 8. Einzelne Myofibrillen aus Fig. 7. Comp.-Ok. 12—18.

Tafel XXXII.

- Fig. 1. Objektträger No. 165. Eisenhämatoxylin und Bordeaux R. Aus der Bauchmuskelanlage. Hom. Immers. Comp.-Ok. 4.
Fig. 2 u. 3. Aus Fig. 1. Hom. Immers. Comp.-Ok. 12.
Fig. 4. Objektträger No. 145. Eisenhämatoxylin, Picroindigotin und Rose bengale. Aus der Muskelanlage des Kopfes. Hartnack. Hom. Immers I, Ok. 3.
Fig. 5. Aus Fig. 4. Hom. Immers. Comp.-Ok. 12.
Fig. 6. Objektträger No. 166. Dieselbe Färbung wie Fig. 4. Aus der Bauchmuskelanlage. Hom. Immers. Comp.-Ok. 8. Fig. 6a, Comp.-Ok. 12.
Fig. 7. Objektträger No. 168. Eisenhämatoxylin und Picrofuchsin. Aus der Bauchmuskelanlage. Hom. Immers. Comp.-Ok. 12.
-