Über die Trophospongien der quergestreiften Muskelfasern, nebst Bemerkungen über den allgemeinen Bau dieser Fasern.

Von

Prof. Dr. Emil Holmgren, Stockholm.

Hierzu Tafel XIII—XX und 6 Textfiguren.

Ich habe seit mehreren Jahren in Arbeiten über die Trophospongien der Nervenzellen und gewisser Drüsenzellen schon angedeutet, dass ich infolge meiner Erfahrungen zu der Ansicht gekommen war, dass ähnliche Strukturen auch an den quergestreiften Muskelfasern wiederzufinden wären. Da ich indessen in betreff dieser Gewebsart keine noch hinreichend eingehenden Befunde hatte machen können, hatte ich auch davon durchaus Abstand genommen, meine bis dahin gemachten Erfahrungen vorzulegen. In den letzten Jahren habe ich indessen die Frage nach den Trophospongien der quergestreiften Muskelfasern in ernsthafterer Weise aufgenommen; und da ich dabei zu Ergebnissen gelangt bin, die von nicht geringer Tragweite zu sein scheinen, habe ich endlich das Wesentlichste derselben in der vorliegenden Abhandlung gesammelt.

Bei meinen fortschreitenden Studien bin ich indessen ziemlich eingehend auch auf die sarkoplasmatischen Strukturen der Muskelfasern und vor allem auf die Sarkosomen eingegangen. An dieser Stelle beabsichtige ich doch, in dieser Richtung nur kleinere Mitteilungen zu liefern, um zu dem genannten wichtigen Thema in einer besonderen Abhandlung später zurückzukommen.

Die Strukturen, die ich hier zunächst erwähnen will, sind indessen für die Wissenschaft in gewisser Hinsicht nicht neu entdeckt; sie sind schon vorher besonders von Ramon y Cajal¹⁾ und von Emilio Veratti²⁾ aus Golgis Laboratorium be-

¹⁾ Coloration par la méthode de Golgi des terminaisons des trachées et des nerfs dans les muscles des ailes des insectes. — Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie, Bd. VII, 1890.

²⁾ Ricerche sulla fine struttura della fibra muscolare striata. Mem. del R. Istituto Lombardo di Scienze e lettere, Vol. 19, Fasc. 6, 1902.

Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 71.

handelt worden. Merkwürdigerweise gehen die Arbeiten dieser Forscher, die doch mit derselben Methodik ausgeführt worden sind, in betreff ihrer Ergebnisse prinzipiell weit auseinander. Meinerseits habe ich zu den bisher gemachten Befunden sehr wichtige Erkenntnisse hinzuzufügen und in theoretischer Hinsicht dieselben Strukturen unter neue Gesichtspunkte einzuordnen.

Dass die fraglichen Strukturen meinen Trophospongien angehören, halte ich auf Grund der Tatsachen als fest begründet, ferner dass sie mit ausserhalb der Muskelfasern befindlichen multipolaren Zellen direkt zusammenhängen oder aus denselben hervorsprossen können und dass sie nicht nur solide protoplasmatische Fädchennetze darstellen, sondern auch in kanälchenartige Gebilde umgewandelt werden können, — was ihre unter Umständen nachweisbare Injizierbarkeit beweist. Die fraglichen Strukturen zeigen also die fundamentalen Charaktere der Trophospongien, wodurch diese von allen bisher aufgedeckten fädigen Strukturen der Zellen geschieden sind, und müssen deshalb auch als Trophospongien bezeichnet werden.

Ich habe seit Jahren darauf die Aufmerksamkeit gelenkt, dass die Trophospongien der Wirbeltiere — nach allem zu beurteilen — mit den endozellulären trachealen Endverzweigungen — in Nervenzellen, Drüsenzellen etc. — der Tracheaten zunächst vergleichbar wären, und dass also auch die letztgenannten Tiere meiner Auffassung nach in betreff ihrer Tracheenbildungen eigentlich nicht so isoliert in der Tierwelt ständen, wie man es bisher hatte annehmen müssen. Meine Studien über die Trophospongien der Muskelfasern sind nun in hohem Grade geeignet, diese meine Auffassung zu stützen, indem es einerseits ausser jedem Zweifel steht, dass die endozellulären Tracheenverzweigungen der Muskelfasern der Insekten mit den Trophospongien der Muskelfasern der höheren Tiere durchaus identisch sind, andererseits aus meinen Studien hervorgehen darf, dass die Trophospongien der Muskelfasern der Wirbeltiere in ganz naher Beziehung zu den umspinnenden Blutkapillaren stehen. Sowohl durch die Tracheen als durch die Blutkapillaren werden ja die stofflichen Umsetzungen ermöglicht. Die Tracheen verzweigen sich in alle Organe, ja bis in die einzelnen Elemente der verschiedenen Gewebe und können infolgedessen Luft dem ganzen Körper zuführen, wodurch das Blut nicht durch Gefässe in ein spezielles

Atemorgan gebracht zu werden braucht, um mit dem Sauerstoff der Luft in Wechselwirkung zu treten. — Wollte man deshalb den peripheren Tracheenverzweigungen entsprechende Gebilde an den höheren Tieren nachweisen, so müsste man dieselben in etwaigem Zusammenhange mit den peripheren Blutgefässen zu finden haben. In der Tat legen auch meine Befunde dar, dass in betreff der quergestreiften Muskelfasern prinzipiell übereinstimmende Strukturen obwalten: die Endverzweigungen der trachealen multipolaren Endzellen in diesen Fasern einerseits und die terminalen Verzweigungen multipolarer Zellen bei den Herzmuskelfasern der höheren Tiere andererseits, die in intimster Verbindung mit umspinnenden Blutkapillaren stehen. Die Zellkörper der Trachealendzellen liegen in der Regel dicht an der Oberfläche der Muskelfaser; die Zellkörper der genannten multipolaren Zellen der Herzmuskelfasern liegen zwischen den Blutkapillaren und den Muskelfasern eingeschoben.

I. Material und Untersuchungsmethoden.

Unter den Evertebraten habe ich quergestreifte Muskelfasern von folgenden Tiergruppen untersucht.

Insekten: Hymenopteren, Dipteren, Orthopteren, Lepidopteren und Coleopteren, Flügelmuskeln und übrige thoracale Skelettmuskeln.

Crustaceen: Decapoden — Herzmuskeln, Enisopoden — Herzmuskeln und Skelettmuskeln.

Unter den Wirbeltieren habe ich Herzmuskeln und verschiedene Skelettmuskeln von Amphibien, Fischen, Reptilien, Vögeln und Säugetieren studiert.

Die Herzmuskeln der Crustaceen sind für die fraglichen Untersuchungen von grossem Werte gewesen; auch habe ich den Herzmuskeln der Mammalien viele hochwichtige Verhältnisse abgewinnen können. Dagegen habe ich eine grosse Reihe von Herzen verschiedener Fische, Amphibien, Reptilien und Vögeln untersucht, ohne besonders lehrreiche Ergebnisse gewonnen zu haben. Die Chromsilbermethode, die für die fraglichen Studien von grösstem Belang gewesen ist, hat mir nämlich hinsichtlich der Herzen dieser Tiere nur wenig einleuchtende Bilder gegeben, und infolgedessen habe ich diese Tierformen bis auf weiteres übergehen müssen. Dagegen geben die Skelettmuskeln dieser

Tiere sehr leicht schöne Bilder, die indessen von denjenigen der Säugetiere kaum etwas abweichen. Unter den Mammalien habe ich besonders Nagetiere benutzt. Die Skelettmuskeln haben mir im allgemeinen viel weniger Aufklärungen gegeben als die Herzmuskeln. Deshalb habe ich auch meine Studien in betreff der Vertebraten vornehmlich auf die letztgenannten Muskeln konzentriert, obwohl ich auch mit den Skelettmuskeln mich beschäftigt habe.

Bekanntlich bereiten die chitinösen Integumente der Insekten beim Anfertigen der Schnitte mehr oder weniger grosse Schwierigkeiten, infolgedessen man die Muskelfasern dieser Tiere gewöhnlich entweder aus dem lebenden Tiere herauspräpariert und nachher konserviert hat, oder auch das schon fixierte Gewebe ausgeschält und weiter behandelt hat. Oft hat man die Studien an Isolationspräparaten vorgenommen. Ähnliche Methoden habe ich zu vermeiden gesucht, weil viele wichtige topographische Verhältnisse der einzelnen Teile durch sie mehr oder weniger vernichtet werden. Um den erwähnten technischen Schwierigkeiten zu entgehen, habe ich mein betreffendes Material in folgender Weise behandelt. Die Brustteile der Insekten wurden von den grösseren Teilen der Beine und der Flügel frei gemacht (nicht vollständig, wegen der späteren Orientierung) und von Caput und Abdomen etwas breit abgeschnitten. Waren die Tiere gross, so wurden die Brustteile oft auch sagittal durchgeschnitten. Die zur Fixierung so fertigen Stücke wurden, in einem Gazebeutel aufgehängt, in die Fixierungsflüssigkeit eingebracht, weiter behandelt und zuletzt in Paraffin eingeschmolzen. Hierin eingebettet, war es leicht, die chitinöse Haut abzuschneiden, wonach das Präparat aufs neue in Paraffin eingeschmolzen wurde und so fertig zum Schneiden war. Für Tenthridiniden (Hymenopteren), Lepidopteren, Dipteren und Orthopteren war eine besondere Abtragung der Haut gewöhnlicherweise nicht notwendig, wohl aber für Coleopteren, Aculeaten (Hymenopteren) u. a.

Die ersten Studien, die ich über die quergestreiften Muskeln machte, nahm ich mit meiner Trichioressigsäure-Resorcin-Fuchsin-Methode vor. Da ich aber später besonders aus Verattis¹⁾

gross angelegter und schön durchgeführter Arbeit über diese Muskeln erfahren hatte, dass die Golgische Chromsilbermethode unvergleichlich vorteilhaft war, ging ich zu dieser in vielfacher Hinsicht so epochemachenden Methode über. Dabei habe ich in betreff sowohl der Muskelfasern der Arthropoden als derjenigen der höheren Tiere die Methode folgenderweise benutzt. Die Chrom-Osmium-Lösung (4 Teile 4%iges Bichrom.-Kal. und 1 Teil 1%ige Überosmiumsäure) während 6—8 Tagen bei 30°—31° Cels.; Abspülen in schon vorher benutzter Silberlösung; danach für 24—48 Stunden 0,75%ige Silbernitratlösung bei derselben Temperatur. Alles nach Golgi gefärbte Material habe ich während eines Tages durch Alkohol (zahlreiche Wechselungen) behandelt und am nächsten Tage mit Xylol und Xylolparaffin durchtränkt, um am dritten Tage dasselbe in reinem Paraffin einzuschmelzen. Auf diese Weise habe ich ein sehr grosses Material aufbewahrt, von dem ich unter der Hand habe Schnittserien anfertigen können. Die Montierung der Schnitte wurde an Deckgläsern vorgenommen.

Das nach Golgi gefärbte Material habe ich immer mit Präparaten, die mit anderen histologischen Methoden behandelt waren, in grosser Ausdehnung verglichen. Unter diesen Methoden habe ich besonders Carnoys Alkohol-Chloroform-Eisessig-Gemisch benutzt, aber auch Flemmings Gemisch, Sublimat-Gemische etc. Die Carnoysche Flüssigkeit scheint mir vortrefflich geeignet zu sein für das Studium der kontraktilen Materie, die man durch nachherige Färbung mit Heidenhains Eisenalaun-Hämatoxylin am schönsten zur Ansicht bringen kann. In betreff aber des körnigen Inhaltes der Muskelfasern, der interstitiellen Körnchen oder der Sarcosomen, versagt gewöhnlich das Carnoysche Gemisch vollständig oder fast vollständig. Nur ausnahmsweise bekommt man nämlich die Sarcosomen durch diese Behandlung zur Ansicht.¹⁾ Dagegen treten die fädigen oder membranösen sarcoplasmatischen Differenzierungen durch diese Methode sehr gut hervor. — Durch Chromosmiumgemische dagegen und nachherige Färbung durch Säurefuchsin oder Carbol-Fuchsin-Pikrinsäure oder noch besser durch Eisenalaunhämatoxylin kann man Sarcosomen in sehr treuer und schöner Weise darstellen und dabei Befunde von grund-

¹⁾ Das Carnoysche Gemisch verhält sich also in betreff der Sarkosomen ähnlich wie bezüglich der Drüsengranula.

legender Bedeutung machen. Bei dieser Behandlungsart wird die kontraktile Materie wiederum etwas schwächer hervortreten, infolgedessen die granulären Strukturen noch isolierter zur Darstellung gebracht werden können. Das Carnoysche und das Chromosmiumgemisch komplettieren also einander in sehr vollständiger Weise. Ich habe bei der Granula-Herstellung gewöhnlicherweise die oben erwähnte Golgische Vorbehandlung benutzt.

II. Historisches.

Wie ich oben angedeutet habe, sind die Strukturen, die ich in dieser Abhandlung vor allem darlegen werde, schon früher besonders von Ramon y Cajal¹⁾ und Emilio Veratti²⁾ behandelt worden. Cajal hatte dieselben durch Chromsilber an den Insekten hergestellt, und Veratti hatte sie durch ähnliches Verfahren an den verschiedensten Tierformen zur Ansicht gebracht.

Ehe ich indessen auf die Befunde dieser beiden Forscher eingehe, die von einem System transversal angeordneter Fädchen-netze innerhalb der Muskelfasern berichten, muss ich die Arbeiten von Gustaf Retzius³⁾ über die quergestreiften Muskelfasern in Erinnerung bringen, weil dieser grosse Meister durch die von ihm angewandten Methoden (u. a. Goldbehandlung oder Flemmings-Gemisch-Rosanilin) auch transversal angeordnete Fäden- resp. Körnchennetze hatte darstellen können, die die Muskelsäulchen umweben. Meinestheils bin ich davon durchaus überzeugt, dass er nicht die fädigen Strukturen gesehen hat, die Cajal und Veratti erwähnt haben und die in der vorliegenden Abhandlung näher beschrieben werden. Ich will doch in diesem Zusammenhange auf seine Befunde die Aufmerksamkeit lenken, um zu zeigen, wie wundervoll kompliziert gestaltet die Muskelfaser allem Anschein nach sein muss. Retzius hatte quergestreifte Muskelfasern der Arthropoden, Ascidien und der Wirbeltiere untersucht und hatte dabei eigentümliche Körner- und Netzbildungen beobachtet, welche in regelmässiger Weise die Fasern der Quere nach durchziehen. So unterschied er bei *Dytiscus*

¹⁾ l. c.

²⁾ l. c.

³⁾ Zur Kenntnis der quergestreiften Muskelfaser. Biologische Untersuchungen 1881. Muskelfibrille und Sarcoplasma. Biolog. Untersuchungen, N. F., I, 1890.

quere Körnerreihen und Fadennetze erster und zweiter Ordnung, welche mit der Lage der Zwischenscheibe und der Mittelscheibe zusammenfallen sollen. In den Körnern sah er optische Durchschnitte feiner Fäden, welche die Fibrillenbündel der Quere nach in regelmässiger Anordnung durchziehen und die Fadennetze darstellen, die auf dem Querschnitte nach Vergoldung in schönster Weise hervortreten und den Cohnheimschen Feldern entsprechen. Durch die Studien von Rollet,¹⁾ Schäfer²⁾ und Ramon y Cajal³⁾ wurde weiterhin gezeigt, dass die Querfadennetze erster Ordnung ab origine eigentlich doppelt sind und zu beiden Seiten der Grundmembran liegen und zwar derselben nahe angelagert. Die genannten Retziusschen Befunde wurden an den Beinmuskeln und nicht an den Flügelmuskeln der Insekten gemacht. Aus dem weiter unten Angeführten in betreff der Anordnung der Trophospongien (der Tracheal-Endnetze) innerhalb der Muskelfasern der Insekten kann man ohne weiteres beurteilen, dass die fraglichen Retziusschen Körnchen- oder Netzbildungen mit den erstgenannten Strukturen nichts eigentlich Gemeinsames haben können. Die Trophospongiennetze der Beinmuskelfasern der Insekten treten nämlich an beiden Enden der Querscheibe oder vielleicht richtiger ungefähr an der Mitte des isotropen Streifens zu Tage. Die Retziusschen Fadennetzbildungen, wie die Krauseschen Grundmembranen sind gewiss sarcoplasmatische Differenzierungen und gehören als solche einer ganz anderen Kategorie des Inhaltes der Muskelfasern an.

Wie gesagt, ist es Ramon y Cajal⁴⁾ und Veratti⁵⁾, die als die ersten durch die Chromsilbermethode dieselben Strukturen hergestellt haben, die ich selbst näher studiert habe. — Cajal stellte die intrazellulären Netze der Flügel- und der Beinmuskeln der Insekten in folgender Weise her. Er schnitt sehr kleine Stückchen der Muskeln von dem lebenden Tiere aus und brachte

¹⁾ Untersuchungen über den Bau der quergestreiften Muskelfasern. I. Wiener Denkschr. math.-nat. Klasse, Bd. 49, 1885. II. daselbst Bd. 51, 1885.

²⁾ On the minute structure of the ley-muscles of the water-beetle. Philosoph. Trans. of the Royal. Soc., V. 163, 1874. — Internat. Monatschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 8, 1891.

³⁾ Observations sur la texture des fibres musculaires des pattes et des ailes des insectes. Internat. Monatsschr., Bd. 5, 1888.

⁴⁾ l. c.

⁵⁾ l. c.

dieselben für 12—24 Stunden in eine Bichromat-Osmium-Lösung (20 Teile 3% Bichrom. und 5 Teile 1% Osm.), danach für 24 Stunden in eine 0,75% Höllensteinlösung. Die Muskeln wurden nachher isoliert und in geeigneter Weise montiert. Cajal studierte desgleichen Querschnitte in ähnlicher Weise gefärbter Muskelfasern. Durch die genannte Methode gelang es Cajal in prägnanter Weise nachzuweisen, was übrigens schon vorher Leydig, Kölliker u. a. gewissermassen beobachtet hatten, dass die Tracheen der Flügelmuskeln in die einzelnen Fasern hineindringen, indem sie das Sarcolemma durchbohren. Hier entwickeln sie einen ausserordentlich reichlichen Plexus äusserst feiner Fädchen, „Tracheenkapillaren“, welche sämtlich eine fast konstant gleiche Dicke haben und in transversaler Richtung zwischen den Muskelsäulchen laufen. Ob diese „Kapillaren“ Lumen besitzen oder nicht, ob sie kompakt oder kanalisiert sind, konnte Cajal nicht entscheiden. Cajal fand, dass die feinen „Kapillaren“ bei den zerlegbaren oder „fibrillären“ Flügelmuskeln (s. gleich unten!) von *Calliphora vomitoria*, *Musca domestica* und von gewissen Coleopteren, wie *Hydrophilus*, *Ateuchus*, *Geotrupes*, durch gegenseitiges Anastomosieren ein horizontales wahres Netz konstituieren, das an der Höhe des Hensenschen Streifens liegen soll. Diese Netze stehen durch kurze, longitudinal verlaufende Fädchen in gegenseitiger Verbindung. Bei den nicht zerlegbaren, nicht „fibrillären“ Flügelmuskeln, wie von *Locusta*, *Libellula* etc., existieren nach Cajal an dem Horizont der Querscheibe, und zwar an jedem Ende derselben, zwei transversale Terminalnetze oder Kapillarennetze der binnenzelligen Tracheen. Auch die Beinmuskeln der Insekten zeigen zwei zierliche Terminalnetze der binnenzelligen Tracheenkapillaren, von denen je eines an dem Ende der Querscheibe auftritt. — Ich habe von „zerlegbaren“ oder „fibrillären“ und „nicht zerlegbaren“ Flügelmuskeln der Insekten oben gesprochen. Die „zerlegbaren“ oder „leicht in Fibrillen zerfallenden Thoraxmuskeln“, wie Kölliker¹⁾ dieselben bezeichnet hat, stellen an mehreren, jedoch nicht bei allen Insektenordnungen die Flügelmuskeln her. Die erste Angabe über diese „fibrillären“ oder v. Sieboldschen Muskeln findet man

¹⁾ Zur Kenntnis der quergestreiften Muskelfasern. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 47, 1888.

bei v. Siebold¹⁾ im Jahre 1848; hierauf wurden sie von zahlreichen Forschern weiter studiert, so vor allen anderen von Kölliker,²⁾ Aubert,³⁾ Ranvier,⁴⁾ van Gehuchten,⁵⁾ Ciaccio,⁶⁾ Ramon y Cajal,⁷⁾ Retzius,⁸⁾ Rollet,⁹⁾ Schäfer,¹⁰⁾ Engelmann.¹¹⁾ Nach Kölliker und Aubert treten sie an folgenden Insektenordnungen auf: Coleopteren, mit dicken „Fibrillen“ (Säulchen); Hymenopteren, mit mittelstarken „Fibrillen“; die Lepidopteren haben sehr feine „Fibrillen“. Gegen van Gehuchters Angabe von dem Mangel „fibrillärer“ Muskeln bei den Schmetterlingen hebt Kölliker hervor, dass bei Vanessa, Noctua, Plusia, Porthesia u. a. solche Muskeln in der Tat vorkommen sollen. In betreff der Dipteren sollen nach Aubert die „Fibrillen“ sehr fein sein — was jedoch nach Kölliker für Musca nicht zutrifft. Die Orthopteren haben keine „fibrillären“ Muskeln. Die Hemipteren endlich scheinen im allgemeinen „fibrilläre“ Muskeln zu haben. — Als das besonders charakteristische dieser Muskeln wird hervorgehoben die oft enorm reichlichen und groben interstitiellen Körner oder Sarcosomen und die eigentümlich gestalteten, oft sehr dicken „Fibrillen“ oder Säulchen. „Bezüglich des feineren Baues“, sagt Kölliker,¹²⁾ „erscheinen diese Fibrillen . . . bald fast ohne Querstreifen und sehr blass, bald mit verschiedener Deutlichkeit quergestreift. Jetzt kann ich beifügen, dass sehr häufig auch Fasern vorkommen, die bei den stärksten Vergrößerungen keine Querstreifen zeigen. Die quergestreiften Fibrillen sind sehr mannigfach gegliedert. Am häufigsten findet sich nach Rollets Nomenklatur bezeichnet 1. ein dunkles kurzes Z und ein helleres langes Q; dann 2. ein dunkles kurzes Z, ein langes J, ein schmales

¹⁾ Vergleich. Anatomie, 1848.

²⁾ Mikr. Anat., II., 1., 1850.

³⁾ Zeitschr. f. wiss. Zool., 1853.

⁴⁾ Leçons sur le Systèm. musc., 1880.

⁵⁾ La Cellule II., 1886.

⁶⁾ Notomia di quei muscoli, che negl'insetti muovono le ali, Bologna 1887.

⁷⁾ l. c.

⁸⁾ l. c.

⁹⁾ l. c.

¹⁰⁾ l. c.

¹¹⁾ Pflügers Arch., 1873—1893.

¹²⁾ l. c.

dunkleres Q, ein langes J und Z. Häufig ist 3. kurzes Z, längeres helles J, langes dunkles Q, J und Z. Endlich fand ich auch 4. die eben genannte Querstreifung mit einem schmalen hellen h. Die Nebenscheiben N sah ich nur sehr selten, doch bilden auch Ramon y Cajal und Ciaccio dieselben ab.“ Ich kann zu diesem Zitat aus Köllikers klassischer Arbeit eine Abbildung

Fig. 1.

Qh = Hensenscher Streifen,
Z = Zwischenscheibe, Cs = Contraktionsstreifen.

aus Cajals Abhandlung beifügen, um bildlich zu zeigen, wie eine Flügelmuskelfibrille von *Hydrophilus* sich verändert bei Übergang aus Extension in Kontraktion.

In extendiertem Zustande der Säulchen bemerkt man ein ziemlich breites Qh. Bei stark erschlafftem Zustande kann der Streifen Q eine noch weitere Differenzierung zeigen, indem jede zu beiden Seiten von M liegende Hälfte sich wiederum in zwei

Stücke teilt. Wie Merkel¹⁾ bei seinen grundlegenden Studien der quergestreiften Muskelfasern als erster beschrieben hat, schaltet sich beim Übergang in kontrahierten Zustand ein „Zwischenstadium“ ein, in welchem die Faser ein mehr gleichartiges, anscheinend homogenes Aussehen gewinnt. Die Streifen Q und J gleichen nämlich in diesem Moment in hohem Grade ihre Unterschiede in Lichtbrechung und Färbbarkeit aus. In völlig kontrahiertem Zustande endlich tritt die Querstreifung wieder deutlich hervor. Die dunklen Streifen liegen aber nunmehr nicht an der Höhe von Q, sondern entsprechen der Umgebung von Z.

Die interstitiellen Körner sind, wie gesagt, in auffallend grosser Menge vorhanden. Jedes Korn besteht nach Kölliker aus einem dickeren Teile und aus einem flügel förmigen Anhang und ist in der Fläche gebogen. „Indem solchergestalt geformte Körner der Reihe nach hintereinander und nebeneinander sich lagern, entstehen die eigentümlich gegliederten Zwischensubstanzen dieser Muskelfasern, die leicht zur Verwechslung mit Fibrillen Veranlassung geben könnten.“ Dieses Bild der fraglichen Körner hatte Kölliker durch Behandlung der Flügelmuskeln mit verdünnten Säuren oder kaustischen Alkalien oder mit Magensaft bekommen, wodurch die Säulchen aufgelöst wurden und die Zwischensubstanz zurückgeblieben war. Übrigens hebt Kölliker hervor, dass die Zwischensubstanz an ganz frischen Muskeln „eine grosse Zahl von runden Granula liefert, die das ganze Gesichtsfeld einnehmen und die Fibrillen mehr oder weniger verdecken“. Cajal wiederum ist infolge seiner Studien der fraglichen Körner zu der Meinung gelangt, dass sie („*prismes réfringents*“) am frischen Materiale in transversaler Richtung miteinander verbunden sind durch „*des lamelles anastomotiques dont la coupe perpendiculaire présente la forme de réseau*“. Durch Reagenzwirkung werden die Körner in Granulationen zersprengt. Ich gebe in der Textfig. 2 eine Abbildung nach Cajal von den fraglichen Körnern. „In chemischer Beziehung“, sagt Kölliker, „sind mir die eben geschilderten Körner ganz rätselhaft geblieben. Obschon dieselben aus einem weichen Stoffe bestehen, wie ihr Quellen in Wasser und ihr Schrumpfen in Alkohol und Chromsäure beweist,

¹⁾ Der quergestreifte Muskel. I. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 8, 1872; II. 1873; 1881.

so sind dieselben doch ungemein schwer löslich“. — „Eine Lösung derselben erzielte ich bisher nur beim Kochen der Muskeln in konzentriertem Kali causticum und nach 24 Stunden langer Behandlung derselben mit konzentrierter Salpetersäure in der Kälte.“ Ausser diesen typischen Granula finden sich übrigens in den Flügelmuskeln der Insekten auch echte Fettkörnchen. „Gewöhnlich“, sagt Kölliker, „ist die Menge dieser Gebilde gering; doch kommen auch Fälle vor, und zwar wie mir schien vor allem bei lange im Zimmer gehaltenen Tieren (*Dytiscus*), in denen die Fettkörnchen in ungemeiner Anzahl sich finden und die typischen Granula spärlich oder geschwunden sind.“

Durch die genannten Merkmale scheiden sich die „fibrillären“ oder von Sieboldschen Flügelmuskeln der Insekten in entschiedener Weise von allen anderen Muskelfasern derselben Tiere. Die letzteren Fasern stehen in betreff ihres Aussehens den Skelettmuskelfasern der höheren Tiere bedeutend näher.

Wie oben angegeben wurde, hatte Cajal¹⁾ binnenzellige Fadennetze durch die Chromsilbermethode an den Insektenmuskeln hergestellt und dieselben als tracheale binnenzellige Endnetze gedeutet. Über ähnliche Strukturen bei nicht trachealen Tieren hat er nicht berichtet. — Veratti²⁾ dagegen hatte quergestreifte Muskelfasern sowohl von Wirbellosen als Wirbeltieren durch die Golgische Chromsilbermethode behandelt. Die Muskeln wurden während 5–8 Tagen durch Bichromat-Osmiumlösung durchtränkt bei zirka 15° Celsius, wonach sie in eine andere Osmiummischung für 24–48 Stunden überführt wurden. Danach wurden sie durch Höllensteinlösung behandelt; weiter in Paraffin eingeschmolzen und geschnitten. Veratti hatte unter den Insekten besonders studiert *Hydrophilus* (Larve und Imago) *Dytiscus*

Fig. 2.

S = Säulchen, K = Körner,
Z = Zwischenscheibe.

¹⁾ l. c.

²⁾ l. c.

marginalis, *Gastrophilus equi* (Larve), *Musca vomitoria* (Larve); unter Crustaceen *Astacus* und *Carcinus*; mehrere Fische, Amphibien, Reptilien; unter Mammalien *Mus rattus* und *decumanus* etc. Soweit ich sehen kann, hat er dabei ausschliesslich Skelettmuskeln und nicht Herzmuskeln untersucht. — Es war Veratti bei diesen Studien gelungen, ein feines intrazelluläres Netz zu färben, welches das Sarcoplasma durchzieht und transversal gegen die Säulchen orientiert ist. Das Netz findet sich bei den untersuchten Tieren in drei verschiedenen Anordnungen, nämlich entweder in der Form eines einzigen queren Netzes in jedem Muskelsegment, entsprechend der Krauseschen Grundmembran; oder als zwei Netze, entsprechend den Grenzlinien zwischen den einfachbrechenden und doppeltbrechenden Querstreifen; oder endlich als ein dreifaches Netz, von denen das eine der Krauseschen Grundmembran, die beiden anderen den oben genannten Grenzlinien entsprechen. Die drei Netze hängen untereinander durch zahlreiche Fäden zusammen, welche der Längsachse der Muskelfaser parallel laufen. In betreff dieser binnenzelligen Netze an den untersuchten Insekten, die ja teilweise dieselben waren, als die von Cajal studierten, konnte sich Veratti nicht von der Richtigkeit der Cajalschen Meinung überzeugen, dass die genannten binnenzelligen Horizontalnetze aus den Tracheen herkommen sollten. Veratti weist mit Bestimmtheit diese Cajalsche Auffassung als unrichtig zurück.¹⁾ — Was übrigens die morphologische Deutung dieses Netzwerkes anlangt, so sieht Veratti in demselben eine sarcoplasmatische Differenzierung und neigt ausserdem zu einem Vergleich derselben mit dem Golgischen Apparato reticolare der Nervenzellen. Diese letzte Auffassung teile ich mit Veratti; denn ich habe schon seit 1899 die Meinung verfochten, dass der Apparato reticolare meinem Trophospongium entsprechen muss. Bekanntlich werden auch die fraglichen Strukturen von Cajal und seinen Schülern als „appareils reticulaires de Golgi-Holmgren“ bezeichnet.

¹⁾ Eine ähnliche ablehnende Auffassung in betreff der fraglichen durch Chromsilber gefärbten Netze hatte auch Fusari (Accad. della scienze med. e nat. Ferrara 1894) ausgesprochen.

III. Eigene Beobachtungen an den quergestreiften Muskelfasern verschiedener Tiere.

A. Hymenopteren.

Die Trophospongien (die endozellulären Trachealendnetze) der Flügelmuskeln der ausgebildeten Insekten sind in so auffallender Weise für die verschiedenen Ordnungen charakteristisch, dass es nicht besonders schwierig ist, diese schon an dem Aussehen ihrer binnenzelligen Netze zu erkennen. Dagegen sind die übrigen Körpermuskeln der verschiedenen Insektenordnungen in betreff der Trophospongien einander sehr ähnlich.

Bombus — *terrestris* u. a. Arten. — Die Hummeln zeigen hinsichtlich der binnenzelligen Tracheen der Flügelmuskeln fast unvergleichlich einfache, handgreifliche und regelmässige Verhältnisse. Ich leite deshalb meine Beschreibung mit diesen Tieren ein.

Die Flügelmuskeln gehören, wie oben auseinandergesetzt wurde, den von Kölliker als „fibrillären“, oder v. Sieboldschen Muskelfasern bezeichneten Muskeln an. Ich habe diese Muskeln in zweifacher Weise behandelt. Teils nämlich habe ich das lebende Material durch Carnoys Alkohol-Chloroform-Eisessig konserviert, teils durch ein Bichromat-Osmium-Gemisch (besonders die Golgische Vorbehandlung zur Silberfärbung). Bei nachfolgender Färbung durch Eisenalaunhämatoxylin findet man an nach Carnoy konserviertem Material die kontraktile Materie in ihren einzelnen Teilen ausgezeichnet gefärbt, während man nur unter gewissen selteneren Umständen die Sarcosomen gleichzeitig zur Ansicht bekommt. An mit Bichromat-Osmium behandeltem Materiale dagegen treten nach Eisenalaunhämatoxylinfärbung vor allen Dingen die interstitiellen Körnchen sehr schön hervor, während die kontraktile Materie mehr in den Hintergrund tritt, jedoch nicht mehr, als dass man sich mit genügender Sicherheit darüber orientieren kann, in welchen Aktivitätszuständen die Säulchen sich eventuell befinden. Die Bilder der beiden Behandlungsarten komplettieren also einander in ausgezeichneter Weise. — Dass die Körner nur ausnahmsweise nach Carnoy-Konservierung hervortreten, muss darauf beruhen, dass sie durch die Fixierungsflüssigkeit verändert worden sind. Kölliker¹⁾ bemerkt

¹⁾ l. c.

ja auch hinsichtlich der chemischen Verhältnisse der Körner, dass sie durch Einwirkung verdünnter Säuren und Alkalien quellen und verblassen; durch Alkohol schrumpfen sie. Ich muss infolgedessen annehmen, dass der Eisessig der Konservierungsflüssigkeit die Körnchen so verändert, dass sie an den gefärbten Schnitten nicht zur Ansicht gebracht werden können. Jedoch kann man die Körner auch an dem fraglichen Materiale herstellen, und zwar bei den Kontraktionszuständen der Muskelfasern, an meinen zugänglichen Präparaten wenigstens nirgends bei andern Zuständen. Die Körner, die man aber hierbei sieht, sind viel weniger umfangreich als bei denselben Zuständen an dem Bichromat-Osmium-Materiale und zeigen auch teilweise andere Charaktere, was wohl auf die schrumpfende Einwirkung des Alkohols zu beziehen ist. — Dass indessen die Körner durch Carnoys Gemisch in kontrahiertem Zustande und nicht in anderen Zuständen herstellbar sind, muss wohl dahin weisen, dass sie nicht durchaus dieselbe Zusammensetzung besitzen durch alle Phasen der Aktivität der Muskelfaser.

Ich habe mehrere Exemplare von Hummeln untersucht, die durch das Carnoysche Gemisch konserviert waren, und bei sämtlichen habe ich als ein sehr oft wiederkehrendes Bild der Muskelsäulchen ein Stadium gefunden, das sich zwischen Extension und Kontraktion befindet. Dies Verhalten hängt wohl davon ab, dass ich die Tiere augenblicklich nach dem Einfangen behandelt habe, als noch die Flügel in Bewegung waren. Extensionsstadien sind etwas weniger allgemein. Bei denselben tritt am allgemeinsten ein ziemlich breites Qh hervor. J ist breit. Eine Nebenscheibe habe ich nicht sehen können. Dagegen ist Q an jeder Seite des Qh nicht selten in zwei gleich dicke Segmente gespalten. Z ist sehr deutlich und breit.¹⁾ Das oben angedeutete Zwischenstadium zwischen Extension und Kontraktion wird gekennzeichnet durch ein ebenfalls breites Qh. Die durch Hämatoxylin färbbare Materie von Q färbt sich etwas schwächer als bei Extension und hat sich bis an Z ausgebreitet. Z ist verdickt. Ich habe ganze Muskelfelder von diesem Stadium okkupiert gesehen (Taf. XIII, Fig. 1). Bei dem

¹⁾ Ich kann bei dieser Beschreibung zu den Figg. 11, 12 und 13 (Taf. XIII) hinweisen, obwohl sie Flügelmuskelfasern von *Dytiscus* wiedergeben. Die Verhältnisse stellen sich nämlich sehr ähnlich bei allen „fibrillären“ Flügelmuskeln.

Übergang in Kontraktion werden die Segmente der Säulchen von Qh aus immer blasser. Die letzte durch Hämatoxylin färbbare Materie bleibt an dem dicken und intensiv gefärbten Z noch einige Momente erhalten, bis dieselbe auch verschwunden ist, und der sog. Kontraktionsstreifen steht zurück. Dass dieser letztere an den fraglichen Muskeln zunächst nur Z entspricht, möchte ich glauben. Absolut sicher ist er jedenfalls nicht derselben Natur als der entsprechende Streifen an den übrigen Muskeln der Insekten, die, soweit ich sehen kann, mit den Skelettmuskeln der höheren Tiere identisch sind.

Die an den fraglichen Muskeln auffallend groben Kolumnen liegen mehr oder weniger deutlich faszikelweise zusammen; die einzelnen Faszikel oder sekundären Kolumnen sind durch longitudinale sarcoplasmatische Septen voneinander geschieden. Innerhalb dieser letzteren liegen teilweise die vergleichsweise kleinen, langgestreckten Muskelkerne eingebettet. Innerhalb derselben können auch, wie wir weiter unten sehen werden, gröbere intrazelluläre Tracheenzweige in horizontaler oder transversaler Richtung verlaufen, um hiervon ihre feinsten Verzweigungen in die Faszikel hineinzusenden. Wie oben hervorgehoben, lässt es sich bei der Konservierung durch das Carnoy'sche Gemisch nicht eruieren, wie das Sarcoplasma eigentlich zusammengesetzt ist. Nach Färbung durch Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange bekommt man nur eine diffuse Färbung der sarcoplasmatischen Interstitien, besonders durch Orange tingiert. Nur die Krauseschen Grundmembranen werden durch Säurefuchsin in gewissen Fällen deutlich gefärbt. Indessen gelingt es, wie schon oben bemerkt, bei Kontraktionszuständen durch Carnoy-Konservierung und Färbung durch Eisenhämatoxylin auch sarcoplasmatische Granulationen zur Ansicht zu bringen. Sie sind doch vergleichsweise sehr klein, liegen aber ziemlich regelmässig angeordnet zwischen den Kolumnen, indem sie bei Längsschnitten als zwei gleichgrosse Körnchen zwischen zwei Krauseschen Grundmembranen auftreten (s. Taf. XIII, Fig. 2; Fig. 3 stellt einen Querschnitt dar).

Indessen kann man sich durch die genannte histologische Behandlungsweise bei weitem keinen so vollständigen, klaren und übersichtlichen Einblick verschaffen in das wahre Verhalten der Sarcosomen, als durch Bichromat-Osmium-Konservierung und

Färbung durch Eisenhämatoxylin. Durch diese Behandlung treten die interstitiellen Körner oder Sarcosomen in ausserordentlich schöner Weise hervor, und man findet dabei, dass die Schilderungen derselben, die Kölliker¹⁾ und Cajal²⁾ geliefert haben, in gewisser Hinsicht genau mit den Befunden zusammenfallen, die man an in solcher Weise behandelten Präparaten von den Hummeln machen kann. Waren indessen die genannten Forscher der Meinung, dass das sonderbare Bild dieser Körner, das sie in so übereinstimmender Weise beschrieben haben, das regelmässige für die „fibrillären“ Flügelmuskeln der Insekten sein sollte, so sind sie nicht in völligem Rechte gewesen. Für gewisse Zustände der Flügelmuskeln können sie passen, nicht aber für alle funktionellen Stadien dieser Muskeln. Meinerseits habe ich zwei verschiedene Typen der Sarcosomen bei den Hummeln wie auch bei „fibrillären“ Flügelmuskeln im allgemeinen auseinander zu halten. Beide Formen können an verschiedenen Muskelfasern desselben Präparates zu Tage treten; und kann also die ungleiche Gestalt derselben nicht allein aus einer ungleichen Behandlungsart hergeleitet werden. Desgleichen treten die Typen an meinen Präparaten in charakteristischer Verbindung mit bestimmten Stadien der kontraktilen Materie hervor. Die eine Form, die genau mit der von Kölliker und Cajal näher beschriebenen zusammenfällt, tritt bei ihrer exquisiten Gestalt ausschliesslich an vollständig kontrahierten Muskelfasern hervor, wo die interstitielle amorphe Flüssigkeit sehr stark reduziert zu sein scheint und infolgedessen die geformten Teile dicht aneinander gelagert sind. Neben der anderen Form dagegen begegnet man Extensionsstadien und Übergangsstadien der Kolumnen. Auch Kontraktionszustände sind gelegentlich zu sehen, jedoch nur binnen einzelnen Kolumnen und dann auch nicht in ihrer völlig ausgeprägten Gestalt. Die geformten Teile der Muskelfaser liegen in diesen Stadien bedeutend lockerer. Es ist bei der erstgenannten Form bei vollständiger Kontraktion ganz auffallend, dass die hellen Streifen oder Zwischenräume zwischen den Körnern das Negativ der Trophospongien oder der intrazellulären Trachealendnetze darstellen; oder mit anderen Worten: die in diesem Stadium vorhandenen Körner der „fibrillären“ Flügelmuskeln füllen alle Interstitien

¹⁾ l. c.

²⁾ l. c.

zwischen den Kolumnen und den diese netzförmig umspinnenden Trophospongien fast völlig aus. — Kölliker und wohl auch Cajal haben die Körner als mit Sehnenzellen zunächst vergleichbar beschrieben, also aus einem Körper bestehend, aus dem flügelartige Fortsätze sich entwickelt haben, die rinnenförmig die Muskelsäulchen umfassen und die nach Cajal direkte Verbindungen der Körner in transversaler Richtung herstellen. Bei den Hummeln sind die Körner in dem fraglichen Zustande der Muskelfasern sehr oft miteinander in so ausgiebiger Weise verschmolzen; dass sie fast kontinuierliche horizontale Scheiben darstellen. Nur an einzelnen Stellen kann man eine in schiefer oder longitudinaler Richtung (bei dem Längsschnitte) gehende Spaltung in kleinere Segmente wahrnehmen. Diese Scheiben werden an der Höhe des Hensenschen Streifens, wo die transversal angeordneten Trophospongien ihren Platz haben (s. unten!), durch einen deutlichen Spaltraum voneinander geschieden. Eigentlich sind die Scheiben doppelt, indem sie an der Höhe der Krauseschen Grundmembran durch einen sehr feinen, hellen, horizontalen Streifen in zwei Blätter geteilt werden. Die Scheiben sind am dicksten (die Körper der Körner — Kölliker, Cajal), wo mehrere Kolumnen zusammenliegen, am dünnsten (die Flügel- fortsätze — Kölliker, Cajal), wo zwei Säulchen aneinander stoßen. An den Längsschnitten der Muskelfaser treten die Sarcoplasmascheiben als transversale Bänder hervor, die zwischen den Säulchen knötchenförmig verdickt sind (Taf. XIII, Figg. 16 u. 17). Durch diese horizontalen paarigen Sarcoplasmascheiben bekommt die Muskelfaser im Längsschnitte ein quergebändertes Aussehen, das also nicht von der Segmentierung der Säulchen zunächst abhängt. An Querschnitten stellen diese Körner ein Wabenwerk her, dessen Maschen von den Säulchen ausgefüllt werden. — Indessen kann man auch Muskelfasern an demselben Tierkörper antreffen, wo die Säulchen allerdings durch ihr Aussehen eine Kontraktion zeigen, aber die Segmente der Kolumnen etwas höher sind als bei dem eben besprochenen Moment, und wo anstatt mehr kontinuierlicher Sarcoplasmascheiben überall mehrere isolierte Körner auftreten mit flügelartigen Fortsätzen, die jedoch dieselbe Orientierung beibehalten als vorher. In diesen Fällen liegen die Säulchen etwas lockerer. Es tritt mehr amorphe ungefärbte Substanz zwischen den geformten Teilen auf. Dieses

Stadium geht sukzessive in ein Stadium über, wo die Körner ausserst zahlreich und durchaus rundlich sind und die Säulchen sich voneinander geschoben haben. Beachtet man hierbei das Aussehen der Säulchen, so kann man — gewöhnlich an verschiedenen Gebieten der Muskelfaser — finden teils breite Kolumnen mit Kontraktionsstreifen, teils, und sehr allgemein, Kolumnen, die an das oben erwähnte Zwischenstadium zwischen Kontraktion und Extension gewissermassen erinnern (d. h. deutliches Qh, breites Q, kaum wahrnehmbares J und breites Z), teils endlich und oft in direkter Fortsetzung dieser letzteren mit deutlichen Zeichen eines extendierten Zustandes (d. h. ein deutliches Qh, deutliches Q, breites J, deutliches Z). Es ist aber an ähnlich aussehenden Muskelfasern ganz auffallend, dass die runden Körnchen, die den Säulchen zunächst anliegen, sich sehr regelmässig längs der Oberfläche derselben aneinander reihen können und zeigen dabei denselben Durchmesser wie die resp. Kolumnen. Am häufigsten lagern sie sich deutlich paarweise, von jedem Paar je ein Körnchen an jeder Seite des Z-Horizonts. Wie gesagt, ähneln gewisse dieser Säulchen dem oben genannten Zwischenstadium zwischen Kontraktion und Extension. Bei genauerer Beobachtung (Taf. XIII, Fig. 18) findet man aber, dass Q kein regelrechtes Segment des Säulchens bildet, sondern einen auffallenden granulären Charakter besitzt, indem an jeder Seite von Z und demselben dicht angelagert ein oft im Zentrum etwas blasserer Körnchen auftritt, das dem der Oberfläche anliegenden Körnchen oft genau entspricht, aber doch innerhalb des Säulchens lokalisiert ist. An den extendierten Säulchen bildet auch Q kein regelrechtes Segment derselben, sondern stellt ein halbkugelförmiges Gebilde dar, das der einen Hemisphäre der oben genannten Körnchen genau entspricht (Taf. XIII, Fig. 18), während J durch ein Undeutlicherwerden der anderen Hemisphäre derselben zustande gekommen ist. Es kann soweit gehen, dass von der persistierenden Hemisphäre nur ein schalenförmiges Gebilde zurückbleibt. An demselben Tiere habe ich weiter Muskelfasern gefunden, bei denen die interstitiellen runden Körnchen weniger zahlreich sind und gleichzeitig die Säulchen etwas dichter liegen. Die Körnchen bewahren auch hier gern ihre reihenartige Anordnung (Taf. XIII, Fig. 19) und liegen an der Oberfläche der Säulchen paarweise, die Körnchen an jeder Seite von Z. Die Säulchen zeigen auch hier Zeichen

der Extension oder sind mit grossen Körnchen an jeder Seite des Z versehen. Q füllt aber bei der Extension fast den ganzen Durchschnitt des Säulchens aus und zeigt eine deutliche Zusammensetzung aus einer doppelten Reihe von regelmässig vier kleinsten Körnchen. Muskelfasern dieses Aussehens können in betreff dichter Lagerung der Säulchen und geflügelter Körnchen einen Übergang zu der typischen Kontraktion herstellen (Taf. XIII, Fig. 19 links). Hierbei zeigen jedoch die Säulchen ausschliesslich die Zeichen der Extension. Zuletzt will ich hinzufügen, dass eine direkte Kontinuität zwischen den der Oberfläche der Säulchen angelagerten Körnchen und den zu ihrer Lage entsprechenden körnchenartigen Gebilden innerhalb der Säulchen oft ziemlich leicht zu sehen ist. — Diesen Befunden hätte ich eigentlich noch viele hinzuzufügen. Ich beabsichtige indessen alle diesbezüglichen Beobachtungen in einer besonderen Arbeit niederzulegen. Nur möchte ich hier darauf hinweisen, dass ich — wie ich weiter unten darlegen werde — an den Flügelmuskeln gewisser Lepidopteren interessante Befunde habe machen können, die meine Ansichten, die ich mir infolge dieser Ergebnisse gebildet habe, recht gut stützen. Ich bin nämlich immer mehr zu der Überzeugung gelangt, dass die hier erwähnten Befunde dahin zu deuten sind, dass während der Extension der Flügelmuskeln Substanzen aus den Sarcosomen den Säulchen direkt einverleibt werden, um bei der Kontraktion verbraucht zu werden; dass die Färbbarkeit der Säulchen durch Eisenhämatoxylin von einer Materie abhängig sein muss, die aus den Sarcosomen zugeführt wird. — Das Charakteristische der Flügelmuskelfasern scheint mir zu sein, dass die Sarcosomen sich zu den Querscheiben in nächste Beziehung setzen.

Ich habe mir selbstverständlich bei den Bildern der durch Eisenhämatoxylin gefärbten, granulären, innerhalb der Säulchen gelegenen Körperchen die Frage vorgelegt, ob nicht dieselben möglicherweise mit den Extraktionseffekten zusammenhängen könnten, die Heidenhain¹⁾ bei der genannten Färbung der gestreiften Muskelfasern näher beschrieben hat. Heidenhain erwähnt, wie bekannt, dass bei der Extraktion des Eisenhämatoxylins Q in zwei immer kleiner werdende, symmetrisch gestellte Abschnitte zerfällt, welche auf rundliche Granula zu-

¹⁾ Über die Struktur des menschlichen Herzmuskels. Anat. Anzeiger, Bd. 20, 1901.

sammenschrumpfen. Diese mikrosomenähnlichen Gebilde entsprechen den dichten Randteilen von Q und kommen lediglich als Extraktionseffekt zustande durch einen Prozess, den er als den „Prozess der Einengung der Konturlinien“ bezeichnet. In Anbetracht der wahren Natur der Eisenhämatoxylinfärbung, indem dieselbe von der physikalischen Dichtigkeit des Gewebsteiles oder des Zellteiles vielfach abhängt, musste man jedenfalls bei der „Einengung der Konturlinien“, wodurch granuläre Gebilde entstehen, voraussetzen, dass die Gebilde die Farbe beibehalten, die am dichtesten sind. Bei den von mir vorgelegten Bildern können die Körnchen der Säulchen genau solchen entsprechen, die der Oberfläche der letzteren anliegen; und ein Zusammenhang zwischen beiden lässt sich hier und da nachweisen. Desgleichen ist ja die Art der Abblassung der Körnchen innerhalb der Säulchen sehr eigentümlich, indem dieselbe mit der Hemisphäre des Körnchens beginnt, die dem Z zunächst liegt, und von da weiter gegen Qh hinschreitet, so dass endlich von der anderen Hemisphäre nur eine schalförmige Halbkugel übrig bleiben kann¹⁾. Das fragliche Körnchen wird also nicht durch eine konzentrische Einengung verkleinert, was man ja in dem Falle voraussetzen müsste, dass das Körnchen nur durch eine einengende Extraktion der Lackfarbe zustande kommen sollte. Hierzu ist noch daran zu erinnern, dass an dem equisiten Extensionsstadium die beiden Hälften von Q nicht einheitlich sind, sondern aus kleinsten Körnchen zusammengesetzt sind, die in einer bestimmten Anzahl auftreten.

Im Anschluss an die oben erwähnte halbmondförmige Umgestaltung der Körner innerhalb der Säulchen, möchte ich darauf hinzeigen, dass Kolliker²⁾ eine ähnliche Formveränderung der interstitiellen Körnchen bei Quellung und teilweiser Lösung derselben nachgewiesen hat. Kolliker äussert u. a.: „Obschon dieselben (die Körner) aus einem weichen Stoffe bestehen, wie ihr Quellen in Wasser und ihr Schrumpfen in Alkohol und Chromsäure beweist, so sind dieselben doch ungemein

¹⁾ Später, während des Druckes dieser Arbeit, habe ich beobachtet, dass dieses halbmondförmige Aussehen im Zusammenhange mit einer eigentümlichen Anschwellung des Zf zu einer ovalen körnchenartigen Bildung stehen kann.

²⁾ l. c.

schwer löslich. Am meisten wirkt noch Wasser auf dieselben, in welchem die Körner ungemein quellen und zu Bläschen mit deutlicher aber zarter Membran sich umwandeln. Hierbei kommt der Inhalt meist in Form eines Halbmondes an eine Seite zu liegen und erleidet offenbar eine teilweise Lösung, ja in einzelnen Fällen schien derselbe ganz zu schwinden.“ Eine ähnliche eigenartige Organisation der Drüsengranula hat bekanntlich M. Heidenhain an der Beckendrüse der Tritonen als der erste beschrieben.

Bekanntlich hat schon vorher u. a. Arnold¹⁾ auf eine granuläre Zusammensetzung der Muskelsäulchen hingewiesen. Er sagt u. a., dass aus seinen Befunden geschlossen werden muss, „dass die sogenannten Muskelfibrillen aus Körnern und zwar verschiedenartigen, sowie aus Zwischensubstanz aufgebaut sind“. Arnold scheidet zwei Arten von Körnern in den Muskelfasern aus, nämlich die in Sarcoplasma eingelagerten — die Sarcosomen — und die in den Säulchen auftretenden — die Myosomen. „Als solche wären zweifellos die in der anisotropen Schicht der Muskelfibrillen enthaltenen Körner aufzufassen; zweifelhaft bliebe vorerst die Stellung der Körner, welche in der isotropen Schicht gelegen sind.“ Inwieweit nun aber die von Arnold beobachteten Körner mit den von mir oben demonstrierten zusammenfallen, möchte ich bis auf weiteres dahin gestellt sein lassen.

Man ist wohl immer mehr zu der Ansicht gelangt, dass fermentative Prozesse eine wichtige Rolle bei den Kontraktionsphänomenen in der Tat spielen müssen. Wäre meine Vermutung richtig, dass von einer ursprünglich sarcoplasmatischen granulären Materie die Rede sein sollte, die dem Säulchen während der Extension zugeführt wird, um während der Kontraktion ausgelöst zu werden, so sollten ja die Muskelphänomene den sekretorischen Phänomenen der Drüsen ihrer inneren Natur nach ziemlich nahe kommen.

Von meinem Standpunkt ausgehend in betreff der Deutung meiner Befunde über das reziproke Verhalten der Sarcosomen und der Säulchen, könnte man annehmen, dass das Stadium, wo grosse Körnchen an jeder Seite vor Z auftreten, in der Tat ein

¹⁾ Über Struktur und Architektur der Zelle. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 52, 1898.

intermediäres Moment in der Restitution nach einer vollendeten Kontraktion herstellen sollte.

Wir wenden uns jetzt zu der Frage nach den Trophospongien, d. h. den intrazellulären Tracheenverzweigungen der fraglichen Muskelfasern. Wie wir oben bei der historischen Darstellung erfahren haben, hat schon Ramon y Cajal¹⁾ diese trachealen Endverzweigungen durch die Chromsilbermethode nachgewiesen und dieselben als ein kontinuierliches horizontales Netz in der Höhe des Hensenschen Streifens in der Mitte der Querscheibe beschrieben. Er konnte indessen nicht feststellen, ob die trachealen „Kapillaren“ solid oder kanalisiert wären. Ein nachfolgender Forscher, Veratti,²⁾ dagegen konnte sich davon nicht überzeugen, dass Cajal in seinem Rechte war, als er diese perikolumnären Fadennetze als den Tracheen zugehörend auffasste. Veratti meinte anstatt dessen, dass diese Netzwerke aus einer sarcoplasmatischen Differenzierung hervorgegangen wären und mit den Tracheen nichts Gemeinsames haben könnten. Über die Tracheen der Flügelmuskeln der Insekten hatte doch Veratti, so weit ich mich habe überzeugen können, keine Untersuchungen vorgenommen.

Die Flügelmuskeln von *Bombus* sind in der Hinsicht von grossem Belang, dass man durch die Chromsilbermethode, wie ich dieselbe benutzt habe, einerseits ausschliesslich die kutikulären Tracheenröhrchen, andererseits daneben die protoplasmatischen Teile der Tracheenzweige sehr leicht zur Ansicht bringen kann. Taf. XIV, Fig. 28 zeigt eine Abbildung eines Längsschnittes durch eine Flügelmuskelfaser, wo ausschliesslich die kutikulären Teile der Tracheen durch die Chromsilbermethode gefärbt worden sind, und zwar in rußschwarzer Farbe. Dicht ausserhalb der Faser tritt ein längsgeschnittener Tracheenzweig auf, der mit einem Spiralfaden versehen ist. An dem freien Rande der Muskelfaser gibt er gröbere und feinere Zweige ab, die in die Faser transversal hineindringen und hier sich dichotomisch teilen. Die feinsten Verzweigungen, die oft einen mehr oder weniger deutlichen wellenförmigen Verlauf zeigen und auch nicht selten zu zwei oder mehreren beisammen liegen können, gehen teils transversal oder horizontal, teils weichen sie in nahe-

¹⁾ l. c.

²⁾ l. c.

liegenden Ebenen ab. Es ist mir nicht möglich gewesen, festzustellen, ob die feinsten kutikulären Zweige noch Lumen besitzen oder nicht. Ich möchte doch annehmen, dass es in der Tat der Fall ist. Es ist darauf zu achten, dass in diesen Fällen, wo ausschliesslich die kutikulären Anteile der Tracheen gefärbt hervortreten, auch das Sarcolemma immer ungefärbt ist. Taf. XIV, Fig. 29 zeigt, wie sich die intrazellulären Tracheen bei derselben Färbung verhalten an quergeschnittenen Muskelfasern. Sie verlaufen in verschiedenen Richtungen, hauptsächlich radiär, in die Faser hinein, ohne besondere Beziehungen zu den einzelnen Kolumnen erkennen zu lassen.

Es ist in anderen Fällen der Chromsilberfärbung sehr allgemein, dass während in den periphersten Teilen der Faser die Tracheen in ähnlicher Weise gefärbt worden sind, wie ich es oben demonstriert habe, an den tiefer in der Faser gelegenen Teilen der Tracheenverzweigungen neben den kutikulären Bildungen auch die protoplasmatischen mitgefärbt hervortreten, und zwar in kaffeebraunem Tone. An den Stellen, wo die rußschwarzen kutikulären Tracheenteile in den kaffeebraunen übergehen, findet man, wie das gefärbte Protoplasma als eine Ablagerung an der Oberfläche der kutikulären Bildungen hervortritt (Taf. XIV, Fig. 30). Die protoplasmatischen Teile der Tracheen haben, vor allem an den gröberen Zweigen, Neigung, sich wie eine Schwimnhaut zwischen Zehen, zwischen den Tracheenröhren zu verbreitern. Was bei der vollständigen Färbung der intrazellulären Tracheen gleich in die Augen fällt, ist, dass zuerst bei der Mitfärbung des Protoplasmas der Tracheen ein wahres perikolumnäres Netz zustande kommt, ein Netz, das äusserst regelmässig und sehr dicht durch seine Zweige die Säulchen an der Höhe jeder Mittelscheibe, oder der Mitte des Hensenschen Streifens umgreift (Taf. XIV, Fig. 30). Bei der Golgifärbung der fraglichen Muskelfasern werden oft die Kraus'schen Grundmembranen durch ein körniges Chromsilberpräzipitat markiert (Fig. 30 bei G), infolgedessen man sich leicht über die horizontale Lage des Trachealendnetzes (des Trophospongiums) orientieren kann. Die einzelnen Teile des Terminalnetzes der intrazellulären Tracheen, das ein Fadenwerk um die einzelnen Säulchen herum bildet, enthalten also generell keine Kanälchen, sondern sind solide fadenförmige Fortsätze des Protoplasma der Tracheen.

Taf. XIV, Fig. 32 zeigt, wie sich eine vollständige Färbung des Trachealendnetzes an quergeschnittenen Muskelfasern präsentiert. Jedes Säulchen wird von dem Protoplasmanetze der intrazellulären Tracheen umgeben.

Hat sich die Chromsilberfärbung in betreff der protoplasmatischen Teile der Tracheen bis an die extrazellulären Tracheen ausgedehnt, so bekommt man Bilder, wie sie Taf. XIV, Fig. 31 wiedergibt. Dabei hat sich konstant auch das Sarcolemma mitgefärbt; und man findet überall, wie die periphersten Fäden des Trachealendnetzes sich durch etwas verbreiterte Füßchen an dem ähnlich gefärbten Sarcolemma direkt anheften.

Ich habe oben erwähnt, dass die Kerne der Muskelfasern teilweise innerhalb longitudinal verlaufender sarcoplasmatischen Septen, die die Fasern mehr oder weniger deutlich in Bündelchen zerteilen, ihre Lage haben. Von den gröberen perizellulären Tracheen gehen Zweige ab, die in diese Septen hineindringen und hier in transversaler Richtung verlaufend feinere Zweige abgeben, die an der Bildung des Terminalnetzes teilnehmen (s. Taf. XIV, Fig. 30 bei S—S).

Bilder der Art, die ich oben demonstriert habe, müssen mit dringender Notwendigkeit die Auffassung dahin leiten, dass die Tracheen der Flügelmuskeln von *Bombus* in die Fasern hineindringen, dass sie hier ein dichtmaschiges protoplasmatisches und kontinuierliches Fadennetz bilden, das die Säulchen umfasst an der Höhe des Hensenschen Streifens; dass endlich das Sarcolemma in innigster Verbindung mit dem endozellulären Trachealsystem der Muskelfaser steht.

Die übrigen Thoraxmuskeln zeigen ganz andere Charaktere sowohl in betreff der Muskelsäulchen und der Sarcosomen, als auch der intrazellulären Tracheenverzweigungen. — Behandelt durch Carnoy's Flüssigkeit und Eisenhämatoxylin-Säure-Fuchsin-Orange zeigen die Schnitte durch diese Muskelfasern eine grosse Ähnlichkeit mit den quergestreiften Skelettmuskelfasern höherer Tiere, nur dass die Kerne innerhalb einer oft breiten zentralen Säule von Sarcoplasma liegen (Taf. XIII, Fig. 4 und 5). Die Kolumnen sind äusserst dünn und dicht stehend. Bei einer gewissen Art dieser Fasern wird die kontraktile Substanz, wie allgemein bekannt, durch sarcoplasmatische Septen in konzentrische Lamellen eingeteilt. — In der Mitte des Q tritt nicht selten bei Extension

ein mehr oder weniger deutliches Qh hervor. Keine Nebenscheibe habe ich sehen können. Z ist gewöhnlich dünn. Bei Übergang in Kontraktion tritt eine deutliche Mittelscheibe hervor, während Q abgebleicht wird bis zu ihren Enden, die als Körnchen hervortreten. Die Krausesche Grundmembran tritt sehr distinkt hervor und hängt auch in deutlichster Weise mit dem sehr dünnen Sarcolemma zusammen. — Durch Behandlung der Muskelfasern mit dem Bichromat-Osmium-Gemisch und durch nachherige Färbung mit Eisenhämatoxylin können auch hier die Sarcosomen sehr gut sichtbar werden. Man findet hierbei, dass in extendiertem Zustande, im Vergleich mit den interstitiellen Körnern der Flügelmuskeln, sehr kleine Sarcosomen in zwei transversalen Reihen, je eine an jeder Seite der Grundmembran, angeordnet sind. Sie entsprechen deutlicherweise den Granularen, die schon vorher Retzius,¹⁾ Rollet,²⁾ Cajal,³⁾ Schäfer⁴⁾ u. a. näher beschrieben haben. Mit einer Nebenscheibe haben sie deutlicherweise nichts zu tun. Bei der Kontraktion werden die beiden Reihen aneinander gerückt, während gleichzeitig die Körnchen etwas grösser werden und sich dicht aneinander lagern, wodurch ein körniges Cs zustande kommt. — Desgleichen wird man bei Extension vergleichsweise viel gröbere Körner gewahr, die in der Höhe von Q auftreten. Sie sind aber inkonstant und in keiner mehr auffallend charakteristischen Weise angeordnet. Vielleicht könnte durch genaueres Studium dieser Körner eine gewisse Periodizität ihres Auftretens nachgewiesen werden. Da indessen die fraglichen strukturellen Verhältnisse mit unvergleichlich grösserer Deutlichkeit und in prinzipiell ähnlicher Weise an entsprechenden Muskelfasern der Coleopteren hervortreten, weise ich auf die bezüglichen Befunde bei diesen Tieren weiter unten hin.

Es ist von grossem Interesse, zu erfahren, dass die mehr regelmässig angeordneten Körner in einer doppelten Reihe und zwar beiderseits der Grundmembran auftreten; denn, wie unten gezeigt werden wird, sind die trachealen Endnetze (die Trophospongien) in ähnlicher Weise orientiert.

¹⁾ l. c.

²⁾ l. c.

³⁾ l. c.

⁴⁾ l. c.

Die Golgi-Bilder dieser Muskelfasern sind, wie angedeutet, ganz anderer Art als diejenigen der Flügelmuskeln. Die trachealen Endnetze beziehen sich doch auch hier zu den Muskelsäulchen, welche sie netzförmig umfassen. Infolge der sehr grossen Dünnhheit der Säulchen sind doch die Netzmaschen ausserordentlich schmal; und deshalb treten die transversalen Netze an Längsschnitten wie Pünktchenreihen hervor (Taf. XIV, Fig. 33). Indessen liegen die Tracheal-Endnetze nicht in der Höhe des Hensenschen Streifens, sondern treten an beiden Enden der Querscheibe, oder vielleicht richtiger ungefähr der Mitte des isotropen Bandes entsprechend, hervor. Die paarigen Endnetze können sowohl längs der Oberfläche von Q als von J durch längslaufende Fädchen hier und da in gegenseitiger Verbindung stehen. An mehreren Stellen habe ich gesehen, und ich glaube fast, dass dies Verhalten in der Tat sehr allgemein sein dürfte, dass die an beiden Seiten der Grundmembran liegenden Endnetze dicht an dem Sarcolemma zu einem einfachen Fädchen zusammenfliessen, das in dieses Häutchen, in der Höhe der Grundmembran, direkt übergeht. Die Muskelfasern werden nur von sehr wenigen röhrchentragenden Tracheenzweigen durchdrungen. Diese dringen durch die fibrilläre kortikale Zone der Faser transversal in die zentrale sarcoplasmatische und kernführende Zone hinein (Taf. XIV, Fig. 33). Hier teilen sie sich, auf- und herabwärts steigend T-förmig, und die beiden längslaufenden Zweige geben sehr kurze Ästchen ab, die entweder gabelförmig sich teilend mit ihren Fädchen in die Endnetze übergehen oder auch direkt mit den letzteren sich verbinden, die an jeder Seite der Grundmembran orientiert sind.

Die Tracheen, welche die einzelnen Muskelfasern versehen, lösen sich in feinere Röhrchen auf, die sich spiralig um die Fasern herumwinden, dabei sehr oft anfangs faszikelweise zusammenlaufend. Diese die Fasern umspinnenden Tracheenröhrchen, welche die spärlichen in die Muskelfasern hineindringenden Zweige abgeben, liegen in dem Sarcolemma eingebettet (vergl. Taf. XIV, Figg. 43 und 44). Wir haben oben erfahren, dass an den Tracheenzweigen, die sich zu einer Muskelfaser begeben, das Protoplasma derselben kaffeebraun durch die Golgische Methode tingiert wird und dass dasselbe in der Regel durch schmalere oder breitere blätterige Verbreiterungen diese Zweige miteinander direkt verbinden kann, wie die Schwimnhaut die Zehen. Von ähnlichen protoplasma-

tischen Bedeckungen oder verbindenden Blättern kann man indessen in dem vorliegenden Falle nichts sehen; und man kommt daher ohne Zwang zu der Auffassung, dass das Sarcolemma, worin die fraglichen, die Muskelfaser umspinnenden Tracheenröhrchen eingebettet liegen, in der Tat aus dem Protoplasma dieser Röhrchen wenigstens teilweise herkommen muss. Diese Auffassung wird durch die Erfahrung noch mehr begründet, dass die trachealen Endnetze in das Sarcolemma direkt übergehen. Ich muss jedoch in diesem Zusammenhange bemerken, dass es mir bisher nicht gelungen ist, die feinsten Verzweigungen der umspinnenden Tracheen, die im Sarcolemma eingeschlossen liegen, näher zu verfolgen. Nur habe ich gesehen, dass aus den deutlich hervortretenden Tracheenzweigen feine Zweigchen in transversaler Richtung abgehen und zwar in der Höhe der Grundmembran. Wie diese Zweigchen sich weiter verhalten, habe ich nicht eruieren können. An gewissen Muskelfasern von *Locusta* lassen sich indessen diese strukturellen Verhältnisse in schönster Weise verfolgen. Ich verweise deshalb auf meine Beschreibung der Muskelfasern von *Locusta*. In betreff der Orientierung der trachealen Endnetze bei diesen Muskelfasern ist endlich von grosser Bedeutung, zu bemerken, dass die paarige Gruppierung derselben nur in extendiertem Zustande deutlich zu sehen ist, während in kontrahierten Zuständen sämtliche Quernetze auf gleicher Höhe zueinander stehen. Dies Verhalten ist nur aus der Voraussetzung erklärlich, dass die Quernetze sich während der Kontraktion zu den angehörenden Muskelsäulchen verschieben können.

Ehe ich die Besprechung der Muskeln von *Bombus* schliesse, möchte ich noch einen Befund hinzufügen, der mir von einem gewissen Interesse zu sein scheint. Bekanntlich sind die Tracheen bei guten Fliegern, die lange aushalten oder einen schwereren Körper besitzen, mit mehr oder weniger zahlreichen und grossen Ausweitungen, mit sogenannten Tracheenblasen, versehen, welche wohl zunächst mit den Luftsäcken der Vögel zu vergleichen sind. Bei tauchenden Insekten stellen sie einen hydrostatischen Apparat dar. Nach der allgemeinen Vorstellung erhalten sich in den Tracheenblasen die gewöhnlichen drei Schichten der Tracheen, nämlich die Basalmembran, die sogenannte Matrixschicht — Zellprotoplasma mit den Kernen — und das Chitinrohr — Cuticula, „Intima“ mit dem Spiralfaden. Nur wird an diesen Blasen die

„Intima“ sehr fein und glatt und bildet keinen Spiralfaden. Die Tracheenblasen stellen keine Endblasen dar, sondern sie finden sich in dem Verlaufe der Trachee, welche sich darüber hinaus fortsetzt. Ich habe nun an den Flügelmuskeln von *Bombus* ähnliche Tracheenblasen wiedergefunden, die sich den genannten Muskelfasern eng anschliessen. Durch dieselben können diese Muskelfasern wie von einer Lufttrommel umgeben werden (Taf. XIV, Fig. 34), die mehr oder weniger zahlreiche transversale Faltenbildungen zeigen kann. Die äussere, von der Muskelfaser abgewendete Wand der Blase zeigt nur undeutlich einen Spiralfaden. Dagegen ist die innere, der Faser eng anliegende Wand mit einem sehr deutlichen Spiralfaden versehen. Hier und da kann man das Sarcolemma von der Tracheenblase deutlich abgrenzen, an anderen und allgemein vorkommenden Stellen dagegen sind diese beiden Häutchen so eng miteinander verbunden, dass es unmöglich ist, dieselben auseinander zu halten (Taf. XIII, Fig. 6 und 7). Das Merkwürdigste ist indessen, dass die einzelnen Windungen des Spiralfadens nicht selten den Grundmembranen der Muskelfaser in ihrer Lage genau entsprechen (dieselben Figuren). — ein Verhalten, das wohl auch geeignet sein könnte, den intimen Zusammenhang der die Muskelfasern umspinnenden Tracheen mit dem Sarcolemma nachzuweisen. Aus der Tracheenblase gehen die in die Muskelfaser hineindringenden Tracheen hervor.

Bei *Vespa* (*germanica*, *rufa* etc.) und *Apis* (*mellifica*) findet man ähnliche strukturelle Verhältnisse sowohl an den Flügelmuskeln, als auch an den übrigen Thoraxmuskeln, wie bei den Hummeln.

Unter den Terebrantien der Hymenopteren habe ich einige Arten von Tenthridiniden untersucht. Ihre Flügelmuskeln scheinen denjenigen der oben erwähnten Hymenopteren zu ähneln. Doch muss ich bemerken, dass ich nur wenige Exemplare, die nicht nach der Golgischen Methode, sondern nach andern Behandlungsarten bearbeitet worden sind, habe näher studieren können. An nach Golgi behandeltem Material rufen die intrazellulären trachealen Endnetze ein sehr charakteristisches Bild hervor, das sich wesentlich von denselben Strukturen der Flügelmuskeln der Bienen, Hummeln und Wespen unterscheidet. Es

dringen in die Muskelfasern ziemlich grobe Tracheenröhren in transversaler Richtung hinein (Taf. XV, Fig. 38), die sich bald in ein Büschel feinerer Zweige auflösen. Diese Zweige biegen im longitudinalen Verlaufe um. Hierbei kann man diese weite Strecken verfolgen, bis sie endlich in sehr feine Fädchen auslaufen, die sich in das tracheale Endnetz verlieren. Dieses letztere ist sehr einfach und auch ausserordentlich regelmässig, indem es aus transversal angeordneten Netzen aufgebaut ist, die — wie es für die „fibrillären“ Flügelmuskeln im allgemeinen charakteristisch zu sein scheint — in ihrer Lage dem Hensenschen Streifen entsprechen. Die einzelnen Netze sind miteinander verbunden teils durch kürzere longitudinale Verbindungsfädchen, teils auch dadurch, dass sie aus den longitudinalen Tracheenzweigen hervorsprossen. Eine genaue Durchmusterung der Schnittserien der nach Golgi behandelten Muskelfasern legt ausserdem dar, dass die longitudinal verlaufenden intrazellulären Tracheenzweige miteinander vielfach anastomosieren.

Die übrigen Thoraxmuskeln ähneln denjenigen der schon oben behandelten Insektenformen:

Ich habe Larven von Cimbexarten mit der Chromsilbermethode untersucht. Die Muskelfasern sind (im Gegensatz zu dem allgemeinen Verhalten während der Larvenstadien — vergleiche weiter unten die Raupen) schon während dieses Entwicklungsstadiums mit ziemlich regelmässigen trachealen Terminalnetzen ausgestattet, die paarig mit je einem Netze an jeder Seite der Grundmembran an der Peripherie zu einem einfachen Fädchen in der Höhe der genannten Membran zusammenfliessen (Taf. XV, Fig. 39). Hier gehen sie in die feinen, mit kutikulären Röhrchen versehenen Tracheenzweige über, die, im Sarcolemma eingebettet, die Faser transversal umspinnen. Keine in die Faser hineindringenden Tracheenzweige habe ich beobachten können. Die Muskelfasern sind auch nicht deutlich in Faszikeln zerlegbar.

B. Dipteren.

Unter den Zweiflüglern habe ich Repräsentanten hauptsächlich aus der Unterordnung „Muscariae“ untersucht. Die Gattungen, aus denen ich Tiere gesammelt habe, sind — soweit

ich dieselben habe feststellen können — *Asilus*, *Musca*, *Volucella* und *Hämatoxypota*.

Ich habe bei der Besprechung der Flügelmuskeln der Hymenopteren hervorgehoben, dass die so äusserst regelmässige Anordnung der trachealen Endnetze bei diesen Tieren eine frappante bandartige Gestalt der Sarcosomen (an den Längsschnitten der Muskelfasern) hervorrufen könne und zwar bei solchen Zuständen, wo die geformten Teile der Muskelfasern infolge der Reduktion der amorphen, flüssigen Zellenbestandteile dicht aneinander gerückt sind. Die hellen Streifen, die man bei solchen Zuständen in den durch Eisenhämatoxylin gefärbten Muskelfasern beobachten kann und die transversal angeordnet sind, stellen in der Tat das Negativ der trachealen Endnetze dar. Dass wirklich letztere durch ihre Anordnung in hohem Grade auf die Gestalt der grossen Sarcosomen Einfluss haben können, geht auch unwiderleglich aus den Befunden bei den Dipteren hervor. Abgesehen von gewissen Dipterenformen scheint es nämlich das regelmässige zu sein, dass die Trophospongien oder die trachealen Endnetze sehr unregelmässig sind. In den Stadien der Aktivität der Flügelmuskelfasern, wo infolge der reduzierten amorphen Zellenbestandteile oder der Flüssigkeiten die geformten Teile aneinander gerückt sind, sind gewiss die Sarcosomen mit hügel förmigen Fortsätzen mehr oder weniger deutlich versehen, bilden aber auf Grund einer sehr unregelmässigen Form keine Querbänder, wie bei den Hymenopteren. Bei den Dipteren kann man weiter oft auf denselben Stadien ein negatives Bild ganzer trachealer Bäume innerhalb der mit Eisenhämatoxylin gefärbten Flügelmuskelfasern sehr schön beobachten (Taf. XIII, Fig. 21). Desgleichen möchte ich einleitungsweise bemerken, dass die Flügelmuskelfasern der fraglichen Insekten in der Regel auffallend dick sind.

Die Flügelmuskeln der Raubfliege *Asilus forcipula* sind den Flügelmuskeln der Hymenopteren sehr ähnlich mit bezug auf das Aussehen der Säulchen bei Carnoy-Konservierung und Färbung durch Eisenhämatoxylin - Säurefuchsin-Orange (vergl. Taf. XIII, Figg. 8 und 9). Die interessanten Veränderungen, welche die Muskelsäulchen bei Übergang aus Extension in Kontraktion weiter zeigen, werde ich in einer anderen Arbeit näher erwähnen.

An Querschnitten durch die Muskelfasern kann man sich leicht davon überzeugen, dass sehr oft grobe, selbst mit Spiralfaden versehene Tracheenröhren in die Fasern hineindringen. Sie liegen dabei innerhalb sarcoplasmatischer Septen, die die Faszikeln von Säulchen voneinander scheiden (Taf. XIII, Fig. 10). An solchen Schnitten kann man desgleichen sehen, dass die einzelnen Säulchen von feinsten Häutchen eingfasst werden. Ähnliche Häutchen wird man — obwohl weniger deutlich — gewahr an Längsschnitten. Sie dürfen nicht den trachealen Endnetzen entsprechen, sondern scheinen mir zu den von Merkel nachgewiesenen kolumnären Häutchen in Beziehung zu stehen.

Die Sarcosomen dieser Muskeln (durch Bichromat-Osmium und Eisenhämatoxylin hergestellt) sind oft sehr gross. Wie bei den Hymenopteren können sie entweder mehr rundlich (Taf. XIII, Fig. 20) oder auch mit flügel förmigen Fortsätzen ausgestattet sein. Die rundlichen Körner treten in den Stadien auf, wo die Muskelfasern mehr Flüssigkeit enthalten und die Säulchen infolgedessen locker liegen. Die mit Flügeln versehenen Körner dagegen treten bei den Zuständen auf, wo die geformten Bestandteile infolge geringer interstitieller Flüssigkeit dicht aneinander liegen. Im ersten Falle, wo die meisten Körner sehr unregelmässig sind, findet man doch auch solche, die sich der Oberfläche der Säulchen angereiht haben, und wird man dabei ähnliche körnchenartige Gebilde innerhalb der Säulchen gewahr wie bei den Hymenopteren. Im letzteren Falle liegen die Körnchen oft deutlich paarweise und zwar ein Sarcosoma an jeder Seite der Grundmembran. Abgesehen von den im Längsschnitte der Muskelfasern bandartigen Gebilden der Körnchen bei den Hymenopteren, erinnern also die Verhältnisse der Körnchen und der Säulchen in auffallend hohem Grade an dieselben Verhältnisse bei den eben genannten Tieren.

Die Flügelmuskelfasern von *Asilus* werden durch längs laufende sarcoplasmatische Septen, in denen die sehr kleinen und oft mit einem auffallend grossen Nucleolus versehenen Kerne ihre Lage haben, in Faszikel eingeteilt. Muskelkerne findet man auch dicht unter dem Sarcolemma.

In betreff der Golgi-Bilder der fraglichen Muskelfasern sind viele interessante Einzelheiten zu bemerken. Aus den Tracheen, welche die Muskelfasern in transversaler Richtung

umspinnen und die vielfach miteinander anastomosieren können, dringen, auch in horizontaler oder mitunter etwas schräger Richtung, feinere und gröbere Tracheenzweige, oft faszikelweise angeordnet, in die Fasern hinein, wo sie die Sarcoplasmasepten aufsuchen und in horizontaler Richtung die einzelnen Faszikel umweben (Taf. XV, Figg. 35, 36, 37). Liegen mehrere beisammen, so sind sie in der Regel durch blätterige protoplasmatische Brücken miteinander direkt verbunden. Diese Tracheen lösen sich in feinere Zweigen auf, die in die Faszikel eindringen und die auch durch Protoplasmablätter vereinigt sein können. Endlich gehen aus diesen transversal angeordneten Zweigen feinere Fäden hervor, die in longitudinaler Richtung umbiegen und als sehr lange Fäden die Faszikel durchlaufen. Aus dem Protoplasma dieser noch eine Cuticula tragenden Fäden, sowie auch aus den oben erwähnten protoplasmatischen Verbindungsblättern und überhaupt aus den protoplasmatischen Bedeckungen der Tracheenzweige der Muskelfasern gehen die äusserst feinfädigen und auch sehr dichtmaschigen trachealen Endnetze (die Trophospongien) hervor. Die Netzteile, die die Säulchen umspinnen und zwar in der Höhe des Hensenschen Streifens, stehen durch sehr zahlreiche longitudinale oder sehr allgemein schräg verlaufende Fädchen in Verbindung miteinander. Diese Verbindungsfädchen bedingen das unregelmässige Aussehen des Endnetzes. An tangentialgeschnittenen Muskelfasern kann man sehr oft in dem mikroskopischen Bilde grössere oder kleinere Stückchen des mitgefärbten Sarcolemma bekommen (Taf. XV, Fig. 36). Hierbei wird man gewahr, dass das Sarcolemma teilweise das blattförmig ausgebreitete Protoplasma der Tracheen zwischen den einzelnen Tracheenröhren darstellt.

Die übrigen thorakalen Muskeln von *Asilus* stimmen in ihrem allgemeinen Bau mit denselben Muskeln der Hymenopteren überein. Nur in betreff der Golgi-Bilder möchte ich eine Verschiedenheit erwähnen, weil sie für die Beurteilung des Sarcolemma und der trachealen Endnetze von nicht geringem Belang zu sein scheint. Wie an den entsprechenden Muskelfasern der Hymenopteren, werden die Muskelfasern von Tracheen umspinnen, die oft faszikelweise verlaufen und in dem dünnen Sarcolemma eingeschlossen liegen. Auch hier gewinnt man den bestimmten Eindruck, dass das Sarcolemma wenigstens zum Teil

eine blattartige Verbreitung des Protoplasma der umspinnenden Tracheen ausmacht (Taf. XVI, Figg. 43 u. 44). Man kann nämlich an den nach Golgi gefärbten Präparaten keine besondere Protoplasmaschicht in der nächsten Nähe der Tracheenröhren sehen, wie anderswo immer der Fall ist, sondern die kutikulären Röhren scheinen in dem kaffeebraun tingierten Sarcolemma eingebettet zu liegen. Wie an den entsprechenden Muskelfasern der Hymenopteren, ist es mir auch an den vorliegenden Muskelfasern nicht gelungen, festzustellen, wie sich die feinsten trachealen Verzweigungen innerhalb des Sarcolemma verhalten. Alles spricht jedoch dafür, dass sie sich ähnlich verhalten, wie in gewissen Muskeln von *Locusta*, wo man diese strukturellen Verhältnisse selbst in den feinsten Details studieren kann. Ich verweise deshalb auf meine Beschreibung der Muskelfasern von *Locusta* weiter unten. In die fraglichen Muskelfasern von *Asilus* dringen nun keine Tracheenröhrchen hinein, wie es doch an denselben Fasern der Hymenopteren der Fall sein kann; und die Tracheal-Endnetze, die auch hier paarweise und zwar an den beiden Seiten der Grundmembran auftreten, stehen ausschliesslich durch Vermittlung des Sarcolemma (oder der feinsten trachealen Endverzweigungen innerhalb derselben) mit den perizellulären Tracheen in Verbindung. Infolge des alleinigen Auftretens der Tracheal-Endnetze der Tracheen innerhalb der Muskelfaser, die, wie wenigstens die Golgi präparate erkennen lassen, von dem Sarcolemma auszugehen scheinen, werden diese Muskelfasern den Skelettmuskelfasern der Wirbeltiere schlagend ähnlich.

Die Flügelmuskeln von *Musca vomitoria* ähneln in ihrem allgemeinen Aussehen denjenigen von *Asilus* in hohem Grade. Ich habe auf Grund meiner bisherigen Erfahrungen keine Veranlassung, auf die Muskelsäulchen und die Sarcosomen näher einzugehen. Sie scheinen mir denselben Bildungen bei *Asilus* im grossen Ganzen zu entsprechen. Dagegen möchte ich die Golgi-bilder erwähnen. Die Tracheen, die an der Oberfläche der Muskelfasern und innerhalb der sarcoplasmatischen Septen derselben transversal verlaufen, senden Zweige in die einzelnen Faszikel hinein, die auch transversal verlaufen und sich gleich büschelförmig verzweigen (Taf. XV, Fig. 40). Diese noch Röhrchen tragenden, feinsten

Zweige biegen oft in longitudinaler Richtung um. Sowohl aus den transversalen als auch aus den longitudinalen Zweigen sprossen die feinsten, ausschliesslich protoplasmatischen Fädchen hervor, die das Terminalnetz erzeugen. Dasselbe ist in der Regel sehr unregelmässig, indem die Netzfädchen, die in der Höhe des Hensenschen Streifens die Säulchen umfassen, untereinander durch Fädchen sehr reichlich vereinigt sind, die in fast allen Richtungen verlaufen können.

Die übrigen thorakalen Muskelfasern zeigen wenig abweichende Verhältnisse von den Bildern, die man bei *Asilus* bekommt.

Ähnliche strukturelle Charaktere zeigen die Flügel-, resp. übrigen thorakalen Muskelfasern von *Volucella*.

Die Flügelmuskeln von den Bremsen *Hämatoptota* bilden schöne Übergänge zwischen den Charakteren der Flügelmuskeln der Hymenopteren einerseits und denjenigen der Dipteren andererseits. In den Stadien, wo die Säulchen und Sarcosomen infolge geringerer Flüssigkeitsansammlung in den Muskelfasern aneinander gerückt liegen, zeigen die Sarcosomen auf Längsschnitten ein bandartiges Aussehen wie bei den Hymenopteren. Die Körnchen der Fasern bieten überhaupt ein regelmässigeres Verhalten dar, als bei den oben erwähnten Dipteren. In Übereinstimmung hiermit haben auch die Bilder der trachealen Endnetze, die man durch die Chromsilbermethode bekommt, eine auffallende Ähnlichkeit mit denjenigen der Flügelmuskeln der Hymenopteren (Taf. XVI, Figg. 41, 42). Aus den transversal verlaufenden perimuskulären und aus den in den sarcoplasmatischen Septen (Taf. XVI, Fig. 41 bei s) auch transversal orientierten Tracheenröhren, die sich in vielfacher Weise durch protoplasmatische Blätter miteinander verbinden, dringen feinere Zweige in die Faszikel hinein, wo sie sich in transversaler Richtung teilen und, in Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei den Hymenopteren und abweichend von den übrigen Dipteren, ein ziemlich grobfädiges, horizontales und sehr regelmässiges Terminalnetz erzeugen, das die Säulchen in der Höhe des Hensenschen Streifens umfasst.

C. Lepidopteren.

Von diesen Insekten habe ich einige Tagfalter untersucht, wie *Pararge*, *Argynnis*, *Vanessa*, *Pieris*, *Coenonympha*, *Aporia*, unter den Schwärmern u. a. *Zygaena*, unter den Bombyciden und Noctuiden u. a. *Harpyia*, *Hadena*.

Wie oben hervorgehoben, hat Kölliker¹⁾ gegen van Gehuchten²⁾ bemerkt, dass auch unter den Schmetterlingen Arten zu finden sind, die wahre „fibrilläre“ Flügelmuskeln besitzen, während andere Arten solche Muskeln von allgemeinerem Aussehen haben. Infolge meiner Erfahrung in betreff der Lepidopteren bin ich imstande, Köllikers Bemerkung zu bestätigen, indem ich gewisse Arten mit echten „fibrillären“ Flügelmuskeln gefunden habe, während ich an anderen Arten eine eigene Zwischenform der Flügelmuskelfasern auffand, die eine vermittelnde Stellung einnehmen zwischen „fibrillären“ Fasern und gewöhnlichen thorakalen Muskelfasern. Die Charaktere dieser Muskelfasern hat übrigens schon vorher Cajal berührt. So weit ich aus dem mir zugänglichen Materiale schliessen kann, möchte ich glauben, dass gut aushaltende Flieger (wie *Argynnis*, *Vanessa*, gewisse Noctuen u. a.) mit „fibrillären“ Flügelmuskeln versehen sind, während träge, mehr oder weniger schlechte Flieger (wie *Coenonympha*, *Zygaena*, *Aporia*, *Pieris* u. a.) die besondere Zwischenform der Flügelmuskelfasern zeigen.

Unter den Schmetterlingen mit der angedeuteten Zwischenform der Flügelmuskelfasern wähle ich *Zygaena* aus. Am nach Carnoy konservierten Materiale treten nach Eisenhämatoxylin-Färbung die sehr dünnen Säulchen mit einem Aussehen hervor, das im grossen Ganzen mit demjenigen der gewöhnlichen Thoraxmuskelfasern identisch ist. Die Muskelfächer sind doch, wie überhaupt bei den Flügelmuskeln, niedriger als bei den Thoraxmuskeln, und die Säulchen sind einigermassen dicker. Desgleichen tritt ein Hensenscher Streifen auffallend oft, ja fast regelmässig auf. Z färbt sich weniger intensiv, ist doch, wenigstens oft, recht deutlich. An Osmium-Bichromat-Material und nach Färbung durch Eisenhämatoxylin können bei extendiertem Zustande Sarcosomen hervortreten, die sehr charakte-

¹⁾ l. c.

²⁾ l. c.

ristisch angeordnet sind und ein quergebändertes Aussehen hervorrufen. Entsprechend der Querscheibe treten langgestreckte Körner auf (Taf. XIV, Fig. 22), die entweder einfach sind, oder auch im Niveau der von Cajal¹⁾ nachgewiesenen Mittelmembran in zwei gespalten werden können. Durch einen sehr schmalen, aber doch ganz deutlichen Streifen von den Enden der genannten langgestreckten Körnchen geschieden, treten runde Körner auf, die sich oft intensiver färben lassen als die erstgenannten. Nicht selten sind die Körner, die dem Q entsprechen, mit flügel förmigen transversalen Fortsätzen ausgestattet. Durch die genannte Anordnung der Körnchen entstehen zwischen den Querscheiben drei helle Querstreifen und zwar ein breiter in der Mitte, durch welche die Grundmembran läuft, und an jeder Seite desselben ein sehr feiner Querstreifen, der zwischen den Enden der langgestreckten Q-Körnchen und der runden Körnchen liegt. Die trachealen Endnetze laufen, soweit ich es beurteilen kann, in der Gegend des genannten hellen, schmalen Streifens. In anderen Fällen, wo die Muskelfasern von einer grösseren Menge Flüssigkeit durchtränkt sind, können die Körnchen völlig rund sein und sind dabei von ansehnlicher Grösse, können doch dieselbe typische Anordnung zeigen. In anderen Fällen wiederum können sehr ungleich grosse Körner unregelmässig liegen. In anderen Fällen endlich und zwar bei Kontraktionszuständen können die Körner an die flügeltragenden Körner der Hymenopteren und der Dipteren erinnern. Stimmen also die Säulchen in betreff ihres Aussehens mit den gewöhnlichen Thoraxmuskeln sehr überein, so haben die Sarcosomen andererseits mit denselben der typischen „fibrillären“ Flügelmuskelfasern viel Gemeinsames. Auch Cajal²⁾ hat auf die grosse Übereinstimmung der Säulchen der Flügelmuskelfasern der Lepidopteren mit denen der gewöhnlichen Thoraxmuskelfasern hingewiesen. Er bemerkt auch die Ähnlichkeit der Sarcosomen mit denjenigen der echten „fibrillären“ Flügelmuskelfasern. Er sagt u. a.: „Mais ces muscles (sc. Flügelmuskeln der Schmetterlinge) se distinguent encore très bien de ceux des pattes par l'épaisseur relativement grande de leurs fibrilles préexistantes (sc. die Sarcosomenreihen, nicht die

¹⁾ l. c.

²⁾ l. c.

Säulchen¹⁾ qui rapellent les gros prismes des coléoptères et diptères, par l'absence de grain dans la ligue de Krause“

Die Golgi-Bilder dieser Flügelmuskelfasern erinnern gewissermassen an diejenigen der Tenthridiniden. Die Tracheen dringen in transversaler Richtung in die Muskelfasern hinein (Taf. XVI, Fig. 45). Hier teilen sie sich in feinere Zweige, die in longitudinaler Richtung umbiegen und auf weite Strecken verfolgt werden können. Aus denselben gehen die transversal angeordneten Endnetze hervor. Sie sind innerhalb der einzelnen Muskelfächer paarig, indem sie an den beiden Enden der Querscheibe ausgespannt sind. Die einzelnen Endnetze stehen sowohl innerhalb der einzelnen Muskelfächer, als auch durch die Grundmembranen hindurch durch kurze, longitudinale Fädchen in gegenseitiger Verbindung. Besonders an den zugespitzten Enden der longitudinal laufenden Tracheenröhrchen ist das direkte Hervorgehen der Endnetze aus den Tracheen sehr deutlich, ist jedoch auch an anderen Stellen ziemlich leicht zu sehen.

Unter den Schmetterlingen mit echten „fibrillären“ Flügelmuskelfasern befindet sich u. a. *Argynnis*. An Bichromat-Osmium-Material und nach Eisenhämatoxylin-Färbung zeigen sich die Sarcosomen der Fasern in fast jeder Hinsicht identisch mit denjenigen der Hymenopteren und der Dipteren. In gewissen Fällen, bei geringem Flüssigkeitsgehalt der Fasern, formieren die Körner durch flügelartige Fortsätze an den Längsschnitten wahre Querbänder, die im Niveau der Mitte von Q durch einen deutlichen hellen transversalen Streifen voneinander geschieden sind (Taf. XIV, Fig. 23). In anderen Fällen sind die Körner mehr rundlich, ungleich gross und mehr unregelmässig verteilt. In anderen Fällen wiederum, wo das Q der Säulchen intensiv gefärbt worden ist, ist es mir fast unmöglich gewesen, zwischen den dicht aneinander gelagerten Säulchen etwaige Sarcosomen wiederzufinden. Nun sind allerdings die Säulchen bei den fraglichen Flügelmuskelfasern deutlich breiter als bei der vorher beschriebenen Form der Flügelmuskeln, doch im Vergleich mit denjenigen bei den Hymenopteren und Dipteren auffallend dünn, sodass es sehr schwierig ist, die stark abgeplatteten Körnchen zwischen den Säulchen zu sehen. Doch möchte ich glauben, dass in dem Zu-

¹⁾ Die Präexistenz der Säulchen wird bekanntlich von *Cajal* nicht anerkannt.

stand, wo die Säulchen am reichlichsten gefärbt worden sind, auch die färbbare Substanz der Körner in bedeutendem Grade reduziert worden sind. Ich lege darauf ein besonderes Gewicht, weil ich darin einen Beleg sehen will für die Wahrscheinlichkeit der Vorstellung, dass die genannte Substanz der Körner in gewissen Zuständen in den Säulchen aufgespeichert wird.

Die trachealen Endnetze liegen in der Höhe des Hensenschen Streifens, also in Übereinstimmung mit den echten „fibrillären“ Flügelmuskelfasern der Hymenopteren und Dipteren.

Die übrigen Thoraxmuskeln der Schmetterlinge bieten keine von mir beobachteten Besonderheiten.

Ich habe die Skelettmuskeln einiger Raupen (u. a. *Bombyx quercus*) etwas näher studiert in betreff der Tracheen. Auffallend grobe Zweige der letzteren dringen in transversaler Richtung bis in die Mitte der Muskelfaser hinein. Hier kann man an durch gewöhnliche technische Hilfsmittel behandelten Präparaten Tracheen-Endzellen leicht beobachten, die multipolar sind und mit auffallend grossen Kernen ausgestattet sind. Die röhrentragenden Verzweigungen dieser Endzellen biegen in longitudinaler Richtung um und verlaufen in den sarcoplasmatischen Septen zwischen den Faszikeln von Muskelsäulchen, aus denen die Muskelfasern in mehr oder weniger reichlicher Menge bestehen. — An nach Golgi gefärbten Präparaten findet man diese longitudinalen interstitiellen Tracheenzweige in kaffeebraun gefärbten Häutchen eingeschlossen. Die an der Oberfläche der Faser verlaufenden Tracheen liegen in dem ähnlich gefärbten Sarcolemma eingebettet. Aus den oberflächlichen und interstitiellen Tracheen und wohl auch aus den Häutchen, in denen sie liegen, gehen die Endnetze der einzelnen Faszikel hervor, die durchaus unregelmässig sind, ohne zu bestimmten Teilen der Muskelsäulchen in nähere Beziehung zu treten (Taf. XVI, Fig. 46).

D. Orthopteren.

Von diesen Insekten habe ich verschiedene Arten von *Locusta* und *Gryllus* untersucht. Sie scheinen in bezug auf die Muskelsäulchen und die Anordnung der Sarcosomen und der trachealen Endnetze der Flügelmuskelfasern den Schmetterlingen

mit der oben beschriebenen Zwischenform der Flügelmuskelfasern sehr nahe zu kommen.

Locusta. Die Säulchen der Flügelmuskelfasern ähneln am nach Carnoy konservierten Material denselben Fasern der oben genannten Schmetterlinge. Die Muskelkerne sind sehr langgestreckt und liegen teils innerhalb sarcoplasmatischer Septa der Fasern, teils dicht unter dem Sarcolemma. Dicht an der Oberfläche der Fasern treten ausserdem auffallend grosse Kerne auf in ziemlich ansehnlicher Menge. Sie gehören trachealen Endzellen an, welche sich der Oberfläche der Fasern dicht anschmiegen. Die Tracheen, die zwischen den Muskelfasern auftreten, sind sehr deutlich transversal angeordnet. Diese charakteristische Anordnung ist bei den Orthopteren deswegen leicht zu sehen, weil die Muskelfasern voneinander ziemlich weit entfernt liegen. — An Osmium-Bichromat-Material und nach Eisenhämatoxylin-Färbung treten die Sarcosomen schön hervor. Bei extendiertem Zustande begegnet man ziemlich genau ähnlicher Anordnung der Körner wie bei der oben angedeuteten Form von Flügelmuskelfasern der Lepidopteren. An der Höhe von Q treten langgestreckte Körner auf, die mitunter halbiert sein können. Sie färben sich oft deutlich schwächer als die runden Körner, die in der Nähe der Grundmembran auftreten (Taf. XIV, Fig. 24). In der Regel liegen diese Körner an beiden Seiten der genannten Membran einander viel näher als bei den entsprechenden Schmetterlingen. Infolgedessen tritt ein dunkler Querband auf, das der nächsten Umgebung der Grundmembran entspricht. Dasselbe wird durch einen hellen Streifen von dem etwas blasser gefärbten Querband geschieden, welches durch die Q-Körner bedingt wird. In anderen Fällen liegen die Körner, die sämtlich rundlich und von derselben Färbbarkeit sind, gleichförmig verteilt und zwar reihenweise zwischen den sehr feinen Säulchen. In anderen Fällen treten ausschliesslich vergleichsweise kleine und gut färbbare Körner nur an jeder Seite der Grundmembran auf. In anderen Fällen endlich sind die Körner in ihrer gegenseitigen Grösse sehr wechselnd und auch unregelmässig verteilt. Auch Körner mit flügelähnlichen transversalen Fortsätzen kann man hin und wieder sehen.

An nach Golgi gefärbten Präparaten findet man sehr allgemein die grosskernigen trachealen Endzellen wieder, die

dicht ausserhalb des Sarcolemma liegen. Die Kerne derselben sind durch Chromsilber sehr intensiv gefärbt (Taf. XVI, Fig. 47). Die verzweigten Ausläufer dieser multipolar gestalteten Zellen sind, wie auch ihre Zellkörper, in charakteristischer Weise durch sehr feine Röhrchen durchbohrt, deren kutikuläre Abgrenzung, im Gegensatz zu den gröberen Tracheenröhren, nicht durch ein Spiralleistchen verstärkt ist. Diese Zellenausläufer, die in longitudinaler Richtung umbiegen, liegen teilweise in dem Sarcolemma eingeschlossen, wovon man sich leicht überzeugen kann an solchen chromsilbergefärbten Schnitten, an denen das Muskelhäutchen mitgefärbt worden ist. Teilweise können sie auch, und nicht selten in grossem Umfange, in die Muskelfasern hineindringen, wo sie in dieselbe longitudinale Richtung umbiegen. Es scheint mir sehr wahrscheinlich zu sein, dass die hier aufgefundene Verbindung der extra- mit den intrazellulären Tracheen durch tracheale Endzellen in der Tat ein allgemeines strukturelles Prinzip ist, obwohl sie infolge spezieller Gründe an den oben behandelten Insektenordnungen nicht mit derselben auffallenden Deutlichkeit demonstrierbar ist. Bekanntlich vermitteln in anderen Organen oder Organsystemen der Tracheaten multipolare Tracheenendzellen immer den Übergang zwischen den groben und mit einem Spiralleistchen versehenen Tracheen und den terminalen Verzweigungen des Tracheensystems. Ich kann hierbei verweisen auf die Darstellungen von Wistinghausen¹⁾, Prenant²⁾ und mir.³⁾ Zum ersten Male sind indessen durch diesen meinen Befund Tracheen-Endzellen auch an den Muskelfasern der Tracheaten nachgewiesen worden. Diese Entdeckung ist von schwerwiegender Bedeutung mit bezug auf die Auffassung der mit den trachealen Endnetzen der Muskelfasern bei den Insekten vergleichbaren Fasernetze an den Herzmuskelfasern der Säugetiere (vergl. weiter unten). — An den Stellen, wo sich die hineindringenden Tracheenzweige teilen, spannen sich oft dünne protoplasmatische Blätter zwischen den Zweigen aus (Taf. XVI, Fig. 47, 48). Der freie Saum dieser Blätter

¹⁾ Über Tracheenendigungen in den Sericterien der Raupen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 49.

²⁾ La Notion Cellulaire et les cellules trachéales. Comm. f. à la Société des Sciences, 1 mars 1900, u. a. Arbeiten.

³⁾ Das respiratorische Epithel der Tracheen bei Raupen. Lilljeborgs Festschr., Upsala 1896.

sendet protoplasmatische Fädchen aus, die sich nach sehr kurzem Verlauf in transversaler Richtung gabelförmig teilen, mit je einem Fädchen an jeder Seite der Grundmembran (Taf. XVI, Fig. 48). Aus diesen Fädchen entwickeln sich paarige transversale Terminalnetze, die an den beiden Enden der Querscheibe der Säulchen auftreten. Auch aus den longitudinal verlaufenden intrazellulären Tracheenzweigen können sich in ähnlicher Weise Fädchen abzweigen, die sich gabelförmig teilen und Endnetze erzeugen. Diese Bilder sind geeignet, eine gute Stütze für die Auffassung zu bilden, dass die Endnetze (die Trophospongien) ausschliesslich protoplasmatische Netzbildungen darstellen, die dem trachealen Protoplasma angehören. Dass Endnetze auch direkt aus dem Protoplasma der intrazellulären Tracheen hervorgehen können, zeigen die Taf. XVI, Fig. 47 und Taf. XVII, Fig. 51. — An kontrahierten Muskelfasern haben die trachealen Endnetze äusserlich ihren paarigen Charakter verloren, was wohl auch hier — wie bei den gewöhnlichen Thorakalmuskeln — infolge einer Verschiebung der Netze vis-à-vis der Säulchen zustande kommt.

Hin und wieder trifft man aber Muskelfasern an, die mit intrazellulären, longitudinal verlaufenden Tracheenzweigen nur ausnahmsweise versehen sind, und wo fast alle Teile des trachealen Baumes, von dem Endnetze abgesehen, oberflächlich orientiert sind. Diese Muskelfasern lassen bei Chromsilberfärbung einige Details hervortreten, in betreff des Überganges der feinsten oberflächlichen Tracheenzweige in die Endnetze, die von grossem Wert sind. Diese Details komplettieren nämlich in vollendeter Weise die Bilder der gewöhnlichen thorakalen Muskelfasern, die ich oben vorgelegt habe. Ein chromsilbergefärbtes Sarcolemma tritt nicht zutage. Dagegen findet man an der Oberfläche der längsgeschnittenen Muskelfaser eine einfache Reihe gefärbter Pünktchen, die sich bei genauerer Ansicht als quergeschnittene Tracheenzweige entpuppen (Taf. XVI, Fig. 49 bei a). Jeder dieser Zweige teilt sich gabelförmig in zwei Fädchen, je eins an jeder Seite der Grundmembran, die in die Endnetze übergehen. Verfolgt man nun die Schnittserie, so gelangt man zu einem Schnitte, der die Muskelfaser tangential getroffen hat (Taf. XVI, Fig. 49 bei b). Hier treten die oberflächlichen Tracheenzweige mehr oder weniger reichlich und vollständig längsgeschnitten hervor, und man findet, dass diese Tracheenzweige in der Höhe jeder Grundmembran

in transversal angeordnete und oft zickzackförmige Fädchen auslaufen, aus denen die paarigen Endnetze (je eins an jeder Seite der Grundmembran) hervorgehen (Taf. XVII, Fig. 50). Oft steigen an ähnlichen Muskelfasern die genannten oberflächlichen Tracheenzweige senkrecht von der Muskel empor und sammeln sich in einer gewissen Entfernung von der letzteren, wie es scheint, innerhalb eines gewissen sehr dünnen Häutchens (Taf. XVII, Fig. 53). Ein ähnliches Verhalten der oberflächlichen Tracheenzweige habe ich bei verschiedenen Insektenordnungen wiedergefunden, und zwar bei gewöhnlichen thorakalen Muskelfasern, jedoch bei keiner Ordnung mit derselben Deutlichkeit, wie bei den Orthopteren. Wir werden weiter unten an den Skelettmuskeln der Säugetiere ähnliche Verhältnisse wiederfinden.

In betreff der übrigen Thoraxmuskeln bei *Locusta* habe ich keine erwähnenswerten Befunde hervorzuheben.

Die Muskelfasern von *Gryllus stridulus* stimmen der Hauptsache nach mit denselben von *Locusta* überein. Jedoch scheinen mir die gröberen intrazellulären Tracheenverzweigungen der Flügelmuskeln zahlreicher zu sein als bei *Locusta*. So weit ich die Chromsilberbilder habe beurteilen können, stehen auch die von grossen gefärbten Kernen ausgezeichneten Tracheen-Endzellen bei *Gryllus* wenigstens sehr oft in sehr intimer Beziehung zu dem Sarcolemma.

Bekanntlich hat Ramon y Cajal¹⁾ bei seinen Studien über die Tracheen der Insektenmuskeln mittels der Chromsilbermethode sehr wichtige Befunde auch in betreff der Innervation dieser Muskeln gemacht. Da ich bei meinen vorliegenden Studien ähnliche Befunde habe machen können, möchte ich in diesem Zusammenhange eine kleine Notiz hierüber einschalten. Cajal sagt hinsichtlich dieser morphologischen Frage: „Au lien d'une fibre continuée avec une colline de Doyère, il existe un plexus nerveux étendu autour de toute la longueur du faisceau musculaire, un plexus dont les nodosités sont formées par des cellules nerveuses multipolaires.“ Ich habe an einigen Stellen der Oberfläche der Flügelmuskeln von *Locusta* chromsilbergefärbte Netzwerke gefunden, die aus oft varicösen Fäden bestehen und deren

¹⁾ l. c.

Knotenpunkte oft gefärbte Kerne einschliessen. Meines Erachtens müssen diese oberflächlichen Fadennetze zunächst als nervös aufgefasst werden (Tafel XVII, Fig. 52). Was aber die genannten Kerne in den Knotenpunkten anlangt, so lassen sich dieselben wohl nicht ohne weiteres als Ganglienzellen angehörend auffassen. Es könnte vielleicht auch annehmbar sein, dass sie den Nervenintegumenten angehören. Ich muss die Frage über die Natur dieser Kerne bis auf weiteres dahingestellt sein lassen.

E. Coleopteren.

Meine Erfahrung hinsichtlich dieser Tiere ist noch hauptsächlich auf *Dytiscus* beschränkt.

Die zahlreichen Tiere, über welche ich verfügt habe, sind mir zum grossen Teile im Winter in die Hände gekommen. Nur wenige Exemplare habe ich aus Aquarien erhalten.

Die Flügelmuskeln dieser Käfer gehören, wie wir oben erfahren haben, den echten „fibrillären“ oder v. Sieboldschen Muskelfasern an. An nach Carnoy konserviertem Materiale zeigen die „Fibrillen“, die Säulchen, in extendiertem Zustande regelmässig einen breiten Hensen'schen Streifen (Taf. XIII, Fig. 13). J ist breit. Z ist deutlich und tritt als drei oder vier Knötchen innerhalb der deutlichen Grundmembran hervor. Von einer Nebenscheibe ist an meinem Materiale nichts zu sehen. Man ist an sehr extendierten Säulchen mitunter in der Lage, eine Verdoppelung des Querscheibensegmentes an jeder Seite von Qh zu sehen. Man ist oft an einem und demselben Säulchen in der Lage, den sukzessiven Übergang von Extension in Kontraktion zu verfolgen (Taf. XIII, Figg. 11 und 12). Dabei tritt an mit Hämatoxylin gefärbten Schnitten zuerst eine dunkle Schattierung auch an J hervor, während Z etwas undeutlicher wird. Qh dagegen tritt noch mit derselben Deutlichkeit hervor. Bald erscheint Z als eine deutliche grobe Quermembran, während Qh immer als ein ziemlich breiter heller Streifen zutage tritt. Zwischen Qh und Z ist die Hämatoxylin-Färbung ungefähr dieselbe, hier und dort jedoch mit einer leichten Aufhellung an jeder Seite von Z. Die blassere Hämatoxylinfärbung geht danach von Qh aus bis zu Z, in dessen nächster Umgebung die Farbe sich am längsten hält. Das Cs

entspricht zunächst Z und scheint nicht dicker zu sein als an den Zwischenstadien zwischen Extension und Kontraktion.

An Osmium-Bichromat-Material habe ich nach Eisenhämatoxylinfärbung ebenfalls durchaus ähnliche Verhältnisse in betreff der Sarcosomen, wie bei den Hymenopteren, wiedergefunden. Ich habe deshalb keinen Anlass, eine Beschreibung dieser Strukturen hier zu liefern. Ich möchte nur an die fettartige Umwandlung interstitieller Körnchen sowohl bei Aquarientieren als Wintertieren erinnern, die schon Kölliker¹⁾ nachgewiesen hat. Bei den Wintertieren ist diese substantielle Veränderung der Sarcosomen ungemein hochgradig. Nach Osmium-Behandlung werden infolge dieser Veränderungen die Muskelfasern durch schwarzgefärbte Granula in reichlichster Menge ausgefüllt, während die nicht veränderten Sarcosomen vergleichsweise spärlich und auch wenig umfangreich sind.

In betreff der Golgibilder der Flügelmuskeln ist zuerst von nicht geringem Interesse zu erwähnen, dass bei den Wintertieren die intrazellulären Tracheenverzweigungen und besonders die trachealen Endnetze unvergleichlich schwieriger herstellbar sind als bei Tieren, die lebenskräftiger sind. Ja die Endnetze sind, mit sehr wenigen Ausnahmen, durch die Chromsilbermethode an Wintertieren überhaupt nicht darstellbar, was vielleicht auf ihre labile Zusammensetzung und ihren innigen Zusammenhang mit den stofflichen Umsetzungen innerhalb der Muskelfasern hindeuten könnte. Ich möchte hier noch daran erinnern, dass die Sarcosomen der Muskelfasern bei den Wintertieren einem degenerativen Prozess unterliegen, indem sie fettig metamorphosiert werden — was ihre starke Reduktion der Osmiumsäure andeutet. Nun ist es der Fall, dass die gröberen intrazellulären, sowie auch die extrazellulären Tracheen sich auch bei Wintertieren durch Osmiumsäure intensiv schwärzen lassen. Was aber bei der aufmerksamen Durchmusterung in solcher Weise gefärbter Schnitte gleich in die Augen fällt, ist, dass die Lumina der genannten Tracheen schwarz gefärbt worden sind (Taf. XVII, Fig. 54). Es muss sich hierbei ganz sicher um einen ausgefüllten und gefärbten Inhalt dieser Tracheenröhren und nicht nur um ein schwarzes Präzipitat der Reagentien handeln, denn der schwarze Inhalt tritt in

¹⁾ l. c.

der Regel als mehr oder weniger von den Wänden der Tracheenröhren retrahiert hervor und dabei mit einer glatten Abgrenzung. Es scheint mir aus diesen Befunden der sichere Schluss gezogen werden zu können, dass bei den Wintertieren, bei denen der Organismus ruht, die Tracheen durch etwaige seröse und fett-haltige Flüssigkeit mehr oder weniger reichlich gefüllt sind. Hierzu kann noch bemerkt werden, dass ähnliche Flügelmuskelfasern auf elektrische Reizung nicht zu reagieren scheinen, wie ich infolge zahlreicher Versuche erfahren habe. Die in ähnlicher Weise gefärbten intrazellulären Tracheenröhrchen können infolge ihrer Färbung ebensoweit in peripherer Richtung verfolgt werden, wie an lebenskräftigen Flügelmuskelfasern derselben Tierspezies und der ganz ähnlich gebauten Flügelmuskelfasern der Hymenopteren, wo nur die kutikulären Teile durch die Chromsilbermethode gefärbt worden sind (Taf. XVII, Fig. 54). Und ich glaube berechtigt zu sein, aus diesen Befunden den Schluss zu ziehen, dass, so weit durch die Chromsilbermethode die kutikulären Teile der Tracheen in peripherer Richtung gefärbt werden, so weit auch die Tracheen mit Lumen versehen sind.

Die durch die Chromsilbermethode gefärbten Flügelmuskelfasern der Wintertiere sind also nicht geeignet für Studien über die trachealen Endnetze. Dagegen erhält man eine deutliche Färbung der intrazellulären Tracheenteile, die noch mit Cuticula und Lumen versehen sind. Man findet hierbei, dass an der Oberfläche der Faser gröbere, aber nicht weiter mit Spiralfaden versehene Tracheenröhren büschelförmig oder pinselförmig auseinander weichend in die Muskelfaser hineindringen. Hier verzweigen sie sich weiter und die einzelnen Zweige biegen in longitudinaler Richtung um, wobei sie zwischen den Säulchen eine weite Strecke verfolgt werden können (Taf. XIIV, Fig. 54). Die Muskelfasern sind von solchen längslaufenden Tracheenröhrchen sehr reichlich durchsetzt.

Unter den Wintertieren habe ich indessen mehrere Individuen angetroffen, bei welchen sämtliche Flügelmuskelfasern ein ganz anderes und zwar sehr eigentümliches Aussehen zeigen. Die Muskelfasern sind bis zu der Hälfte oder noch mehr ihrer regelmässigen Dicke zusammengefallen. Jeder körnige Inhalt ist weg. Die Faser füllt den Sarcolemmaschlauch nicht aus, sondern liegt wie ein Zylinder im Zentrum desselben. Die extrazellulären

Tracheen liegen in einem sehr feinkörnigen serösen Präzipitat eingebettet, in dem hier und da zahlreiche Leukocyten zu sehen sind (Taf. XVII, Fig. 57). Die Lumina der Tracheen sind von keinem nachweisbaren Inhalte ausgefüllt. An diesen Tieren lassen sich vor allem die intrazellulären Tracheen, nicht aber die trachealen Endnetze durch die Chromsilbermethode leicht färben. Infolge des allgemeinen Zusammenfallens der Muskelfaser liegen die zwischen den Säulchen längslaufenden Tracheenröhrchen äusserst dicht. An den Stellen, wo diese Röhrchen in die Muskelfasern hineindringen, treten dicht an der Oberfläche des abgehobenen Sarcolemma die leicht erkennbaren grossen Kerne der Tracheen-Endzellen, durch die Chromsilbermethode gefärbt, sehr deutlich hervor. Diese eigentümlich modifizierten Muskelfasern sind deswegen von nicht geringer Bedeutung, weil an denselben — sowie an den oben beschriebenen Flügelmuskelfasern von *Locusta* — die Tracheen-Endzellen in so schöner Weise demonstrierbar sind. Die binnenzelligen Tracheenverzweigungen der Muskelfasern lassen sich also an mehreren Insektenordnungen als Ausläufer multipolarer Tracheen-Endzellen nachweisen. Nun gibt es ja, wie wir — z. B. bei den Dipteren — schon oben erfahren haben, enorm entwickelte Flügelmuskelfasern, an denen in die sarcoplasmatischen longitudinalen Septen selbst mit Spiralfaden versehene Tracheenzweige hineindringen. An solchen Muskelfasern können die Kerne der trachealen Endzellen auch innerhalb dieser Septen liegen. — Wie soll man nun diese eigentümlich modifizierten Flügelmuskelfasern bei *Dytiscus* deuten? Es ist sogleich ohne weiteres klar, dass das Zusammenfallen der Muskelfasern zu einem zylindrischen Strang in der Mitte des Sarcolemmaschlauches infolge einer durch die Konservierung hervorgerufenen Schrumpfung einer von Flüssigkeit enorm reichlich durchtränkten Muskelfaser zustande gekommen sein muss. Das diffuse feinkörnige Präzipitat, das die Zwischenräume zwischen den Muskelfasern ausfüllt, könnte möglicherweise aus den Muskelfasern stammen, könnte wohl auch auf eine ungewein reichliche Zufuhr von Nahrungsstoffen hindeuten. Die Anwesenheit zahlreicher Leukocyten darf wohl zunächst auf eine Resorption gewisser Bestandteile aus den Muskelfasern hinweisen. Ob hier eine sich vollziehende Reparationsarbeit oder ein Zugrundegehen der Muskelfasern in der Tat vorliege, wage ich nicht zu entscheiden. Die erstgenannte Alternative scheint mir allerdings

nicht ausgeschlossen, um soviel weniger, als die Tracheenröhren keine Flüssigkeit, sondern schon Luft führen.

An vollständig lebenskräftigen Tieren gelingt die Darstellung der trachealen Endnetze sehr leicht. Aus dem Protoplasma der längsverlaufenden intrazellulären Tracheenröhrchen gehen die Endnetze hervor. Sie stellen sehr regelmässige transversale Netze dar, die die Säulchen an der Höhe des Hensenschen Streifens umfassen (Taf. XVII, Fig. 59). Es ist mir recht oft gelungen, auch an diesen Tieren durch die Chromsilbermethode die grosskernigen trachealen Endzellen nachzuweisen (Taf. XVII, Fig. 58). Sie verhalten sich zu den Muskelfasern und den intrazellulären Tracheenzweigen in übereinstimmender Weise, wie die Tracheen-Endzellen an den oben erwähnten Wintertieren.

Die übrigen Thoraxmuskelfasern sind infolge ihrer starken Entwicklung für eingehendere Studien sehr geeignet. Ich habe besonders die Muskelfasern aus dem Prothorax näher untersucht. An nach Carnoy konserviertem Material findet man nach Färbung durch Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange die längsgeschnittenen Muskelfasern von Grundmembranen durchsetzt, die innerhalb der zentralen, sarcoplasmatischen und zahlreiche — in einer Reihe angeordnete — Kerne einschliessenden Säule durch Hämatoxylin scharf gefärbt worden sind (Taf. XIII, Fig. 14). Innerhalb der kortikalen fibrillären Zone der Muskelfasern werden die durch Hämatoxylin gefärbten Grundmembranen durch die in ähnlicher Weise gefärbten Z der Säulchen unmittelbar fortgesetzt, während die Membranen selbst durch die Anilinfarben tingiert worden sind. Innerhalb der zentralen, sarcoplasmatischen Zone sind auf jeder Seite der genannten Membranen sarcoplasmatisch-körnige Anhäufungen regelmässig aufgelagert, wodurch körnige Quermembranen entstehen, in deren Mitte die Grundmembranen eingebettet liegen. Sie sind durch zwischenliegende protoplasmatisch-körnige Netze miteinander reichlich verbunden. Wo die Kerne liegen, verschmelzen die Sarcoplasmablätter miteinander. Innerhalb der kontraktile, kortikalen Zone der Muskelfaser treten nun ähnliche körnige Fortsetzungen der Sarcoplasmablätter an jeder Seite der Grundmembranen auf, die bis an das Sarcolemma heran verfolgt werden können. Ich habe die Sarcoplasmablätter als körnig bezeichnet. In der Tat sehen sie aber an dem fraglichen Material eher wie aus krümeligen Massen aufgebaut aus.

Von distinkten Körnchen ist eigentlich nichts zu sehen. Wahre Körnchenbildungen treten bei der fraglichen Behandlung des Materiales nicht hervor. An den Säulchen findet man bei extendiertem Zustande oft ein deutliches Qh, ein breites Q, ein breites J, ein deutliches Z. Bei Übergang in Kontraktion treten die bekannten Umgestaltungen auf. An den vorliegenden Fasern weniger oft, an ihnen naheliegenden Fasern dagegen mit schmäleren sarcoplasmatischen Säulen und breiteren Muskelfächern fast regelmässig treten die deutlichsten Nebenscheiben hervor (Taf. XIII, Fig. 15). Sie färben sich durch Eisenhämatoxylin deutlich schwächer als Q. Sie liegen ganz unzweideutig in den Säulchen und können um so weniger durch Sarcosomen vorgetäuscht werden, als diese an dem fraglichen Material nicht zu sehen sind. Es steht also absolut sicher fest, dass bei den fraglichen Muskelfasern wahre Rolletsche Nebenscheiben vorkommen können, die von den Sarcosomen ganz unabhängig sind, wenigstens in betreff ihrer Lokalisation. Diese Nebenscheiben scheinen mir doch etwas Zufälligeres an sich zu haben, sie können auftauchen und verschwinden, während Q mehr unverändert bleibt. Diese Eigenschaft soll ja auch den Nebenscheiben eigentümlich sein.

An Osmium-Bichromat-Material und nach Färbung durch Eisenhämatoxylin treten die Sarcosomen ausserordentlich schön und distinkt hervor, wobei auch die kontraktile Materie deutlich dargestellt wird. In der Höhe von Q treten, obwohl unregelmässig, vergleichsweise grosse Körner auf. Oft ist von denselben nichts zu sehen. Ungemein konstant wiederum sind bedeutend kleinere Körner, die zwischen den Säulchen an jeder Seite der Grundmembran auftreten (Taf. XIV, Fig. 25). Sie werden niemals vermisst und entsprechen deutlicherweise den krümeligen Massen, die man bei Carnoy-Material an entsprechenden Stellen wiederfindet. Bei extendiertem Zustande sind diese Körner vergleichsweise klein und weniger zahlreich (Taf. XIV, Fig. 25). Bei Übergang in Kontraktion werden sie etwas vermehrt und auch teilweise vergrössert, infolgedessen bei der fraglichen Färbung ein breiter dunkler Querstreifen in der Umgebung der Grundmembran entsteht, der durch einen hellen, körnchenfreien Querstreifen von Q getrennt wird (Taf. XIV, Fig. 26). Verfolgt man nun den weiteren sukzessiven Übergang in Kontraktion, so kann man sich davon leicht überzeugen, dass der körnige Querstreifen das Cs endlich bildet (Taf. XIV,

Fig. 27). Meine Beobachtungen bezüglich dieser Fasern fallen also mit Schäfers,¹⁾ Retzius²⁾ und Heidenhains³⁾ Ergebnissen zusammen, laut denen bei den gewöhnlichen Thoraxmuskeln der Insekten der Kontraktionsstreifen nicht auf eine Veränderung innerhalb der Säulchen, sondern auf eine Ansammlung des Sarcoplasmas in der nächsten Umgebung der Grundmembran zurückzuführen sei. Die genannten interstitiellen Körnerreihen an jeder Seite der Grundmembran sind mit den Nebenscheiben der Säulchen nicht zu verwechseln. Die beiden Bildungen zeigen nämlich ganz ungleiche Lagebeziehungen. Die Körner liegen zwischen den Säulchen, die Nebenscheiben in der Substanz der Säulchen. Damit ist indessen nicht gesagt, dass sie nicht in etwaigem kausalem Zusammenhange miteinander stehen können — was ich meinerseits für wahrscheinlich halte. Die Körnchenreihen als eine „Pseudonebenscheibe“ zu bezeichnen, scheint mir wenig passend.

In betreff endlich der trachealen Endnetze oder der Chromsilber-Bilder der gewöhnlichen Thoraxmuskeln stimmen sie völlig mit denjenigen der oben behandelten Insektenordnungen überein. Taf. XVII, Fig. 56 zeigt das Bild bei Extension, Taf. XVII, Fig. 55 bei Kontraktion. Bei Wintertieren, die nur für einen oder zwei Tage ins Zimmer gebracht worden sind, lassen sich, im Gegensatze zu den Verhältnissen der Flügelmuskelfasern, die trachealen Endnetze sehr gut färben. Auch ist keine wenigstens wesentlichere Schwarzfärbung granulärer Bestandteile zu sehen. Elektrische Reizung gelingt leicht.

F. Crustaceen.

Es sind besonders die Herzen von *Astacus* und *Homarus*, die Gegenstände meiner Studien gewesen sind. Ich habe auch Skelettmuskeln der gewöhnlichen Asseln untersucht. Sie ähneln, wie die Darmmuskulzellen der erstgenannten Crustaceen, den Herzmuskelfasern in vielfacher Hinsicht, obwohl sie auch ihre Besonderheiten haben. Jedoch lasse ich hier die Skelettmuskeln ausser Betracht und will nur auf die höchstinteressanten quer-

¹⁾ l. c.

²⁾ l. c.

³⁾ Struktur der kontraktilen Materie. *Ergeb. der Anatomie u. Entw.* Bd. VIII, 1898.

gestreiften Herzmuskelfasern die Aufmerksamkeit der Leser richten.

Die Herzmuskelfasern von *Astacus fluviatilis* und *Homarus palustris* stellen breite Schläuche dar, die sich verzweigen und ineinander direkt übergehen, wodurch ein kontinuierliches syncytiales Netzwerk zustande kommt, in dessen Maschen das Blut zirkuliert. In der Mitte des Herzens öffnet sich das Maschenwerk in die gemeinsame Herzhöhle. Die Fasern sind ungemein sarcoplasmareich, ja stellen zunächst weite sarcoplasmatische Schläuche her, die durch schmalere oder breitere Faszikeln von Muskelsäulchen durchsetzt werden. Die Fasern werden von den Bluträumen durch eine bindegewebige Membran abgegrenzt, die mit ihren eigenen Kernen versehen und als Sarcolemma zu bezeichnen ist. Wenigstens ist es nicht möglich, eine besondere Membran von dieser Hülle abzugrenzen. Aus derselben gehen die binnenzelligen Chromsilbernetze hervor, die anfangs als grobe verzweigte Blätter oder Fäden in die Muskelfasern transversal hineindringen, um vermittels ihrer peripheren Zweige ein sehr regelmässiges Terminalnetz zu bilden, das jedes Säulchen umspinnt. Durch diese Fädchennetze werden die Säulchen und die Faszikel gleichsam aufgehängt innerhalb der voluminösen Sarcoplasmamasse.

Betrachten wir sodann die Herzmuskelfasern etwas näher. Die Herzwand wird von gröberen und feineren bindegewebigen Balken durchsetzt, die endlich in die dünnen, membranösen Integumente der Muskelfasern direkt übergehen und welche gleichzeitig als Endocardium und Sarcolemma dienen (Taf. XVII, Fig. 60 und Taf. XVIII, Fig. 66). Muskelfasern die nahe aneinander liegen, sind durch breitere oder auch lamelläre Brücken dieses Gewebes miteinander direkt vereinigt (Taf. XVIII, Fig. 67). Die Kerne, die den Integumenten angehören, zeigen in der Regel gewissermassen ein anderes Aussehen als die Kerne der Muskelfasern selbst. Die ersteren sind mehr oder weniger abgeplattet und färben sich oft vergleichsweise dunkel bei Carnoy-Konservierung und Färbung durch Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange. Die letzteren wiederum sind bei derselben Behandlung in der Regel grösser und heller und liegen ziemlich unregelmässig im Sarcoplasma eingestreut (Taf. XVII, Fig. 60 und Taf. XVIII, Figg. 61, 65, 66, 67 und 68). Dieses letztere tritt bei der ge-

nannten Behandlung als eine feinkörnige, krümelige Masse hervor, die teils mehr oder minder reichlich vakuolisiert, teils stellenweise mehr verdichtet erscheint. Sehr allgemein dringen aus dem Sarcolemma entweder meistens kernlose oder auch selbst kernführende Lamellen oder Fäden in die Muskelfasern hinein (Taf. XVIII, Figg. 65 u. 66), wo sie sich verzweigen. Hier und da, jedoch ohne jede Regelmässigkeit, stellen solche hineindringenden lamellären Fortsätze transversal durchlaufende Membranen dar, die entweder mehr gradlinig die Fasern durchqueren (Taf. XVIII, Fig. 63), oder auch etwas wellenförmig verlaufen (Taf. XVIII, Fig. 61), oder endlich treppenförmig gestaltet sein können (Taf. XVIII, Fig. 62). Mitunter können solche Quermembranen zu zweien oder mehreren sehr nahe aneinander liegen, die eine über der andern (Taf. XVIII, Fig. 64). Wo die Fasern sich verzweigen, treten solche Membranen sehr allgemein auf und scheinen an solchen Stellen eine Umrangierung der dieselben durchbohrenden Säulchen herzustellen. Weil sie dicht aneinander liegen können, ist jeder Verdacht gegen ihre Natur als eine Art Grenzlinien zwischen verschiedenen Zellenterritorien vollkommen ausgeschlossen. So weit diese Quermembranen durch das Sarcoplasma laufen, stellen sie einfache Membranen her; wo sie aber die Faszikeln von Muskelsäulchen durchsetzen, zeigen sie einen besonderen Bau. Sie ähneln an diesen Stellen gewissermassen einer Stäbchen-Cuticula, durch deren Canaliculi die Säulchen durchlaufen. Die Fibrillen (oder die Säulchen) entbehren hier jeder Segmentierung und ähneln dabei den nicht segmentierten Enden der kontraktilen Materie bei den kernreichen Regenerationsherden der quergestreiften Skelettmuskelfasern höherer Tiere. Für diese Quermembranen ist weiter ausserordentlich charakteristisch, dass aus denselben längslaufende Membranen emporwachsen können, die sich zwischen Faszikeln von Säulchen hineinschieben und mehr oder weniger weit verfolgt werden können (Taf. XVIII, Fig. 62). Durch diese längslaufenden Membranen werden die Muskelfasern der Länge nach mehr oder weniger vollständig zerklüftet. Endlich möchte ich bemerken, dass die Säulchen an beiden Seiten der genannten Quermembranen sehr oft ungleiche funktionelle Zustände zeigen können (Tafel XVIII, Figg. 62 und 63).

Wie soll man nun die Bedeutung dieser Membranen erklären? Der Nachweis sekundärer lamellärer Fortsätze aus denselben in longitudinaler Richtung, sowie auch der undifferenzierte Charakter an diesen Stellen der Muskelsäulchen haben mich zu der Auffassung geführt, in diesen Bildungen besondere Herde des intercalären Zuwachses und der Vermehrung der Muskelfasern zu sehen, welche Auffassung sehr gut mit der Tatsache harmoniert, dass die kontraktilen Fibrillen sich durch Längsspaltung vermehren. Es ist mir weiter auffallend, dass diese Membranen in jeder wesentlichen Hinsicht mit den „Kittstreifen“ oder (wie sie *Heidenhain* wesentlich passender bezeichnet hat) den „Schaltstücken“ der Herzmuskelfasern höherer Tiere identisch sein müssen, wenigstens wie diese von *Heidenhain* beschrieben worden sind. In betreff der Deutung dieser Schaltstücke sind bekanntlich die Meinungen sehr divergierend gewesen. Die bisher wahrscheinlichste Deutung derselben hat *Heidenhain*¹⁾ gegeben, der sich auf sehr gute Gründe bei der Ansicht stützt, dass sie „ihrem ursprünglichen Verhalten nach wachsende Teile sind, Teile, welche das Längenwachstum besorgen und nach beiden Segmentenden hin das Material für die Angliederung neuer Muskelfächer liefern“. Ich komme weiter unten auf diese Strukturen zurück.

Die Muskelsäulchen endlich sind in feineren oder gröberen Faszikeln angeordnet. Bei *Carnoy*-Konservierung und Färbung durch Eisenhämatoxylin zeigen sie bei Extension oft ein deutliches, aber schmales Qh, ein breites Q, kein N, deutliches Z. Die *Krauseschen* Grundmembranen sind nur ausnahmsweise bis an das Sarcolemma heran verfolgbar. Sie beschränken sich regelmässig auf die Gebiete der Faszikel. Liegen die Säulchen zufälligerweise dem Sarcolemma dicht an, so kann man die Grundmembranen bis zu dem Sarcolemma verfolgen (Taf. XVIII, Fig. 68).

Von hohem Interesse sind die Bilder der Sarcosomen, die man durch Osmium-Bichromat-Konservierung und Färbung durch Eisenhämatoxylin bekommt. Bei Kontraktionszuständen sind die Fasern an Flüssigkeit ärmer als bei Extensionszuständen. Infolgedessen tritt das Sarcoplasma mehr verdichtet hervor. Die

¹⁾ l. c.

Sarcosomen sind vergleichsweise klein und dicht aneinander gelagert, ohne in der Regel in etwaiger besonderer Weise angeordnet zu sein. Bei Extensionszuständen dagegen sind die Fasern sehr reichlich vakuolisiert, und die Sarcosomen treten viel lockerer hervor. Gleichzeitig wird man auffallend grössere Körner gewahr, die zu den Säulchen in bestimmter, immer wiederkehrende Lagebeziehung treten. Trotzdem die geformten Teile der Muskelfasern bei diesen Zuständen sehr locker liegen, infolgedessen etwaige mechanische Bedingungen für eine spezielle Gruppierung der Körner kaum vorzuliegen scheinen, ordnen sich diese letzteren nichts desto weniger typisch so, dass die Querscheiben und genau nur diese von denselben mehr oder weniger vollständig bedeckt oder umfasst werden (Taf. XIX, Fig. 78). Bei solitären Säulchen, die weniger oft vorkommen, sind die fraglichen Q-Körner vergleichsweise klein, nur wenig breiter als die Querscheiben (Taf. XIX, Fig. 80), bei Faszikeln von Säulchen lagern sich entweder mehrere grössere Körner an der Oberfläche derselben nebeneinander so, dass sie die Querscheiben bedecken (Taf. XIX, Fig. 78), oder auch treten riesige Körner auf, die in querrer Richtung ausgezogen sind und wie Bänder die Faszikeln in der Höhe des Q umfassen (Taf. XIX, Fig. 79). Die Ränder dieser Körner fallen mit den Enden der Querscheiben ziemlich genau zusammen sie greifen kaum auf J über. Oft schicken solche Körner an der Oberfläche der Faszikeln flügelartige Fortsätze zwischen die Säulchen hinein, wodurch die einzelnen Querscheiben vollständig umfasst werden können (Taf. XIX, Fig. 79). An zahlreichen Stellen gewinnt man den ziemlich bestimmten Eindruck, dass die färbbare Substanz der Körner in die gefärbte Materie der Querscheibe direkt übergeht (Taf. XIX, Fig. 80). Jedenfalls entspricht, wie oben gesagt, die Breite der Körner immer ziemlich genau der Höhe der Querscheiben. Diese so ausserordentlich charakteristische Anordnung der Körner bei Extensionszuständen kann unmöglich durch gegenwärtig bekannte strukturelle mechanische Verhältnisse erklärt werden, sondern man wird, um eine akzeptable Erklärung dieses Phänomens zu gewinnen, zu der Annahme physikalisch-chemischer Prozesse zwischen der kontraktile Materie und den Q-Körnern geführt. Ich meine, dass diese Befunde bei den Crustaceen eine gewisse und nicht unwichtige Stütze für meine Ergebnisse bei den Insekten liefern könnten, dass ein gewisser Teil der Materie der

Sarcosomen bei dem Extensionsstadium in die Querscheiben incorporiert wird, um bei Kontraktion verbraucht zu werden. Die durch Eisenhämatoxylin färbbare Materie der Muskelfächer stammt meines Erachtens in erster Linie aus den Sarcosomen und zwar aus den Q-Körnern.

Was endlich die Chromsilber-Bilder der Herzmuskelfasern von Crustaceen betrifft, so steht es ausser jedem Zweifel, dass die gröberen Zweige der durch die Golgische Methode nachweisbaren intrazellulären Netze mit den aus dem Sarcolemma in die Fasern hineindringenden und sich verzweigenden Lamellen oder Fäden identisch sind, die ich oben beschrieben habe. Aus den Verzweigungen dieser hineindringenden Bildungen gehen Endnetze hervor, die mit den trachealen Endnetzen der Insekten zusammenfallen, indem sie die Säulchen in charakteristischer, regelmässiger Weise umspinnen (Taf. XVIII, Figg. 69, 70, 71; Taf. XIX, Figg. 72, 73, 74, 75, 76, 77).

Wie bei den Insekten kann auch bei den Crustaceen die Chromsilberfärbung der Netzwerke der Muskelfasern entweder nur die tiefer liegenden Teile oder neben diesen auch die peripheren Teile dieser Netze zur Ansicht bringen. Am vollständigsten wird die Tinktion, wenn dieselbe in systematischer, kontinuierlicher Weise das Sarcolemma mit den aus demselben hervorsprossenden Verzweigungen der binnenzelligen Fadennetze hervorhebt (Taf. XVIII, Fig. 69, Taf. XIX, Fig. 75). In solchen Fällen findet man, dass das gefärbte Sarcolemma mehr oder weniger grobe Fäden oder oft membranöse Fortsätze (Taf. XVIII, Fig. 71) in die Muskelfaser hineinsendet. Hier verzweigen diese sich unregelmässig, während sie zwischen die Faszikel der kontraktile Materie hineindringen (Taf. XIX, Figg. 72—74). Aus diesen zwischen den Faszikeln oder an der Oberfläche derselben liegenden Zweigen gehen die Endnetze hervor, die vergleichsweise feinfädig sind und in regelmässiger Weise die Säulchen umweben. In der Regel stellen sie zwei Arten Querfadennetze dar und zwar grobfädigere an der Höhe der Grundmembranen und feinfädigere an der Höhe der Mitte von Q (Taf. XIX, Figg. 75, 77). Zwischen naheliegenden Faszikeln ziehen sehr feine Fädchen, die die verschiedenen Netze miteinander verbinden (Taf. XVIII, Fig. 70, Taf. XIX, Figg. 75, 77, 72, 73, 74). Oft scheinen die Chromsilberbilder darzulegen, dass die binnen-

zelligen Netze verschiedener und nebeneinander liegender Muskelfasern durch zwischenliegendes Sarcolemmagewebe mit einander innig verbunden sein können (Taf. XVIII, Figg. 69, 70, Taf. XIX, Figg. 72, 73). Oft begegnet man auch Chromsilberbildern, bei welchen ähnliche membranöse Verbindungen wahrzunehmen sind zwischen naheliegenden Muskelfasern, wie ich oben an dem Carnoy-Materiale beschrieben habe (Taf. XIX, Fig. 74). Auch die oben erwähnten Schaltstücke sind an dem nach Golgi behandelten Materiale deutlich zu sehen. Hier gewinnt man auch den bestimmten Eindruck, dass die Schaltstücke nichts anderes sind, als modifizierte Teile der binnenzelligen Membran- und Fadennetze, indem aus diesen Quermembranen Zweige abgehen, die an dem Aufbau der Terminalnetze teilnehmen (Taf. XIX, Fig. 76, 77). Indessen können aus diesen Quermembranen entweder membranöse Zweige in longitudinaler Richtung abgehen, die Zweige zu den Terminalnetzen oder Trophospongien liefern, oder auch längsverlaufende Membranen, die sich in zwei Blätter deutlich teilen (Taf. XIX, Fig. 76). Ich neige zu der Annahme, dass die erstgenannte Art solcher längsverlaufender membranöser Fortsätze der Quermembranen oder der Schaltstücke zu den allgemeinen membranösen binnenzelligen Sarcolemmafortsätzen zuzurechnen sind, während die letztgenannte Art auf eine Spaltung der Muskelfaser in zwei neue Fasern hinweist, indem sich hier aus den beiden Blättern das Sarcolemma der neuen Fasern bildet. Die Chromsilberbilder der Herzmuskelfasern der Crustaceen scheinen mir mit ziemlich grosser Sicherheit zu beweisen, dass die Schaltstücke zu dem System der binnenzelligen Fadennetze in nächste Beziehung zu setzen sind, dass sie nur eine für einen besonderen Zweck modifizierte Abteilung dieser Netze sein dürften. Wir werden gleich unten sehen, dass diese Deutung der Schaltstücke durch die an den Herzmuskelfasern der Säugetiere gewonnenen Resultate sehr wesentlich unterstützt wird.

G. Säugetiere.

Ich habe oben in der Einleitung bemerkt, dass es mir nur bei den Säugetieren gelungen war, eine gute und vollständigere Färbung der binnenzelligen Fadennetze der Herzmuskelfasern durch Chromsilber zu bekommen, während meine Versuche in dieser Richtung bei den Fischen, Amphibien, Reptilien und

Vögeln nur geringen Erfolg hatten. Dagegen ist es sehr leicht, solche Fadennetze an den Skelettmuskelfasern sämtlicher dieser Tierformen darzustellen. Da indessen die Netze der letztgenannten Fasern bei den niederen Vertebraten in keiner wesentlichen Weise von denjenigen der Mammalien abweichen, so beschränke ich meine vorliegende Darstellung ausschliesslich auf die Säugetiere. Unter diesen habe ich mit Vorliebe die Nager als Untersuchungsobjekte gewählt, weil die Herzmuskelfasern dieser Tiere ein vorzügliches Objekt zu sein scheinen. Auch habe ich eben diesen Fasern eine besondere Aufmerksamkeit gewidmet. In dieser Arbeit wähle ich also die Skelett- und Herzmuskelfasern von *Mus decumanus* für meine Beschreibung aus.

Die Skelettmuskelfasern (*Diaphragma*). Die Darstellung meiner Ergebnisse betreffs der binnenzelligen Fadennetze — der Trophospongien —, der Sarcosomen und der kontraktilen Materie kann ich sehr kurz machen, weil die Beobachtungen an diesen Fasern in jeder Hinsicht ziemlich genau mit meinen Befunden an den gewöhnlichen thorakalen Muskelfasern der Insekten zusammenfallen.

Die Bilder der kontraktilen Materie, die man durch Carnoy-Konservierung und Färbung durch Eisenhämatoxylin bekommt, entsprechen dem allbekannten Aussehen derselben bei Extension und Kontraktion. Bekanntlich sind die roten und weissen Fasern, die in *Diaphragma* ziemlich promiscue vorkommen, voneinander etwas verschieden. An den weissen Muskelfasern kann man hin und wieder wahre Nebenscheiben beobachten, nicht aber an den roten Fasern, deren Muskelfächer bedeutend niedriger sind. Durch Osmium-Bichromat-Konservierung und Färbung durch Eisenhämatoxylin kann man die Sarcosomen zur Ansicht bringen. Infolge der Kleinheit der Elemente ist es für mich aber nicht selten sehr schwierig, ja fast unmöglich gewesen, festzustellen, ob die Färbung in der Höhe der Querscheiben sich ausschliesslich auf die Säulchen bezieht, oder ob zwischen denselben eventuell befindliche und plattgedrückte Körner auch mitgefärbt worden sind. Solche abgeplattete Körner sind nicht selten schon bei den Insekten mit vergleichsweise viel grösseren Elementen sehr schwierig von den Säulchen abzugrenzen; um wie viel unsicherer muss es dann bei den Vertebraten sein, wo die Strukturen be-

deutend kleiner sind. Was wiederum zwischen Q und Z befindliche Körner anbetrifft, so ermöglichen die strukturellen Verhältnisse (bei den weissen Muskelfasern) bedeutend sicherere Schlussfolgerungen. Innerhalb dieser Zonen der Muskelmetameren kann man deutlich interstitielle Körnerreihen beobachten, die in jeder Hinsicht mit denen an den gewöhnlichen Thoraxmuskeln der Insekten völlig identisch sind und die den von Retzius¹⁾ beschriebenen ähneln. Bei Extension findet man ein breites Q, breites J, deutliches Z. In der nächsten Umgebung der Grundmembran treten grössere oder kleinere Körnchen auf, die ziemlich unregelmässig und auch spärlich verteilt sind (Taf. XIX, Fig. 85). In einem anderen und deutlicherweise sehr nahestehenden Stadium findet man wie vorher ein breites Q, breites J, dagegen tritt Z weniger deutlich hervor, weil die der Grundmembran zunächst liegende Gegend des Säulchens etwas diffus dunkel gefärbt erscheint, infolge einer reichlicheren Körnchenablagerung (Taf. XIX, Figg. 86 u. 87). Dieses verdichtete Sarcoplasma wird gegen die Querscheiben hin durch eine einfache Reihe grösserer Körnchen scharf abgegrenzt. Zwischen dieser Körnchenreihe und den Enden von Q tritt ein heller Querstreifen auf. Im anderen Falle findet man ein deutliches Mf, das in Q übergeht. Der Grundmembran zunächst liegt ein heller Streifen, der gegen Q hin von einer Körnchenreihe abgegrenzt wird, die jedoch kaum Q angehören kann, sondern wahrscheinlich dieselbe Körnchenreihe darstellt wie in vorigen Stadien (Taf. XIX, Fig. 88). Der oben genannte dunkle, granulierte Querstreifen in der Umgebung der Grundmembran (J-Körner) scheint mir, wie bei den Insekten, in Cs direkt überzugehen. Bei den roten Muskelfasern werden diese Körnchenreihen vermisst. Hier scheinen mir nur Q-Körner vorhanden zu sein, die paarig sind mit zwar einem Körnchen an jeder Seite des deutlichen, fast konstanten Qh. Die Muskelfächer sind vergleichsweise niedrig, und Cs scheint nur in Zusammenhang mit Z zu stehen. Doch möchte ich hierzu gleich bemerken, dass meine Erfahrung in betreff der roten Fasern noch sehr gering ist. An den weissen Muskelfasern sind also regelmässig nachweisbare interstitielle Körner (J-Körner) vorhanden, die, wie an den gewöhnlichen Thoraxmuskeln der Insekten,

¹⁾ l. c.

jederseits der Grundmembranen liegen, während Q-Körner, falls sie überhaupt vorkommen — was ich jedoch mit Bestimmtheit glauben möchte — vergleichsweise weit zufälligerer Natur sein müssen.

Was die Chromsilberbilder der Skelettmuskelfasern anbetrifft, so ähneln die binnenzelligen Fadennetze — wie schon oben hervorgehoben worden ist — den trachealen Endnetzen der gewöhnlichen Thoraxmuskeln in so hohem Grade, dass man dieselben als zweifellos mit den letztgenannten prinzipiell morphologisch identisch ansehen muss. Diese Behauptung gilt indessen nur für die weissen, nicht aber für die roten Fasern, deren binnenzellige Fadennetze mehr denjenigen der „fibrillären“ Flügelmuskeln gleichkommen. Die Netze der weissen Fasern, von denen hier nur die Rede sein wird, stellen quergestellte Netze dar, die paarig sind und so orientiert, dass sie an beiden Seiten der Grundmembran verlaufen. Sie entsprechen, wie schon oben bemerkt, in ihrer Lage genau den genannten Körnchenreihen an jeder Seite der Grundmembranen — wovon man sich überzeugen kann durch nachherige Färbung der Chromsilber-Präparate durch Eisenhämatoxylin, was mitunter recht gut gelingen kann. An geeigneten Stellen ist deutlich zu sehen, dass die Netzteile, die an jeder Seite der Grundmembran liegen, dicht unter dem Sarcolemma zu einem einzigen, etwas größeren Fädchen zusammenfliessen, das in der Höhe der Membran auftritt (Taf. XIX, Fig. 89). Dieses Fädchen geht direkt in das ebenfalls gefärbte Sarcolemma über. Hier und dort steigen aus den Muskelhäutchen eine Menge vergleichsweise gröbere Fädchen empor, die sich an solchen Präparaten, wo die umspinnenden Blutkapillaren mitgefärbt worden sind, bis an diese umliegenden Gefässe heran erstrecken, um in deren gefärbte Wände direkt überzugehen (Taf. XIX, Fig. 89). Hierdurch wird eine strukturelle Kontinuität hergestellt zwischen diesen Gefässen und dem Sarcolemma, resp. den binnenzelligen Netzen (den Trophospongien). Vielleicht, dass dieser gewiss nicht seltene Befund einen Leitfaden geben könnte für künftige Untersuchungen nach der eigentlichen Genese des Sarcolemma und der Binnennetze bei den weissen Muskelfasern. Selbst bin ich noch nicht in der Lage, weitere Beobachtungen in dieser Hinsicht vorlegen zu können. Mitunter kann man aus der Muskelfaser radiär hervorsprossende Fädchen wahrnehmen, die direkt von

den peripheren Teilen der Trophospongien ausgehen (Taf. XX, Fig. 90). Bei solchen Stellen, die an ähnliche Bilder der Insektenmuskeln auffallend erinnern (s. oben!), ist das Sarcolemma ungefärbt geblieben. Diese Fädchen liegen nicht in einer peripheren sarcoplasmatischen Anhäufung eingebettet. Wie bei den Insekten zeigen die Fadennetze der fraglichen Skelettmuskeln, die bei Extension paarweise angeordnet sind, bei Kontraktion gleichen Abstand voneinander; was wohl kaum in anderer Richtung erklärt werden kann, als dass die Säulchen sich bei Kontraktion innerhalb der Trophospongiennetze verschieben.

Die binnenzelligen Fadennetze sind also bei den fraglichen Muskelfasern in ihrem allgemeinen Aussehen denjenigen der Insektenfasern durchaus ähnlich. Dass sie aber, wie bei diesen letzteren, als Verzweigungen multipolarer Zellen anzusehen wären, dafür habe ich leider bisher keine Anhaltspunkte gefunden. Die unter Umständen nachweisbaren direkten Verbindungen mit den umgebenden Blutgefässen könnten jedoch darauf hinweisen, dass sie auch hier eigentlich exogener Natur sein dürften. Es wäre übrigens ein sehr merkwürdiges Verhalten, falls es sich in betreff

Fig. 3.

dieser binnenzelligen Fadennetze ergeben sollte, dass morphologisch durchaus zusammenfallende intrazelluläre Strukturen einer grundverschiedenen Genese ihr Vorhandensein zu verdanken hätten. Meine Befunde von den Herzmuskelfasern derselben Tierspezies scheinen mir übrigens ein solches supponiertes Verhalten kaum annehmbar zu machen. Die Identität der Netze an den fraglichen Skelettmuskelfasern mit den trachealen Endnetzen der gewöhnlichen thorakalen Muskelfasern der Insekten wird übrigens noch vollständiger durch den Nachweis, dass dieselben während fötaler Zustände ganz unregelmässig sind (Textfigur 3, aus Diaphragma einer Maus), wie auch die trachealen Endnetze an den Muskelfasern der Raupen (s. oben) keine Spur von der

späteren so auffallenden Regelmässigkeit zeigen. Dieses Aussehen der Fadennetze bei fötalen Säugetieren ist schon vorher von Veratti¹⁾ nachgewiesen worden.

Die Herzmuskelfasern haben sich als ein ausserordentlich günstiges Objekt für die vorliegenden Studien gezeigt. An nach Carnoy oder mit Sublimat konserviertem Materiale findet man, wie allgemein bekannt, die Säulchen mehr oder weniger deutlich zu breiteren oder schmäleren, nicht selten bandähnlichen Faszikeln oder Bündeln zusammengeordnet, die hauptsächlich die corticale Zone der Muskelfasern einnehmen, während die langgestreckten und vergleichsweise recht grossen Kerne innerhalb einer zentralen körnigen Sarcoplasmasäule angeordnet sind. Wie bei den Herzen der Crustaceen sind die Herzmuskelfasern der Säugetiere zu einem syncytialen Netzwerk miteinander direkt vereinigt. Das Aussehen der Säulchen bei Extension und Kontraktion ist ja durch eine grosse Reihe von Untersuchungen, nicht am wenigsten durch diejenigen von Heidenhain²⁾ schon sehr genau bekannt. In diesem Zusammenhange möchte ich nur auf die grosse Ähnlichkeit derselben mit den Säulchen der echten „fibrillären“ Flügelmuskelfasern der Insekten die Aufmerksamkeit richten. Sie besitzen vergleichsweise niedrige Muskelfächer, von Nebenscheiben ist kaum etwas zu sehen und Qh tritt regelmässig auf. Wie zuerst Hoche³⁾ und Heidenhain⁴⁾ gegen die landläufige Meinung gefunden haben, besitzen die Herzmuskelfasern ein deutliches Sarcolemma, das sich, wie es von Heidenhain bemerkt worden ist, sehr prachtvoll zur Darstellung bringen lässt, besonders durch Vanadium-Hämatoxylin, aber auch durch viele andere tinktorielle Methoden. Das Muskelhäutchen soll jedoch von etwas anderer Natur sein, als die elastische, fast chitinöse Oberflächenschicht, die das Sarcolemma der Skelettmuskelfasern bildet. „Es zeigt sich nämlich unter dem Bilde eines scharf differenzierten, dichten protoplasmatischen Häutchens, einer protoplasmatischen Grenzmembran.“ Bei den

¹⁾ l. c.

²⁾ l. c.

³⁾ Recherches sur la structure des fibres musculaires cardiaques. Bibliographie anatom. 1897.

⁴⁾ l. c.

Vögeln soll nach Marceau¹⁾ das auch hier vorfindliche Sarcolemma in ziemlich naher Beziehung zu den feinen interfazikulären Bindegewebshäutchen (Perimysium internum) stehen. An meinem eigenen Materiale finde ich das Sarcolemma überall wieder (Taf. XX, Fig. 91), obwohl sehr dünn und nicht so fest, und überhaupt nicht so weit differenziert wie an den Skelettmuskelfasern. Diese ursprünglichere, protoplasmatische Natur des Muskelhäutchens kann, meines Erachtens, sehr wohl mit dem unten näher erwähnten Nachweise zusammenhängen, dass das Häutchen mit protoplasmatischen Fortsätzen multipolarer Zellen direkt verbunden ist. Dass übrigens das Sarcolemma, wie Marceau bemerkt hat, wirklich in naher Beziehung zu dem interstitiellen, resp. perivaskulären Bindegewebe zu stehen scheint, finde ich an einem Materiale, das durch Sublimat-Pikrinsäure in vorzüglichster Weise konserviert war. Die angefertigten Schnitte hatte ich u. a. durch Thiazinrot-R-Toluidin gefärbt (Taf. XX, Fig. 91). Ich habe oben bei den Crustaceen angedeutet, dass eine der wichtigsten Darstellungen der „Kittlinien“ oder der „Schaltstücke“ der Herzmuskelfasern, die wir besitzen, von dem hervorragenden Morphologen Heidenhain²⁾ stammt. Einige Details möchte ich seiner Beschreibung entnehmen, die zu meiner oben gelieferten Darstellung ähnlicher Strukturen bei den Herzmuskelfasern der Crustaceen in naher Beziehung stehen und die für den vorliegenden Zusammenhang von besonderem Werte sein dürfte. Heidenhain legt bindende Gründe dar für die Auffassung, dass die „Schaltstücke“ weder Zellengrenzen entsprechen, noch etwaige Kontraktionsphänomene sein können, desgleichen — und im Anschluss zu schon vorher bekannten Verhältnissen — hebt er hervor, dass man „bei starker Differenzierung der Schaltstücke leicht bemerkt, dass sie aus parallel gestellten bazillenähnlichen Stäbchen bestehen, welche in dem kontinuierlichen Verlauf der Muskelfibrillen eingeschaltet sind. Man kann sich auch so ausdrücken, dass hin und wieder innerhalb der Muskelfasern zwei Streifen Z näher benachbart sind als sonst, und dass die Muskelfibrillen, indem sie diesen Zwischenraum passieren, anschwellen und stärker färbbar werden und so Veranlassung zur Entstehung

¹⁾ C. R. Soc. biol. Paris, T. 53.; Bibliographie anat., T. 10.; C. R. Soc. biol. 1902.

²⁾ l. c.

der Schaltstücke geben.“ — „Viele Schaltstücke sind sehr schmal, so schmal, dass sie nur wenigen oder gar nur einer einzelnen Muskelfibrille der Breitenausdehnung nach entsprechen.“ — „Mitunter fassen zwei benachbarte Schaltstücke nur wenige, ja nur ein einziges Muskelfach zwischen sich.“ — „Die Kontraktionswellen schneiden oft haarscharf mit einem Schaltstück ab“, (dies hatte schon Hoche gesehen), „so dass man deutlich sieht, wie das Schaltstück der Fortpflanzung der Erregung einen verhältnismässig hohen, für die (ohnehin abnormen) Kontraktionswellen des absterbenden Muskels oft unüberwindlichen Widerstand entgegensetzt“. Heidenhain erwähnt weiter längsverlaufende Spalten in der kontraktilen Materie, die in Zusammenhang mit dem Auftreten der Schaltstücke entstehen können. „Die Entstehung der Spalten ist sehr leicht verständlich, wenn in Rechnung gezogen wird, dass zwischen je zwei Stufen eine Diskordanz der Querstreifung in der Art besteht, dass die kontinuierliche Querverbindung innerhalb der Faser gerade an dieser Stelle von vornherein aufgehoben ist.“ — „Durch diese Spalten wird die Mutterfaser auf eine mehr oder weniger regelmässige Weise in Unterfaszikel oder Tochterfasern zerlegt, und es sind diese Tochterfasern leicht als solche daran erkennbar, dass an ihrer Oberfläche das Sarcolemma sofort sichtbar wird.“ — „Das ursprünglich je zwei benachbarten Tochterfaszikeln gemeinsame Zwischensarcolemma spaltet sich späterhin in zwei differente Lagen, so dass nun jedes Tochterfaszikel seine eigene sarcolemmatöse Umhüllung erhält.“ Dieser auffallende Zusammenhang der Schaltstücke mit den neugebildeten Muskelhäutchen und die sekundäre Spaltung der letzteren in verschiedenen Lamellen, die ich an meinem Materiale in jeder Hinsicht wiedergefunden habe, liefern meines Erachtens die besten Stützen für eine Auffassung, die in den Schaltstücken regenerative Herde der kontraktilen Materie sehen will. Marceau ¹⁾ hat die Schaltstücke in anderer Richtung zu erklären gesucht. Er will in denselben eine Art intercaläre Sehnen sehen, welche die Herzfasern in kurze Abteilungen zerlegen, die andererseits wieder durch sie fest miteinander verbunden sind. Diese Anordnung der intercalären Sehnen soll nach dem genannten Autor dahin führen, dass das Herz sich besonders energisch und schnell kontrahieren kann, weil die Kontraktion

¹⁾ l. c.

in allen den verschiedenen Abschnitten gleichzeitig eintritt. Die treppenförmige Umgestaltung der Schaltstücke soll jedoch durch Entwicklung neuer dunkler Querstreifen bald an der einen, bald an der anderen Seite der ursprünglich geradlinigen Schaltstücke bewirkt werden.

Meine Erfahrungen in betreff dieser merkwürdigen Bildungen bei dem fraglichen Material stimmen mit den Heidenhainschen Beschreibungen im allgemeinen gut überein. Nur möchte ich bemerken, dass ich die eigentliche Natur und Herkunft der Schaltstücke in anderer Richtung habe deuten müssen. Ich kann mich kaum der Ansicht anschliessen, dass die Stäbchen der Schaltstücke nur verdickte Partien der Säulchen sind, sondern sie gehören meines Erachtens lamellären Fortsätzen an, die in innigster Verbindung mit dem Sarcolemma stehen. Ich habe meine Gründe für diese Meinung schon bei der Besprechung der Herzmuskelfasern der Crustaceen gegeben. Ich werde gleich unten weitere Gründe hierfür hervorheben bei der Beschreibung der Chromsilberbilder der Herzmuskelfasern der Säuger.

Was nun zunächst die Bilder anbetrifft, die man durch Osmium-Bichromatkonservierung und Färbung durch Eisenhämatoxylin bekommt, so sind diese von besonders grossem Interesse, indem sie gewissermassen an diejenigen der „fibrillären“ Flügelmuskelfasern der Insekten sehr erinnern. Die Sarcosomen sind ausserordentlich zahlreich und treten teils in der zentralen Sarcoplasmasäule auf, die den Kern einschliesst, teils sind sie zwischen den Säulchen eingelagert. Die letzteren Körner können entweder als besondere Q-Körner, und zwar bei lockerer Fügung der Säulchen (bei flüssigkeitsreicheren Fasern), völlig rundlich und in ihrer Grösse sehr wechselnd sein und liegen dabei mehr unregelmässig reihenweise zwischen den Kolumnen eingeschaltet; oder sie zeigen, bei ähnlicher Flüssigkeitsmenge, sämtlich ungefähr denselben Durchmesser und sind dabei sehr gross. Sie entsprechen in ihrer Dicke ungefähr der Höhe der Querscheiben und treten in regelmässigster Weise auf. Man findet nämlich an den Längsschnitten in jedem Spalte zwischen zwei Säulchenmetameren nur ein einziges Korn. Die Muskelfasern bekommen durch solche Körneransammlungen fast ein quergestreiftes Aussehen (Taf. XIX, Fig. 82). Im anderen Falle wieder, und zwar bei Kontraktionszuständen mit dichter Stellung der Säulchen, können die grossen

und sehr regelmässig angeordneten Körner durch transversale flügelartige Fortsätze sich miteinander so zusammenbacken, dass sie an Längsschnitten durch die Fasern wahre Querbänder bilden, die zwischen den Säulchen körnerförmig verdickt sind (Taf. XIX, Fig. 83). Diese sarcoplasmatischen Querbänder füllen zum grossen Teil die Spalten zwischen den Grundmembranen aus. Das Bild der Sarcosomen in diesem letzteren Falle ist dem sonderbaren Bild der Körner an den „fibrillären“ Flügelmuskeln der Insekten, und zwar bei denselben funktionellen Zuständen, auffallend ähnlich. In anderen Fällen ferner und zwar bei einer gewissen Phase der Extension treten vergleichsweise kleinere mit Flügeln nicht versehene Körner zwischen den Säulchen auf, jedoch mit derselben typischen Anordnung. Sie sind dabei langgestreckt und zeigen sehr oft in ihrer Mitte, entsprechend der Mittelscheibe naheliegender Säulchen, eine tiefe Einschnürung, so dass sie fast als Diplosomen erscheinen (Taf. XIX, Fig. 81). Inmitten solcher Stellen der Schnitte, wo die genannten grossen und mitunter so ausserordentlich regelmässig angeordneten Körner auftreten, kann man endlich Stellen antreffen, wo interstitielle Körner nicht zu sehen sind, wo aber die Säulchen mit sehr stark gefärbten Körnern versehen sind, von denen je ein Korn an jeder Seite des breiten Qh auftritt (Taf. XIX, Fig. 84, links). Es ist ja sehr merkwürdig, dass an den einzigen Stellen der Präparate, wo körnchenähnliche Gebilde in den Säulchen zu sehen sind, die an allen anderen Stellen so ausserordentlich reichlichen und leicht färbbaren interstitiellen Körner nicht weiter darstellbar sind. Ich vermute, dass dies Verhalten die Richtigkeit meiner schon oben vorgelegten Auffassung weiter stützt, dass die färbbare Materie der Körner bei Extension von den Säulchen aufgenommen wird.

Was endlich die Chromsilberbilder der Herzmuskelfasern betrifft, so stimmen auch diese in der Hinsicht mit denjenigen der „fibrillären“ Flügelmuskelfasern der Insekten überein, dass die nach Golgi gefärbten binnenzelligen Fadennetze, die Trophospongien, niemals paarig sind. War es indessen für die genannten Flügelmuskelfasern charakteristisch, dass die Netze die Säulchen in der Höhe der Mitte von Q umfassten, so treten die Netze bei den vorliegenden Herzmuskelfasern in der Höhe der Grundmembranen auf. Diese Anordnung stimmt auch mit derjenigen

der Granulabänder bei Kontraktion überein, indem die hellen transversalen Streifen oder Spalten zwischen diesen letzteren den Grundmembranen entsprechen. Die Herzmuskelfasern werden also von transversal angeordneten binnenzelligen Fadennetzen durchsetzt, die in betreff ihrer Orientierung den Grundmembranen entsprechen. Sehr allgemein werden die verschiedenen Netze durch längslaufende Fädchen miteinander direkt verbunden (Taf. XX, Figg. 92—104). Diese Fädchen können an manchen Stellen zu mehreren benachbarten Netzen in Beziehung treten. Bei vollständigerer Färbung findet man, dass die einzelnen Netze aus dem Sarcolemma hervorgehen, oder dass sie mit demselben in innigster Verbindung stehen (Taf. XX, Figg. 93—102). Bei erwachsenen Tieren sind sämtliche Fädchen des Fadennetzes der Muskelfasern von ungefähr derselben Dicke. Von binnenzelligen Fadennetzen gibt es bei diesen Tieren nur Terminalnetze. Bei jüngeren Tieren dagegen kann man auch gröbere Fädchen aus dem Sarcolemma her in die Muskelfasern hineindringen sehen, die sich verzweigen, um mit ihren Endzweigen in die Terminalnetze direkt überzugehen (Taf. XX, Fig. 105). Was indessen bei ausgewachsenen Tieren die Aufmerksamkeit vor allem fesselt, ist, dass das Muskelhäutchen in intimsten Zusammenhange steht mit Ausläufern auffallend grosskerniger, multipolar gestalteter Zellen, deren übrige, oft ausserordentlich lang ausgezogene Fortsätze sich den die Muskelfasern umspinnenden Blutkapillaren eng anschliessen. Ich gebe in den Figg. 92, 93, 94, 96, 97, 98, 99 u. 100, Taf. XX Beispiele solcher eigenartigen Zellen. Die langen Fortsätze dieser Zellen, die längs der Blutkapillaren verlaufen, sind mit unregelmässigen, kürzeren Ausläufern versehen, die die Gefässe umklammern. Die Zweige dagegen, die in die Muskelhäutchen direkt übergehen, sind regelmässig viel kürzer und werden bei ihrer Verbindung mit den Sarcolemmata abgeplattet. Diese Zellen sind, wie gesagt, auffallend grosskernig; und die Kerne werden regelmässig durch die Chromsilbermethode intensiv gefärbt, ganz wie die auffallend grossen Kerne der multipolaren trachealen Endzellen. Durch die Golgische Methode werden also in kontinuierlicher systematischer Weise gefärbt: adventitielle grosskernige Zellen in der Umgebung der die Muskelfasern umspinnenden Blutkapillaren, deren lange Ausläufer die Gefässe umklammern, deren kurze Zweige in die Muskelhäutchen übergehen. Aus diesen Häutchen

endlich gehen die binnenzelligen Fadennetze, die Trophospongien hervor. Die Übereinstimmung mit dem Verhalten der Tracheen zu den Muskelfasern bei den Insekten ist ja sehr frappant. Mitunter färben sich die Blutkapillarwände, das epivaskuläre Gewebe und die Muskelhäutchen gleichzeitig und sind dann voneinander nicht zu unterscheiden (Taf. XX, Figg. 96, 102). Welcher Natur sind die erwähnten grosskernigen Zellen? Bei meiner ersten Beobachtung dieser Zellen dachte ich zunächst an die Clasmatozyten, und ich neige auch jetzt zu einer solchen Deutung derselben. Ich habe nämlich alkoholkonserviertes Material durch Dahlia und Unna's polychrom. Methylenblau gefärbt und habe dabei Zellen angetroffen, die charakteristisch durch diese Färbereagentien tingiert worden sind und die ich mit den chromsilbergefärbten Zellen identifizieren möchte. Ich halte deshalb die Vermutung für ziemlich wahrscheinlich, dass die fraglichen grosskernigen Zellen der eigentümlichen Kategorie der Mastzellen zunächst zuzurechnen wären. Bekanntlich können die Verzweigungen solcher Zellen durch Stoffwechselprozesse zerfallen, was meines Erachtens eben für die Trophospongien das Charakteristische sein mag und was eben ihren Einfluss auf substanziellen Veränderungen der Zellen, in die sie hineingewachsen sind, bedingt. Das ziemlich allgemeine Vorkommen der Clasmatozyten in dem Myocardium ist schon seit langem beobachtet worden.

Indessen werden durch die Chromsilbermethode wie bei den Herzmuskelfasern der Crustaceen, nicht nur die binnenzelligen Fadennetze und die Muskelhäutchen, sondern auch die Schaltstücke ebenso intensiv gefärbt. Die Bilder, die man hierbei von den Schaltstücken bekommt, weisen darauf hin, dass diese aus einer besonderen Modifikation der Fadennetze oder der Teile von solchen hervorgehen. Sie entsprechen genau diesen Endnetzen und scheinen durch eine stäbchenartige Veränderung derselben zustande zu kommen. Man findet Abbildungen derselben an den Figg. 94, 95, 96, 99, 100, 101, 102, 104, Taf. XX. An einigen Figuren (94, 95, 102) sind auch ähnliche doppelkonturierte und etwas heller gefärbte Membranbildungen zu sehen, die sich augenscheinlich aus den Schaltstücken differenzieren und die ich geneigt bin als Vorstufe der neuen Sarcolemmabildungen anzusehen, die ja aus den Schaltstücken hervorgehen. Oft kann man mehrere solcher nebeneinander finden, die von ungleicher

Höhe sind. An chromsilbergefärbten Präparaten kann man in günstigem Falle an den Spitzen der neugebildeten Muskelhäutchen das direkte Emporwachsen der Endnetze aus diesen Häutchen sehen (s. Taf. XX, Figg. 101, 104). An der Textfig. 4 habe ich meine Auffassung bezüglich der wahren Natur der Schaltstücke bildlich darzustellen versucht. An den Stellen, wo Schaltstücke sich entwickeln sollen, wachsen die Netzteile der Fadennetze, die die Säulchen ringsherum umfassen, zu kürzeren oder längeren Scheiden aus, welche die Säulchen dicht umschliessen. Diese

Fig. 4.

Scheiden sind sämtlich von ungefähr derselben Höhe. Je nach dem Grade der Entwicklung der Schaltstücke sind diese von sehr wechselnder Höhe. Auch kann die Breite sehr variieren. An gewissen Stellen der Gebiete der Schaltstücke wachsen indessen Membranen empor, die sich zwischen den Säulchen in die Höhe schieben, ohne dieselben scheidenförmig zu umfassen. Sie stehen wohl in etwaiger Beziehung zu den longitudinalen Verbindungsfädchen der einzelnen Fadennetze. Diese Membranen werden zu den neuen Muskelhäutchen umgestaltet. Haben die Fadennetze oder die Trophospongien, wie ich immer angenommen

habe und weiter annehmen muss, mit den Stoffwechselprozessen der resp. Zellen und hier der Muskelfasern und insbesondere der Säulchen derselben zu tun, so könnte es ja nahe liegen, anzunehmen, dass die besondere Modifikation derselben, die als Schaltstücke bezeichnet werden, auf den Zuwachs und die Neubildung der Muskelfächer von Einfluss sein könnte.

Wie aus meiner oben gelieferten Darstellung der binnenzelligen Fadennetze bei den Insekten, Crustaceen und den Herzmuskelfasern der Säugetiere hervorgehen dürfte, habe ich gute Gründe für die Bezeichnung dieser Netze als Trophospongien, die sich jedoch dadurch auszeichnen, dass sie als Ausläufer multipolarer Zellen aufzufassen wären. Indessen habe ich auch als ein grundlegendes Merkmal der Trophospongien ihre vergängliche Natur hervorgehoben, indem einzelne Netzteile während der stofflichen Umsetzungen der Zellen, wo sie auftreten, in etwaige am konservierten Material nicht darstellbare Materie übergehen, vielleicht verflüssigt werden. Einzelne Teile der trachealen Terminalnetze bei den Muskelfasern der Insekten zeigen nicht selten bei Chromsilberbehandlung ein unregelmässig variköses Aussehen. Ich halte es für nicht unwahrscheinlich, dass diese, desgleichen weniger intensiv färbbare Verdickungen der Netzfäden solchen stofflich modifizierten Stellen entsprechen.¹⁾ Hier ist noch daran zu erinnern, dass bei den Wintertieren von *Dytiscus*, wo die Sarcosomen fettig umgewandelt werden, die trachealen Endnetze nicht darstellbar sind. Gibt es nun indessen keine anderen und noch mehr überzeugenden Belege für die Richtigkeit der Meinung, dass die Trophospongien der Muskelfasern in der Tat mehr oder

¹⁾ Bekanntlich hält Cajal ähnliche verbreitete Stellen an den Chromsilber gefärbten Golgischen Retikelbildungen (Nervenzellen, Epithelzellen) für röhrenartige Erweiterungen — ganz im Anschluss an meine schon seit Jahren publizierten Anschauungen. Nur möchte ich die Bemerkung beifügen, dass sich Cajal geirrt hat, als er meine betreffenden Vorstellungen so aufgefasst hat, dass das ganze endozelluläre Netz Kanälchenbildungen entsprechen sollte. Meine Trophospongienlehre lautet so, dass grössere oder kleinere Teile eines ursprünglich durchaus protoplasmatischen Fadennetzes verflüssigt werden und dadurch in kanälchenartige Gebilde umgestaltet werden können. Meint dagegen Cajal, dass das ganze Netz Kanälchen entsprechen mag, so stimmen unsre Auffassungen miteinander nicht überein. In Betreff der trachealen Endnetze der quergestreiften Muskelfasern wäre übrigens eine ähnliche Anschauung, nach den in dieser Arbeit publizierten Erfahrungen bezüglich derselben, nicht wohl möglich.

weniger reichlich verflüssigt werden können? In einer schon im Jahre 1897 veröffentlichten Untersuchung über die Herzmuskelfasern der Säugetiere finde ich eine wichtige Stütze einer solchen Anschauung. Nyström¹⁾ hatte nämlich unter Leitung von Professor Erik Müller in Stockholm eine Studie ausgeführt über die Lymphbahnen des Herzens. Er hatte u. a. mit der Chromsilbermethode gearbeitet und hatte dabei Bilder bekommen, die unzweifelhaft mit den in dieser meiner Arbeit vorgelegten teilweise zusammenfallen. Nyström findet, dass „von dem intermuskulären Niederschlag zahlreiche schwarze distinkte Fäden in die Muskelfasern hineindringen“. — „Aus den Längsschnitten ersieht man deutlich, dass diese schwarzen Linien keinen Leisten entsprechen.“ — „An den meisten Stellen bemerkt man eine sehr regelmässige Anordnung derselben. Sie gehen nämlich hier mit bestimmten Zwischenräumen, der Querstreifung völlig entsprechend, vertikal in die Muskelfasern hinein.“ Vergleicht man die Bilder, die Nyström seiner Mitteilung beigelegt hat, mit den von mir gelieferten, so ist es sofort klar, dass von denselben Strukturen die Rede sein muss. Nun ist es indessen das wichtigste an der Nyströmschen Untersuchung, dass es ihm gelungen war, die oben genannten vertikal in die Muskelfasern hineindringenden und durch Chromsilber gefärbten Linien durch interstitielle Tusche-Injektion zu injizieren. Ich gebe in der Textfig. 5 eine Reproduktion einer von Nyström gelieferten Abbildung eines tusche-injizierten Präparates. „Das Injektionsbild ist also dem Golgischen Bilde völlig entsprechend.“ Ich habe meinerseits einige Versuche gemacht, Tusche-Injektionen herzustellen und habe hin und wieder Bilder bekommen, die wenigstens dartun, dass Injektionsmassen wirklich linienförmig und vertikal in die Muskelfasern hineindringen können. Jedenfalls muss es doch ein äusserst seltenes Glück sein, wertvollere Injektionen der fraglichen Art tatsächlich zu erhalten, und so vollständige Bilder, die Nyström erzielt hat, habe ich keine Hoffnung zu gewinnen. Indessen möchte ich in dem vorliegenden Zusammenhange infolge eigener Erfahrung davor warnen, bei den Längsschnitten transversale tusche-gefärbte Linien ohne weiteres als injizierte Trophospongien zu deuten; denn die Tuschmassen

¹⁾ Über die Lymphbahnen des Herzens. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anatom. Abt., 1897.

häufen sich gern bei den kontrahierten Muskelfasern in den transversalen Querfalten des Sarcolemma und könnten dabei für den weniger Erfahrenen injizierte intrazelluläre horizontale Kanälchen vortäuschen. Nun ist zu bemerken, dass Nyström bei seiner Studie von der irrigen Vorstellung ausging, dass die Herzmuskelfasern kein Sarcolemma hätten. Ich bin aber weit davon entfernt, insinuierten zu wollen, dass dieser Autor etwaigen Verwechslungen zum Opfer gefallen sei. Dies darf ich um so weniger glauben, weil, wie oben gesagt, ein erfahrener Histologe hinter ihm gestanden hatte. Nyström war der Meinung, dass die

Fig. 5.

schwarzen Linien in ihrer Lage den Querscheiben entsprechen sollten. „Ob die Kanälchen in gleicher Höhe mit den isotropen oder den anisotropen Segmenten der Muskelkolumnen liegen, ist schwer zu entscheiden; es scheint mir aber, dass sie den dunklen (anisotropen) Scheiben entsprechen.“ Wie wir oben erfahren haben, ist diese Auffassung Nyströms nicht richtig. Sie liegen in der Tat in der Höhe der Grundmembranen.

Weil man Röhrchen, nicht aber Fädchen injizieren kann, so scheint mir aus den Nyströmschen Studien der Schluss gezogen werden zu müssen, dass die Trophospongien der Herzmuskelfasern mehr oder weniger reichlich verflüssigt werden und damit in Kanälchen übergehen können.

Rückblick.

Wenn ich endlich meine oben referierten Befunde überblicke, so stellt sich heraus, dass man in betreff der Trophospongien oder der betreffenden binnenzelligen Fadennetze, der Sarcosomen und wohl auch der kontraktilen Materie, der Muskelsäulchen, zwei grosse Kategorien von Muskelfasern bei den Arthropoden und den Säugetieren (wahrscheinlich auch bei den übrigen Vertebraten) auseinander zu halten hat, die auch physiologisch sehr verschieden sind, nämlich einerseits die echten „fibrillären“ Flügelmuskelfasern der Insekten, die Herzmuskelfasern der Crustaceen und die Herzmuskelfasern der Säugetiere, und andererseits die übrigen Skelettmuskelfasern der Insekten und die (weissen) Skelettmuskelfasern der Säugetiere. (Die roten Skelettmuskelfasern der Säuger scheinen mir zwischen den beiden extremen Kategorien zu stehen.) Die erste Kategorie ist physiologisch durch ihre intensive und mehr andauernde, die andere durch ihre verhältnismässig zufällige Tätigkeit ausgezeichnet. Bei der ersten Art der Muskelfasern findet man, dass die binnenzelligen Fadennetze, die Trophospongien, entweder die Mitte der Querscheiben der Säulchen umfassen (die „fibrillären“ Flügelmuskelfasern der Insekten), oder sie treten in der Höhe der Grundmembranen auf und umfassen dabei Zwischenscheiben (die Herzmuskelfasern der Säuger), oder auch endlich können sie an beiden Schichten der Säulchen vorhanden sein, wobei jedoch zu bemerken ist, dass die Netzteile, die die Mitte der Querscheiben umfassen, ausserordentlich fein sind (die Herzmuskelfasern der Crustaceen). Bei der anderen Art wiederum, bei den übrigen Skelettmuskelfasern der Insekten und den Skelettmuskelfasern (weissen) der Säugetiere treten die binnenzelligen Fadennetze paarig auf, indem sie an jeder Seite der Grundmembranen vorhanden sind und nicht selten dicht unter dem Sarcolemma zu einem einzigen Fädchen vereinigt werden, das in der Höhe der Grundmembran liegt. Die Säulchen werden also bei diesen Muskelfasern ungefähr in der Höhe der Mitte des isotropen Bandes von den Fadennetzen umfasst. Es ist aber bezüglich der Beziehung der die Säulchen umgebenden Netze zu den verschiedenen Teilen der kontraktilen Materie von grundlegender Bedeutung, zu erfahren, dass bei solchen Muskelfasern, bei denen die Netze zu

den Grundmembranen oder zu der Mitte der Querscheiben, zu den Heidenhainschen Mittelmembranen in Lagebeziehung stehen, diese Netze dieselbe Orientierung in allen funktionellen Stadien der Fasern bewahren, während bei solchen Fasern, bei denen die Netze paarig sind und zwar mit einem Netzteil an jeder Seite der Grundmembran, die Stellung der Netze zu der kontraktile Materie veränderlich ist, indem sie bei Kontraktion nicht weiter paarig hervortreten. Hierbei ist zu bedenken, dass bei der ersten Kategorie die Netze in Beziehung zu den permanenten Membranbildungen (Mittelmembranen und Grundmembranen) stehen, die die Fasern quer durchsetzen, während sie bei der anderen Kategorie viel freier sind und deshalb beweglicher sein können.

Mit der Golgischen Methode wird die kontraktile Materie durch die gefärbten Fadennetze in bestimmte, bei derselben Muskelfaserart immer wiederkehrende Bezirke eingeteilt; diese Stränge der kontraktile Substanz, die von den einzelnen Netzteilen umfasst werden und an deren Oberfläche die Sarcosomen als interstitielle Körnchen auftreten, entsprechen den Säulchen der Autoren. Von dieser Einteilung ausgehend, müssen wir die so ausserordentlich dicken „Fibrillen“ der Flügelmuskeln der Insekten mit den weit dünneren Säulchen anderer Muskelfaserarten gleich setzen.

Auch in betreff der Sarcosomen sind die beiden Kategorien von Muskelfasern voneinander weit verschieden. Die erste Art mit intensiver Tätigkeit ist bedeutend sarcosomenreicher als die zweite Art. Die vergleichsweise riesigen Körner, die zu den Säulchen gehören, entsprechen in ihrer typischen Orientierung den Querscheiben. Man findet diese Q-Körner, wenn ich dieselben so bezeichnen darf, bei allen Phasen der Tätigkeit, obwohl in sehr verschiedener Gestalt, wieder. Bei Extension, wo die Muskelfasern an Flüssigkeit reich sind, infolgedessen die Säulchen locker liegen, haben die fraglichen Körner ein rundliches Aussehen, und es scheint mehr als wahrscheinlich zu sein, dass die farbbare Materie der Körner dabei von den Säulchen aufgenommen wird, um bei Kontraktion wieder eliminiert zu werden. Ich glaube meinstenfalls, dass die durch Eisenhämatoxylin farbbare Materie der kontraktile Substanz aus den Körnern herkommen muss. In der Kontraktion wieder, wo die Muskel-

fasern an Flüssigkeit weniger reich zu sein scheinen und infolgedessen die Säulchen viel dichter stehen und die Fasern überhaupt mehr kondensiert hervortreten, werden die Körner mit flügel förmigen Fortsätzen versehen, die die Körner miteinander direkt verbinden. Durch diese Veränderung sehen die Körner an Längsschnitten durch die Fasern wie Querbänder aus, die durch helle transversale Querstreifen voneinander geschieden sind, die in ihrer Lage den terminalen Fadennetzen, den Trophospongien, entsprechen. An Querschnitten durch die Fasern stellen die miteinander verschmolzenen Körner ein Wabenwerk her, dessen Maschen durch die Säulchen ausgefüllt werden. Bei den Herzmuskelfasern der Crustaceen, wo die strukturellen Verhältnisse ziemlich eigenartig sind, kann man bei Kontraktion nur eine vergleichsweise feine Körnelung beobachten, ohne dass es zu bandähnlichem Verschmelzen der einzelnen Körner kommt. Bei der zweiten Art der Muskelfasern treten gewiss vergleichsweise ziemlich grosse Q-Körner auf. Sie sind jedoch jedenfalls sehr unbeständig, wie auch die Tätigkeit dieser Muskelfasern keine kontinuierliche ist. Dagegen treten konstant Körnerreihen an beiden Seiten der Grundmembran auf, die bei Extension in ihrer Lage genau den terminalen Fadennetzen entsprechen. Diese Körner werden bei dem Übergang zur Kontraktion wahrscheinlich vergrößert, jedenfalls bedeutend vermehrt, wodurch ein dunkler Querstreifen in der Gegend der Grundmembranen hervorgerufen wird. Ich halte es für ziemlich sicher, dass diese Körneransammlungen, wie es ohne jeden Zweifel bei den Insekten das tatsächliche Verhalten ist, auch bei den Säugern (und zwar an den weissen Fasern) das Auftreten des sog. Kontraktionsstreifens bedingen.

In betreff endlich der kontraktile n M a t e r i e unterscheiden sich die beiden Arten Muskelfasern schon dadurch voneinander, dass die Muskelfächer bei der ersten Kategorie (Herzmuskelfasern und „fibrillären“ Flügelmuskelfasern der Insekten) regelmässig niedriger sind. Qh tritt bei denselben Fasern auffallend allgemein auf. Nicht selten, aber — wie es scheint — doch von mehr zufälliger Natur, sind wahre Rolletsche Nebenscheiben bei den Muskelfasern der zweiten Kategorie. Bei der ersten Art bemerkt man — wenigstens bei den „fibrillären“ Flügelmuskelfasern — als ein Zwischenstadium

zwischen Extension und Kontraktion eine diffuse Hämatoxylinfärbung der Säulchen zwischen dem deutlichen Qh und dem sehr distinkt gefärbten Z, die man niemals an den Fasern der zweiten Art wiederfindet. Dieses Stadium kann mitunter selbst auffallend allgemein sein. Wenigstens sicher an den „fibrillären“ Flügel-muskelfasern, wahrscheinlich auch an den Herzmuskelfasern wird der sog. Kontraktionsstreifen nicht durch etwaige nachweisbare Körnchenansammlungen bedingt, wie bei den weissen Fasern der zweiten Art, sondern scheint sich ausschliesslich auf Z zu beziehen.

Was nun endlich die Natur der binnenzelligen Fadennetze oder der Trophospongien betrifft, so scheinen die die Säulchen direkt umspinnenden Netzteile bei sämtlichen untersuchten Tierformen rein protoplasmatisch zu sein. Bei den Tracheaten lässt sich dies Verhalten leicht nachweisen, indem die Netzteile sich teilweise als Fortsätze der protoplasmatischen Umhüllungen der gröberen intrazellulären Tracheenröhrchen dokumentieren; und bei den Crustaceen und den Säugetieren (Herzmuskelfasern) haben wir nicht den geringsten Anlass, an eine andere Natur der Trophospongien zu denken. Bei den Herzmuskelfasern der Säuger gehen ja die Fadennetze aus dem Sarcolemma hervor, von dem wir durch Heidenhains Untersuchungen kennen gelernt haben, dass dasselbe seinen protoplasmatischen Charakter nicht ganz eingebüsst hat. Dass die Trophospongien bei den Insektenmuskeln tracheale Verzweigungen sind, hoffe ich endgültig dargetan zu haben. Da nun die Muskelfasern und die Tracheenröhren ganz verschiedenen Ursprungs sind, so muss daraus gefolgert werden, dass die Tracheen sekundär in die Muskelfasern hineindringen. Möglicherweise könnte auch das Aussehen der trachealen Endnetze bei den Raupen einen Hinweis in derselben Richtung bieten, da die Netze während junger Entwicklungsstadien, wo schon die kontraktile Materie gut differenziert hervortritt, noch keine Regelmässigkeit aufweisen. Da es sich weiter aus verschiedenen Insektenordnungen nachweisen lässt, dass die binnenzelligen Tracheenverzweigungen prinzipiell als Ausläufer multipolar gestalteter Tracheen-Endzellen aufgefasst werden müssen, die ihren kernführenden Zellkörper dicht ausserhalb der Muskelfasern haben, so stellen die binnenzelligen Fadennetze der Insektenmuskeln das schönste, fast schematisch deutlichste und handgreifichste

Beispiel meiner Trophospongienstrukturen dar. Da die Trophospongien der Insektenmuskeln die periphersten Zweige der Tracheen ausmachen, die ja eine fundamentale Rolle bei den stofflichen Prozessen augenscheinlich zu erfüllen haben, so muss auch notwendigerweise gefolgert werden, dass die Trophospongien im Dienste der substanziellen Umsetzungen der Muskelzellen stehen, um so viel eher, als die Trophospongien die einzigen Teile der binnenzelligen Tracheenzweige sind, die in innigerer Beziehung zu den Muskelsäulchen und den dieselben dicht angelagerten speziellen Sarcosomen stehen. Sind nun durchaus ähnliche binnenzellige Fadennetze (selbst hinsichtlich des Aussehens derselben während fötalen Zuständen) auch an anderen

Fig. 6.

tr = Trophospongien, c = Blutkörperchen,
z = perivaskuläre Bindegewebszelle.

Tierformen als bei den Tracheaten nachweisbar, so darf es schon a priori annehmbar erscheinen, dass sie von derselben physiologischen und prinzipiell morphologischen Natur sein müssen. Kann es ferner nachgewiesen werden, dass sie teils in Relation zu den die Muskelfasern umspinnenden Blutkapillaren stehen, teils auch, dass sie unter Umständen (die Herzmuskelfasern der Säuger) mit verzweigten Zellen in intimstem Zusammenhange stehen, die sich ihrerseits den genannten Blutkapillaren eng anschliessen, so scheint es mir, dass ein so schwerwiegendes Beweismaterial herangezogen werden kann für die Richtigkeit der Meinung, dass die trachealen binnenzelligen Fadennetze tatsächlich den binnenzelligen Fadennetzen anderer Tierordnungen entsprechen müssen, dass es kaum zulässig sein kann, diese

Übereinstimmung anzuzweifeln. Hierzu kommt, dass durch Nyströms Injektionsversuche an den Herzen der Säuger sehr gute Gründe für die Auffassung vorliegen, dass bei diesen Herzmuskelfasern die Fadennetze tatsächlich verflüssigt werden und in Kanälchen übergehen können. Auf die mehr zufällige Natur der Trophospongien könnten auch die Verhältnisse derselben bei den Wintertieren der Insekten hindeuten, bei denen diese binnenzelligen Fadennetze nicht darstellbar sind, während gleichzeitig die betreffenden Muskelfasern inaktiv sind.

Es könnte nun von einem nicht geringen Interesse sein, in diesem Zusammenhange daran zu erinnern, dass J. Nussbaum¹⁾ und K. Reis in einer gemeinsam ausgeführten Untersuchung über die Gasdrüse in der Schwimmblase der Teleostier nachgewiesen haben, teils dass die Epithelzellen dieser Drüse voneinander durch Membranen abgegrenzt werden, welche von den darunter liegenden Blutgefäßen oder diesen eng anliegenden verzweigten Zellen ausgehen, teils auch und zwar in völliger Übereinstimmung mit meinen eigenen vielfach ausgesprochenen Anschauungen, dass aus den genannten Membranen die Trophospongien in die Innenzonen der Epithelzellen hineindringen, wo sie unter Umständen in Kanälchen umgewandelt werden können. Die prinzipielle Übereinstimmung dieser bei den Gasdrüsen nachgewiesenen Verhältnisse mit denjenigen an den Muskelfasern ist ja offensichtlich (vergl. die Textfig. 6).

Abgeschlossen im Mai 1907.

¹⁾ Zur Histologie der Gasdrüsen in der Schwimmblase der Knochenfische, zugleich ein Beitrag zur Trophospongienfrage. *Anatom. Anzeiger*, Bd. 27, 1905.

Erklärung der Abbildungen auf den Tafeln XIII—XX.

Die Figuren sind von Fräulein Ester Johanson gezeichnet.

Tafel XIII.

- Fig. 1. Längsschnitt durch Muskelsäulchen einer Flügelmuskelfaser von *Bombus terrestris*. Carnoy-Konservierung. Färbung durch Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange. Die Säulchen zeigen einen Übergang zwischen Extension und Kontraktion.
- Fig. 2. Längsschnitt durch dasselbe, wie in Fig. 1. Kontraktion.
- Fig. 3. Querschnitt durch dasselbe.
- Figg. 4 und 5. Längsschnitte durch eine Skelettmuskelfaser desselben Tieres. Behandlung wie an den obenstehenden Figuren.
- Figg. 6 und 7. Längsschnitte durch Flügelmuskelfasern desselben Tieres. Behandlung wie an den obenstehenden Figuren. Links: Wand einer Tracheenblase. In Fig. 7 ist die Faser mehr tangential angeschnitten.
- Figg. 8 und 9. Längsschnitte durch Flügelmuskelfasern von *Asilus forcipula*. Behandlung wie an den obenstehenden Figuren. Fig. 8 gibt ein Zwischenstadium zwischen Extension und Kontraktion wieder. Fig. 9 ein Kontraktionsstadium.
- Fig. 10. Querschnitt durch eine Flügelmuskelfaser von *Asilus forcipula*. Behandlung wie an den Figg. 8 und 9.
- Figg. 11, 12 und 13. Längsschnitte durch Flügelmuskelfasern von *Dytiscus marginalis*. Behandlung wie an den obenstehenden Figuren. Fig. 13: Extension. Figg. 11 und 12 zeigen den Übergang zwischen Extension und Kontraktion.
- Fig. 14. Längsschnitt durch eine Skelettmuskelfaser desselben Tieres wie an den Figg. 11—13. Behandlung dieselbe.
- Fig. 15. Von einem Längsschnitte durch eine ähnliche Muskelfaser wie in Fig. 14. Wahre Nebenscheiben deutlich. Behandlung wie in den obenstehenden Figuren.
- Figg. 16 und 17. Längsschnitte durch eine Flügelmuskelfaser von *Bombus terrestris*. Kontraktion. Körner hergestellt durch Osmium-Bichromat-Eisenhämatoxylin.
- Figg. 18 und 19. Dasselbe. Extension.
- Fig. 20. Längsschnitt durch eine Flügelmuskelfaser von *Asilus forcipula*. Kontraktion. Behandlung wie in Figg. 16—19.
- Fig. 21. Längsschnitt durch eine ähnliche Faser wie in Fig. 20. Die hergestellten Körner füllen fast vollständig die Zwischenräume zwischen den binnenzelligen Tracheenverzweigungen aus.

Tafel XIV.

- Fig. 22. Längsschnitt durch eine Flügelmuskelfaser von *Zygaena filipendula*. Extension. Körner hergestellt durch Osmium-Bichromat-Eisenhämatoxylin. Z gibt die Lage der Grundmembran an.

- Fig. 23. Längsschnitt durch eine Flügelmuskelfaser von *Argynnis aglaja*. Kontraktion. Behandlung wie in Fig. 22. Z gibt die Lage der Grundmembran an.
- Fig. 24. Längsschnitt durch eine Flügelmuskelfaser von *Locusta viridissima*. Extension. Behandlung wie bei den obenstehenden Figuren. Z gibt die Lage der Grundmembran an.
- Fig. 25, 26 und 27. Längsschnitte durch Skelettmuskelfasern von *Dytiscus marginalis*. Körner hergestellt durch Osmium-Bichromat-Eisenhämatoxylin. J-Körner. Fig. 25: Extension; Fig. 26: Übergang gegen Kontraktion; Fig. 27: Kontraktion.
- Fig. 28. Längsschnitt durch eine chromsilbergefärbte Flügelmuskelfaser von *Bombus terrestris*. Nur die Tracheenröhren sind gefärbt.
- Fig. 29. Querschnitt durch dasselbe wie in Fig. 28.
- Fig. 30. Längsschnitt durch dasselbe wie in Figg. 28 und 29. Auch das Protoplasma der birnenzelligen Tracheenzweige ist gefärbt. Trophospongiumfärbung.
- Fig. 31. Dasselbe. Das Sarkolemma ist mitgefärbt. In demselben große Tracheenröhren.
- Fig. 32. Dasselbe. Querschnitt.
- Fig. 33. Längsschnitt durch eine chromsilbergefärbte Skelettmuskelfaser desselben Tieres wie in Figg. 28—32.
- Fig. 34. Von einem Längsschnitte durch eine Flügelmuskelfaser von *Bombus terrestris*. Behandlung: Carnoy-Konservierung. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange. Links eine Tracheenblase. (Trbl.)

Tafel XV.

- Fig. 35. Längsschnitt durch eine chromsilbergefärbte Flügelmuskelfaser von *Asilus forcipula*. Zwei Fascikel der Faser sind in der Figur gezeichnet. Sie sind durch ein sarkoplasmatisches Septum (S—S) voneinander geschieden. Besonders rechts hat der Schnitt etwas tangential getroffen, infolgedessen die an der Oberfläche der Fascikel transversell orientierten gröberen Tracheenzweige ziemlich vollständig hervortreten. Aus den protoplasmatischen Platten, die die einzelnen Zweige derselben miteinander verbinden, gehen teilweise die terminalen protoplasmatischen Endnetze der Tracheen (die Trophospongien) hervor.
- Fig. 36. Längsschnitt durch eine ähnliche, chromsilbergefärbte Faser, wie in Fig. 35. In der Mitte hat der Schnitt das Sarkolemma tangential getroffen. In demselben verlaufen transversell grobe Tracheenzweige, die sich rechts in ein sarkoplasmatisches Septum hineinsenken.
- Fig. 37. Längsschnitt durch eine ähnliche Faser, wie in den obenstehenden Figuren. Rechts ist das Protoplasma der Tracheen nicht gefärbt, nur die kutikulären Röhren. Hier ist gleichzeitig das terminale Trachealnetz nicht gefärbt. Links kommt das gefärbte Protoplasma der Tracheen hinzu; gleichzeitig tritt auch das Terminalnetz deutlich hervor.

- Fig. 38. Längsschnitt durch eine chromsilbergefärbte Flügelmuskelfaser von *Teuthredo*. Oben ist das Sarkolemma mit darin eingeschlossenen groben Tracheenstämmen deutlich gefärbt. Unten ist das Sarkolemma durch den Mikrotommesser zerstückelt.
- Fig. 39. Längsschnitt durch eine chromsilbergefärbte Muskelfaser von einer *Cimbex*-Larve. An der Oberfläche der Faser gehen die trachealen Terminalnetze paarweise in extrazelluläre gröbere Tracheenzweige über. Keine in die Faser hineindringenden röhrentragenden Tracheenzweige.
- Fig. 40. Längsschnitt durch eine chromsilbergefärbte Flügelmuskelfaser von *Musca vomitoria*. Aus zwei sarkoplasmatischen Septen (S—S) treten gröbere Tracheenzweige hervor, die feinere Zweige zu den Fascikeln abgeben, die ihrerseits das terminale Trachealnetz liefern.

Tafel XVI.

- Fig. 41. Von einem Längsschnitte durch eine chromsilbergefärbte Flügelmuskelfaser von *Hämatopota*. Bei S—S, sarkoplasmatische Septen, aus denen gröbere Tracheenzweige emporsteigen, die in unzweideutigster Weise die hier regelmäßigen trachealen Endnetze erzeugen. Unten ist ein Fascikel mehr tangential angeschnitten.
- Fig. 42. Dasselbe. Vergleiche oben die Kongruenz der Färbung des Protoplasma an den größeren Tracheenzweigen und der trachealen Endnetze.
- Fig. 43. Längsschnitt durch chromsilbergefärbte gewöhnliche Thoraxmuskeln von *Asilus forcipula*. Die Muskelhäutchen (SI) mit den darin eingebetteten Tracheenröhren sind tangential angeschnitten.
- Fig. 44. Dasselbe. Links geht der Schnitt durch die Faser, wobei die trachealen Terminalnetze hervortreten; rechts ist das Muskelhäutchen mit darin eingeschlossener Tracheenröhre tangential angeschnitten.
- Fig. 45. Längsschnitt durch eine chromsilbergefärbte Flügelmuskelfaser von *Zygaena filipendula*. Extensionsstadium, wobei die trachealen Terminalnetze paarweise angeordnet sind.
- Fig. 46. Längsschnitt durch eine chromsilbergefärbte Muskelfaser einer ausgewachsenen Raupe von *Bombyx quereus*. Zwei Fascikel, deren sehr unregelmäßigen trachealen Terminalnetze mit den Tracheen eines sarkoplasmatischen Septum (S—S) zusammenhängen.
- Fig. 47. Längsschnitt durch eine chromsilbergefärbte Flügelmuskelfaser von *Locusta*. Eine verzweigte tracheale Endzelle (TrE) mit einem auffallend großen Kern ist gefärbt. Bei den in die Faser hineindringenden Ausläufern der Endzelle treten die hellen trachealen Röhren, in dem gefärbten Protoplasma der Ausläufer eingeschlossen, sehr schön zur Ansicht. Das tracheale Endnetz geht aus dem genannten Protoplasma deutlich hervor.
- Fig. 48. Dasselbe. Zwischen zwei hineindringenden Tracheenzweigen, die in longitudinaler Richtung umbiegen, spannt sich das tracheale Protoplasma flügelförmig aus. Aus diesem Protoplasma blatte, wie

auch aus dem übrigen trachealen Protoplasma gehen kurze Zweige hervor, die sich gabelförmig teilen, um an der Bildung des Endnetzes teilzunehmen.

- Fig. 49. Zwei chromsilbergefärbte und längsgeschnittene Flügelmuskelfasern desselben Tieres. Die eine Faser (a) ist durchgeschnitten, die andere (b) mehr tangential angeschnitten. Das gefärbte Sarkolemma tritt zwischen beiden hervor. Das Bild zeigt, wie die oberflächlich orientierten Tracheenzweige in das tracheale Terminalnetz übergehen.

Tafel XVII.

- Fig. 50. Tangential angeschnittene, chromsilbergefärbte Flügelmuskelfaser von *Locusta*. Das Bild legt deutlich dar, wie die epizellulären Tracheenzweige sich mit dem trachealen Terminalnetze verbinden.
- Fig. 51. Längsschnitt durch eine chromsilbergefärbte Muskelfaser desselben Tieres. Das Bild zeigt an mehreren Stellen kleine tröpfchenähnliche Erweiterungen des terminalen Trachealnetzes. Es kann sehr wohl möglich sein, daß diese Erweiterungen verflüssigten Stellen der einzelnen Netzteile entsprechen.
- Fig. 52. Chromsilbergefärbtes Nervenetz an der Oberfläche einer Flügelmuskelfaser von *Locusta*.
- Fig. 53. Längsschnitt durch eine chromsilbergefärbte Muskelfaser von *Locusta*. Aus dem trachealen Terminalnetze gehen an der Oberfläche der Fasern gröbere Fäden hervor, die von der Faser geradwinklig emporsteigen.
- Fig. 54. Längsschnitt durch eine chromsilbergefärbte Flügelmuskelfaser von *Dytiscus marginalis*. Wintertier. Durch Osmium geschwärzte Sarkosomen. Die Lumina der verschiedenen Tracheenröhren durch ein osmiumgefärbtes Präcipitat ausgefüllt. Keine trachealen Terminalnetze zu sehen.
- Fig. 55. Chromsilbergefärbter Längsschnitt durch eine gewöhnliche thoracale Muskelfaser von *Dytiscus marginalis*. Wintertier. S—S entspricht der zentralen kernführenden Sarkoplasmasäule. Kontraktionszustand.
- Fig. 56. Dasselbe. Extensionszustand.
- Fig. 57. Längsschnitt durch eine chromsilbergefärbte Flügelmuskelfaser von *Dytiscus marginalis*. Das Tier war seit einigen wenigen Tagen im Zimmer eingebracht. Zwei tracheale Endzellen mit charakteristisch großen Kernen. Die Ausläufer der Endzellen dringen in die geschrumpfte Faser hinein, wo sie in longitudinale Richtung umbiegen. Die Lumina der Tracheenröhre sind nicht aus einer etwaigen färbbaren Materia ausgefüllt. Keine trachealen Endnetze sind herstellbar.
- Fig. 58. Längsschnitt durch eine chromsilbergefärbte Flügelmuskelfaser von *Dytiscus marginalis*. Aquarietier. Eine sehr schöne tracheale Endzelle, deren Ausläufer in die Muskelfaser hineindringen, um hier endlich ein tracheales protoplasmatisches Terminalnetz zu bilden.

- Fig. 59. Dasselbe. Das Bild legt deutlich dar, wie das tracheale Terminalnetz aus den longitudinal verlaufenden intrazellulären Tracheenzweigen hervorsprosst.
- Fig. 60. Querschnitt durch eine Muskelfaser aus dem Herzen von *Astacus fluviatilis*. Carnoy-Konservierung. Färbung durch Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange.

Tafel XVIII.

- Figg. 61—64. Längsschnitte durch Herzmuskelfasern von *Astacus fluviatilis*. Carnoy-Konservierung. Färbung durch Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange. Aus den säurefuchsin-gefärbten Muskelhäutchen gehen ähnlich gefärbte „Schaltstücke“ hervor. (Die Originalzeichnungen geben diese letzteren mehr stäbchensamenähnlich an, als es aus den vorliegenden Figuren zu sehen ist.)
- Figg. 65—67. Querschnitte durch Herzmuskelfasern desselben Tieres. Dieselbe Behandlung der Präparate. In Figg. 65 und 66 sieht man selbst kernführende Fortsätze der Muskelhäutchen in die Muskelfasern hineindringen. (Die Kerne klein und dunkel.)
- Fig. 68. Quer- und Längsschnitt durch dasselbe.
- Fig. 69. Zwei chromsilbergefärbte und längsgeschnittene Herzmuskelfasern von *Astacus fluviatilis*. Gefärbte Muskelhäutchen zwischen den Fasern. Aus diesen gröbere Zweige, die sich in das Terminal- oder Trophospongiernetz auflösen.
- Fig. 70. Dasselbe.
- Fig. 71. Dasselbe. Die binnenzelligen gröberen und aus dem Sarkolemma eigentlich herstammenden Netzteile zeigen ein deutliches keimförmiges Aussehen.

Tafel XIX.

- Figg. 72—74. Querschnitte durch chromsilbergefärbte Herzmuskelfasern von *Astacus fluviatilis*. Die einzelnen Netzmaschen des Binnennetzes entsprechen den Muskelsäulchen.
- Fig. 75. Längsschnitt durch eine chromsilbergefärbte Herzmuskelfaser von *Astacus fluviatilis*. Aus dem gefärbten Sarkolemma gehen gröbere Zweige hervor, die die Trophospongiernetze erzeugen. Größere Netzteile an der Höhe des Z, feinere an der Höhe des Musc. von Q.
- Fig. 76. Dasselbe. Das Bild gibt ein chromsilbergefärbtes Schaltstück wieder.
- Fig. 77. Dasselbe.
- Fig. 78. Säulchen einer Herzmuskelfaser von *Astacus fluviatilis*. Osmiumbichromat-Eisenhämatoxylin. Regelmäßige Q-Körner.
- Fig. 79. Dasselbe. Q-Körner mit flügel förmigen Fortsätzen zwischen den einzelnen Säulchen.
- Fig. 80. Ein sehr dünnes Säulchen desselben Präparates wie in Figg. 78 und 79. Q-Körner, deren färbbare Materia in die kontraktile Substanz wahrscheinlich übergeht.

- Figg. 81—84. Längsschnitte durch Herzmuskelfasern von *Mus decumanus*. Osmiumbichromat-Eisenhämatoxylin. Figg. 81—83 Q-Körner, gefärbt. Fig. 83. Kontraktionszustand, wobei die Substanz der Q-Körner als durchlöchernte Querscheiben hervortreten (durch die Löcher gehen die Säulchen hervor). Fig. 84 zeigt links eine Färbung der Säulchen mit deutlichen Qh, während etwaige Körner nicht zu unterscheiden sind; rechts wiederum treten Q-Körner hervor und dabei keine Färbung der kontraktilen Materia.
- Figg. 85—88. Längsschnitte durch Skelettmuskelfasern aus Diaphragma von *Mus decumanus*. Osmiumbichromat-Eisenhämatoxylin. Deutliche, von den Säulchen wohl abgrenzbare J-Körper. Inwieweit die übrigen wahrnehmbaren Körnergebilde in Figg. 87 und 88 Querscheiben der Säulchen oder Q-Körner oder beiden in der Tat entsprechen, ist dem Verfasser unsicher. In Fig. 85 und 86 gehören sie wahrscheinlich den Säulchen.
- Fig. 89. Längsschnitt durch eine chromsilbergefärbte Skelettmuskelfaser aus Diaphragma von *Mus decumanus*. Aus dem Sarkolemma gehen rechtwinklig feine Fädchen hervor, die auch mit den Wänden der naheliegenden Blutkapillaren in Verbindung stehen.

Tafel XX.

- Fig. 90. Längsschnitt durch eine chromsilbergefärbte Skelettmuskelfaser aus Diaphragma von *Mus decumanus*. Der Schnitt etwas schräg getroffen.
- Fig. 91. Längsschnitt durch Herzmuskelfasern eines hingerichteten jungen Mannes. Sublimat-Pikrinsäure. Thiazinrot-R-Tolindioblau. Die Fasern mit neutral gefärbten Häutchen, die in intimer Verbindung mit den Blutkapillaren zu stehen scheinen. Deutliche Schaltstücke der Fasern, die (rechts oben) mit den Häutchen direkt zusammenhängen.
- Figg. 92—104. Längsschnitte durch chromsilbergefärbte Herzmuskelfasern von *Mus decumanus*. Figg. 92—94, Figg. 96—100 und 102—103 zeigen verzweigte grosskernige Zellen, deren Ausläufer teils die Blutkapillaren umklammern, teils direkt in die Muskelhäutchen übergehen, aus denen weiter die Trophospongien hervorsprossen. Figg. 101 und 104 zeigen gefärbte Muskelhäutchen, aus denen Schaltstücke hervorgehen. Man kann auch beobachten, (wie an Fig. 104 unten), wie das Häutchen sich in Zweige auflösen kann, die sich in die Trophospongialnetze verlieren. Figg. 94, 95 u. 102 zeigen membranöse Fortsätze, die aus den Schaltstücken emporsteigen. Bei Fig. 95 sind auch einige gefärbte Nervenfäserchen zu sehen.
- Fig. 105 Querschnitt durch chromsilbergefärbte Herzmuskelfasern eines neugeborenen Hundes.