Ueber Nervenendigungen im quergestreiften Muskel.

Von

Dr. **W. Wolff.**

Hierzu Tafel XVIII.

Ohne auf die Literatur einzugehen, da dieselbe bereits in vielen anderen Werken zusammengefasst ist, will ich mich nur darauf beschränken, die Ergebnisse meiner Untersuchungen mitzuthellen.

Die Objecte wurden von Gliederthieren und von allen Classen der Wirbelthiere genommen, wurden im frischen lebenden Zustande, ferner mit Metallen, wie Gold, Silber, Ueberosmiumsäure behandelt untersucht, ferner mit organischen Säuren wie Essig-, Pikrin-, schwefliger-Säure; sie wurden in ihrem Zusammenhange und isolirt untersucht. Bei allen diesen verschiedenen Untersuchungsmethoden sowohl, als auch bei den sämmtlichen untersuchten Thieren wurde ein und dasselbe Princip der Nervenendigungen gefunden. Ich muss demnach auf Grund meiner Untersuchungen einen wesentlichen Unterschied der Nervenendigungen der verschiedenen Classen der Wirbelthiere vollständig bestreiten.

Das Princip ist folgendes: Die Endverzweigungen liegen ausserhalb des Sarkolemmaschlauchs, dieselben sind stets markhaltig und besitzen die Schwann'sche Scheide; der Endigungspunkt der einzelnen Ausläufer ist dadurch gegeben, dass die Schwann'sche Scheide (das Neurilemma) continuirlich in das Sarkolemma übergeht, der Nerveninhalt d. h. also der Axencylinder mit seinem Markmantel an dieser Stelle die quergestreifte Substanz berührt. An diesem Punkte hört der Nerv auf. Ob er hier nun continuirlich mit einer Fibrille zusammenhängt oder sich nur in inniger Contiguität befindet, kann nur die Entwicklungsgeschichte entscheiden; jedenfalls ist der Zusammenhang ein sehr inniger, worauf wir noch später zurückkommen werden.

Kommen wir nun zu den verschiedenen Untersuchungsmethoden und zu den Resultaten derselben. Will man die Nervenendigungen im frischen lebenden Zustande untersuchen, so kann man dies sowohl an Isolationspräparaten, als auch, indem man die Muskeln in ihrem natürlichen Zusammenhange lässt. Ersteres hat den Nachtheil, dass die Präparate nicht ihre natürliche Form behalten; denn grade so wie beim mechanischen Zerzupfen das intermuskuläre Bindegewebe gezerzt wird und schliesslich zerreißen soll, ebenso wird in noch viel höherem Grad der Nerv gezerzt, reisst hier und da ein und schliesslich ganz ab; die Nervenansatzstelle ist in einen Kegel oder Trichter ausgezogen, das Nervenmark, das an verschiedenen Stellen ausgetreten ist, giebt die sonderbarsten Bilder. Man muss also zu Isolationspräparaten solche Thiere benutzen, bei denen das intermuskuläre Bindegewebe nur sehr spärlich und zart vorhanden ist, ferner nicht gar zu fein isoliren, sondern die Stelle die man untersuchen will, stets noch im Zusammenhange mit der Umgebung lassen, so dass sie ja nicht gesperrt wird. Untersucht man nun auf diese Weise z. B. die Muskulatur vom *Hydrophilus piceus*, wo man gut thut, die helle Thoraxmuskulatur zu benutzen, so findet man vor allem den sog. Doyère'schen Hügel an der Eintrittsstelle des Nerven nicht, sondern, wie in Fig. 1 eine ganz unscheinbare Endigung. Der äusserste Nervenfaden, der sich bei diesem Thiere gewöhnlich nicht mehr theilt, also nur als ein einzelner feiner Schlauch das Muskelprimitivbündel erreicht, hört plötzlich auf; an dieser Stelle geht das Neurilemma continuirlich in das Sarkolemma über, Mark und Axencylinder, die bis hier auf dem Sarkolemma gelegen haben, treten nun mit der Fibrillensubstanz in Contact und hören an dieser Stelle auf. In dieser Gegend häufig so, dass sie den Endigungspunkt des Nerven verdecken, liegen einige Kerne auf dem Sarkolemma, die bei nicht genauem Zusehen als eine granulirte Sohle imponiren. Die Anzahl derselben ist variabel, doch ist sie bei diesem Thiere, bei dem das intermuskuläre Bindegewebe sehr spärlich entwickelt ist, nie gross: eins bis drei. Was ist nun aus dem Doyère'schen Hügel geworden? Doyère¹⁾ selbst hat denselben bei den Bärthierchen gefunden und seine Untersuchungen

1) M. Doyère, Memoire sur les Tardigrades. Annales des sc. natur. 1840, Tom. XIV, 2 Serie.

sind in neuerer Zeit von Greeff¹⁾ bestätigt worden; ebenso beschreibt unter anderen auch Wagener²⁾ die Nervenendigungen bei den Muskeln der *Corethra Plumicornis*-Larve als trichterförmig. Doch wie man diese Befunde verallgemeinert hat und sie auch auf die Nervenendigungen der Wirbelthiere übertragen hat, ist entschieden unrichtig. Es ist ja im höchsten Grade wahrscheinlich, dass der Nerv stets beim Uebergang in die quergestreifte Muskelfaser die Form eines plattgedrückten Kegels annimmt. Denn denken wir uns z. B. einen contrahirten Muskel mit seinen an ihm endenden Nerven und nehmen an, dass der Nerv an dem Punkte Fig. 3a, an dem das Neurilemma desselben in das Sarkolemma der Muskelfaser übergeht, seine runde Form und Dicke genau beibehielte, also als eine nicht erweiterte Röhre an die Muskelfaser heranträte, so muss derselbe, sobald die Muskelfaser in den Ruhezustand zurückkehrt, an seinem Uebergang in die Muskelfaser die Form eines plattgedrückten Kegels annehmen, wie in Fig. 3b dargestellt ist. Denken wir uns den Nerv, nun als nicht erweiterte runde Röhre an die ruhende Muskelfaser treten, so muss bei der Contraction derselben das Nervenende ebenfalls die Form eines plattgedrückten Kegels annehmen, der zu dem vorher gedachten in einem Winkel von 90° steht und an seiner Basis noch mehr zusammengedrückt ist. Es leuchtet hiernach ein, dass man sich eine Nervenendigung, wie sie in Fig. 3a gezeichnet ist, nur bei einem ganz bestimmten Contractionszustand des Muskels vorstellen kann. Je dicker nun die Nervenröhre im Verhältniss zum Muskelschlauch ist und je grösser die Excursionen des Muskelfadens sind, um so grösser wird dieser kegelförmige Uebergang des Neurilemma in das Sarkolemma, doch ist schon bei den Nervenendigungen des *Hydrophilus* z. B. der Nervenschlauch im Verhältnisse zur Muskelfaser so fein, dass diese trichterförmige Erweiterung bei ungezerrtem Präparate nicht mehr zu sehen ist, noch viel weniger ist eine solche bei den feinen Nervenausläufern an den Wirbelthiermuskeln zu demonstrieren. Man muss sich, wenn man eine derartige trichterförmige Endigung sieht, stets verge-

1) Dr. R. Greeff, Ueber das Nervensystem der Bärthierchen. Dieses Archiv Bd. I.

2) Wagener, Ueber einige Erscheinungen von den Muskeln der *Corethra Plumicornis*-Larven. Arch. f. mikrosk. Anatomie X.

wissern, dass dieselbe kein Kunstproduct sei. Es liegt ja auf der Hand, dass eine Nervenendigung wie sie in Fig. 1 dargestellt ist, ebenfalls sobald sie vom Muskel abgezerrt wird, die Form eines Kegelmantels annehmen muss. Man kann sich diese Form unter dem Mikroskope willkürlich herstellen, wenn zufällig die Nervenendigung mit einem längeren makroskopisch sichtbaren Nervenfaden zusammenhängt; zerrt man nämlich an diesem Faden mit der Präparirnadel ein wenig, so sieht man den Trichter entstehen und bei Unterbrechung des Zuges wiederum verschwinden. Dieser Trichter entsteht auch zufällig auf andere Weise. Die beschriebenen Gebilde sind so zart und weich, dass sie schon durch das vorsichtigste Auflegen des Deckglases selbst bei untergelegtem Haare ihre Form verändern. Fig. 1 zeigt eine Nervenendigung bevor ein Deckglas aufgelegt ist, Fig. 2 dieselbe nach Auflegen eines solchen. Dieses Bild ist noch dadurch besonders interessant, weil man an ihm bei noch lebendem Nerven den Axencylinder zu Gesicht bekam, und sehen konnte, wie innig derselbe mit der fibrillären Substanz des Muskels zusammenhing; man sieht, dass das Fibrillenbündel dem Zuge des Axencylinders gefolgt ist und einen kleinen Kegel, dessen Spitze in den Axencylinder ausläuft, bildet. Diese Figur liegt nun in dem grösseren Kegel, der durch den Zug des Neurilemma am Sarkolemma gebildet ist. An diesen Bildern suchte ich nun die Frage zu entscheiden ob der Axencylinder an die einfach oder an die doppelt brechende Substanz heranginge, jedoch war es nicht möglich einen Aufschluss hierüber zu erhalten. Die richtige Einstellung des Tubus bewegt sich bei der Dicke des Objects in einer gewissen Breite, und in diesem Spielraume geht der Axencylinder scheinbar hin und her und scheint bald in die doppelt brechende bald in die einfach brechende Substanz überzugehen. Wenn nun aber behauptet wird, dass man bei eben diesem Thiere im Doyère'schen Hügel den Axencylinder sich habe theilen, und diese Theilungen mit den Mittelscheiben der Muskelfaser in Verbindung treten sehen, so hat man abgesehen davon, dass man erst einen künstlichen Doyère'schen Hügel durch Zug oder Druck hervorgerufen, die Faltungen in demselben für Theilungen des Axencylinders angesehen und schliesslich das Unmögliche möglich gemacht, diese Falten mit den Mittelscheiben der Muskelfaser in Verbindung treten sehen. Dass übrigens der Doyère'sche Hügel bei manchen Thieren kein

constantes (!) Gebilde sei, beschreibt schon Arndt¹⁾, der denselben an ein und demselben Primitivbündel findet und auch vermisst, ja an einigen Präparaten durch Quellung herstellt und ihn dann noch als natürliches Gebilde auffasst.

Will man die Muskeln in ihrem natürlichen Zusammenhange untersuchen, so kommt es vor allem darauf an einen dünnen platten Muskel zu erhalten, dieses leistet der Brusthautmuskel des Frosches. Man präparirt denselben schnell frei, spannt ihn auf einen Korkring, der an dem Objectträger angekittet ist, auf und füllt den Hohlraum mit $\frac{1}{2}$ pCt. Kochsalzlösung aus, dann kann man mit den stärksten Immersionssystemen die Nervenendigungen hinreichend beleuchtet studiren. Natürlich muss man sich solche aussuchen, die ganz oberflächlich liegen. Man kann an diesen lebenden Präparaten alles sehen, was man nur am Nerven durch Reagentien leichter erkennbar machen kann. Der Nerv theilt sich auf der für seine Endigung bestimmten Muskelfaser gewöhnlich in zwei etwas dünnere Fäden, die meist divergiren, sehr häufig im Winkel von 180° auf der Muskelfaser eine kurze Strecke verlaufen, an ihren respectiven Enden ihre Schwann'sche Scheide in das Sarkolemma übergehen lassen und markhaltig mit ihren äussersten Enden die Fibrillen berühren; sobald dies geschehen d. h. centripetal von diesem Berührungspunkte, ist nichts mehr von dem Nerven zu sehen, hier ist sein wirkliches Ende. Gewöhnlich theilt er sich, wie gesagt, in zwei Terminalfäden, doch endigt er auch öfter ungetheilt wie in Fig. 10a und wiederum mit mehr Endfasern wie in Fig. 5. An den Terminalfasern liegen Kerne, die häufig diese Fasern zum Theil verdecken, so dass sie plötzlich aufzuhören und hinter dem Kerne wieder zu beginnen scheinen. Die Kerne reflectiren nämlich das Licht so stark, dass man die darunter befindliche Nervenfaser nur schwer sieht. Scheinen diese Kerne den Terminalfasern seitlich angelagert, so ist der Nerv d. h. genauer der Markmantel an diesen Stellen um so viel dünner, als der halbe senkrecht auf den Verlauf der Nervenfaser stehende Durchmesser des Kernes beträgt Fig. 4a, auch um mehr wenn die Längsaxe des meist ovalen Kernes mehr nach innen von der Schwann'schen Scheide liegt. Dadurch erscheinen diese Fasern

1) Arndt, Untersuchungen über die Endigungen des Nerven in den quergestreiften Muskelfasern. Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. IX.

manchmal viel dünner, als sie es in der That sind, (wenn man nämlich irrthümlich diese Kerne als nicht zum Nerven gehörig auffasst) ja als seien sie marklos; doch dem genauen Beobachter wird nicht entgehen, dass zwischen diesen Kernen der Nerveninhalt wieder seine normale Dicke hat. Diese Kerne welche unter das Sarkolemma von vielen Autoren versetzt und als Besatzkörperchen und dergleichen beschrieben werden, liegen auf dem Sarkolemma und sind die Kerne der Schwann'schen Scheide. Ausser diesen eben erwähnten Kernen liegen noch um die Endigungen herum meistens einige Kerne, die bei den Nervenendigungen der Amphibien selten in grosser Anzahl vorhanden sind, auch gänzlich fehlen können wie z. B. in Fig. 8. Diese Kerne gehören zu dem Bindegewebe das die Nerven und Gefässe begleitet, ferner sind es Kerne des Sarkolemma.

Um die Nerven in einem wie oben beschriebenen Präparate deutlicher hervortreten zu lassen, behandelt man dasselbe mit Ueberosmiumsäure. Ein sauber abpräparirter Brusthautmuskel des Frosches wird mit Igelstacheln auf einen Kork gespannt, (man thut gut den Kork vorher mit der Lymphe des Frosches zu befeuchten um das Austrocknen durch denselben während des Aufspannens zu verhindern) dann 24 Stunden der Einwirkung einer Lösung von Ueberosmiumsäure von 0,02 pCt. ungefähr ausgesetzt und in destillirtem Wasser untersucht. Um das Nachdunkeln zu verhindern, kann man das Präparat später einige Zeit in Beale'sche Carminlösung legen. Die Muskeln haben nun eine gelblich-braune Färbung, während der Nerv die des Schiefers angenommen hat. Um die oben erwähnten Kerne deutlicher sichtbar zu machen, kann man ein solches Präparat mit ganz verdünnter Essigsäure behandeln. Bis auf die distinctere Färbung gleichen diese Präparate genau den oben erwähnten frischen Präparaten.

Man könnte nun einwenden, die beschriebenen Nervenendigungen seien noch nicht die äussersten Ausläufer, sie setzten sich z. B. noch in marklose Fasern fort, die weder im frischen Zustande sichtbar, noch durch Ueberosmiumsäure gefärbt würden. Diese Befürchtungen hegte ich auch im Anfange meiner Untersuchungen, und habe daher Controllversuche mit Gold- und Silberfärbung gemacht. Die Behandlung mit Silber hat den grossen Nachtheil, dass sie negative Bilder giebt, und falls man alles, was weiss geblieben, für nervös ansieht, zu den sonderbarsten Figuren

und Schlüssen verleitet. So ist es Gerlach¹⁾ ergangen, der sicherlich in seinen Bildern Taf. I Fig. 1—3 überhaupt gar keine Nervenendigungen vor sich gehabt, wie ihm schon Ewald nachgewiesen hat. Dass man aber auch bessere Bilder erhalten kann, zeigt die Arbeit eben dieses Forschers, doch eignen sich zum Studium der Nervenendigungen die Goldpräparate besser. Ich bediente mich des Goldchloridkaliums von 0,03 pCt. Ein Brusthautmuskel des Frosches wurde auf die oben angegebene Weise präparirt, 24 Stunden der Wirkung der Goldflüssigkeit ausgesetzt, dann kurze Zeit in mit Essigsäure angesäuertem Wasser abgewaschen und in destillirtem Wasser untersucht. Um naturgetreue genaue Bilder zu erhalten, muss man vor allem darauf sehen den noch lebenden ungezerrten Muskel in das Reagens zu legen, andernfalls kann man allerdings alle nur denkbaren Bilder erhalten. Sind die Präparate gut gelungen, so haben die Nerven eine violette Färbung angenommen, während die Muskeln goldgelb gefärbt sind. — Das Gold wird bekanntlich vom Axencylinder mehr reducirt als vom Nervenmark, während bei der Ueberosmiumsäure das umgekehrte Verhältniss stattfindet; ganz allein nur in dieser Beziehung unterscheiden sich die ersteren von letzteren Präparaten. Während der durch Ueberosmiumsäure gefärbte Nerv stets das Aussehen eines homogenen Bandes hat, sieht man bei recht gelungenen Goldpräparaten den Axencylinder als dunkel violett gefärbten Faden in einer hellen gefärbten Masse, dem Nervenmark verlaufen, wie in Fig. 6 und Fig. 7b. Bei nicht so schön gelungenen Präparaten liegt das Mark in kleinen faltigen Klumpen innerhalb der Schwann'schen Scheide, während man den Axencylinder als dunklen Faden durch dasselbe hindurchziehen sieht oder das Mark ist gar nicht gefärbt, was häufig an den Nervenenden vorkommt und man sieht den gefärbten Axencylinder in einer weiten Röhre der Schwann'schen Scheide an die fibrilläre Substanz herantreten wie in Fig. 7b, in dieser Röhre sieht man wiederum hie und da einen grossen blassen Kern. Derartige Bilder hat Ewald²⁾ auch bei mit Gold und ähnliche bei mit Silber behandelten Muskeln erhalten. Er beschreibt sie folgendermassen: „Bei

1) I. Gerlach, Ueber das Verhalten der Nerven zu den quergestreiften Muskeln. Sitzungsbericht der physik.-med. Societät in Erlangen 1873.

2) A. Ewald, Pflüger's Archiv für Physiologie Bd. XII, 1876.

Silberpräparaten sah ich innerhalb der breiten weissen Bänder einen feinen blassen etwa die halbe Breite einnehmenden Faden verlaufen, der an Dicke den durch Gold gefärbten Axencylindern gleichkommt, und ich glaube die Silberbilder richtig zu deuten, wenn ich annehme, dass die weissen Bänder von den letzten Theilungen der Axencylinder nicht vollständig ausgefüllt werden, sondern mehr Kanäle in der quergestreiften Substanz darstellen, in welchen die Axencylinder noch mit gewissem Spielraume eingebettet liegen. Wesentlich bestärkt wurde ich noch in dieser Ansicht durch das Bild einer vergoldeten Muskelfaser vom Frosch, welche bei zwar schwacher Färbung aufs deutlichste in einem scharf contourirten am Ende abgerundet geschlossenen Kanale den varikös veränderten Axencylinder zeigt, welcher zwar jedenfalls ursprünglich nicht so fein war im Verhältniss zum Kanale sondern, wie die vielfachen Auftreibungen zeigten, jedenfalls in Folge der Behandlung wesentlich verändert ist. Vor Verwechslung mit einem Capillargefässe war ich geschützt durch den klaren Zusammenhang mit den Nerven und dadurch, dass der Kanal nicht ausserhalb sondern innerhalb des Sarkolemma lag.“ Ich habe derartige Bilder, wie gesagt, häufig zu Gesicht bekommen, erkläre sie jedoch anders. Der Kanal ist die Schwann'sche Scheide, die nicht innerhalb sondern wie man an Nerven, die schräg auf den Muskelfaden zu verlaufen und an der Grenze desselben endigen mit aller Genauigkeit sehen kann, ausserhalb des Sarkolemma liegt. In derselben verläuft der wenn auch nicht varikös veränderte Axencylinder, so doch der variköse Nerv d. h. Axencylinder mit Markscheide. Dass die Endigung markhaltig ist, folgt ja schon ohne weiteres aus der Vergleichung mit den durch Ueberosmiumbehandlung erhaltenen Bildern. Ewald wäre sicherlich bei seinen richtigen Beobachtungen auf die richtige Deutung gekommen, wäre er nicht von der Vorstellung ausgegangen, dass die Endverzweigungen innerhalb des Sarkolemma lägen. Er sieht den Axencylinder in eine Masse eingebettet, die bei der Behandlung mit Argentum nitricum weiss bleibt, bei der Goldbehandlung sich manchmal mehr, manchmal weniger färbt, jedenfalls eine geringere Reductionsfähigkeit gegen Gold besitzt als der Axencylinder; er kommt zu dem Schlusse, dass der Axencylinder mit einem gewissen Spielraume in einem Kanale eingebettet liege. Was sollte diesen Spielraum ausfüllen? Gewebsflüssigkeit? sie

würde sich den angegebenen Reagentien gegenüber anders verhalten. Diese Einbettungsmasse entspricht aber grade in ihrem Verhalten zu den Reagentien allen Anforderungen, die wir an das Nervenmark stellen. Man erhält übrigens auch ebensolche Bilder bei Goldpräparaten von andern markhaltigen feinen Nerven, so z. B. sieht man häufig bei Goldpräparaten der Harnblase vom Frosch ebenfalls den Axencylinder in einem weiten Kanale verlaufen. Was sollte hier der Kanal anders sein, als die Schwann'sche Scheide? Ein anderes Mal sieht man an dem Axencylinder das Mark in faltigen Klumpen hängen und grosse blasse Zellen auf ihm liegen. — Die Auftreibungen Ewald's. — Der Einzige, der einmal von markhaltigen Nervenendigungen spricht, scheint Carl Sachs¹⁾ zu sein, derselbe bemerkt beiläufig in seinen Untersuchungen über die sensiblen Fasern der quergestreiften Muskeln, dass bei der Fledermaus die motorischen Nervenendigungen markhaltig wären.

Ich habe ferner Präparate nach der Methode dargestellt, die Carl Sachs zur Demonstration der sensitiven Nervenendigungen im Muskel angewandt hat. Die Muskeln wurden lebend in 1 pCt. Essigsäure gelegt, nach 24 Stunden abgewaschen und ebenso lange der Wirkung einer ganz verdünnten Pikrinsäure-Lösung ausgesetzt und dann in Glycerinwasser untersucht. Diese Präparate haben einen sehr hohen Grad von Durchsichtigkeit und man kann an denselben, auch wenn sie nicht sehr dünn sind, die Nervenendigungen genau studieren. Man erhält dadurch, dass bei dieser Methode die verschiedenen Kerne sehr in den Vordergrund treten den weiter unten zu beschreibenden Isolationspräparaten nach Kühne ähnliche Bilder; sie unterscheiden sich nur dadurch von jenen, dass die Schwann'sche Scheide deutlicher hervortritt, als bei den Kühne'schen Präparaten. Man kann sich auch bei dieser sehr empfehlenswerthen Methode an den so durchsichtigen Bildern mit aller Genauigkeit überzeugen, dass das Ende der Nerven an dem Punkte ist, wo er das Sarkolemma durchbohrt und markhaltig an die fibrilläre Substanz herantritt. Fig. 8a stellt eine auf diese Weise erhaltene Nervenendigung dar, bei der man ganz genau den Uebergang des Neurilemma in das Sarkolemma verfolgen kann.

1) Physiolog. und Anatom. Untersuchungen über die sensiblen Nerven der Muskeln Reichert u. du Bois Reymond Archiv 1874.

Ebenfalls kann man bei diesem Präparate das Herantreten des markhaltigen Nerven an die fibrilläre Substanz mit aller Genauigkeit sehen, da zufälliger Weise gar keine Kerne um die Endigung herumliegen, die das Bild unklarer machen könnten.

Bis jetzt habe ich nichts von Endknospen und Besatzkörperchen beschrieben; um diese zu sehen stellte ich Präparate genau nach der von Kühne angegebenen Isolationsmethode her. Lebende Muskeln vom Frosch wurden auf 24 Stunden in eine sehr verdünnte Lösung von schwefliger Säure gelegt, dann einige Stunden in destillirtem Wasser auf 40° C erwärmt und in Glycerin untersucht. Durch diese, wie durch die soeben beschriebene Methode, gestalten sich die Nervenendigungen auf den ersten Blick etwas anders. Dieselben Kerne, die bei den übrigen Präparationsmethoden neben dem Nerven mehr in den Hintergrund treten, nehmen hier meist die Hauptrolle ein. Doch hat man sich einmal daran gewöhnt, sein Augenmerk mehr auf den unscheinbareren Nerven zu richten, so sieht man ebenfalls denselben sich markhaltig zwischen diesen Kernen hindurchwinden und schliesslich plötzlich aufhören, das Neurilemma, das man meist bei dieser Präparationsmethode als zwei dünnere Striche an beiden Seiten des Nerven verlaufen sieht, hat an dieser Stelle ebenfalls sein Ende. Es kommt auch wohl einmal vor, dass eine Bindegewebsfibrille von der Schwann'schen Scheide bis zu einem der herumliegenden Kerne hinzieht, doch darf ein Mikroskopiker dies nicht für eine marklose Verzweigung des Nerven halten. Die Kerne, die an und auf den Nervenendverzweigungen liegen, sind keine Besatzkörperchen oder Endknospen, sondern Kerne der Schwann'schen Scheide. Es scheint manchmal, als endige der Nerv in einen Kern, doch abgesehen davon, dass zufällig einmal ein Kern direct über der Endigungsstelle des Nerven liegt, sieht man oft bei grösserer Aufmerksamkeit den Nerven an dem Kerne vorbeiziehen und manchmal erst ziemlich entfernt von dieser Stelle endigen. Es ist wie gesagt der Nerv bei dieser Präparationsmethode sehr blass und man verliert ihn daher leicht aus den Augen vergl. Fig. 9 Deutlicher tritt derselbe hervor wenn man ein derartiges Präparat mit Ueberosmiumsäure behandelt, vergl. Fig. 10.

Was nun die Frage betrifft, ob die äussersten Nervenendigungen intra- oder extravaginal verlaufen, so werden wie be-

kannt beide Ansichten vertreten¹⁾. Kühne behauptet, er habe in der durch verdünnte Säure flüssig gemachten quergestreiften Substanz den Nerven flottiren sehen. Dem entgegen behauptet Kölliker²⁾, er habe bei derselben Präparationsmethode die Nervenendigung über dem Sarkolemma flottiren sehen. Wenn es schon schwer ist die Niveauverschiedenheit des Nerven gegenüber einer quergestreiften anderen Substanz zu bestimmen, so ist es gradezu unmöglich dieselbe festzustellen, wenn letztere in eine ungefärbte homogene Masse verwandelt ist. Ich möchte annehmen, dass in den Fällen, in denen die Autoren den Tubus bei Einstellung der Nervenendigung haben tiefer einstellen müssen als auf die Oberfläche der Muskelfaser, dieselben entweder Nervenendigungen gesehen haben, die auf der ihnen abgewandten Seite der Muskelfaser endigten, oder bei nicht ganz isolirten Präparaten Endigungen, die an ein darunter liegendes Primitivbündel herangingen. Ich werde um so mehr zu dieser Annahme gedrängt, als beim Frosche wenigstens die Endausläufer im Allgemeinen gar nicht so viel verzweigt sind, als die Autoren gewöhnlich zeichnen. Fig. 5 zeigt eine ausnahmsweise vielverzweigte Nervenendigung im Froschmuskel. Es ist aber der Irrthum leicht zu begehen, dass wenn man mit der Mikrometerschraube einer Endigung folgt, man in eine andere darunter liegende hineinkommt und man diese nun für die Fortsetzung der ersteren hält. — Daher wohl auch der Zusatz mancher Autoren zu ihren Bildern: „dieselben sind bei verschiedenen Einstellungen des Focus entworfen“! — Wie sehr man sich aber in der Niveaubestimmung täuschen kann beweisen die Angaben von Arndt³⁾. Dieser Forscher sieht aus den unter dem Sarkolemma befindlichen Nervenendverzweigungen wiederum Nervenfasern sich abzweigen, das Sarkolemma durchbohren um dann an einer anderen Muskelfaser zu endigen. Etwas derartiges kommt nie vor, es wäre ja auch nach unserer Anschauung unmöglich, da der Nerv sobald sein Neurillemma mit dem Sarkolemma verschmolzen ist mit der fibrillären Substanz in Verbindung tritt und an diesem

1) Stricker's Handbuch der Gewebelehre.

2) Kölliker, Mikroskopische Anatomie Bd. II.

3) Arndt, Untersuchungen über die Endigungen der Nerven in den quergestreiften Muskelfasern. Archiv für mikrosk. Anatom. Bd. IX.

Punkte endigt; das sind Fasern, die sich eben noch vor der Endigung selbstverständlich ausserhalb des Sarkolemma abzweigen.

Es wurden nun die Nervenendigungen der Muskeln der übrigen Wirbelthierclassen untersucht, doch konnte ich einen wesentlichen Unterschied zwischen den Nervenendigungen der Amphibienmuskeln einerseits und denen der übrigen Wirbelthierclassen andererseits nicht finden. Auch bei diesen Thierclassen sind die letzten Nervenenden noch markhaltig und liegen auf dem Sarkolemma. Untergeordnete Unterschiede sind dadurch gegeben, dass die Muskeln mehr oder weniger intermuskuläres Bindegewebe enthalten. In je grösserem Masse dasselbe nämlich vorhanden ist nimmt auch die Zahl der Kerne um die Endigung herum zu. Bei manchen Präparaten sind deren so viele namentlich bei den Nervenendigungen der Säugethiere, dass sie noch manchmal seitlich über das eine Muskelprimitivbündel hinüber reichen und auf dem nebenliegenden Muskelfaden liegen. Ferner unterscheiden sich die Nervenendigungen durch die Länge wie durch die Dicke der Endverzweigungen; endlich durch die durchschnittliche Anzahl oder das Fehlen derselben. Am ähnlichsten den Nervenendigungen der Amphibien sind die der Knochen-Fische, dieselben sind jedoch im Allgemeinen dünner und besitzen mehr Kerne in ihrer Umgebung, vergl. Fig. 11, ferner ist die Anzahl der Endigungen in einer Muskelfaser eine bedeutend grössere. Dann folgen die Nervenendigungen der Reptilienmuskeln. Dieselben sind jedoch weder so oft verzweigt, noch haben die letzten Ausläufer im Allgemeinen eine solche Länge als die vorher beschriebenen. Ich werde auf die Beschreibung dieser Nervenendigungen etwas weitläufiger eingehen, da sie ja von allen Forschern als Paradigma der Nervenendigungen aller anderen Wirbelthierclassen denen der Amphibien gegenüber gestellt werden.

Alle früher angegebenen Methoden wurden auch beim Studium der Nervenendigungen dieser Thierklasse in Anwendung gezogen und gaben dasselbe Resultat. Die Nervenendausläufer, gewöhnlich zwei an der Zahl sind meist sehr kurz, erscheinen daher verhältnissmässig dick und verlaufen fast immer im spitzen Winkel wie in Fig. 12, 13, 14. Doch kommen bei der Eidechse auch mitunter längere Endverzweigungen vor und dagegen beim Frosche ganz kurze, wie eine solche in Fig. 8b gezeichnet ist, die genau mit den Nervenendigungen der Eidechse übereinstimmt, nur nicht so

viel Kerne in ihrer Umgebung besitzt, wie jene gewöhnlich haben. Dieser Kerncomplex hat die Autoren zur Annahme einer Endplatte verleitet, und zwar hat man die von Kernen freigebliebenen Stellen der Muskelfaser d. h. die Zwischenräume zwischen den einzelnen Kernen, die bei einigen Präparationsmethoden etwas heller erscheinen als die stärker lichtbrechenden Kerne, als eine netzförmige Ausbreitung der nun marklos gewordenen Nerven aufgefasst und unter das Sarkolemma versetzt. Ein Theil der Kerne, die mehr granulirt sind und deren Begrenzung man nicht sah, hat man für granulirte Substanz sog. Sohle aufgefasst, einen anderen Theil als Besatzkörperchen beschrieben. Sehen wir uns nach den Methoden um, durch welche diese illusorische Endplatte demonstrirt wurde, so ist es namentlich die Behandlung mit *Argentum nitricum*, auf Grund der die Autoren die Existenz einer Endplatte annehmen zu müssen glauben. Behandelt man nämlich eine Nervenendigung z. B. von der Eidechse mit Sibernitrat, Fig. 17, so erscheint der markhaltige Nerv weiss; nun kann man vom Ende des Nerven zwischen den etwas dunkleren Kernen ein Netzwerk von helleren Bändern verfolgen, die je nach dem Hervortreten der Kerne breiter oder schmaler sind, mehr oder weniger mit einander communiciren. Je mehr Kerne nämlich hervortreten um so weniger Substanz erscheint zwischen ihnen, um so schmaler erscheinen daher die zwischen ihnen hinziehenden Bänder und umgekehrt, je weniger Kerne hervortreten, um so breiter erscheint die Zwischensubstanz und um so breiter die helleren Bänder. Diese bei der Silberbehandlung nun heller erscheinenden Bänder hat man für die Endausbreitung der marklosen unter dem Sarkolemma verlaufenden Nerven aufgefasst. Dagegen möchte ich erstens anführen, dass der Axencylinder (und die marklosen Ausläufer des Nerven könnte man doch nur als Fortsetzungen des Axencylinders betrachten) überall, wo er des Markmantels beraubt der Einwirkung des *Argentum nitricum* ausgesetzt ist, sich bräunt und zwar durch seine ganze Dicke hindurch, worauf erst neuerdings Engelmann¹⁾ aufmerksam gemacht, also müssten die marklosen Ausläufer anstatt weiss eher braun erscheinen; ferner finde ich bei den Autoren nirgends diese Kerne wie in Fig. 17, 16, 15, 12 gezeichnet, die unzweifelhaft vorhanden sind; es werden von den verschiedenen

1) Pflüger's Archiv. Bd. 22. Bonn 1880.

Autoren wohl einige Kerne gezeichnet, doch bei weitem nicht in der Menge, wie sie in der That vorhanden sind. Und bei der Masse und zusammengedrängten Lage dieser Kerne ist wiederum die Existenz dieser breiten Bänder, wie sie bisher angenommen wurden, unmöglich. Ein ganz ähnliches Verhältniss wie durch die Silberbehandlung hervorgerufen wird und ähnliche Bilder erhält man, wenn man die Nervenendigungen mit $\frac{1}{3}$ Alkohol behandelt, vergl. Fig. 12, worauf Ranvier¹⁾ in neuester Zeit seine Ansicht stützt. Durch die Behandlung mit $\frac{1}{3}$ Alkohol schrumpfen die Kerne ein wenig und treten stärker hervor, durch das Schrumpfen der Kerne erscheint die zwischen denselben liegende Substanz etwas breiter und fasst man nun die Contouren der Kerne, die nur zum Theil gesehen wurden, als die Begrenzung der von Kernen frei gebliebenen Substanz auf, so hat man sich namentlich bei etwas zu hoher Einstellung des Tubus ein Netzwerk von hellen Bändern construirt. Vergleicht man z. B. die beiden Bilder, die Ranvier auf Tafel VIII vor und nach der Behandlung mit $\frac{1}{3}$ Alkohol von der Nervenendigung der Eidechse gegeben hat, so werden sie ganz genau mit meiner Auffassung dieses Irrthums übereinstimmen. Vor der Behandlung mit $\frac{1}{3}$ Alkohol zeichnet Ranvier einige nicht genau contourirte, sich kaum in dem Lichtbrechungsvermögen von der Umgebung unterscheidende schmale Bänder. Nach der Behandlung mit $\frac{1}{3}$ Alkohol, nachdem die Kerne etwas geschrumpft sind, dunkler erscheinen, die Contouren derselben deutlicher geworden, zeichnet er genau contourirte bedeutend heller als die Umgebung erscheinende breitere Bänder. Schliesslich möchte ich das Hauptgewicht des Gegenbeweises darauf legen, dass noch kein Forscher im Stande gewesen ist diese sogenannten marklosen Endausbreitungen zu färben; dieselben mussten sich bei der Behandlung mit Gold röthlich färben, doch habe ich bei den exactesten Goldfärbungen nie auch nur eine Andeutung dieser marklosen Fasern darstellen können, sondern der markhaltige Nerv hört wie in Fig. 15 und 16 beim Eintritt in den Kernhügel, wie man sich auch bei allen anderen Präparationsmethoden überzeugen kann, auf ohne eine Fortsetzung in marklose Fasern; und an den von Kernen frei gebliebenen Stellen sieht man nichts weiter als die Muskelsubstanz. Was übrigens einen Theil der

1) Ranvier, Lecons sur l'histologie du système nerveux. Paris 1878.

beschriebenen Kerne anbetrifft, so sind dieselben nicht nur in der Umgebung der Nervenendigung vorhanden, sondern man sieht sie allenthalben nur nicht in solcher Anhäufung der Muskelfaser aufliegen, namentlich aber im Bindegewebe, das mit den Gefässen und Nerven einherzieht.

Es bleibt mir noch die Besprechung der Nervenendigungen der Vögel und Säuger übrig. Bei beiden Thierclassen endet der Nerv gewöhnlich ungetheilt, wie in Fig. 18, 19. Das intermuskuläre Bindegewebe ist bei diesen Thierclassen gewöhnlich etwas stärker ausgebildet, daher der Kernhügel, unter dem der Nerv endet, noch etwas grösser als bei den Reptilienmuskeln und grade bei den Säugern kann man häufig die Beobachtung machen, dass einige Kerne dieses Hügels gar nicht mehr auf der Muskelfaser liegen, an die der Nerv herangeht, sondern über der nebenliegenden Muskelfaser gelagert sind. Ich habe nicht ohne Grund den Ausdruck gebraucht, der Nerv tritt in einen Kernhügel ein; es entsteht in der That bei den Nervenendigungen der Reptilien, Vögel und Säuger durch die vielen Kerne die eng um die Endigung herum gelagert sind, auch auf einander zum Theil liegen, an dieser Stelle eine geringe Erhöhung der Muskelfaser wie man bei Profilbildern deutlich sehen kann, vergl. Fig. 16. Bei den Nervenendigungen der Fische, bei denen die Kerne in geringerer Zahl vorhanden und die Endausläufer länger, die Kerne also weiter auseinander gelagert sind, ist eine solche Erhöhung kaum zu bemerken, noch weniger bei den Nervenendigungen der Amphibien. Doch ist dieser Kernhügel kein Analogon des Doyère'schen Hügels; letzterer ist eine trichterförmige Erweiterung des Neurilemma beim Uebergang in das Sarkolemma, während jener Hügel durch eine Anhäufung von Kernen, die dem Bindegewebe um die Endigungen herum angehören, gebildet wird. Seine Höhe wird übrigens durch die bei der respectiven Präparation hervorgerufene Quellung modificirt; beim unveränderten Objecte ist dieselbe nur äusserst gering. Nicht mit dieser Erhöhung der Muskelfaser ist eine andere scheinbare Erhöhung derselben zu verwechseln. Es geben nämlich Präparate, bei denen die Färbung des Nerven der der Muskelfaser sehr ähnlich ist, wenn die Endigung am Rande der Muskelfaser liegt, und an diesem sich eine kurze Strecke hinzieht, das Bild, als gehe der Nerv in eine Erhöhung des Muskelprimitivbündels hinein. Diese Erhöhung hat auch keine ebene Contour,

sondern verläuft, wie der Nerv im Muskel überhaupt, gewellt und ist in Wahrheit der Nerv, der sich am Rande der Muskelfaser eine kurze Strecke hinzieht, um dann wie beschrieben zu endigen. Ich habe häufig dergleichen scheinbare Nervenbügel bei nachgedunkelten Ueberosmiumpräparaten gesehen, namentlich bei solchen von der Eidechse, nachdem ich, so lange die Präparate noch gut und hell gefärbt waren, den Bügel als den der Muskelfaser aufliegenden Nerv hatte erkennen können, vergl. Fig. 20 und 21.

Fassen wir noch einmal in kurzen Worten die Resultate dieser Untersuchungen zusammen, so haben wir gesehen, dass die Nerven aller Wirbelthiermuskeln bis zu ihrem äussersten Endmarkhaltig auf dem Sarkolemma liegen, am Endigungspunkte derselben das Neurilemma continuirlich in das Sarkolemma übergeht, an diesem Punkte der Axencylinder mit seinem Markmantel mit der fibrillären Substanz in Verbindung tritt, das Perineurium zusammen mit dem intermuskulärem Bindegewebe der Ursprung der um die Nervenendigungen herumliegenden Kerne ist; endlich, wie es von vornherein auch wohl am wahrscheinlichsten war, kein wesentlicher Unterschied in den Nervenendigungen der verschiedenen Wirbelthierclassen besteht.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XVIII.

- Fig. 1. Lebender Muskel vom *Hydrophilus piceus* XII. 1.
 Fig. 2. dasselbe Präparat nach aufgelegtem Deckglase, a Axencylinder b Falten des Neurilemma.
 Fig. 3. a und b schematische Nervenendigung.
 Fig. 4. Lebender Froschmuskel in $\frac{1}{2}$ procentiger Kochsalzlösung; a Kerne der Schwann'schen Scheide. XII. 4.
 Fig. 5. Froschmuskel mit Ueberosmiumsäure behandelt X. 1.
 Fig. 6. Froschmuskel mit Goldchloridkalium und Essigsäure behandelt; a Kerne der Schwann'schen Scheide, c Axencylinder, d Markscheide. XII. 3.
 Fig. 7. Froschmuskel mit Goldchloridkalium behandelt; a Kerne des Neurilemma, b Axencylinder, c Neurilemma. XII. 1.
 Fig. 8. Froschmuskel mit Essig- und Pikrin-Säure behandelt; a Uebergang des Neurilemma in das Sarkolemma, b kurze Endverzweigung.
 Fig. 9. Froschmuskel nach Kühne isolirt. XII. 2.

- Fig. 10. Froschmuskel nach Kühne isolirt, darnach mit Ueberosmiumsäure behandelt; a Einfache Endigung, b Schwann'sche Scheide. XII. 2.
 Fig. 11. Hechtmuskel mit Essig- und Pikrin-Säure behandelt. XII. 4.
 Fig. 12. Muskel von *lacerta agilis*, mit $\frac{1}{3}$ Alkohol behandelt. XII. 2.
 Fig. 13. Muskel von *lacerta agilis*, mit Ueberosmiumsäure behandelt. X. 1.
 Fig. 14. Muskeln von *lacerta viridis*, mit Essig- und Pikrin-Säure behandelt. XII. 2.
 Fig. 15 und 16. Muskel von *lacerta agilis*, mit Goldchloridkalium und Essigsäure behandelt. XII. 3.
 Fig. 17. Muskel von *lacerta agilis*, mit Argen. nitric. behandelt. XII. 2.
 Fig. 18. Muskel vom Meerschweinchen mit Essig- und Pikrin-Säure behandelt. XII. 3.
 Fig. 19. Muskel v. Kanarienvogel, mit Essig- u. Pikrin-Säure behandelt. XII. 2.
 Fig. 20. Muskel von *lacerta viridis*, mit Ueberosmiumsäure behandelt. XII. 3.
 Fig. 21. dasselbe Präparat nachgedunkelt. XII. 3.

Die römischen Ziffern bedeuten die Nummer des Immersionssystems, die arabischen die des Oculars (Bénêche), bei denen die Präparate gezeichnet wurden.

Die Querstreifung der Muskelfaser ist aus dem Grunde bei den meisten Figuren nicht gezeichnet oder nur angedeutet, weil man bei Anwendung starker Systeme die oberflächlich liegende Nervenendigung nicht zugleich mit der Querstreifung der Muskelfaser sehen kann.

(Anatomisches Institut zu Strassburg im Elsass.)

Der centrale Verlauf des nervus glossopharyngeus. — Der nucleus lateralis medius.

Von

Dr. C. F. W. Roller.

Hierzu Tafel XIX u. XX.

Geschichtliche Uebersicht.

B. Stilling war der erste, welcher die Wurzelfäden des 9. Paares der Hirnnerven zu grauen Massen am Boden des 4. Ventrikels verfolgte.

Nach ihm liegt der Glossopharyngeuskern nach aussen vom oberen Theile des Vaguskernel, breiter werdend, je mehr sich dieser verschmälert und nach oben bis zu den Querstreifen des Acusticus