(Aus dem anatomischen Institute der Universität zu Strassburg.)

Ueber die Endigungen der markhaltigen und marklosen Nerven im quergestreiften Muskel.

Von

Dr. L. Bremer.

Hierzu Tafel VII und VIII.

Der heutige Stand der Lehre über die Nervenendigungen im quergestreiften Muskel ist ungefähr folgender:

Es giebt drei, der Form nach verschiedene Nervenendapparate: 1. die Nervenendhügel bei den Arthropoden, 2. die Nervenendbüschel bei den Amphibien und 3. die Nervenendplatten bei den Reptilien, Vögeln und Säugern.

Bei den Arthropoden tritt der marklose Nerv in einen flach hügel förmigen Körper, der von einer fein granulirten, mit Kernen durchsetzten protoplasmatischen Masse gebildet wird. Die Kerne liegen vorzugsweise an der Basis des Hügels, können aber auch ganz fehlen. Die Nervenscheide setzt sich in das Sarkolemm der Muskelfaser fort. Der Axencylinder theilt sich beim Eintritt in den Nerven hügel in verschiedene feine Zweige. Wie dieselben enden, darüber gehen die Ansichten auseinander. Während die meisten Beobachter sie nur bis zur Basis des Hügels verfolgen konnten und sie dort in der granulirten Masse verschwinden lassen, behaupten Engelmann und Foettinger¹⁾, dass sie in die Zwischenscheiben eintreten, und zwar soll jede Zwischenscheibe einen Endzweig des Axencylinders erhalten.

Bei dem Frosche (als Repräsentanten der Amphibien) theilt sich kurz vor seinem Herantreten an die Muskelfasern der myelin-

1) Sur les terminaisons des nerfs dans les muscles des insectes. Archiv e de Biologie t. 1. 1880.

haltige Nerv zwei- bis viermal und öfter in kurze Segmente, die der Muskelfaser ausserhalb des Sarkolemmas anliegen (epilemmale Fasern Kühne).

Diese Segmente verlieren ihr Mark, die Axencylinder treten unter das Sarkolemm (hypolemmale Fasern Kühne), verdicken sich und verlaufen nach gabelförmiger Theilung parallel der Axe der Muskelfaser. Sie sind mit grossen, länglichen Kernen besetzt, deren Axe in derjenigen der Muskelfaser liegt.

Engelmann und Gerlach lassen die Axencylinder sich in die Zwischensubstanz der Muskelfaser fortsetzen.

Gerlach nahm in seiner ersten Arbeit¹⁾ über diesen Gegenstand die Existenz eines äusserst reich verzweigten intravaginalen Nervennetzes an, eine Behauptung, die er in seinem zweiten Artikel²⁾ dahin milderte, dass er für Nervennetz „Nervenplexus“ substituirte.

Spätere Untersucher bestätigten die Beobachtungen Gerlachs nicht. Alle gelangten zu dem Resultate, dass weder ein intravaginales Nervennetz, noch ein Nervenplexus (in der Gerlach'schen Auffassung) bestehe, und dass die Endzweige an ihrer Spitze scharf abgesetzt, nie körnig und getrübt seien, dass sie sich nicht allmählich in eine granulirte mit der Muskelzwischensubstanz continuirliche Masse fortsetzten.

Bei den Reptilien, den Säugern und Vögeln verliert der myelinhaltige Nerv ebenso wie bei den Amphibien sein Mark bei seinem Durchtritte durch das Sarkolemm. Der verdickte, an Goldpräparaten mehr oder weniger eingekerbte, mit kolbigen Anschwellungen versehene hypolemmale Axencylinder verästelt sich wiederholt. Die Aeste „ranken gegeneinander zurück“ (Kühne: *Untersuch. aus dem physiol. Institut zu Heidelberg II*, 1878) und bilden häufig Anastomosen untereinander.

Ranvier³⁾ hat drei Arten von Kernen für diese Art von Nervenendigung (die sog. Endplatte) beschrieben: Scheidenkerne

1) J. Gerlach: *Das Verhältniss der Nerven zu den willkürlichen Muskeln der Wirbelthiere*. Leipzig 1874.

2) J. Gerlach: *Ueber das Verhältniss der nervösen und contractilen Substanz des quergestreiften Muskels*. Arch. f. mikrosk. Anat. t. XIII.

3) *Traité technique d'Histologie und: Leçons sur l'histologie du système nerveux*. Paris 1878.

(noyaux vaginaux), Kerne der Endverzweigung (noyaux de l'arborisation) und Grund-Kerne (noyaux fondamentaux).

Kühne¹⁾ nimmt einen radicalen Unterschied zwischen Endbüschel und Endplatte an. Letztere Bezeichnung will er überhaupt gestrichen und durch den nach keiner Richtung hin präjudicirenden Namen Nervenbügel substituirt wissen. Da aber „Endplatte“ einmal durch den Gebrauch histologisches Bürgerrecht erworben hat, habe ich diesen Namen beibehalten, obgleich er allerdings weder anatomisch richtig, noch durch das physiologische Raisonnement, welches mit dieser Bezeichnung gewöhnlich verknüpft wird, begründet ist. Kühne also urgirt den morphologischen Unterschied zwischen Endbüschel und Endplatte und will sie als principiell verschiedene Gebilde angesehen wissen.

Das Vorhandensein einer granulirten Substanz an den Nervenendigungen auch bei den Amphibien wurde von Engelmann behauptet, von Kühne bestritten. Das Fehlen der Grundkerne in den Nervenendapparaten der erwähnten Thierklasse wird allgemein als erwiesen angenommen. Zwischenformen von Endbüschel und Endplatte wurden neuerdings von Tschiriew²⁾ bei der Schildkröte, bei Triton, Salamander und der Blindschleiche gefunden. Er beschreibt diese Endigungen als traubenförmige (*terminaisons en grappes*) und hält sie mehr für embryonale Bildungen.

Kölliker³⁾ nimmt einen epilemmalen Verlauf der Endzweige beim Frosche an. Krause⁴⁾ stimmt ihm bei. Von den Endplatten behauptet Letzterer, dass sie auf dem Sarkolemm in einer sackartigen Erweiterung der Schwann'schen Scheide liegen, welche mit dem Sarkolemm verschmelze.

Was die Endigungen von marklosen Nerven im quergestreiften Muskel betrifft, so herrscht im Allgemeinen die Ansicht, dass solche nicht an oder in den Muskelfasern, sondern im Perimysium und an den Muskelgefäßen zu suchen sind.

Der Referent über den einfach mikroskopisch-anatomischen

1) Zur Histologie der motorischen Nervenendigung. Unters. aus dem physiol. Inst. zu Heidelberg. Bd. II. p. 187 und: Ueber das Verhalten des Muskels zum Nerven. Ibid. III. p. 1 folg.

2) Sur les terminaisons nerveuses dans les muscles striés. Arch. de Phys. norm. et patholog. 2. Série t. VI.

3) Gewebelehre, 5. Aufl. p. 168.

4) Allg. und mikrosk. Anatomie 1876, p. 490.

Stand der Frage geräth hier in Verlegenheit, wenn er die Ansichten der Autoren registriren soll. An den anatomischen Character der Nerven im Muskel hat man gewöhnlich physiologische Eigenschaften geknüpft, indem man markhaltig für gleichbedeutend mit motorisch, marklos oder blass als identisch mit sensibel aufgefasst und beschrieben hat.

Um nicht den Citaten Gewalt anzuthun, sehe ich mich gezwungen, den Autoren zu folgen und ihre Angaben über die marklosen Nerven des quergestreiften Muskels da als sensible zu citiren, wo sie selbst dies thun, möchte jedoch Verwahrung gegen irgendwelche physiologische Präjudicirung der Frage einlegen.

Nach Kölliker¹⁾ verlaufen die blassen Fasern oberflächlich, im Perimysium und zwischen den Muskelbündeln, um schliesslich frei zu enden.

Odenius²⁾ beschreibt marklose Nerven im Hautmuskel des Frosches, die von markhaltigen herkommen. Er beschreibt einen Plexus, der von diesen marklosen Fasern gebildet wird, kommt aber bezüglich ihrer Endigung an den Muskelfasern zu keinem positiven Resultate und sagt, man könne nicht wissen, ob sie über oder unter dem Sarkolemma liegen.

C. Sachs³⁾, welcher den Brusthautmuskel, Sartorius und die Bauchmuskeln des Frosches untersuchte, kommt ungefähr zu denselben Resultaten wie Kölliker und Odenius. „Unter fortgesetzter Verfeinerung dringen die blassen Fasern aus dem Muskel heraus in das Perimysium externum oder die angrenzende Fascie ein und enden hier in feinste kernlose Fibrillen frei, mit spitzen Endigungen, ohne mit den Bindegewebszellen in Verbindung zu treten.“ Ein anderer Theil soll frei zwischen den Muskelfasern endigen und manchmal die letzteren spiralförmig nach Art von Wein- oder Epheuranken umwinden.

Tschiriew's Untersuchungen haben zu ähnlichen Resultaten geführt.

Er sagt⁴⁾: „Ausser den Nervenfasern, welche sich zu den Gefässen begeben, bemerkt man noch eine beträchtliche Menge mark-

1) Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. T. XII.

2) Hofmann u. Schwalbe's Jahresber. 1872.

3) Reichert's Archiv 1874.

4) l. c.

loser Fasern, die in ihrem Verlaufe grosse Kerne aufweisen und die oft einen grossmaschigen Plexus bilden. Die Zahl dieser Nervenfasern in den verschiedenen Muskeln und in den verschiedenen Theilen derselben ist verschieden. Wenn man sie verfolgt, so sieht man sie manchmal sich mit markhaltigen Nerven vereinigen, meist aber vereinigen sie sich mit Nerven, die nur zwei oder drei marklose Fasern enthalten.“

Er behauptet nun von den marklosen Nerven, die man in den dünnen Muskeln des Frosches findet, dass sie überhaupt nicht dem Muskel, sondern der Aponeurose angehören und dass ihre Endigungen dieselben seien wie in der Cornea.

Ausser diesen marklosen Nerven und denen, welche den Gefässen angehören, hat er keine mit den Muskelfasern selbst in Verbindung tretende entdecken können.

Die Nervenendigungen, die er sah, waren sämmtlich motorisch. Marklose Nerven mit traubenförmigen Endigungen an den Muskelfasern waren solche, die eine kurze Strecke vorher aus myelinhaltigen hervorgegangen waren.

Meine Untersuchungen über die Nervenendigungen im quergestreiften Muskel erstreckten sich vorzugsweise auf den Brustmuskel (sterno-radialis), Hyoglossus und Lingualis des Frosches, den triceps brachii und femoris und die Zungenmuskeln der Eidechse und die Beinmuskeln von *Hydrophilus*.

Ich wandte die Gold-Säuremethode von Loewit ihren Grundzügen nach an und die folgenden Angaben stützen sich alle auf Beobachtungen an Präparaten, die nach diesem Verfahren angefertigt waren.

In dem Sterno-radialis des Frosches (und in den Skelettmuskeln dieses Thieres überhaupt) giebt es drei morphologisch von einander verschiedene Nervenfasern:

1. Die dicken markhaltigen Nerven. Sie nehmen bei der Gold-Säurebehandlung eine dunkelviolette oder schwärzliche Farbe an und durchziehen den Muskel in mehr oder minder dicken Strängen, die in einer gemeinsamen lamellären Scheide liegen. Tritt eine Einzelschleife aus einem Nervenbündel heraus, so endigt sie gewöhnlich nach kurzem Verlaufe in dem bekannten Endbüschel an einer Muskelfaser.

Diese Nerven, welche die markhaltigen der ersten Ordnung heissen mögen, setzen sich nicht als marklose ausserhalb der Muskelfasern fort, ausgenommen die Fälle, in welchen sie eine kleine Strecke weit vor dem Eintritt in die Muskelfaser ihr Mark verlieren.

2. Die dünnen markhaltigen Nerven, durch Goldsäurebehandlung meistens schwach roth oder schwach violett gefärbt. Ihr Durchmesser beträgt gewöhnlich nur den dritten oder vierten Theil des Durchmessers der markhaltigen Nerven der ersten Ordnung. Bei manchen jedoch ist der Markmantel so unbedeutend, dass man sie leicht mit marklosen verwechseln kann. Sie verlaufen in Bündeln, die von dünnen lamellären Scheiden eingeschlossen sind oder einzeln und imponiren, verglichen mit den unter 1. beschriebenen, intensiv gefärbten, als blasse Fasern (Taf. VIII Fig. 17). Nervenbündel, gebildet aus Primitivröhren der ersten und solchen der zweiten Ordnung, verlaufen oft nebeneinander in gemeinsamen oder getrennten Scheiden. Bei solchem gemeinsamen Verlauf tritt der Unterschied zwischen beiden Nervenarten besonders scharf hervor. Tritt eine Nervenprimitivröhre der zweiten Ordnung aus einem Nervenbündel heraus, so endet sie nach kürzerem oder längerem Verlauf an einer Muskelfaser, wo sie einen charakteristischen, von den gewöhnlichen Endbüscheln abweichenden Endapparat bildet, oder sie geht in einen Nerven der

3. Ordnung über. Diese sind entschieden marklos, blass, mit länglichen Kernen besetzt. Sie anastomosiren manchmal unter einander und bilden Plexus. Man trifft sie sowohl mit markhaltigen Nerven der zweiten Ordnung gemeinsam verlaufend, wie auch mit denen der ersten Ordnung an. Einzelne marklose Fasern werden häufig neben letzteren in ihrer Henle'schen Scheide angetroffen. Auch sie haben besondere Endapparate an den Muskelfasern.

Die Gefässnerven im Muskel entsprechen den Nerven der zweiten und dritten Ordnung.

Freie Nervenendigungen zwischen den Muskelfasern giebt es nicht.

Während zwischen den Endapparaten der Nerven der ersten Ordnung und denen der zweiten in morphologischer Beziehung ein principieller Unterschied besteht, zeigen die der Nerven zweiter, verglichen mit denen der dritten Ordnung nur einen Unterschied der Grösse. Der Form nach weisen beide denselben Character auf.

Die gewöhnlichste Form der Endapparate der Nerven erster Ordnung im Sterno-radialis des Frosches ist:

1. Das typische Endbüschel, aus einem epilemmalen, markhaltigen und einem hypolemmalen, marklosen Theile bestehend. Die Endfasern verlaufen in der Längsachse der Muskelfaser, sind mit länglichen Kernen besetzt, deren Längsachse mit derjenigen der Endzweige zusammen fällt. Grundkerne sind in der Regel nicht sichtbar, ebensowenig eine granulirte Substanz (sog. Plattensohle). Letztere scheint überhaupt zu fehlen oder doch nur spärlich vorhanden zu sein, während erstere zuweilen an günstigen Präparaten zur Darstellung gebracht werden können (Figur 1). Obwohl selten, kommt es dennoch vor, dass die Endzweige anastomosiren und so ein Netz bilden (s. Fig. 1 bei e). Ueber das Verhalten der Endzweige zur Zwischensubstanz werde ich gelegentlich der Endigungen der Nerven zweiter Ordnung sprechen.

Die oben besprochene Endigungsart, obwohl die bei weitem vorwiegende, ist jedoch nicht die einzige, welche die Nerven der ersten Ordnung aufzuweisen haben. Es giebt

2. Ausserordentlich einfache Formen, die aus dem einmal getheilten, nach entgegengesetzten Richtungen verlaufenden hypolemmalen, glatten oder gezähnelten, verdickten Axencylinder eines markhaltigen Nerven bestehen. Manchmal ist es sogar nur ein markloser Zweig eines markhaltigen Nerven, der von einer Einschnürungsstelle zu der Muskelfaser geht und hier den erwähnten einfachen Endapparat bildet (Fig. 3).

3. Eine complicirtere Form kommt dadurch zu Stande, dass zwei nach entgegengesetzten Richtungen in der Längsaxe ziehende Endzweige, anstatt glatt oder gezähnet zu verlaufen, mehr oder weniger Ausläufer unter den verschiedensten Winkeln und in stärkeren oder schwächeren Curven aussenden. Sie wird von W. Krause in seinem Handbuche Fig. 279 abgebildet, ist aber seither entweder ignorirt oder bestritten worden.

Diese Form kommt allerdings selten in den Skeletmuskeln, häufig aber im Hyoglossus zur Beobachtung (Fig. 4 und 5).

4. Es kommen Nervenendigungen vor, welche sich in ihrem Habitus den Endplatten der höheren Vertebraten nähern und die als Zwischenform zwischen den typischen Endplatten bei der Eidechse und dem typischen Endbüschel beim Frosch betrachtet werden können (Fig. 2).

5. Endlich giebt es noch eine Form, die ich kurz als „Enddolde“ bezeichnen will, weil sie mehr den Character der Dolde als den der Traube hat, welchen Namen („grappe“) Tschiriew für diese Bildungen vorgeschlagen hat. Bei dieser wird gewöhnlich der markhaltige Nerv schon eine gewisse Strecke vor seiner Endigung marklos, oder es findet sich ein markloser Nerv in der Henle'schen Scheide des markhaltigen und bildet mit diesem gemeinsam den Endapparat (Fig. 6). Die marklose Faser verlässt zuweilen die gemeinsame Henle'sche Scheide kurz vor dem Eintritt des markhaltigen Nerven in die Muskelfaser und bildet eine kleine Dolde, welche mit der grösseren des markhaltigen Nerven verschmilzt (Fig. 7).

Die Endausbreitungen der markhaltigen Nerven der zweiten Ordnung weichen in ihrer Form von den typischen Endbüscheln der markhaltigen Nerven erster Ordnung ab und unterscheiden sich auch von den übrigen für dieselben beschriebenen Endigungen durch gewisse Eigentümlichkeiten. Ihre Endzweige sind viel dünner und Gabelungen fehlen. Oft spaltet sich der Axencylinder schon vor seinem Eintreten in die Muskelfaser in eine (oft sehr grosse) Anzahl von feinen Fasern, die sich nur leicht verdicken, sobald sie hypolemmal geworden sind. Der Nerv kann aber auch seinen Markmantel bis an das Sarcolemm beibehalten; auch kommt es, wenn schon selten, vor, dass sich eine epilemmale markhaltige Verzweigung bildet, welche in ihrem Aussehen nur durch den geringeren Durchmesser der Segmente von einem typischen Endbüschel abweicht, während der hypolemmale Theil wieder die charakteristische Form der Endapparate der Nerven zweiter Ordnung aufweist. Die Endzweige der letzteren bilden bald Curven, bald verlaufen sie in der Längsachse der Muskelfaser und in diesem Falle in den durch die Gold-Säureeinwirkung sichtbar gemachten dicken Zwischensubstanzlinien, mit welchen sie oft verschmolzen scheinen. Sie enden nicht scharf umrissen, sondern setzen sich allmählich in die Zwischensubstanz fort. Verlaufen sie quer zur Längsachse der Muskelfaser, so verbinden sie benachbarte Zwischensubstanzlinien untereinander, wodurch ihr Verlauf treppen- oder terrassenförmig wird. Oft haben sie zierliche, mit Knöpfen oder Kolben besetzte Ausläufer und zeigen manchmal eine granulirte Zone. Sie erzeugen den Eindruck von langgestreckten, dünnen, mit zierlichem, spärlichem Laubwerk besetzten Zweigen. Neben den

kleineren, mit viel Protoplasma umgebenen Kernen der Endverzweigung sind grosse, runde oder ovale, blasse, protoplasmaarme Kerne sichtbar, von den ersteren durch Grösse, Entfernung von den Endzweigen und Farbe leicht zu unterscheiden. Sie sind öfters mit Kernkörperchen versehen und liegen zuweilen in Haufen bis zu drei dicht aneinander, so dass die Masse als ein Riesenkern imponirt. Anastomosen der Endzweige sind nicht selten, und in diesem Falle findet man oft Grundkerne in den Maschen liegen (Figg. 15, 16, 17).

Die marklosen Nerven endlich, die, aus den markhaltigen Nerven der zweiten Ordnung entspringend, auf längere Strecken den Muskel durchlaufen, um schliesslich einen Endapparat an einer Muskelfaser zu bilden, behalten manchmal die Henle'sche Scheide, welche sie beim Austritt aus der gemeinsamen lamellären Scheide des Nervenbündels als Fortsetzung der letzteren erhielten, bis an den Eintritt in die Muskelfaser. Meistens aber verliert sich die Henle'sche Scheide bald nach dem Austreten des Nerven aus dem Nervenbündel, und letzterer ist nur mit der den marklosen Nerven im Allgemeinen zukommenden, mit länglichen Kernen besetzten Schwann'schen Scheide bekleidet. Wie sich letztere zum Sarkolemma verhält, darüber fehlen mir sichere Erfahrungen.

Die Endapparate der marklosen Fasern entsprechen, wie schon weiter oben bemerkt, ihrer Form nach im Wesentlichen denen der markhaltigen Nerven zweiter Ordnung. Ueber ihr Verhalten zur Zwischensubstanz gelten die oben gemachten Angaben. Diese sind überhaupt für das Verhalten der Endapparate zur Muskelfaser für den Frosch allgemein gültig.

Aus den Endigungen der dünnen markhaltigen, sowie denen der marklosen Nerven an einer Muskelfaser entwickelt sich zuweilen eine neue epilemmale Nervenfasern, welche an derselben oder an einer benachbarten Muskelfaser ähnliche, aber kleinere Endapparate bildet, oder einfach eine Verbindung mit der Endigung eines anderen Nerven derselben Art herstellt. Wenn sich mehrere Endigungen an einer Muskelfaser befinden und durch mehrere blasse Fasern solche Verbindungen mit den multiplen Endapparaten einer andern Muskelfaser hergestellt werden, so kann eine aus Nervenfasern und Endausbreitungen bestehende Netzbildung zu Stande kommen (Fig. 15).

Alle diese Angaben beziehen sich auf den Sterno-radialis des Frosches. Aber auch an dem Triceps femoris desselben Thieres

habe ich sie verificiren können und mögen dieselben mithin wohl als allgemeingültig für die Skeletmuskeln angesehen werden können.

Im *M. Hyoglossus* des Frosches lässt sich die Grenze zwischen den markhaltigen Nerven der ersten und denen der zweiten Ordnung nicht mit derselben Leichtigkeit ziehen, wie im *Sterno-radialis*, weil die ersteren unter Umständen sehr markarm werden und sich dadurch den Nerven der zweiten Ordnung bedeutend nähern. Letztere verlaufen nicht in separaten Bündeln, wie dies oft im *Sterno-radialis* der Fall ist, sondern sie gehen neben denen der ersten Ordnung in gemeinsamen lamellären Scheiden, oder, wenn sie zu zwei verlaufen, in einer gemeinsamen Henle'schen Scheide einher. An marklosen Fasern ist dieser Muskel sehr reich. Sie entstehen ebenso, wie die im *Sterno-radialis*, aus den markhaltigen Fasern zweiter Ordnung, verlaufen einzeln oder zu mehreren, in der Regel aber in gemeinsamen Henle'schen Scheiden mit markhaltigen Nerven zusammen.

In Betreff der Endapparate der Nerven des *M. Hyoglossus* gilt im Allgemeinen das, was darüber beim *Sterno-radialis* gesagt worden ist; doch kommen Eigenthümlichkeiten genug vor, die eine Einzelbesprechung der Nervenendigungen in diesem Muskel rechtfertigen.

Wenn in dem *Sterno-radialis* der Verlust des Markmantels in einer beträchtlicheren Entfernung von dem Eintritt des Nerven in die Muskelfaser die Ausnahme ist, so ist dies hier die Regel.

Uebergangsformen zwischen Endbüscheln und Endplatten kommen ziemlich häufig vor. Die typischen Endbüschel sind verhältnissmässig selten und die Doldenform ist die vorwiegende bei markhaltigen wie bei marklosen Nerven.

Häufig betheiligen sich ein markhaltiger Nerv der ersten Ordnung und eine marklose Faser, die innerhalb oder ausserhalb der Henle'schen Scheide des ersteren verlaufen kann, an der Bildung einer Enddolde. Aus dieser sieht man dann zuweilen beide Nerven sich fortsetzen und an einer andern Muskelfaser einen ähnlichen Endapparat bilden. Häufiger jedoch ist es, dass aus dem Endzweige eines Endbüschels oder einer Enddolde eine marklose Faser sich fortsetzt, um an derselben oder an einer andern Muskelfaser kleinere doldenförmige Endapparate zu bilden. Abbildungen von diesem Verhalten habe ich beim *Lingualis* (siehe Fig. 18) gegeben. Auch Arndt (Dies. Arch. IX. pag. 481 seqq.)

hat dieses Verhalten gesehen und in Fig. 13, Taf. XX bei b abgebildet. Hiermit will ich aber die Zeichnung Arndt's in allem Uebrigen nicht als zutreffend anerkannt wissen; meiner Meinung nach muss ihr ein unvollkommenes Goldpräparat zu Grunde gelegen haben.

An den langgestreckten Enddolden kann man nicht selten Bilder finden, wie sie in Fig. 14 bei m (Hyoglossus) und Fig. 17 (vom Sterno-radialis) dargestellt sind. Vom Nerven, welcher in einer grösseren Strecke dem Muskel entlang läuft, treten in längeren oder kürzeren Intervallen kleine Aestchen zum Muskel, welche dort kleinste Enddolden, oft nur in Form punctförmiger Anschwellungen, bilden. Der epilemmale Nerv springt dabei oft in wiederholten Bögen über das Profil der Muskelfaser vor. Letzteres muss wohl auf Contraction der Muskelfaser an den betreffenden Stellen zurückgeführt werden (s. Fig. 14 m).

Endapparate von markhaltigen und marklosen Nerven so gebildet, dass die Endzweige beider anastomosiren, sind nicht selten. Es kommen auf diese Weise Formen zu Stande, die eine frappante Aehnlichkeit mit Endplatten haben (Fig. 8). Auch separat, d. h. von verschiedenen Nerven gebildete Endbüschel und Enddolden können in Verbindung treten (Fig. 14 n).

Markhaltige, von marklosen begleitete Nerven, beide verschiedenen Nervenbündeln angehörend, können sich in einer Enddolde treffen (Fig. 9).

Eine und dieselbe marklose Faser gibt in dichotomischer Theilung einen Muskelzweig, der eine Enddolde bildet, und einen Gefässzweig ab. Seltener ist der in Fig. 12 abgebildete Fall, dass die Mutterfaser nicht marklos ist, sondern eine markhaltige Faser zweiter Ordnung.

Im m. lingualis des Frosches gibt es Nervenstränge, die Ganglien enthalten, welche man im Hyoglossus und den Skeletmuskeln nie findet. Diese Ganglien liegen entweder innerhalb der lamellären Scheide oder in kapselartigen Ausstülpungen derselben. Sie kommen in diesen Kapseln vereinzelt zu zwei, oder in Nestern von vielen vor. Auch an kleinsten Nervenbündeln und an Einzelfasern trifft man sie in verkleinertem Maassstabe. Die Nerven, welche mit ihnen in Verbindung stehen, sind entweder marklose oder markhaltige der zweiten Ordnung. Sie gehen entweder zu den Gefässen, oder vertheilen sich zwischen den Muskel-

fasern, an welchen sie Endapparate bilden. Fast alle myelinhaltigen Primitivröhren der ersten Ordnung scheinen marklose Fasern in ihren Henle'schen Scheiden zu führen.

Marklose Nerven, einzeln oder in Bündeln von zwei und drei, unter einander anastomosirend und weite Maschen bildend, durchziehen den Muskel. In der Regel kann man bei genügender Länge der Fasern nachweisen, dass sie aus markhaltigen Nerven der zweiten Ordnung stammen, doch lässt sich in allen Fällen dieser Nachweis nicht führen, da öfters ein markloser Nerv sich aus einem dicken Strange markhaltiger Fasern abzweigt und es dann nicht gelingt, über seine Herkunft ins Klare zu kommen. Einzelne marklose Fasern sowohl wie jene Maschensysteme stellen Verbindungen her zwischen zwei oder mehreren Nervenbündeln.

Das typische Endbüschel kommt im *M. lingualis* fast gar nicht zur Beobachtung. Die Enddolde ist, wie auch im *m. hyoglossus*, die vorwiegende Form. Doch herrscht hier die grösste Manigfaltigkeit und Regellosigkeit der Gestalten, die sich zuweilen gar nicht classificiren lassen (Fig. 19). Von den auffallendsten will ich die kreisförmige (Fig. 11) und die netzförmige (Fig. 10) Nervenendigung anführen. Die einfachsten Endapparate bestehen aus zwei oder drei knopfähnlichen Anschwellungen eines terminalen Axencylinders.

Selbst die Nerven der ersten Ordnung verlieren im *M. lingualis* fast ausnahmslos auf längere Strecken vor ihrem Endapparate das Mark.

Die Eigenthümlichkeit, dass sich hypolemmale Axencylinder von Endapparaten aus wieder als epilemmale fortsetzen und neue Enddolden bilden, ist hier die Regel. Es kommen auf diese Weise Plexus- und selbst vielleicht Netzbildungen zu Stande, von ähnlicher nur noch viel complicirter Form, wie es gelegentlich der Besprechung der marklosen Nerven im *Sterno-radialis* beschrieben worden ist.

Alles, was über die Nervenendigungen im *M. hyoglossus* gesagt ist, findet auch für den *M. lingualis* seine Anwendung.

Eine Eigenthümlichkeit, die vorzugsweise in diesem Muskel zur Beobachtung kommt, besteht darin, dass ein markloser Nerv, der sich oft in feinste Fibrillen auffasert, welche sich dann wieder zu einer Faser vereinigen, parallel neben einer Muskelfaser einherläuft und von Strecke zu Strecke Ausläufer, einzeln oder zu

mehreren an dieselbe abgiebt, welche alle kleine Enddolden bilden (Fig. 13). Es können auch zwei und selbst drei marklose Fasern, Anastomosen bildend, eine Muskelfaser umflechten und in der angegebenen Weise innerviren.

Dass ein markhaltiger Nerv sich theilt und der eine Zweig an eine Muskelfaser tritt, um hier einen Endapparat zu bilden, während der andere Gefässnerv wird, kommt hier noch öfter vor als im Hyoglossus.

Nerven, welche mit Ganglien, manchmal mit einer Reihe von Ganglien in Verbindung stehen, bilden ebenfalls Nervenendigungen an den Muskelfasern, die sich morphologisch nicht wesentlich von den andern Nervenendigungen unterscheiden (Fig. 19).

Grundkerne lassen sich, wenn auch nicht bei allen, so doch bei vielen Enddolden im Lingualis nachweisen, selbst in den kleinsten; ebenso eine granulirte Zone, während Verzweigungskerne selten gesehen werden (Fig. 18).

Für die Untersuchung der Endplatten habe ich vorzugsweise Eidechsenmuskeln (*Lacerta viridis* und *muralis*), und zwar diejenigen des Triceps und der Zunge benutzt.

Die Nerven im Triceps femoris oder brachii lassen sich wie diejenigen im Sterno-radialis des Frosches und der Skelettmuskeln überhaupt, in die oben angegebenen drei Klassen theilen. Alles was an betreffender Stelle über das Verhalten und den Verlauf der Nerven gesagt worden ist, behält auch bei den in Rede stehenden Muskeln seine Gültigkeit.

Die markhaltigen Nerven der ersten Ordnung enden in den bekannten Endplatten an der Muskelfaser. Die Endplatte kommt dem Princip nach durch die Theilung des Axencylinders in mehrere Endzweige, von welchen wieder kleinere Aeste ausgehen, zu Stande. Die Endzweige anastomosiren häufig miteinander und sind (bei *Lac. viridis*) zuweilen mit länglichen Kernen besetzt. Sie sind von einer granulirten Zone und einer beträchtlichen Anzahl von Grundkernen umgeben. Letztere treten an guten Goldpräparaten deutlich in die Erscheinung. Die Kerne der Endverzweigung sind schwer nachzuweisen und scheinen überhaupt selten zu sein, während die Scheidenkerne, d. h. die Kerne der mantel- oder glockenartig über die Axencylinderverzweigung ausgebreiteten Henle'schen Scheide an Profilbildern leicht zu erkennen sind. Manchmal theilt sich der zuführende Nerv in verschiedene markhaltige Segmente, welche

dann, dem Sarcolemm aufliegend, dem epilemmalen Theile des Endbüschels beim Frosch entsprechen würden.

Die markhaltigen Nerven der zweiten Ordnung enden in langgestreckten Platten, die sich der Doldenform sehr nähern (Fig. 21), in der Regel aber haben sie schon, bevor sie ihren Endapparat bilden, ihr Mark verloren und enden in Dolden.

Die Nerven der Zunge bei der Eidechse zeigen im Allgemeinen in ihrem Verlauf dasselbe Verhalten wie diejenigen der Froschzunge. Die markhaltigen Nerven der ersten Ordnung werden sehr markarm, die marklosen, aus denen der zweiten Ordnung hervorgehend, anastomosiren miteinander.

Die doldenförmige Endigung kommt hier öfter zur Wahrnehmung als im Triceps, weil die marklosen Nerven in der Zunge ungleich zahlreicher sind als in den Skelettmuskeln.

Markhaltige Nerven der ersten Ordnung verlieren häufig ihr Mark schon auf längere Strecken vor ihrem Endapparat, bilden aber immer nur eine Endplatte, nie eine Enddolde.

In den Skelettmuskeln wie in den Zungenmuskeln der Eidechse findet man ähnlich wie beim Frosch, dass marklose Fasern in einer und derselben Henle'schen Scheide mit markhaltigen Nerven der ersten Ordnung verlaufen (Fig. 20 a) und unter Umständen eine gemeinsame Endplatte bilden (Fig. 22).

Auch zwei markhaltige Nerven der ersten Ordnung, von verschiedenen Nervenbündeln kommend, können sich zur Bildung einer Endplatte vereinigen (Fig. 24).

Eine Muskelfaser kann zwei Endplatten aufweisen. Es kommen zwei und mehrere Enddolden an einer Muskelfaser vor, oder eine Endplatte und eine oder mehrere Dolden zusammen. In eine Enddolde treten oft mehrere marklose Nervenfasern ein (Fig. 18 B und Fig. 20).

Auch die Endzweige der Nervenendplatte setzen sich in die Zwischensubstanz fort (Fig. 23).

In den Muskeln des *Hydrophilus* gibt es nur marklose Nerven, welche von einfachen Scheiden umgeben sind.

Bezüglich des Verlaufs der Terminalaxencylinder im Nervenbügel von *Hydrophilus* bin ich zu keinem definitiven Resultate gekommen. An Goldpräparaten habe ich einige Male mit grosser Deutlichkeit Gebilde wie das in Fig. 25 abgebildete gesehen. Ausserdem glaube ich mit Bestimmtheit angeben zu können, dass ich an Querschnitten

von Muskelfasern, wie man sie bei Gold-Säurepräparaten oft in grosser Menge erhält, gesehen habe, wie ein Endzweig sich in die Zwischensubstanz fortsetzte, welche die Cohnheim'schen Felder begrenzt.

Der zuführende Nerv war in diesen Fällen an den Querschnitten haften geblieben.

Die Beobachtungen Engelmann's und Foettinger's, nach welchen die Endzweige an die Zwischenscheibe gehen, konnte ich nicht bestätigen. An Osmiumpräparaten sind allerdings die Bilder, welche man zuweilen erhält, sehr verführerisch, und die Zwischenscheiben, welche hier ganz besonders deutlich in die Erscheinung treten, laden den Beobachter förmlich ein, die Terminalfasern zu ihnen verlaufen zu lassen. Doch konnte ich niemals Sicherheit darüber gewinnen, dass die Fädchen, welche scheinbar mit den Zwischenscheiben zusammenhingen, in der That Nerven-fibrillen waren.

Ueber das Verhalten und den Verlauf der markhaltigen Nerven in dem quergestreiften Muskel sind die Angaben der Autoren noch unvollständig. Bekannt ist, dass neben den dicken markhaltigen Nerven, welche vorzugsweise den Vordersträngen entspringen, dünne markhaltige, die in den Hintersträngen ihren Ursprung haben, in Bündeln und Scheiden verlaufen.

Volkman stellte das numerische Verhältniss der beiden Nervenarten für den *m. extensor digiti pedis longus* des Menschen auf 100 zu 12 fest. Dies mag auch wohl im Allgemeinen den Verhältnissen in den Skeletmuskeln des Frosches entsprechen.

Aus den vorhandenen Angaben scheint hervorzugehen, dass man die schmalen Fasern, welche ich als markhaltige Nerven zweiter Ordnung bezeichnet habe, stets mit den dunkleren dickeren Nerven (erster Ordnung) in einem und demselben Bündel zusammen verlaufen lässt; ich habe jedoch vielfach Bündel, welche ausschliesslich aus Fasern der zweiten Ordnung bestanden, gesehen, die sich aus gemischten Bündeln abzweigten (vgl. Fig. 17 A). Auch ist der Unterschied bis jetzt nicht präcisirt worden, dass die dicken markhaltigen Nerven erst dicht vor ihrem Eintritt in die Muskelfaser marklos werden, während die markhaltigen Nerven der zweiten Ordnung sehr häufig in frei verlaufende marklose übergehen, und dass letztere nur von markhaltigen Nerven der zweiten Ordnung herkommen. In der Zunge des Frosches fällt dieser Unter-

schied allerdings weg. Wie schon angegeben, verlaufen hier auch die markhaltigen Nerven der ersten Ordnung auf lange Strecken, bevor sie enden, als marklose. Eine Verwechslung der beiden Nervenarten ist also hier leicht möglich.

Aber auch in den Skelettmuskeln ist es nicht immer leicht, die markhaltigen Nerven zu classificiren. W. Krause sagt über diesen Punkt¹⁾: „Da sich der Durchmesser der doppelcontourirten Nervenfasern bei den Theilungen successive vermindert, so ist es schon an sich klar, dass keine specifischen Unterschiede zwischen stärkeren und feineren Fasern bestehen können; die Beobachtung lehrt in der That das Vorkommen aller möglichen Uebergänge. Indessen sind im Allgemeinen die motorischen Nervenfasern (sowohl in den Centralorganen als) in den peripherischen Nervenstämmen stärker, die sensiblen feiner. Letztere sind früher mitunter als sympathische Fasern bezeichnet und solche dunkelrandige dürfen nicht mit den blassen resp. sympathischen Nervenfasern verwechselt werden.“

Ueber die physiologische Bedeutung der markhaltigen Nerven im Muskel und ihre Endverbreitung sagt derselbe Autor²⁾:

„Die nervi spinales, Spinalnerven, Rückenmarksnerven, enthalten feinere und stärkere, doppelcontourirte Nervenfasern gemischt. Der Bau der letzteren ist vollkommen übereinstimmend, ihre Function aber verschieden: im Allgemeinen sind die feineren, auch wohl sympathische genannten sensibel; die dickeren motorisch, ohne dass sich in Zahlen eine scharfe Grenze ziehen liesse. Jedenfalls überwiegen in den Muskelnerven die dickeren Nervenfasern (Verhältniss wie 10 : 1) in den sensibeln Nerven die feineren Fasern.“

„Es lässt sich das Gesetz nachweisen, dass die sensiblen Wurzeln in denjenigen Hautstellen sich verbreiten, welche die von Fasern der gleichnamigen vordern Wurzeln versorgten Muskeln und deren Sehnen bedecken.“

Krause thut hiernach der marklosen Fasern im Muskel und ihres Ursprunges keine Erwähnung und lässt die markhaltigen Nerven der zweiten Ordnung als solche in die Haut treten, um sich hier zu vertheilen.

1) Allgemeine und mikroskop. Anatomie 1876. p. 370.

2) l. c. p. 470.

Auch Kölliker's Angaben über den fraglichen Gegenstand sind nicht ganz vollständig¹⁾:

„Die in die Muskeln eintretenden Stämme bestehen vorzüglich aus dicken Nervenröhren, so dass auf 100 solche im Mittel ungefähr 12 feine kommen (Volkmann). Im Innern des Muskels findet eine Verschmälerung derselben statt, so dass die Endplexus nur aus feinen Fasern, von dem Durchmesser von 2,2—5,6 μ bestehen, ja in einzelnen Fällen lässt sich die allmähliche Verschmälerung bestimmter Fasern selbst unmittelbar beobachten, was beweist, dass dieselbe wenigstens in diesen Fällen nicht durch Theilung zu Stande kommt. Mit dieser Aenderung im Durchmesser nehmen die Nervenröhren ganz das Ansehen der sogenannten sympathischen an und werden schliesslich blass, einfach begrenzt und zu Anschwellungen geneigt. Die blassen Endfasern messen beim Frosche 1,1—2,2 μ .“

Aus diesen Angaben ist nicht ersichtlich, ob sich die Eigenthümlichkeit, dass markhaltige Nerven marklos werden, blos auf die dünnen (zweite Ordnung), oder auf die dicken (erste Ordnung) bezieht. In letzterem Falle entspräche die Angabe nicht den That-sachen in den Skeletmuskeln, während ihre Gültigkeit für die Zungenmuskeln unzweifelhaft ist.

Specifische Endapparate für die Nerven der zweiten Ordnung und die marklosen Fasern in den Muskeln sind bis jetzt nicht beschrieben worden. Die letzteren liess man frei zwischen oder an den Muskelfasern, oder in knopfförmigen Anschwellungen, oder in Perimysium externum nach Art der Nerven der Cornea enden.

Die Figuren 15, 16, 17, 19, 20, Taf. VIII beweisen nun, dass sowohl beim Frosche als bei der Eidechse die markhaltigen Nerven der zweiten Ordnung und die aus ihnen hervorgehenden marklosen Nerven ganz bestimmte, charakteristische hypolemmale Endapparate bilden. Wenn man früher freie Enden von marklosen Fasern gesehen hat, so hat es sich hier jedenfalls entweder um jene Fasern gehandelt, die von ihren Endapparaten losgerissen waren, oder in den meisten Fällen wohl um Fragmente von Gefässnerven.

Dass ein Theil der markhaltigen Nerven der zweiten Ordnung in die Haut geht, um sich dort zu vertheilen und dass die marklosen Nerven theilweise in dem Perimysium externum einen

1) Kölliker Gewebelehre 1867, p. 169.

Endplexus bilden, ist von verschiedenen Beobachtern nachgewiesen worden und unterliegt wohl keinem Zweifel. Ebenso sicher aber ist es, dass ein anderer Theil jener Nerven an den Muskelfasern selbst die beschriebenen Endapparate bildet. Beim Frosch sind diese Endigungen in den Skeletmuskeln so charakteristisch, dass sie in zweifelhaften Fällen das Kriterion abgeben können, ob man es mit einem markhaltigen Nerven der ersten oder einem der zweiten Ordnung zu thun hat.

Bei der Eidechse ist in zweifelhaften Fällen die Entscheidung schwieriger als beim Frosch, weil, vorzugsweise bei *Lacerta viridis*, selbst die Nerven erster Ordnung sehr langgestreckte Endplatten, welche sich der Doldenbildung bedeutend nähern, bilden können. Hier muss der Gesamteindruck der Endigungen und das Vorhandensein oder Fehlen des Ueberganges der markhaltigen in marklose Nerven und die damit verknüpfte Enddoldenbildung entscheiden.

In der Zunge der Eidechse habe ich Nerven der zweiten Ordnung nicht beobachtet, will aber deren Vorkommen nicht bestreiten. An Stelle derselben findet man marklose, gewöhnlich zu mehreren verlaufende, enddoldenbildende Fasern, welche sich, abgesehen von ihren sonstigen morphologischen Eigenschaften, durch diese Endapparate von den marklosen Nerven, die aus markhaltigen der ersten Ordnung hervorgehen und typische Endplatten bilden, unterscheiden.

Nach dem Gesagten muss die Auffassung Tschiriew's, nach welcher die Enddolden der Eidechsen embryonale Formen seien, als hinfällig erscheinen, mag man nun diesen Ausdruck als synonym mit jung, noch nicht ausgebildet oder mit mangelhaft, abortiv auffassen. Bei manchen Enddolden liesse sich wohl an eine schliessliche Transformation in typische Endplatten denken, dagegen giebt es andere, die so langgestreckt sind, dass die fragliche Umwandlung als schlechterdings unmöglich erscheinen muss. Der Umstand ferner, dass an der Bildung einer Enddolde gewöhnlich mehrere marklose Fasern theilnehmen, dass dieselben oft drei bis vier Enddolden an einer Muskelfaser bilden, und dass dies in allen Muskeln der Eidechsen der Fall ist: alles dieses spricht für den specifischen Character dieser Endigungsform. Betrachtet man nun die den Enddolden entsprechenden Endapparate in den Skeletmuskeln des Frosches, so ist es erst recht nicht denkbar, wie aus

einer Endigung eines Nerven der zweiten Ordnung oder einer marklosen Faser ein Endbüschel der gewöhnlichen Form werden könnte. Diese Bildungen sind so eigenthümlich und so constant, dass sie als Endapparate *sui generis* aufgefasst werden müssen.

Die Nervenendigung beim Frosch, d. h. das typische Endbüschel, wie es vor zwanzig Jahren von Kühne entdeckt und beschrieben, und der Hauptsache nach von spätern Beobachtern bestätigt wurde, hat von jeher eine exceptionelle Stellung unter den Nervenendigungen der Wirbelthiere eingenommen.

Kühne besonders legt grosses Gewicht auf den morphologischen Unterschied der beiden Typen, des Endbüschels und der Endplatte, und urgirt für den ersteren als Besonderheit die der Längsachse der Muskelfasern parallel laufenden Gabelungen der terminalen Axencylinder.

In einer neueren Arbeit¹⁾ über diesen Punkt sagt er:

„Dies darf als erledigt erachtet werden, dass nicht nur zwischen meinen Angaben über das ausschliessliche Vorkommen sog. blasser Terminalfasern bei den Amphibien und solchen Angaben, welche diese von mir gefundene Form intramusculärer Axencylinder den Nervenbügeln der übrigen Thiere ebenfalls zuschrieben, keine Gemeinsamkeit besteht, sondern dass das Object in Wahrheit nichts davon zeigt. Der Unterschied zwischen meiner Darstellung der Platte im Nervenbügel und derjenigen, welche darin blasser Terminalfasern sah, ist grösser, als der zwischen einem entlaubten Weidenzweige und dem Schaufelgeweihe des Dammhirsches.“

In seiner neuesten Arbeit²⁾ über denselben Gegenstand sagt der genannte Forscher: „Es giebt bei den Amphibien kein hypolemmales Nervenbüschel ohne Parallelfasern und nur unsymmetrische bajonetartige Abgabelung derselben von den Wurzeln.“

Diesen Angaben vermag ich nach meinen Beobachtungen nicht beizupflichten.

Man hat schon seit Langem nach Vermittlungsformen zwischen Endbüscheln und Endplatten gesucht, um jene ihrer Sonderstellung unter den Nervenendigungen bei den Wirbelthieren zu entheben.

1) Zur Histologie der motorischen Nervenendigung. Unters. aus dem physiolog. Institut der Universität Heidelberg. Bd. II. 1878.

2) Ueber das Verhalten des Muskels zum Nerven. Unters. aus dem physiolog. Institut der Universität Heidelberg 1879.

Einen Schritt vorwärts auf diesem Gebiete machte in neuester Zeit Tschiriew¹⁾, welcher eine intermediäre Form bei der Blindschleiche beschreibt, die, obwohl die gewöhnliche Form der Nervenendigung bei diesem Thiere die Endplatte ist, dem Endbüschel des Frosches sehr nahe kommt.

Man weiss ausserdem längst, dass bei *Lacerta viridis* Endplatten vorkommen, deren Endzweige so weit auseinanderstehen, dass sie sich in ihrem Aussehen dem Endbüschel nähern.

Man kann aber auch den Beweis, dass zwischen den zwei Typen der Nervenendigungen der Wirbelthiere kein wesentlicher Unterschied besteht, dass Endbüschel und Endplatte ihrem Princip nach mehr oder weniger verästelte und verdickte terminale Axencylinder sind, umgekehrt durch die Thatsache erbringen, dass es beim Frosch Formen von Endapparaten giebt, welche den Endplatten ähnlich sind (Figg. 2, 5, 8). Dies bestätigt die Richtigkeit der Beobachtungen, die schon vor Jahren von Waldeyer und Axel Key über Endplatten im Froschmuskel gemacht wurden.

Dieselben Einkerbungen der Endzweige, derselbe unregelmässige Verlauf unter beliebigen Winkeln zur Längsaxe der Muskelfaser und dieselben kugeligen oder ovalen, durch Gold-Säurewirkung abgeschnürten Fragmente finden sich bei den Nervenendigungen des Frosches wie bei denen der Eidechse.

Was aber die beiden Thiere rücksichtlich ihrer Nervenendapparate besonders nahe bringt, ist die beiden gemeinsame Doldentraubenform.

Ein zweiter Unterschied zwischen Endbüschel und Platte sollte darin bestehen, dass beim ersteren die Anastomosen der intermuskulären Endzweige fehlen.

Ranvier hat diesen Unterschied nicht anerkannt, indem er das Vorkommen von Anastomosen auch für die Endplatte bestreitet. Auch Tschiriew besteht auf der einfachen Arborisation, obgleich seine Abbildung einer Endplatte der Eideche, wie schon Kühne bemerkt hat, gegen seine eigene Behauptung spricht. Thatsache ist, dass diese Anastomosen bei den Endplatten vorhanden sein können, dass sie ihr aber nicht ausschliesslich zukommen, sondern dass sich dieselben auch in den Endapparaten des Frosches, ob-

1) l. c.

gleich bei Weitem nicht mit derselben Häufigkeit wie bei den übrigen Wirbelthieren, nachweisen lassen.

Beim Frosch habe ich sie vorzugsweise gefunden an Endapparaten, die von markhaltigen Nerven der ersten Ordnung und marklosen gebildet werden, im *M. hyoglossus* (Fig. 8), ferner sehr häufig in den Endigungen der markhaltigen Nerven der zweiten Ordnung und der marklosen in den Skeletmuskeln (Fig. 15 an der Muskelfaser A im Verlaufe des Nerven e und in Fig. 16 um den mit a₁ bezeichneten Grundkern herum), und schliesslich sogar in Endbüscheln, welche mit Ausnahme dieser Eigenthümlichkeit alle charakteristischen Eigenschaften aufweisen, die dem typischen Endbüschel zukommen (Fig. 1). Im *M. lingualis* habe ich eine intramusculäre Netzbildung der Endzweige an allen möglichen Endigungsformen constatiren können.

Ein dritter Unterschied, den man darin suchte, dass man den Nervenhügeln und den Endplatten eine Plattensohle oder, richtiger, eine granulierte Zone als etwas diesen allein Zukommendes beschrieb, ist auch hinfällig. Je mehr sich in dem Endapparat des Frosches die terminalen Axencylinder gegenseitig nähern, je mehr sie der Endplattenform ähneln, desto mehr tritt auch hier eine granulierte Zone hervor, wie diese umgekehrt spärlicher in der Endplatte der Eidechse wird, je mehr sich die terminalen Axencylinder von einander entfernen. Auch bei der Enddolde ist die Zone oft nachzuweisen.

Durch übermässige Säureeinwirkung bei der Goldbehandlung kann die granulierte Masse der Endapparate bei allen Thieren, wo sie überhaupt vorkommt, zum Verschwinden gebracht werden.

Die Engelmann'sche Beobachtung über die granulierte Substanz in der Nervenendigung beim Frosch kann also als bestätigt angesehen werden; und wenn, wie behauptet worden ist, die Krause'sche Entladungstheorie an dem angeblichen Mangel jener Substanz bei dem Frosche scheiterte, so stünde deren Wahrscheinlichkeit von dieser Seite kein Hinderniss mehr entgegen.

Dass aber die Plattensohle nicht in dem Sinne, wie Krause und Kühne sie auffassen, besteht, sondern dass sie eine Lage von protoplasmatischer Substanz an oder neben den Endzweigen, nicht unter derselben ist, wie dies schon von Ranvier behauptet worden ist, dafür wird der Beweis weiter unten erbracht werden.

Ein vierter Unterschied, der Mangel von Grundkernen bei den Nervenendapparaten des Frosches, besteht ebenfalls nicht. An den typischen Endbüscheln bemerkt man diese Kerne nicht so häufig als an den Endigungen der markhaltigen Nerven der zweiten Ordnung und der marklosen. Ob dies darin seinen Grund hat, dass man diese überaus zarten Gebilde nur bei der günstigsten Goldwirkung zu Gesichte bekommt und wenn die Muskelfaser gerade im Zustande der genügenden Entfärbung angetroffen wird, während das derbere Endbüschel schon bei mangelhafter oder (für den Muskel) zu intensiver Goldwirkung erscheint, oder ob sie bei letzterem in der That seltener sind, lasse ich dahin gestellt. Ihr Vorkommen bei allen Endigungsformen unterliegt keinem Zweifel. Constant jedoch scheinen sie nicht zu sein.

Die Frage über den hypolemmalen oder epilemmalen Verlauf der terminalen Axencylinderausbreitung dürfte wohl definitiv zu Gunsten der Behauptung Kühne's und seiner Anhänger gegen Kölliker und Krause entschieden sein. Dass bei den Arthropoden die Endzweige unterhalb des Sarcolemms liegen, darüber herrscht wohl keine Meinungsverschiedenheit, da man selbst an der frischen Muskelfaser den Uebergang der Bindegewebsscheide des Nerven in das Sarkolemm leicht wahrnehmen kann. Den intramuskulären Verlauf der Endzweige beim Frosch beweisen, ausser Kühne, Cohnheim durch seine Silberbilder und Ranvier durch Osmiumpräparate. Diesem entgegen steht die Behauptung Köllikers, dem Krause beistimmt, dass viele blasse Enden beim Frosch entschieden aussen am Sarcolemm liegen. Ich selbst habe beobachten können, dass zuweilen Terminalfasern über das Profil der Muskelfaser hervorragen. Bei näherer Untersuchung konnte ich jedoch einen Riss im Sarcolemm nachweisen. Es giebt, wie schon oben angegeben, allerdings Endigungen, deren intramuskuläre Axencylinder das Sarcolemm wieder durchbohren, sich wieder mit Schwann'scher Scheide versehen zeigen und, auf längere oder kürzere Strecken neben der Muskelfaser einherlaufend, später wieder hypolemmal werden, unter Umständen auch, wie betreffenden Orts beschrieben wurde, an derselben oder einer benachbarten Muskelfaser neue Endigungen bilden. Kölliker's Angabe ist also correct insofern, als ein Endzweig epilemmal verlaufen mag. Solche epilemmale Endzweige zeichnen sich von den hypolemmalen durch schärfere, glattere Contouren, durch geringeren Dickendurchmesser

und kleinere Kerne, die gewöhnlichen Kerne der Schwann'schen Scheide, aus. Scheidenlose extramuskuläre terminale Axencylinder giebt es nicht.

Ausser den beiden angeführten negativen Beweisen für den hypolemmalen Verlauf der Endzweige durch Silber- und Osmiumpräparate, und abgesehen davon, dass bewährte Forscher, besonders Kühne, an frischen Muskelfäden die intramuskuläre Lage der Endzweige beobachteten, können auch Präparate, die nach dem Loewit'schen Verfahren angefertigt werden, den Beweis dafür liefern.

Sowohl beim Frosch wie bei der Eidechse lässt sich darthun, dass die sogenannten (hypolemmalen) Endverzweigungen in Wahrheit nicht die letzten Endigungen der Nerven im Muskel sind, dass sie nicht abrupt endigen, sondern sich allmählich in eine ihnen ähnliche Masse, eine feine granulirte Substanz, die Zwischensubstanz der Muskelfasern, fortsetzen.

Engelmann¹⁾ stellte dieses Verhalten als physiologisches Postulat auf. Gerlach erbrachte den anatomischen Beweis dafür.

Die Beobachtungen Gerlach's, welche allen bis dahin gültigen Anschauungen zuwider liefen, haben bei einer ganzen Reihe von Nachuntersuchungen (Biedermann, Fischer, Ewald u. A.) keine Bestätigung gefunden. Auch Ranvier bestreitet ihre Richtigkeit. Die Mehrzahl der Histologen läugnet die Continuität der Endzweige mit der Zwischensubstanz. Eine Contiguität soll nach Fischer und Ewald allerdings beim Frosch bestehen, während bei den beschuppten Reptilien, den Säugern und Vögeln die granulirte Plattensohle zwischen contractile Substanz und Nerven- ausbreitung treten soll. Dieselben Autoren halten die Sprenkelungen an den vergoldeten Muskelfasern für Fettgranulationen, eine Behauptung, die schon durch Biedermann's Untersuchungen als nicht zutreffend nachgewiesen ist. Fett wird nicht durch Gold gefärbt, wenigstens nicht in der intensiven Weise, wie man dies an den Sprenkelungen beobachtet.

Es wird allgemein zugegeben, dass man nach der Gerlach'schen Methode elegante Goldbilder von Nervenendigungen darstellen kann, aber die Resultate seiner Untersuchung sind nicht anerkannt worden.

1) Contractilität und Doppelbrechung. Pflüger's Arch. XI.

Ohne den Gerlach'schen Vorschriften zu folgen (Entfärbung der vergoldeten Muskelfaser durch Cyankalium) habe ich Bilder erhalten, welche die Gerlach'sche Auffassung zum Theil zu stützen im Stande sind. Im Princip stimmt übrigens die von mir angewandte mit der späteren Gerlach'schen Methode überein, insofern sie sich auf verlängerte Säureeinwirkung auf die vergoldete Muskelfaser stützt. Mit Kunstproducten hat man es bei den so erlangten Bildern, welche den Zusammenhang zwischen Endfasern und Zwischensubstanz beweisen, nicht zu thun. Es ist eine bekannte Thatsache, die schon Kühne bei der Vertheidigung der Anastomosen der Endzweige in der Platte hervorgehoben hat, dass die Säurebehandlung wohl Abschnürungen erzeugt, bestehende Verbindungen trennt, nicht aber auf der andern Seite Verbindungen herstellen kann, wo früher keine vorhanden waren.

Gerlach hat die Vorstellung, dass die Muskelfaser als contractile Endausbreitung des Nerven aufzufassen sei, dass die contractile oder anisotrope Substanz Cylinder darstelle, die von einem dünnen Mantel isotroper oder nervöser Substanz umgeben seien und dass dieser Mantel sich an einer Stelle streifenartig verdicke. Diese streifenartige Verdickung sei die Ursache der Längsstreifen an dem Längsschnitt der vergoldeten, der Säurewirkung längere Zeit ausgesetzten Muskelfaser. Er bringt seine Beobachtungen in Verbindung mit den physiologisch-histologischen Schlussfolgerungen Engelmann's, „dass nach Entfernung der contractilen doppeltbrechenden Theilchen aus dem Muskelfaden ein Gebilde übrig bleibe, das in physiologischer Hinsicht von einem Nerven nicht wohl abweichen würde. Denn ihm würden die Eigenschaften der Reizbarkeit, sowie des Reizleitungsvermögens und auch der Hauptsache nach dieselben electro-motorischen Wirkungen wie einem Nerven zukommen. Die isotrope Substanz der Muskeln würde demnach als eine, wenn auch etwas modificirte Fortsetzung des Axencylinders der motorischen Nervenfasern zu betrachten und als nervöse von der contractilen oder motorischen zu unterscheiden sein. Wahrscheinlich sei es auch, dass sie die anatomisch mit dem Axencylinder am innigsten verbundene sei. Die Feststellung des letzteren Punktes sei von grösster Wichtigkeit, scheine aber mit unseren gegenwärtigen Hilfsmitteln nicht wohl erreichbar zu sein.“

Gerlach nun geht in seinen Schlussfolgerungen noch radicaler

zu Werke, indem er die isotrope Substanz nicht als „modificirte Fortsetzung des Axencylinders“ auffasst, sondern als identisch mit „nervös“ annimmt. Selbst die Muskelkerne sieht er als nervös an, weil sie isotrop seien. Eine logische Folge dieser Anschauungsweise ist die Aufstellung seines „intravaginalen Nervennetzes“.

Dagegen wäre zu bemerken, dass es Muskelfasern giebt, die in keinem Zusammenhang stehen mit Nerven und dennoch die gewöhnlichen optischen Erscheinungen, speciell auch die Zwischensubstanz der mit Nerven versehenen darbieten. Physiologisch ist dieser Mangel an Innervation von Kühne an einem Theile des Sartorius nachgewiesen worden. Ich selbst habe an den Muskeln im Schwanz der Eidechse, die man ihrer Kürze wegen leicht übersehen kann, nervenlose Fasern gefunden. Ausserdem würde gegen eine vollständige Identität der Umstand sprechen, dass bei übermässiger Säureeinwirkung die isotrope Substanz schwindet, während die Terminalfasern des Axencylinders bleiben. Ich vermochte mich nun an meinen Präparaten wenigstens von einem Zusammenhange der sogenannten Zwischensubstanz der Muskelfasern mit den nervösen Endzweigen zu überzeugen.

Beweisende Bilder erhält man nur bei sehr günstiger Goldreaction. Am besten konnte ich den Nachweis an solchen Muskelfasern erbringen, welche genügend entfärbt die parallelen, continuirlichen Streifen mit grosser Deutlichkeit aufwiesen. Die Muskelsubstanz war blass rosa oder matt weiss. Besonders waren es die Endapparate der markhaltigen Nerven zweiter Ordnung in den Skeletmuskeln des Frosches, welche die frappantesten Bilder lieferten. Nervenendzweige und Zwischensubstanzlinien waren hier oft vollständig mit einander verschmolzen und die erstere setzte sich stets allmählich in die letzteren fort.

Ebenso überzeugend waren Endplatten von Eidechsen, welche durch Zerdrücken der zugehörigen Muskelfaser losgelöst waren. Hier konnte ich oft lange Fortsätze der Endfasern, von Zwischensubstanz gebildet, wahrnehmen (Fig. 23).

Das von Gerlach dargestellte Netz in der Nähe der Endbüschel und Endplatten habe ich nicht gesehen.

Anders als Gerlach und ich fasst Flesch bei den menschlichen Endplatten (Sitzung der physikal. med. Ges. in Würzburg) 8. Mai 1880) den Zusammenhang zwischen der Endplatte und der Zwischensubstanz auf. Wenn ich ihn recht verstehe, so bezeichnet

er mit dem Namen „Endplatte“ das, was Kühne und Andere „Sohlensubstanz“ genannt haben, d. i. die feinkörnige, protoplasmatische kernhaltige Masse, in welcher die hypolemmale Verästelung des Axencylinders liegt, denn er spricht von einer „Ausbreitung des Axencylinders in dem Protoplasma der Endplatte.“ Er stellt nun als sicher hin, dass die Zwischensubstanz des Muskels mit dem Protoplasma dieser seiner Endplatte zusammenhinge.

Die Gerlach'sche Entdeckung beweist nun ausser dem hypolemmalen Verlaufe der Endverzweigung, dass eine Plattensohle und damit eine Endplatte in der gewöhnlichen physiologischen Auffassung dieses Gebildes nicht existirt, dass die granulierte Substanz nicht unter den terminalen Axencyclindern, sondern zwischen und an denselben gelagert ist, wie dies auch Ranvier, der im Uebrigen das beschriebene Verhältniss zwischen Endzweigen und Zwischensubstanz verneint, behauptet hat.

Wenn meine Präparate die Gerlach'sche Auffassung unterstützen, so gehe ich, wie ich ausdrücklich hervorheben will, in der Deutung der Bilder nicht so weit, wie der genannte Forscher. Was ich einzig behaupten will und kann, ist, dass die hypolemmalen Axencyclinder nicht scharf abgeschnitten aufhören, sondern dass ihre Substanz sich ohne wahrnehmbare Grenze in die sogenannte Zwischensubstanz der Muskelfaser fortsetzt, mit diesen in Continuität steht. Folgt daraus, dass nun die Zwischensubstanz selbst nervös ist, oder gar, nach Gerlach'scher Interpretation, dass durch den ganzen Muskel hindurch ein ungemein dichtes, feines (intravaginales) Nervenetz vorhanden ist? Keineswegs! Denn ich glaube nicht, dass man so weit gehen darf, alle protoplasmatische Substanz, welche in continuirlicher Verbindung mit einem Nerven steht, ohne weiteres selbst als nervöser Natur anzusprechen. Dann müssten auch alle Epithelzellen (vgl. z. B. die Verhältnisse beim *Amphioxus*), alle Drüsenzellen, mit denen man Nerven in Verbindung gesehen hat, als Nervenzellen angesprochen werden, was doch wohl Niemand vertreten möchte. Die Annahme eines continuirlichen Ueberganges von Axencyclindersubstanz in die Zwischensubstanz bietet aber, da beides protoplasmatisches Material ist, an und für sich keine Schwierigkeiten. — Wir stehen hier vor einer principiellen Frage von grösster Bedeutung. Angesichts der neueren Angaben von Pfitzner¹⁾ muss nämlich erwogen werden, ob denn überhaupt ein Axencyclinder, resp. eine Axenfibrille mit dem Protoplasma einer Epithel- resp. Drüsen-Zelle in continuirlicher Verbindung stehe, in ihm aufgehe. Waldeyer in seinem Referate über den jetzigen Stand der Lehre von den Nervenendigungen (dieses Archiv XVII. 367) hat sich der Ausdrücke bedient: „Endigung in einer Zelle“ und „Endigung mit einer Zelle.“ Im ersteren

1) Morphol. Jahrb. Bd. VII.

Falle liegt die Sache so, wie Pfitzner es abbildet, dass der Nerv in das Protoplasma einer Zelle zwar eindringt, aber bis zu seinem letzten Ende distinct sich erhält, d. h., dass seine Substanz mit der des Zellenleibes nicht verschmilzt, im zweiten Falle geht die protoplasmatische Axencylindersubstanz in das Zellenprotoplasma einfach auf. Dass in solchen Fällen die terminale Zelle sich wie eine Ganglienzelle ausnimmt, liegt auf der Hand. Indessen lässt sich das nicht ohne weiteres entscheiden. Jedenfalls muss bei allen Nervenendigungsuntersuchungen auch diese Seite der Sache genau in's Auge gefasst werden. Beim Muskel tritt dieselbe Frage wieder auf. Auch hier handelt es sich darum festzustellen, ob die Nerven *re vera* enden, d. h. wie abgeschnitten aufhören und nur eine Contiguitäts-, nicht aber eine Continuitäts-Verbindung mit irgend einem Bestandtheile des Muskels eingehen, oder ob nicht sowohl ein Nervenende, als ein Uebergang, eine organische Verbindung zwischen Nerv und Muskelsubstanz besteht. Meine Präparate sprechen für das letztere. Verfrüht aber wäre es, nun auch die betreffende Muskelsubstanz als nervöser Natur ansehen zu wollen; darüber wage ich keine Entscheidung. (Späterer Zusatz.)

Die Ergebnisse der hier mitgetheilten Untersuchungen lassen sich wie folgt zusammenfassen:

Bezüglich noch controverser Punkte stelle ich mich auf Seite Kühne's: 1) in der Frage nach der Lagerung der Endausbreitung des Nerven, diese ist eine hypolemmale; 2) bestätige ich ihm das Vorkommen mehrerer Endapparate an einer und derselben Muskelfaser beim Frosch, sowie 3) die Existenz von Anastomosen zwischen den hypolemmalen Axencylindern der Endplatten — vgl. auch weiter unten. — Ich kann dagegen Kühne nicht zustimmen in der scharfen Unterscheidung der von ihm angenommenen beiden Typen der Muskelnervenendigung, vielmehr vermochte ich zahlreiche Uebergangsformen zwischen den typischen Endapparaten beim Frosche und bei den Eidechsen nachzuweisen.

Bezüglich der granulirten Substanz stimme ich Ranvier zu, welcher dieselbe als eine protoplasmatische Zone auffasst, die in derselben Ebene mit den Endzweigen an diesen letzteren, jedoch nicht wie eine Sohle unter denselben, d. h. zwischen der nervösen Endausbreitung und der contractilen Substanz, gelegen ist. Ferner bestätige ich ihm die drei Kernformen (bei *L. viridis*), Scheiden-, Grund- und Geästkerne (*noyaux de l'arborisation*), sowie den Umstand, dass nicht die Schwann'sche Scheide, sondern die Henle'sche Scheide es ist, welche in das Sarkolemma sich fortsetzt. Mit Gerlach muss ich eine continuirliche Verbindung zwischen hypolemmalen Axencylindern und der Muskelzwischen-substanz an-

nehmen, möchte jedoch daraus nicht folgern, dass letztere nervöser Natur sei.

Als neue glaube ich unter meinen Resultaten nachstehende bezeichnen zu dürfen: 1) Dass unter Umständen zwei markhaltige Nerven in einen und denselben Endapparat eintreten können (vgl. Fig. 9 und 24). Man könnte vielleicht diese beiden abgebildeten Fälle auch dahin interpretiren, dass zwei benachbarte Endplatten einer und derselben Muskelfaser in anastomotische Verbindung getreten seien. 2) Die so häufige Betheiligung markloser Fasern an der Bildung der Endapparate. Hier können mehrere Fälle unterschieden werden: entweder werden die Nervenfasern auf kürzere Strecken vor dem Uebergange zum Muskel marklos und auf dieses Verhalten möchte ich ein besonderes Gewicht nicht legen, obgleich dasselbe auch nicht hinreichend anerkannt ist, oder aber es treten ganz feine marklose Fasern, deren Herkunft von markhaltigen man selbst bei Verfolgungen auf lange Strecken hin nicht zu constatiren im Stande ist, in einen Endapparat ein. Sie können mit einer markhaltigen Faser zusammen diesen Endapparat bilden und anastomosiren dann beide Fasern in eben diesem Apparate, oder sie bilden auch einen terminalen Apparat für sich allein. Die auf langen Strecken marklos verlaufenden Fasern bilden stets Endapparate von abweichender Gestalt, die ich als „doldenförmige“ bezeichnet habe. Besonders hervorzuheben ist noch, dass es dieselben marklosen Fasern sind, welche zu den Gefässen treten und zu den eben genannten Enddolden (Froschzunge).

Bezüglich einiger Einzelheiten, die theils als neu gelten dürfen, theils bisher unbestimmt blieben, erwähne ich ferner als Resultate meiner Untersuchungen noch folgende: Die sogenannten „noyaux de l'arborisation“ Ranvier's halte ich mit Engelmann für die Kerne der Schwann'schen Scheide. Ich gedenke in einer späteren Mittheilung über die Kühne'schen Muskelspindeln das Nähere hierüber beizubringen. — In der Regel nehmen an der Bildung einer Enddolde bei Eidechsen und Fröschen mehrere marklose Fasern Theil. — Enddolden kommen in allen Eidechsen- und Froschmuskeln, auch in den Skeletmuskeln, vor. — Bemerkenswerth ist ferner der fast vollständige Mangel an Endbüscheln im *M. Lingualis* des Frosches; dagegen tritt hier eine Plexusbildung markloser, Enddolden bildender Nerven hervor, desgleichen auch im *Lingualis* der Eidechse. — Anastomosen in Endbüscheln und

Enddolden des Frosches sind bisher nicht bekannt gegeben worden, ich habe oben auf das Vorkommen derselben hingewiesen; ebenso fehlte bis jetzt der Nachweis eines Zusammenhanges von Muskelnerven mit Ganglienzellen, wie ich ihn für den *Lingualis* des Frosches geben konnte.

Ich will nicht unerwähnt lassen, dass durch die von mir bestätigten zahlreichen Anastomosen innerhalb einer und derselben Endplatte, so wie durch die hier beschriebene Vereinigung zweier von verschiedenen Nervenbündeln stammenden markhaltigen Fasern in einem Endapparate und durch die so häufige Verschmelzung markhaltiger und markloser Fasern die Valentin'schen und Emmert'schen Endschlingen in gewisser Weise rehabilitirt werden.

Die Angaben der Autoren über Muskelnervenendigung sind, so weit sie sich mit den hier zusammengestellten Resultaten berühren, meist im Text berücksichtigt worden; nur glaube ich noch genauer auf die Untersuchungen Beale's und Tschiriew's zurückkommen zu sollen, da grade bei diesen Beiden die meisten Hinweise auf diejenigen meiner Ergebnisse sich finden, welche ich als neue glaubte ansehen zu dürfen.

Einer Angabe Beale's¹⁾, wonach die von ihm so genannten „nerve tufts“ in der Zunge des Chamäleon mit den Capillarnerven in Verbindung stehen sollen, kann desshalb keine Bedeutung für unsern Gegenstand beigelegt werden, weil diese „nerve tufts“ durchaus nicht den jetzt allgemein acceptirten Endapparaten, in vorliegendem Falle also wohl der Endplatte, entsprechen. Beale vertrat zur Zeit jener Angabe gegen die deutschen Forscher auf diesem Gebiete die Lehre der intramuskulären Nervennetze und Endschlingen, die niemals in directe Verbindung mit den Muskelfasern treten sollten, ein Standpunkt, der selbst damals längst durch die Untersuchungen Kühne's, Krause's und Rouget's als unhaltbar erwiesen worden war. Beale's intramuskuläre Nervennetze, welche schon von Kühne²⁾ richtig als Bindegewebe interpretirt worden waren, haben mit den marklosen Nerven und ihren Endapparaten, wie ich sie für die Skelet- und Zungenmuskeln im Frosch und in der Eidechse beschrieben habe, nichts gemein.

1) „The nerves of capillary vessels and their probable action in health and disease.“ *Monthly microscop. Journ.* Vol. VII. 1872. p. 9.

2) Ueber die peripherischen Endorgane der motorischen Nerven. 1862.

Die Figuren 182, 183, 184, 380 und 384 in seinem Werke „How to work with the microscope“ 4. ed. 1868 zeigen, dass Beale wirkliche Endplatten und Endbüschel noch nicht gesehen hatte, und da er in einer Controverse mit Klein im Jahre 1872¹⁾ immer noch sein intramuskuläres Nervennetz in dem Sinne der feinsten Nervenvertheilung an den Muskelfasern vertheidigt, so beweist dies, dass er damals, als er die Behauptung aufstellte, dass er eine feine Nervenfaser von einem nerve tuft an ein benachbartes Capillargefäß verfolgt hätte, die wahren Nervenendigungen immer noch nicht kannte. Der Name „nerve tuft“ ist von ihm überhaupt nicht in dem Sinne einer Nervenendigung gebraucht worden²⁾.

Dagegen scheint Beale den Verlauf einer marklosen neben einer markhaltigen Nervenfaser in einer gemeinsamen Scheide, welche letztere er übrigens nicht als solche, sondern als eine Masse durchsichtigen Bindegewebes auffasst, beobachtet zu haben³⁾.

Dass Tschiriew die Zwischenformen der Endbüschel und der Endplatten gekannt hat, ebenso wie die von ihm als „terminaisons en grappe“ beschriebenen abweichenden Formen, ist schon vorhin bemerkt worden. Ferner hat er bereits constatirt, dass die in die „grappes“ eintretenden Fasern zwar aus markhaltigen hervorgehen, jedoch bereits auf längere Strecken vorher marklos werden. Aber er hält (im speciellen Falle bei den Reptilien) ebenso wie seine Vorgänger, die beiden Arten von markhaltigen Fasern nicht auseinander. Der Schwerpunkt meiner Angaben liegt darin, dass jene in Dolden (Trauben, Tschiriew) endenden marklosen Fasern, falls ihre Herkunft überhaupt bestimmbar war, stets aus markhaltigen Fasern der zweiten Ordnung hervorgingen.

Soviel dies möglich gewesen ist, habe ich bis jetzt die physiologische Seite der Frage vermieden. Sind die markhaltigen Nerven der zweiten Ordnung und die blassen Fasern in den Skeletmuskeln sensible Nerven? Hierüber könnte in letzter Instanz vielleicht nur die Durchschneidung der Hinterstränge des Rückenmarkes mit nachfolgender Untersuchung der von diesen ausgehenden peri-

1) Monthly microsc. Journ. 1872. p. 253.

2) Vgl. On the ultimate nerve-fibres distributed to muscle and some other tissues, with Observations upon the structure and probable mode of action of a nervous Mechanism. Croonian Lecture 1865. Proceedings of the Royal Society of London. Vol. XIV. 1865. p. 248, 249, 262.

3) Ibid. p. 241.

pherischen Nerven entscheiden. Zeigten sich dann an jenen Nerven und ihren Endigungen die bekannten Veränderungen, so wären die so lange gesuchten Endigungen der sensiblen Nerven im quergestreiften Muskel gefunden. Man wüsste dann, dass die Nerven, welche dazu bestimmt sind, den Muskelsinn zu vermitteln, mittelst bestimmter Apparate mit der Muskelfaser in Verbindung treten, ähnlich wie die motorischen Nerven. Man wüsste bestimmt, dass das Gefühl der Contraction, das Muskelgefühl, im Muskel selbst läge, dass es weder ein rein psychischer Act wäre, der nur den Grad der Willensäußerung auf die Muskeln abmisst, noch in der Haut oder gar in den Gelenken gesucht werden müsste.

Man könnte dann, wenigstens bei Frosch und Eidechse, im physiologischen Sinne drei Klassen von Nervenendigungen aufstellen, 1) rein motorische, die der markhaltigen Nerven der ersten Ordnung, 2) rein sensible, die der zweiten und dritten, und 3) gemischte, der Bewegung und Empfindung zugleich dienende, diejenigen, die von markhaltigen Nerven der ersten Ordnung und marklosen zugleich gebildet werden.

Für die verschiedenen Theorien, die bezüglich der Einwirkungsweise der Nerven auf die Muskeln aufgestellt worden sind, gestatten meine Befunde keine sichere Entscheidung; am meisten werden dadurch Engelmann's Anschauungen gestützt.

Die Methode, welche ich anwandte, ist eine Modification der von Loewit angegebenen. Ich nahm kleine Muskelstückchen des frisch getödteten Thieres (Frosch oder Eidechse) legte diese in eine 25procentige Ameisensäureverdünnung, bis sie durchsichtig wurden, dann 15 bis 20 Minuten in eine 1procentige Goldchloridlösung, darauf in eine 25procentige Ameisensäureverdünnung 24 Stunden im Dunkeln. Letztere ersetzte ich dann durch eine Mischung von gleichen Theilen destillirten Wassers und Ameisensäure, in welcher das Material abermals 24 Stunden im Dunkeln verblieb. Dann legte ich es 2 bis 3 Wochen in 20procentiges ameisensaures Glycerin, bis es den nöthigen Grad der Entfärbung hatte. Zu gleicher Zeit wurde durch die continuirliche Säurewirkung das Bindegewebe so weit macerirt, dass die einzelnen Muskelfasern leicht auseinander fielen.

Die so behandelte Muskelsubstanz muss eine fast gelatinöse Beschaffenheit haben. Kleine Stücke werden mit der Scheere aus der Mitte parallel dem Faserverlauf herausgeschnitten und in einem

Tropfen Glycerin auf den Objectträger gebracht. Bei gut gerathenem Material genügt oft schon die Schwere des Deckglases, um eine theilweise Auseinanderbreitung der Muskelfasern zu bewirken, die dann durch einen leichten Druck vervollständigt wird.

Natürlich lassen sich die Vorschriften, wie dies leider bei allen Goldmethoden der Fall ist, nach Tag und Stunde nicht präcisiren. Ich habe von Tag zu Tag, ja von Woche zu Woche mein Material untersucht und habe gerade dadurch, dass ich Alles aufbewahrte und immer wieder untersuchte, die brauchbarsten Präparate erhalten. Die besten erhielt ich aus Material, welches schon 2 bis 3 Monate alt war. Hat man brauchbare Muskelsubstanz erhalten, so ist sie in 1procentigem Ameisensäurem Glycerin aufzubewahren.

Mit Hydrophilus-Muskeln verfuhr ich ebenfalls auf die angegebene Weise, mit dem Unterschiede jedoch, dass ich dieselben 3 Stunden lang in einer $\frac{1}{2}$ procentigen Goldchloridlösung liegen liess.

Die Vorwürfe, welche den Goldlösungen namentlich von Kühne nicht mit Unrecht gemacht sind, habe ich bei meinen Beschreibungen stets in Rechnung gezogen, und will durchaus nicht behaupten, dass die von mir getreu nach den Präparaten gezeichneten Figuren völlig der Gestalt der terminalen Apparate in der lebenden Muskelfaser entsprechen. Darauf kommt es aber auch für diejenigen Punkte, über welche ich hier berichtet habe, nicht an. Mag namentlich auch die Gestalt der Terminalapparate alterirt sein, jedenfalls wird man daraus nicht schliessen dürfen, dass die von mir angenommenen Uebergangsformen, so wie die Verschiedenheiten der Endigungsformen je nach den verschiedenen Muskeln und nach der Betheiligung von marklosen Nervenfasern reine Kunstproducte seien.

Nach Beendigung meiner Untersuchungen kam mir Ranvier's sechstes Heft (Februar 1882) seines *Traité technique d'Histologie* zu Gesicht, in welchem traubenförmige Endigungen der Nerven in der Froschzunge beschrieben werden. Auch der Umstand wird erwähnt, dass sich aus den Endzweigen dieser Trauben oft Nervenfasern fortsetzen, welche an benachbarten Muskelfasern neue Endtrauben bilden. „Manchmal werden die Verhältnisse complicirt und man sieht eine ganze Reihe motorischer Endigungen, die, untereinander durch Nervenfasern verbunden, mit diesen einen wirklichen Plexus bilden.“

Bei der Besprechung der Endplatte der Eidechse giebt Ranvier das Vorkommen von Anastomosen der Endzweige nunmehr zu.

Auch die im jüngsten Hefte dieses Archives publicirte Arbeit v. Thanhoffers (Beiträge zur Histologie und Nervenendigung der quergestreiften Muskelfasern) gelangte erst nach Abschluss meines Manuscriptes zu meiner Kenntniss. Für die Nervenendigungen beim Frosche bringt v. Thanhoffer nichts Neues, die Enddoldenform, sowie die Betheiligung markloser Fasern bei den Vertebraten erwähnt er nicht, dagegen scheinen seine Beobachtungen bei *Hydrophilus* die Angaben Föttinger's zu stützen. Wenn ich sage „scheinen“, so denke ich dabei an einzelne Abweichungen, welche sich zwischen v. Thanhoffer's und Föttinger's Darstellungen finden. Nach den Beschreibungen und Abbildungen des Letzteren sollen die Axenfibrillen, indem sie divergirend auseinanderfahren, direct, ohne vorherige Anastomosenbildung innerhalb der Endplatte, zu den Zwischenscheiben treten. Im Gegensatze dazu beschreibt v. Thanhoffer (s. l. c. p. 31 und Fig. 2) netzförmige Anastomosenbildung im Bereiche der Endplatte, erst aus diesem Netze der Axenfibrillen sollen die Fäden zu den Zwischenscheiben treten. Alles dies, sagt v. Thanhoffer, bekomme man nur selten zu Gesicht und er führt diese Punkte auch in seinem Schluss-Resumé nicht mit auf; dort, so wie im Text, betont er nur den Zusammenhang eines an der unteren Sohlenfläche gelegenen membranartigen Gebildes mit den Zwischenscheiben. Nach diesen Differenzen bin ich vor der Hand um so weniger geneigt, meine vorhin geäußerten Zweifel an der richtigen Interpretation der von Föttinger erhaltenen Bilder fallen zu lassen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VII und VIII.

Wo keine besonderen Angaben gemacht werden, sind die Zeichnungen mit Hartnack Syst. VII. Oc. 3 gemacht worden.

Fig. 1. Nervenendbüschel aus dem *Triceps femoris* des Frosches. Zwei zuführende myelinhaltige Nerven bei a, in einer gemeinsamen Henle'schen Scheide verlaufend, bilden ein Endbüschel. Die beiden markhaltigen Zweige bei b enden an derselben Muskelfaser als hypolemmale Fasern, was in diesem Bilde wegen Raummangels nicht

gezeichnet werden konnte. ccc Kerne der Endzweige, dd Grundkerne. Bei e eine Anastomose von Endzweigen (neben dem Kerne c).

- Fig. 2. Nervenendigung im Sterno-radialis des Frosches, welche sich dem Typus der Endplatten bei den Eidechsen nähert. Die Endzweige verlaufen unter den verschiedensten Winkeln zur Längsaxe der Muskelfaser und sind von einer deutlichen granulirten Zone umgeben. aa Grundkerne, b Kern eines Endzweiges.
- Fig. 3. stellt die einfachste Nervenendigung beim Frosch dar. a Kern eines Endzweiges. Aus dem Sterno-radialis.
- Fig. 4. Häufig vorkommende Form der Nervenendigung im M. hyoglossus (Frosch). Der Nerv wird auf eine beträchtliche Strecke vor der Endigung marklos und theilt sich in zwei, in entgegengesetzter Richtung verlaufende Endfasern, welche kurze Ausläufer unter verschiedenen Winkeln zur Längsachse der Muskelfasern abgeben.
- Fig. 5. Geweihförmiges Endbüschel aus dem Hyoglossus des Frosches. aa Grundkerne, b Kern eines Endzweiges.
- Fig. 6. Endigung in Doldenform aus dem Sterno-radialis des Frosches. Der markhaltige Nerv d wird von einem marklosen (e) in der Henle'schen Scheide des ersteren verlaufend, begleitet. Das Eintreten des marklosen Nerven in die Enddolde konnte an diesem Präparate nicht nachgewiesen werden. aaa Kerne der epilemmalen Endzweige, b Kern eines hypolemmalen Endzweiges, c Muskelkern, f trichterförmige Ausbreitung der Henle'schen Scheide.
- Fig. 7. Doldenförmige Endigung aus dem Sterno-radialis des Frosches. Ein markloser Nerv (e), welcher in der Henle'schen Scheide eines markhaltigen verläuft, tritt kurz vor seiner Endigung an der Muskelfaser aus der gemeinsamen Scheide heraus, und bildet eine Enddolde, welche sich mit der des markhaltigen Nerven vereinigt. a Grundkern, bb Kerne eines Endzweiges.
- Fig. 8. Mischform von Endbüschel und Endplatte. aa' Grundkerne, a' ein Doppelkern, der von einem Ringe, durch Theilung und Wiedervereinigung eines Endzweiges gebildet, eingeschlossen wird. Bei b setzt sich der Endzweig deutlich in die Zwischensubstanz fort. Netzbildung der Endfasern des markhaltigen (c) und marklosen Nerven (d), welche sich bei e kreuzen. Die granulirte Substanz tritt stellenweise deutlich zu Tage. Aus dem Hyoglossus des Frosches.
- Fig. 9. Enddolden von zwei markhaltigen und mehreren dieselbe begleitenden marklosen Nerven gebildet. Die markhaltigen Nerven mit ihren marklosen Fasern kommen von zwei verschiedenen Nervensträngen. a Henle'sche Scheide, die weiter unten unsichtbar wird, bb zwei begleitende marklose Fasern. Das markhaltige Segment c wird

ausserhalb des Sarcolemms marklos und tritt in die Enddolde d ein.
Hyoglossus, Frosch.

- Fig. 10. Nervenendigung zweier markloser Fasern in Netzform. a und b marklose Nerven, c Kern eines Endzweiges, d Grundkern, ee Muskelkerne. Aus dem Lingualis des Frosches.
- Fig. 11. Endapparat mit kreisförmigen Partien eines marklosen Nerven im Lingualis des Frosches.
- Fig. 12. Ein markhaltiger Nerv zweiter Ordnung, aus dem Bündel d stammend, gibt einen Muskelzweig mit Enddolde (c) und einen marklosen, zu einem Capillargefässe a hintretenden Ast b ab. Aus dem Hyoglossus des Frosches.
- Fig. 13. Zwei Muskelfasern aus dem Lingualis des Frosches, von je einem marklosen Nerven begleitet, mit vielen Enddolden. a Flächenbild, b Profilbild.
- Fig. 14. Uebersichtsbild von Nervenendigungen im Hyoglossus des Frosches. Bei a' aaa Endbüschel markhaltiger Nerven der ersten Ordnung. Die blasse Nervenfasern b, welche sich zu einem Endzweige des Endbüschels bei a' fortsetzt, bildet an derselben Muskelfaser (B) bei c und d Endigungen und vereinigt sich bei o mit dem Nerven, welcher an der Muskelfaser A ein Endbüschel bildet. e, f, g, h vier marklose Nerven, welche an einer Muskelfaser D Endausbreitungen bilden. Diejenigen von e und f stehen in sichtbarem Zusammenhang. Die blassen Nerven bei i sind dicht mit Kernen besetzt. Bei k tritt ein markhaltiger Nerv der zweiten Ordnung aus einem Nervenstrange heraus, wird marklos und bildet Endigungen an den Muskelfasern A und C. l Kern der Theilungsstelle eines marklosen Nerven, m bogenartige epilemmale Vorsprünge einer Terminalfaser. Bei n, an Muskelfaser C, vereinigt sich der Endapparat eines markhaltigen mit dem eines marklosen Nerven. Entworfen nach Hartn. Syst. IV. Oc. 3, ausgeführt mit Syst. VII. Oc. 3.
- Fig. 15. Drei Muskelfasern aus dem Sterno-radialis des Frosches von markhaltigen Nerven der zweiten Ordnung und marklosen innervirt. a Nervenbündel aus markhaltigen Nerven zweiter Ordnung bestehend; bei b Endapparat einer Primitivröhre dieses Bündels. Aus den Endzweigen dieses Endapparates setzen sich eine Anzahl markloser Nerven fort, die sich zu dem Nerven c vereinigen, welcher sich wiederum theilt. Die Aeste bilden wieder Endigungen an derselben und einer andern Muskelfaser. Derselbe Vorgang wiederholt sich noch einmal. Vorzugsweise an der Muskelfaser A, weniger an B ist der Uebergang von Endzweigen in die Zwischensubstanzlinien deutlich wahrzunehmen. d Grundkerne. Anastomosen der marklosen Nerven; Netzbildung der Endzweige an der Muskelfaser A.

Die Faser f, welche sich von e abzweigt, bildet bei dd zwei kleine Endapparate an der Muskelfaser C, um dann wieder nach B zu gehen, um hier eine Endausbreitung zu bilden. Aus dieser entsteht wieder der Nerv g, welcher schliesslich an C endigt.

- Fig. 16. Endigung eines mit einer Henle'schen Scheide versehenen marklosen Nerven, mit Anastomosen der Endzweige. a'aa Grundkerne, b Kern eines Endzweiges. Der Grundkern a' liegt in einer von dem Endzweige gebildeten Masche. c Muskelkern. Aus dem Sterno-radialis des Frosches.
- Fig. 17. Aus dem Nervenbündel A, welches aus markhaltigen Nerven der zweiten Ordnung und aus marklosen Fasern besteht, löst sich eine marklose Faser c, welche hier nur in einem Fünftel der Länge, in welcher sie am Präparat erhalten war, wiedergegeben ist, um einen Endapparat an einer Muskelfaser zu bilden. aaa Grundkerne, b Kern an der Theilungsstelle im epilemmalen Endzweige. Das Nervenbündel bei B veranschaulicht den Unterschied zwischen den markhaltigen Nerven der ersten und denen der zweiten Ordnung. E markhaltiger Nerv der ersten Ordnung. Aus dem Sterno-radialis des Frosches.
- Fig. 18. Uebersichtsbild von Nervenendigungen im Lingualis des Frosches. A markhaltiger Nerv der ersten Ordnung, begleitet von einem der zweiten Ordnung in einer gemeinsamen Scheide. B Fortsetzung dieses Nerven; hier ist der markhaltige Nerv der zweiten Ordnung marklos geworden. (Bei a ist ein Stück des Nerven, welches an B anschloss, wegen Raumersparniss weggelassen.) Die marklosen Fasern b und c stammen wieder von andern hier nicht gezeichneten Nervenbündeln her, treten aber mit den eben genannten in einen und denselben Plexus zusammen. Bei e wird eine Muskelfaser durch eine Reihe von Endapparaten innervirt, die von Zweigen theils des markhaltigen Nerven erster Ordnung, theils solchen des Nerven der zweiten Ordnung gebildet werden. Bei f und an den meisten Endapparaten ist eine granulirte Zone wahrnehmbar. Die bei g gezeichnete Bifurcation erweist sich bei genauer Untersuchung nur als eine scheinbare, indem hier der Nerv zweiter Ordnung unter den Nerven erster Ordnung tritt, und später wieder frei sichtbar wird (hier nicht mehr gezeichnet).
- Fig. 19. Endapparate markloser, aus markhaltigen hervorgehender, mit Ganglien in Verbindung stehenden Nerven, aa etc. Ganglienzellen. Bei bb ist ein Markmantel vorhanden, der an den übrigen Theilen des Nerven zu fehlen scheint. c Kern eines Endzweiges, dd Grundkerne, ee Kerne der Henle'schen Scheide. (Zeiss Syst. F. Oc. 2).
- Fig. 20. Uebersichtsbild von Nervenendigungen im Triceps femoris von *Lacerta viridis*. Ein Nervenbündel, bestehend aus markhaltigen

Nerven der ersten Ordnung, wird von marklosen Fasern begleitet. Endplatten der ersteren, Enddolden der letzteren. Bei a tritt ein markloser, bei a' ein wahrscheinlich markhaltiger Nerv der zweiten Ordnung aus den resp. Henle'schen Scheiden der markhaltigen Nerven heraus. Beide bilden nach kurzem Verlauf Enddolden. Die marklosen Fasern verlaufen meist zu mehreren und sind zu Auffaserungen geneigt. An der Bildung der Enddolden nehmen meist mehrere Fasern Theil, was bei bb sehr deutlich wahrzunehmen ist. Dass Enddolden und Endplatten an derselben Muskelfaser gefunden werden, konnte an diesem Präparate nicht mit Bestimmtheit nachgewiesen werden, weil die Muskelfasern theilweise übereinander lagen, ein Verhältniss, das in der Zeichnung nicht gut wiederzugeben war.

- Fig. 21. Eine Enddolde, der Endplatte sehr nahe stehend, eines markhaltigen Nerven der zweiten Ordnung.
- Fig. 22. Muskelfaser mit Platte aus dem Lingualis von *Lacerta muralis*. Ausser dem markhaltigen Nerven a tritt ein markloser b in die Endplatte ein.
- Fig. 23. Eine von ihrer Muskelfaser losgelöste Endplatte mit anhaftenden Fragmenten der Zwischensubstanz a,a,a.
- Fig. 24. Zwei markhaltige Nerven der ersten Ordnung, verschiedenen Nervenbüschelein angehörig, bilden eine Platte.
- Fig. 25. Endverzweigung eines Nerven in einer Muskelfaser von *Hydrophilus*. Die Querstreifung ist durch Goldsäurewirkung verschwunden. aa Nervenscheide im Halb-Profil. Die Muskelfaser ist nur zu einem Drittel ihres Durchmessers gezeichnet. Zeiss F. Oc. 2.
-