

Untersuchungen
über die
**Entwicklung der quergestreiften
Muskelfaser.**

Eine mit Bewilligung der Hochverordneten
Medicinischem-Facultät der Kaiserlichen Universität zu

DORPAT

zur Erlangung

des

Doctorgrades

abgefasste und zur öffentlichen Vertheidigung bestimmte

ABHANDLUNG

von

Emanuel Moritz,
Livländer.

Mit einer lithographirten Tafel.

DORPAT.

Buchdruckerei und Lithographische Anstalt von Carl Schulz.

1860.



I m p r i m a t u r

haec dissertatio ea lege, ut simulac typis fuerit excusa, numerus exemplorum praescriptus tradatur collegio ad libros explorandos constituto.

Dorpati Livon. die VIII. m. Novembr. anni MDCCCLX.

N^o 282.
(L. S.)

Dr. Buchheim,
med. ord. h. t. Decanus.

Herrn Dr. G. v. Broecker

gewidmet.

023684

V o r w o r t.

Indem ich die Ergebnisse meiner Untersuchungen über die Entwicklung der quergestreiften Muskelfasern der Oeffentlichkeit übergebe, muss ich vorausschicken, dass diese Untersuchungen nicht etwa durchaus selbständig von mir unternommen und durchgeführt worden sind. — Die erste Anregung hiezu wurde mir von Herrn Prof. Kupffer zu Theil, welcher mich denn auch später im Verlauf meiner Arbeiten auf's Freundlichste durch Rath und That unterstützt hat, und manche der wichtigsten Resultate derselben verdanke ich allein seiner gütigen Beihülfe. — Ich ergreife daher mit Freuden diese Gelegenheit, Herrn Prof. Kupffer öffentlich meinen Dank abzustatten.

Ich habe meiner Arbeit den umstehenden Titel gegeben, weil er darauf hinweist, dass ich weit davon entfernt bin, das vorliegende Thema als durch meine Untersuchungen vollständig erledigt anzusehn; die Lücken derselben sind mir sehr wohl

fühlbar und können auch jedem Fachmanne unmöglich verbor- gen bleiben. — Wenn ich es dennoch gewagt habe, mit mei- ner Arbeit schon jetzt, trotz ihrer Unvollständigkeit, hervorzutreten, so liegt meine Rechtfertigung darin, dass ich einerseits durch die Verhältnisse von diesem Gegenstand hinweggedrängt werde, andererseits doch schon in soweit Resultate aufzuweisen habe, dass ich eine selbständige Ansicht, in den Hauptpuncten wenigstens, genügend begründen zu können glaube.

Es wäre zu wünschen, der Gegenstand möchte bald wie- der aufgenommen und durch erneute Untersuchungen das in den folgenden Blättern Gelieferte vervollständigt und weiter ausgedehnt werden.

Erster Abschnitt.

Wie das Studium der Entwicklungsgeschichte überhaupt, so ist auch selbstverständlich das ihrer einzelnen Theile erst in neuerer Zeit betrieben worden. Ja man kann sagen, dass sie durchaus ein Kind der Gegenwart ist, indem das Meiste, was darin geleistet worden noch lebenden Zeitgenossen seinen Ursprung verdankt. So ist denn auch der Gegenstand, den diese Schrift behandelt, erst in neuester Zeit von den Forschern berücksichtigt worden und Alles, was über die Entwicklung der Muskeln heut zu Tage bekannt ist, stammt aus den Beobach- tungen und Schriften der letzten 22 Jahre. Obgleich nicht in dem Maasse, als in manchen anderen Gebieten der Entwickelungs- geschichte und Histologie, liegen doch auch über die Histoge- nese der Muskelfaser so manche Beobachtungen und fast eben so viel verschiedene Ansichten vor.

Meines Wissens sind Valentin und Schwann die ersten, welche über die Entstehung der quergestreiften Muskeln ge- nauere, auf eigene Wahrnehmungen gestützte Ansichten auf- stellten. Valentin giebt in seiner Entwicklungsgeschichte ¹⁾ namentlich die allerfrühesten Stadien der Muskelentwicklung,

1) Handb. d. Entw. Berlin 1835. S. 268.

doch geht aus seiner ganzen Darstellung hervor, dass er, wie auch nicht anders möglich, die genetische Bedeutung der Zelle nicht kannte und es ist daher die Erklärung der Vorgänge bei ihm nur angedeutet; er giebt mehr eine einfache Beschreibung der Formen, welche er in den auf einander folgenden Entwicklungsperioden beobachtete.

Er lässt die „Körnchen“ der „Urmasse“ sich in Längsreihen ordnen, darauf ganz oder theilweise zu durchsichtigen Fäden verschmelzen, in welchen bald jede Spur der Körnchen verschwindet. Um dieselbe Zeit häufen sich nach ihm zwischen den durchsichtigen Fäden mehr oder weniger runde „Kügelchen“, die sich später wieder vermindern und mit der „gallertigen Masse, welche sie umgiebt, zu dem verbindenden Schleimgewebe werden“. Die Unvollkommenheit seiner Vorstellungen leuchtet schon aus der unpräcisen Ausdrucksweise ein.

Schwann²⁾, welcher nur an älteren Embryonen (Schweineembryonen von 3½ Zoll Länge waren die jüngsten) seine Untersuchungen angestellt hat, adoptirt für die früheren Entwicklungsstadien die Beschreibung und Auffassung Valentin's. Bei Schweineembryonen von 3½ Zoll Länge findet er bereits parallel laufende Fasern und eine dazwischen liegende durchscheinende Substanz. Diese enthält eine Menge freie Körner, Kerne mit und ohne Kernkörperchen und endlich kernhaltige Zellen mit granulösem Inhalte. Die Kerne und Zellen lässt er sich aus der feinkörnigen, durchsichtigen Substanz, als dem Cystoblastem bilden; von einigen in Fasern auslaufenden Zellen weiss er nicht, ob sie als Primativzellen neuer Muskelfasern anzusehen seien oder nicht.

2) Dr. Th. Schwann: Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Structur und dem Wachstum der Thiere und Pflanzen. Berlin, 1839. S. 156 fg.

Was nun die Fasern selbst anbelangt, so unterscheidet Schwann zweierlei; einmal ziemlich platte, mit deutlichen oblongen wandständigen Kernen versehene Fasern, welche ihm hohle Cylinder zu sein scheinen, weil er an ihnen oft doppelte Contouren wahrgenommen; zweitens etwas breitere, unregelmässiger, granulirte Fasern, welche ebenfalls hohl erscheinen und die Kerne undeutlicher wahrnehmen lassen, obwohl dieselben stellenweise sehr dicht beisammenliegen. Beide Arten der Fasern sind nach Schwann platt; die breiteren, stärker granulirten hält er für einen früheren Zustand der ersteren³⁾, indem sich die Faser verlängert und schmaler wird.

Diese breitere Art der Muskelfasern nun hält Schwann für die Grundform derselben und erklärt ihre Entstehung durch Verwachsung der reihenweise angeordneten Elementarzellen und consecutives Schwinden der verwachsenen Zellenwände. Er schliesst auf diese Entstehungsweise aus der hohlen Beschaffenheit der Fasern, der Entfernung der Kerne, welche ungefähr der Länge einer primären Zelle gleichkommen soll, ferner aus dem Zerfallen der Fasern in gleichlange mikroskopische Stückchen bei Einwirkung von natürlicher oder künstlicher Verdauungsflüssigkeit und endlich aus einer angedeuteten Quertheilung zwischen den einzelnen Kernen, welche er hin und wieder gesehen haben will. Daher erklärt er denn Valentin's „Körnchen der Urmasse“ für primäre oder Elementarzellen, seine „Kügelchen“ für Zellenkerne und macht so die Ansicht Valentin's zu der seinigen,

Die Wandungen der so entstandenen secundären Muskelzelle verdicken sich nun durch Ablagerung von innen her, und der hohle Cylinder wird allmählig in einen soliden Strang um-

3) Die breiteren Fasern sind den Rückenmuskeln, die schmälere dem Oberarm entnommen.

gewandelt, in welchen auch die Kerne, aber erst später, schwinden. Die Zellenhülle verändert sich übrigens nicht, sondern umgibt den solid gewordenen Zelleninhalt als eine lockere, structurlose Scheide, welche durch die unter ihr liegenden Kerne emporgehoben wird; sie ist das Sarcolemm. Das Zerfallen der anfangs structurlosen Faser in der Längs- und Querriichtung ist nur eine Gestaltung des Zelleninhalts, nicht Bildung neuer Gewebelemente.

Der Ansicht von Schwann traten zuerst Reichert und Holst⁴⁾ entgegen. — Reichert bewies die heterogene, bindegewebige Natur des Sarcolemms durch dessen ununterbrochenen Uebergang auf die Sehnen. Holst, der unter Reichert's Anleitung arbeitete, beschreibt als Urformen des Muskelgewebes gewisse stark lichtbrechende, zuweilen kernhaltige 0,0001 Zoll breite und 6—10 mal längere „Fragmente,“ die späteren Fibrillen, welche neben feinen Kernen und Zellen in der Bildungsmasse⁵⁾ beim Hühnchen schon am 5. Tage der Bebrütung, und bei Rindsembryonen von 9^u L. vorkommen sollen. — Diese Fädchen treten zu kurzen breiteren Fasern zusammen, in welchen nur die meistentheils zerspaltenen Enden dies Zustandekommen durch Verwachsung andeuten. Die so entstandenen secundären Formen (Primitivbündel) wachsen in die Länge und Breite und zeigen allmählig immer deutlichere Längsstreifung, als Ausdruck der seitlichen Verwachsung. Das Primitivbündel ist nach ihm hohl und mit einer gelatinösen, der umliegenden Masse identischen Substanz erfüllt⁶⁾. Im Laufe der

4) J. Holst: *De struct. muscular. in genere et de annulorum musculis in specie. Diss. inaug. Dorp. 1846. pag. 14 sqq.*

5) *Materia formativa.*

6) Von den Kernen sagt er, dass sie auf den ersten Blick central erscheinen, sich aber bei genauerer Beobachtung als zwischen Sarcolemm und Faser gelegen erweisen.

ferneren Entwicklung werden die Bündel breiter durch Hinzutreten neuer Fibrillen oder kleinerer Bündel, die Fibrillen werden durch Wachsthum in die Länge schmaler, die den Hohlcyylinder ausfüllende gelatinöse Masse schwindet und das umgebende Blastem formt sich zu bindegewebigen Scheiden für die primitiven und secundären Bündel.

Das *punctum saliens* der Reichert-Holst'schen Ansicht ist also die Aufstellung der Fibrille als histologische Grundform des Muskelgewebes und die Entstehung jeder derselben aus einer Zelle, was Holst auch in seinem Resumé hervorhebt.

Ungefähr gleichzeitig mit dem Erscheinen der Holst'schen Arbeit, ja etwas früher, wurde von Remak eine dritte Theorie der Muskelbildung aufgestellt⁷⁾. Remak benutzte zu seinen Untersuchungen Froschlarven und kam zu folgenden Resultaten, welche ich zum Theil mit seinen Worten wiedergebe.

Die Muskelprimitivbündel entstehen durch Verlängerung von Dotterzellen, deren Kerne sich vermehren. Während die Kerne und Dotterkörnchen die eine Seitenhälfte des Cylinders der verlängerten Dotterzelle einnehmen, zeigt sich auf der andern die Querstreifung und schreitet nach innen zu vor. Jedes Primitivbündel entspricht somit einer Zelle und alle ihm angehörige Kerne sind durch Vermehrung des ursprünglichen Zellkerns entstanden. Die Scheide des Primitivbündels wird erst nach ganzlichem Schwinden der Dotterkörnchen wahrgenommen; zu keiner Zeit lässt sich eine Höhle erkennen. Er hat auch schon die Kerne des Sarcolemms von den eigentlichen Kernen der Muskelzellen unterschieden. Ueber das Wesen des Sarcolemms giebt er keinen Aufschluss⁸⁾.

7) Froiep's N. Notizen 1845 No. 768 und: Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. Berlin, 1851. S. 154.

8) Die von Remak aus einigen mikroskopischen Bildern geschlossene Theilung der Dotterzellen in der Längsrichtung halte ich, da diese Beobachtung zu vereinzelt dasteht, nicht für erwähnenswerth.

Ganz abweichend von allen anderen Beobachtern erklärte Savory⁹⁾ die Genese der Muskelfasern. Er lässt sie aus zusammengeballten Cystoblasten entstehen, um die sich das Cystoblastem als Hülle condensirt. Die Cystoblasten werden zu den Kernen der Muskelfaser, nachdem sie sich in eine Reihe geordnet haben; während sich die Umhüllung derselben durch Ablagerung neuer kernhaltiger Fasern von aussen her verdickt, verschwinden die Kerne, feine Körnchen als Spuren ihrer Existenz zurücklassend; die jungen von aussen hinzugekommenen Kerne senken sich allmählig in die Mitte und verschwinden auf dieselbe Weise. Aus der Beschreibung seiner Vefahrungsweise wie aus seinen Abbildungen geht hervor, dass seine Beobachtungen nicht genau sein können, daher ich auch nicht weiter auf diese Ansicht eingehen werde.

Leydig¹⁰⁾ lässt die deutlich quergestreiften Muskelfasern so entstehen, „dass eine Gruppe von Muskelzellen¹¹⁾ jede seitlich mit ihren Rändern so zu einem Längsstreifen zusammenschmilzt, dass die einzelnen Muskelzellen in der Bildung des neuen Ganzen entweder ganz aufgehen oder nur in schwächeren oder schärferen Spuren ihre Selbstständigkeit durchblicken lassen“. Die so entstandene neue Gewebseinheit ist das Primitivbündel, die dasselbe zusammensetzenden Muskelzellen „Primitivcylinder“. Das Längenwachsthum geht nach ihm durch Auswachsen der Primitivcylinder vor sich. Das die einzelnen Primitivbündel abschliessende Sarcolemma ist homogene Binde substanz. Die Fibrillen glaubt Leydig für ein Kunstprodukt erklären zu müssen, spricht ihnen also jede histologische Be-

9) *Philosoph. Transactions* 1855. S. 234.

10) *Histologie des Menschen und der Thiere*. Frankf. a./M., 1857. S. 46.

11) d. h. bereits nach der Länginachse spindelförmig ausgewachsene Bildungszellen.

deutung ab, woraus hervorgeht, dass er unter seinen Primitivcylindern nicht etwa Fibrillen gemeint haben kann. —

Kölliker, dessen Ansicht über den vorliegenden Gegenstand gewiss vor allen andern gehört zu werden verdient, hat sich in neuester Zeit¹²⁾, auf eigene Beobachtungen gestützt, dahin entschieden, dass jede Muskelfaser aus einer einzigen spindelförmigen Zelle mit einem Kerne entsteht. Obgleich nun zwar die von ihm gegebene Darstellung eine bei weitem genauere und eingehendere ist, als die von Remak gelieferte, so lässt sich doch nicht leugnen, dass das Wesentliche derselben, nämlich das Auswachsen der Bildungszelle zu einer Muskelfaser, bereits von jenem behauptet worden war.

Nach Kölliker sind die Primitivbündel am Ende des 2ten Monats bei menschlichen Embryonen in ihren jüngsten Theilen (Hände und Füsse) stellweise knotig angeschwollene, mit länglichen Kernen versehene, 0,001 — 0,002^{'''} breite, homogene oder fein granulirte Bänder von 0,06 — 0,08^{'''} Länge. In der Stamm-Muskulatur derselben sind sie schon viel länger. Die so gebildeten Primitivfasern wachsen in die Breite und Länge, die Kerne vermehren sich stark und in 4ten Monat sieht man schon deutlich Quer- und Längsstreifung. Auf Querschnitten soll sich (nach ihm) die Ueberzeugung ergeben, dass die Fibrillen oft nicht die ganze Dicke der Primitivfaser, sondern nur die Peripherie einnehmen, während im Innern dieses Rohres noch homogene Substanz sich findet, welche sich erst später von der Peripherie aus zu Fibrillen formt. Das Sarcolemma ist die ungemein gewachsene Hülle der ursprünglichen Bildungszelle; ihm liegen die Kerne von innen her an. Von diesem Zeitpunkt an verändern sich die Muskelfasern nur durch Dicken-

12) *Handbuch der Gewebelehre*. Leipz., 1859. §. 89. In der ersten Auflage seines Handbuchs (1852) adoptirt er noch vollkommen die Ansicht Schwan n's.

und Längenwachsthum, so dass sie bei der Geburt solide, rundlich polygonale, quer und längsgestreifte Stränge von 0,0056 — 0,0063^m Breite darstellen.

Mit der Ansicht, dass die Muskelfaser sich durch Auswachsen einer Zelle entwickelt, scheinen auch die etwas älteren Beobachtungen von Lebert¹³⁾ übereinzustimmen. Er findet so ziemlich übereinstimmend in allen 4 Classen der Wirbelthiere in den zu Muskeln bestimmten Körpergegenden (Herz, Gegend zur Seite der Wirbelsäule) im Beginn des Fötallebens mit Körnern und Kernkörperchen versehene Bildungszellen (*globules organo-plastiques*), welche in einer granulösen Grundsubstanz eingebettet sind. Im Laufe des dritten Tages der Bebrütung des Hühnereies findet er die Hüllen dieser Bildungszellen theilweise verschwunden und spindelförmige oder eiförmige, kernhaltige, leicht längsgestreifte Körperchen auftreten, sogenannte „*corps myogéniques*“, aus welchen sich dann durch Auswachsen die Muskelfaser entwickelt. Dass diese spindelförmigen Zellen aus den ursprünglichen Bildungszellen entstehen, hält Lebert nicht für wahrscheinlich, sondern glaubt im Gegentheil, dass sich um mehre jener *globules* aus der umliegenden Substanz eine Hülle bilde.

Seine Darstellung ist übrigens nicht ganz klar, indem er anfangs seine „*globules organo-plastiques*“ als Zellen mit Hülle, Kern und Kernkörperchen bezeichnet, in der Beschreibung des späteren Entwicklungsganges aber denselben Ausdruck für die in den spindelförmigen Körpern und den Muskelfasern enthaltenen runden Gebilde gebraucht, wobei er ohne Zweifel doch nur deren Kerne gemeint hat. In den willkürlichen Muskeln der Säugethiere kommen nach ihm im Verlauf der Muskelfa-

13) *Annales des sciences naturelles, troisième série, T. 11. 1849. S. 349 fg.*

sern die „*globules*“ seltener vor, als bei anderen Wirbelthieren, während sie zwischen den Fasern häufig genug sind.

Die neueste Arbeit über die Entwicklung der Muskeln, ein in den Sitzungsberichten der Wiener Akademie enthaltener Aufsatz von Th. Margo¹⁴⁾, habe ich leider erst kurz vor Beendigung meiner Untersuchungen erhalten.

Hiernach schliesst sich Margo keiner der bisher angeführten Theorien an. Er beschreibt als erste Anlage der Muskeln eigenthümliche Zellen, welche sich durch Theilung der Kerne und Endogenese vermehren. Ihr Inhalt zerfällt bald in die doppelt brechenden Fleischkörnchen (*sarcous elements*) und die einfach brechende Grundsubstanz. Die contractile Substanz lagert sich von der innern Zellenwand aus allmählig in Gestalt feiner Körnchen in der ganzen Zelle ab, wodurch die Querstreifung entsteht. Diese Zellen nennt Margo Sarcoplasten und verwahrt sich gegen eine Identificirung mit Kölliker's Bildungszellen, welche grösser sein sollen. Sie sind cylindrisch oder spindelförmig, haben einen oder 2 Kerne und sind oft mit 2—3 zackenförmigen Fortsätzen versehen. Diese Sarcoplasten legen sich nun in der Weise der platten Muskelfasern mit ihren Spitzen schief über einander und verwachsen so zu einfachen oder mehrfachen Reihen. Zuvor scheint die Zellenhülle mit dem Inhalte der Sarcoplasten zu verschmelzen. Das Sarcolemm entsteht durch eine Art Verdichtung aus dem die Sarcoplasten umgebenden Blastem.

Den feineren Bau der Faser anlangend erklärt sich Margo für die Bowmann-Brückesche Ansicht und demzufolge die Fibrillen für im lebenden Muskel nicht existirend. An der innern

14) Dr. Th. Margo: Neue Untersuchungen über die Entwicklung, das Wachsthum, die Neubildung und den feineren Bau der Muskelfasern. (Aus dem XXXVI. Bande, S. 219, des Jahrganges 1859 der Sitzungsberichte der mathem.-naturw. Classe der kais. Akademie der Wissenschaften besonders abgedruckt.)

erblasste die gelbe Färbung und es erschienen mir dann die Fasern etwas reichlicher granulirt als früher. Doch glaube ich sonst gar keine Veränderung wahrgenommen zu haben.

Ich werde im Folgenden die Entstehung der quergestreiften Muskelfaser nach natürlich sich ergebenden Entwicklungsphasen in 4 auf einander folgende Stadien zerlegen. Wie wohl kaum erwähnt zu werden braucht, sind diese Stadien nicht im ganzen embryonalen Körper dieselben, sondern es lassen sich an demselben Embryo an verschiedenen Körpertheilen 2—3 verschiedene Entwicklungsstadien beobachten. Während der Unterschenkel z. B. noch die jüngsten Formen des Muskelgewebes zeigt, finden wir im *Gluteus* schon das zweite Stadium und in den Rückenmuskeln bereits das beginnende dritte. Ja sogar derselbe mikroskopische Schnitt enthält oft in einem Theil schon deutliche Fasern, während dieselben in einem andern noch durchaus rudimentär sind.

Das jüngste Stadium umfasst die einfachen specifischen Muskelzellen.

Das zweite wird bezeichnet durch das Auftreten von Ausläufern an den Zellen, mittels welcher sie verwachsen.

Das dritte zeigt schon mehr die Faserform und kann als das Stadium der varicösen Faser bezeichnet werden.

Das vierte Stadium giebt uns die parallelrandige aber noch kernhaltige Faser und geht zuletzt in

das fünfte Stadium der vollkommen entwickelten kernlosen, deutlich quer- und längsgestreiften Muskelfaser über.

Um allen etwaigen aus der verschiedenen Nomenclatur der Autoren entspringenden Missverständnissen vorzubeugen, werde ich diejenigen Zellen, welche schon ihre Bestimmung zu Muskelgewebe erkennen lassen, als „Muskelzellen“ bezeichnen, für die später durch Sarcolemma abgeschlossenen, vorwiegend Längs-ansdehnung zeigenden Gewebs-elemente des Muskels aber den

Namen „Muskelfaser“ gebrauchen und die verschiedenen von den Autoren für dieselben gebrauchten Bezeichnungen „secundäre Faserzelle“, „Muskeleylinder“, „Primitivbündel“ als zum Theil auf unrichtigen Vorstellungen beruhend, zum Theil unnütz, vermeiden.

Erstes Stadium.

Die ersten Anfänge des Muskels sind dieselben embryonalen Bildungszellen aus welchen sich alle Gewebe durch allmähliche Differenzirung entwickeln; daher lassen sich denn auch in den frühesten Perioden des embryonalen Lebens die zu Muskel bestimmten Zellen nicht mit Sicherheit von denen unterscheiden, aus denen sich das Knorpel- oder Bindegewebe entwickelt. Als erstes Stadium der Entwicklung des Muskels bezeichne ich dasjenige, in welchem die ersten charakteristischen Kennzeichen eines histologischen Sonderzwecks auftreten.

Da die kleinsten Embryonen, deren ich habhaft werden konnte, Schafsembryonen von 1,3 Centim. Länge waren, in welchen die Rückenmuskeln schon vorgerücktere Entwicklungsstadien zeigten, so habe ich meine Untersuchungen des ersten Stadiums an denjenigen Theilen derselben gemacht, welche sich später entwickeln (Hüfte, Extremitäten). Das Bild, welches sich auf Längsschnitten durch die Oberschenkel oder Hüftgegend von Embryonen von 1,3—2 Cent. Länge darbietet, ist folgendes:

In einer Grundsubstanz, welche sich nur in wenigen Fällen durch stärkere Lichtbrechung von der umgebenden Flüssigkeit unterscheidet, liegen zahlreiche Zellen eingebettet, welche sich, wie aus den feinsten Stellen des Präparates zu ersehen, nur selten unmittelbar berühren und mit ihrem längeren Durchmesser sämtlich parallel laufen. Diese Zellen (Fig. 1.) zeigen

die verschiedenen Uebergänge von der runden zur oblongen und endlich birnförmigen oder spindelförmigen Gestalt, ja hin und her sieht man auch schon von der Spitze dieser Spindeln feine kurze Fortsätze auslaufen. Neben den Zellen kommen in viel geringerer Anzahl freie Kerne vor, welche meist rund, zuweilen oblong, nie spindelförmig gestaltet sind. Die Zellen haben einen ziemlich constanten Querdurchmesser von 0,011 mm., die spindeligen einen Längsdurchmesser von circa 0,015 mm., zeigen einen ziemlich scharfen äussern Contour, als Ausdruck der Zellenhülle, darauf nach innen zu einen lichten Saum, dem Zelleninhalt entsprechend, und endlich in der Mitte einen grossen runden oder ovalen Kern, welcher bald ein granulöses Ansehn hat, bald in seinem Innern deutlich runde Kern-Körperchen wahrnehmen lässt. Der Kern ist im Verhältniss zum Zelleninhalt sehr gross; sein Durchmesser beträgt nie weniger als $\frac{1}{3}$ des Zellendurchmessers, ja er kann so gross sein, dass nur ein sehr feiner lichter Streif zwischen ihm und dem äussern Contour den Zelleninhalt andeutet und die Zelle als solche charakterisirt. Dass der lichte Saum zwischen den beiden Contouren nicht etwa als dicke Zellenmembran, sondern als Zelleninhalt, die von dem innern Contour umschlossene dunklere Substanz aber nicht als der Zelleninhalt, sondern als Kern aufzufassen sei, geht daraus hervor, dass in die später genauer zu beschreibenden Ausläufer der Zellen sich nur die von den beiden Contouren eingeschlossene lichte Substanz fortsetzt, während der dunklere Kern seine Gestalt behält. An den runden Zellen ist der Kern durchschnittlich am grössten und es bilden diese Formen den Uebergang zu den freien runden Kernen.

Die Kerne der spindel- oder birnförmigen Zellen sind im Verhältniss zu ihrer Zelle die kleinsten. Während die Zelle, nach einer oder beiden Seiten sich zuspitzend, birn- oder spin-

delförmig wird, zeigt der Kern durchaus keinerlei Unregelmässigkeit des Contours, sondern bleibt rund oder oval.

Da die Kerne bedeutend undurchsichtiger sind, als der Zelleninhalt, auch eine körnige Beschaffenheit zeigen, so unterscheiden sie sich, namentlich im Chromsäure- oder Carmin-Präparaten, sehr deutlich vom Zelleninhalt. Ich habe daher auch nicht Anstand genommen, selbst solche Zellen, welche zwischen Inhalt und Kern keine deutliche Grenzlinie wahrnehmen lassen (Fig. 2. b.), für kernhaltige zu erklären.

Je jünger der betreffende Embryo ist, oder je weiter hin ab an den Extremitäten der Schnitt geführt wird, um so seltener werden die spindelförmigen, um so häufiger die runden Zellen, es kann also schon aus diesem Grunde kaum dem Zweifel unterliegen, dass die gestreckt ovalen und namentlich die spindel- und birnförmigen erst spätere Gestaltungen der anfangs runden oder leicht oblongen Zelle sind. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung wird sich dieses noch deutlicher herausstellen.

So lange aber noch keine zugespitzten Zellen, sondern vorwiegend runde vorliegen, so lange lässt sich auch der junge Muskel nicht vom jungen Bindegewebe (Knorpel- und Hautanlage) mit einiger Sicherheit unterscheiden; ein sehr unsicheres Criterium würde allenfalls die weniger dichte Lagerung des Bindegewebes abgeben.

In dem von mir eben geschilderten Stadium unterscheidet sich das Muskelgewebe vom Bindegewebe hauptsächlich durch die parallele Lagerung der oblongen, birn- und spindelförmigen Zellen, welche beim Bindegewebe fehlt. Diese Zellen bezeichnen wir, nach Schwann's Vorgange, als Muskelzellen. Von dem Knorpel der Wirbelanlage ist es leicht den Muskel zu unterscheiden, wegen der ausschliesslich runden Form der Zellen des letztern. Schwierig, ja häufig unmöglich ist die Unterscheidung der Muskelzellen dieses Stadiums, wenn sie aus

dem Zusammenhange gerissen sind, von einzelnen Zellen der Hautanlage und des lockern interstitiellen Bindegewebes, wo ja ebenfalls Spindelformen auftreten.

In diesem Stadium der Entwicklung habe ich nie etwas wahrgenommen, was auf die Bildung einer Querstreifung auch nur entfernt hingedeutet hätte und ich muss Margo's Behauptung²⁾, dass schon in der einfachen spindeligen Muskelzelle die Scheidung in zwei verschieden lichtbrechende Substanzen sich effectuirt, wenigstens für Säugethiere, in Abrede stellen. Es wäre also auch die von ihm gewählte Bezeichnung „Sarcoplast“ nicht in die wissenschaftliche Terminologie einzuführen.

Indem sich nun allmählig im eben gezeichneten Bilde die zugespitzten birn- oder spindelförmigen Muskelzellen mehren, eine Anzahl der runden Zellen durch Verlängerung in der Längsrichtung der schon vorhandenen länglichen selbst zu oblongen Muskelzellen werden, indem ferner sich hie und da von den Spitzen aus feine Ausläufer ebenfalls in der gemeinschaftlichen Längsrichtung der Zellen bemerkbar machen, geht das erste Stadium allmählig in das zweite über.

Zweites Stadium.

Die in Vorigen geschilderten Zellen wachsen zum grösseren Theil immer mehr in der Längsrichtung aus und nehmen endlich alle (bis auf einige, welche fast ganz rund bleiben) die Birn- und dann die Spindelform an. Die Breite der Zellen bleibt dabei anfangs dieselbe. Diese zugespitzten Zellen senden nun von ihren Spitzen feine, gerade 0,0012 — 0,0016 mm. dicke

2) A. a. O. S. 5.

Ausläufer aus, welche sich allmählig immer mehr in der Längsrichtung ausdehnen; ich habe Ausläufer geschn, die 6—8mal die Länge der Zelle übertrafen und entweder, sich ausbreitend und etwas erbleichend, in der homogenen Grundsubstanz unbestimmt verlieren, oder, spitz zulaufend, frei endigen. Die Ausläufer durchsetzen in der Weise das Gewebe, dass sie zwischen den Zellen geradlinige parallele Streifen darstellen (wie Fig. II. zeigt), welche heller als die zwischen ihnen liegenden Kerne sind und dieselben optischen Eigenschaften wie der Zelleninhalt zeigen, als dessen Fortsetzungen sie erscheinen.

Bei genauer Durchmusterung eines recht feinen Schnittes, noch besser aber an zerfaserten Objecten, gewahrt man häufig einen unzweifelhaften Zusammenhang zweier und mehrerer Zellen vermittelt dieser Ausläufer. Es fragt sich nun, ob dieser Zusammenhang gedeutet werden kann als Ergebniss der Theilung einer Zelle und des consecutiven Auseinanderwachsens der daraus hervorgegangenen beiden Tochterzellen, oder als Verwachsung mehrerer Zellen mittelst ihrer Ausläufer. Da es mir nie gelungen ist, in diesem oder dem vorigen Stadium eine in Theilung bezeichnete Zelle zu beobachten, so muss ich schon deshalb die durch Ausläufer zusammenhängende Zellenreihe für ein Produkt der Verwachsung erklären. Nicht ohne sorgfältige Prüfung habe ich mich entschlossen, einer Ansicht entgegenzutreten, welche von dem grössten Histologen der Gegenwart, Kölliker³⁾, verfochten wird.

Als Beleg für die Richtigkeit meiner Ansicht kann ich anführen, dass ich eine Reihe von Uebergangsstufen von den deutlich geschiedenen, neben oder vor einander liegenden Ausläufern bis zu den deutlich durch einen Faden zusammenhängenden Zellen beobachtet habe; daher kann ich sagen, ich habe

3) A. a. O. S. 201.

die Verwachsung der Muskelzellen vermöge ihrer Ausläufer gesehen.

Was nun die Art und Weise der Verwachsung betrifft, so glaube ich, dass sie dadurch zu Stande kommt, dass bald die Ausläufer zweier Zellen, einander entgegenwachsend, sich mit ihren Spitzen berühren, bald zwei nebeneinander liegende Ausläufer durch Schwinden ihrer Wandungen zu einem Faden verschmelzen; zuweilen verwächst der Ausläufer einer Zelle mit der Spitze einer andern. Auch der von Margo beschriebene Modus der Verwachsung, nämlich Verschmelzung der schief an einander gelagerten Spitzen der spindelförmigen Zellen, findet ohne Zweifel Statt, und es sind hierauf namentlich die Fälle zu beziehen, in welchen ich zwei durch einen ziemlich dicken kurzen Verbindungsstrang zusammenhängende Zellen sah. Es ist jedoch dieses ein seltenes Vorkommniß, denn meist laufen die Ausläufer an einer oder mehreren Zellen vorbei, ehe sie mit einer in der Längsrichtung vor ihr liegenden verschmelzen und der von Margo angegebene Modus der Verwachsung darf also nicht als allgemein gültiges Gesetz betrachtet werden.

In diesem Stadium findet man, neben den birn- oder spindelförmigen, mit einem oder zwei in entgegengesetzter Richtung auslaufenden Fortsätzen versehenen Muskelzellen, zuweilen auch mit drei Ausläufern versehene Zellen, die dem entsprechend auch drei Spitzen und also eine stern- oder lanzenförmige Gestalt haben (Fig. 2, d.). Auch Margo erwähnt derselben und erklärt aus dem Verwachsen ihrer Ausläufer die Entstehung der getheilten und verzweigten Muskelfasern. Diese mit mehrfachen Ausläufern versehenen Zellen sind meist grösser als die spindelförmigen, ihre Ausläufer sind nicht geradlinig, sondern geschwungen und laufen nach ganz verschiedenen Richtungen hin. Der Umstand, dass die Entwicklungsstufe des Bindegewebes, welche in den das zweite Stadium der Muskelfaser zeigenden Embryonen vor-

kommt, neben verschiedenen anderen Zellenformen auch namentlich eine solche zeigt, macht mich geneigt zu glauben, dass die eben besprochenen Formen dem Bindegewebe angehören. Es ist in diesen Stadien schon leichter die Elemente beider Gewebegruppen zu unterscheiden, vorzüglich durch die Beschaffenheit der Ausläufer. Diejenigen der Muskelzelle sind starrer, scharf-
linig begrenzt, die der Bindegewebszelle blasser, nicht so gleichmässig sich verjüngend, im Verlauf häufig geschlängelt. Das wesentlichste Unterscheidungsmerkmal ist aber die Richtung und Gruppierung der Elemente. Während das Muskelgewebe Zellen zeigt, welche mit ihrer Längsaxe parallel gelagert sind, während im Muskelgewebe gerade parallele Streifen das Gesichtsfeld durchsetzen, sehen wir im Bindegewebe Zellen von der verschiedensten Configuration mit ihrer Längsaxe in den verschiedensten Richtungen liegen und einen oder mehrere Ausläufer aussenden, die sich hin und her schlängeln, krümmen und mannichfach kreuzen.

Allmählig wachsen nun diese Ausläufer in die Breite und Länge, während die Zellen weiter auseinander rücken und in einigen Fällen schmaler zu werden scheinen, so dass die Uebergänge in das folgende Stadium eine Zellenbreite von c. 0,0075 mm. haben können. Zugleich gewinnen alle Theile deutlichere dunklere Contouren, und namentlich auch der Kern zeigt eine sehr starke dunkle Grenzlinie. Er schrumpft oft während der Dickenzunahme des Ausläufers bis auf eine Breite von circa 0,005 mm. ein und wird dabei bedeutend dunkler, so dass es scheint, als ob sein Inhalt sich condensirte.

Im weiteren Verlaufe dieser Veränderungen gewinnt allmählig das mikroskopische Bild durch Ueberhandnehmen der faserigen Elemente einen anderen Charakter: die durch Ausläufer zusammenhängenden Zellen verwandeln sich in stellweise angeschwollene, kernhaltige Fasern und es stellen sich die Ver-

hältnisse dar, welche ich als drittes Entwicklungsstadium gleich näher erörtern will.

Drittes Stadium.

Ein Längsschnitt durch die Lendenmuskeln eines Schafembryo von 4 Centim. Länge bietet folgendes mikroskopische Bild (Fig. 5 u. 6.)

Zwischen zahlreichen spindelförmigen und runden Zellen liegen parallel verlaufende Fasern eingebettet, welche entweder isolirt oder zu Bündeln von 2 — 4 vereinigt erscheinen. — Die Zellen sind so ziemlich dieselben, wie die im vorigen Capitel geschilderten, nur scheint der Kern im Verhältniss zum Zelleninhalt dunkler und kleiner zu sein. — Die Fasern zeigen von Stelle zu Stelle bedeutende Anschwellungen, in welchen ein scharf contourirter Kern von circa 0,0075 mm. Durchmesser liegt.

Diese kernhaltigen Anschwellungen geben sich unzweifelhaft als die früheren mit Ausläufern versehenen Zellen zu erkennen, was dadurch noch deutlicher wird, dass die zwischen den Fasern liegenden Zellen die verschiedenen Uebergangsstufen von der einfach spindelförmigen Zelle bis zur varicös angeschwollenen Faser zeigen. Die am weitesten vorgeschrittenen Fasern haben einen Durchmesser von circa 0,0025 — 0,0033 mm. scharfe Contouren, hin und wieder angegedetete Längstreifen und meistentheils sehr deutlich ausgeprägte Querstreifen.

Von den zwischen den Fasern liegenden Zellen beweisen einige durch ihre Gestalt die Bestimmung zur Muskelfaser, andere hingegen, die runden, geben meiner Ansicht nach das Ma-

terial für die bindegewebige Hülle der einzelnen Faser, Sarcolemm, so wie für das interstitielle Bindegewebe überhaupt.

Dieses Stadium bietet dem Beobachter manche Schwierigkeiten. — Es ist ein häufiges Vorkommniß, dass der Inhalt der jungen Faser in der Weise sich differenzirt, dass oberhalb der Pole des Kerns ein in der Axe der Faser verlaufender dunkler schattirter Fleck entsteht, welcher zuweilen einen, dem des Kerns parallelen und von demselben durch einen helleren Streifen geschiedenen Contour darbietet (Fig. 7).

Das Auftreten des dunkleren Flecks wird erklärt dadurch, dass der Inhalt der Faser vom Rande aus an Lichtbrechungsvermögen zunimmt und dadurch für eine gewisse Einstellung des Mikroskops hell glänzend wird. Diese stärker lichtbrechenden Parthieen am Rande der Faser und um den Kern herum, schliesst die dunklere Substanz ein, welche in optischer Hinsicht so ziemlich dem früheren Zelleninhalte entspricht. An den das Licht stärker brechenden Randparthieen der feinen Faser und ihrer Anschwellung, rings um den Kern, tritt nun deutlich die Querstreifung auf.

Was die Entstehungsweise der Querstreifung betrifft, so kann ich nach meinen Beobachtungen nicht mit Margo übereinstimmen, welcher sagt ⁴⁾, sie entstände in den „Sarcoplasten“ durch Ablagerung kleiner Körnchen von der inneren Zellwand aus. — Ich habe stets gefunden, dass die Querstreifung in den Fasern, und zwar erst nachdem sie stärker lichtbrechend geworden, auftritt, als in der der Zelle entsprechenden Anschwellung; so lange die Zelle noch kein Ausläufer besitzt, habe ich dieselbe vollends nicht wahrnehmen können. — Der Zelleninhalt nie, wohl aber der Kern bietet vor dem Auftreten der Ausläufer allerdings mannigfache Schattirungen dar, die ich jedoch nie in

4) Margo a. a. O.

einer derartig regelmässigen Anordnung gesehn habe, dass man sie als die geordnet auftretenden *sarcous elements* hätte bezeichnen dürfen; ich habe sie daher auch als Gerinnungsproducte betrachtet. — Obgleich ich nun nicht entschieden die Ablagerung kleiner Partikel in Abrede stellen will, scheint es mir dennoch wahrscheinlicher, dass die Querstreifen durch allmähliche, vom Rande beginnende, gleichmässige Sonderung der optisch verschiedenen Substanzen hervorgebracht werden, denn ich habe trotz der stärksten Vergrösserungen eines vorzüglichen Nachot'schen Mikroskops mich nie von der Anwesenheit einer zum Zustandekommen der Querstreifen genügenden Quantität feiner Körnchen überzeugen können. — Jedenfalls beginnt die Querstreifung im schmalen Theil der Faser und schreitet von da aus allmählig in die Anschwellung fort.

Es wurde schon oben bemerkt, dass die Umwandlung des Inhaltes der Faser, wobei derselbe ein stärkeres Lichtbrechungsvermögen und ohne Zweifel auch eine festere Consistenz erlangt gleichmässig von der Wand der Faser aus gegen die Axe vorschreitet. Dasselbe gilt auch von den die Kerne führenden Anschwellungen, so zwar, dass dieser Process innerhalb der Anschwellung nicht etwa rascher vor sich ginge, sondern der stärker lichtbrechende, unter bestimmter Einstellung glänzende Saum durchweg von gleicher Breite sich auswiess. Der um den Kern und in der Faser gelegene Theil des Inhalts der die Umwandlung noch nicht erfahren hat, am Chrosäurepräparat undurchsichtiger, wegen vieler dunkler Körnchen (wohl Gerinnungsproducte), schwindet zuerst in der schmälern Faser und allmählig erst gegen den Kern zu. Der dunkle Hof um den Kern also, der erst die Fortsetzung in die Axe der Faser aussandte, entbehrt dieser Fortsetzung bei weiterer Entwicklung. — Auf diese Weise entsteht ein Bild, welches, wenn man diese seine Genese nicht kennt, zu der Vermuthung Anlass geben könnte, als sei

hier eine Zelle mit zwei seitlich benachbarten Fasern verwachsen, oder liege ihnen wenigstens sehr genau an. — Wenn man nun berücksichtigt, dass zwischen den Fasern wirklich Zellen in nicht geringer Anzahl angetroffen werden, welche in manchen Fällen genau dasselbe Ansehen bieten, wie die eben besprochenen Formen, so wird zugegeben werden müssen, dass eine Unterscheidung zwischen innerhalb der Faser liegenden Kernen und ausserhalb derselben gelegenen Zellen sehr schwierig werden kann; ja ich muss bekennen, dass es mir in einzelnen Fällen geradezu unmöglich war zu entscheiden, ob ich einen Kern oder eine Zelle vor mir hatte.

Dieselbe Schwierigkeit stellt sich bei Beurtheilung der fasrigen Gebilde ein. — Durch die eben beschriebene, im Verlauf des Wachstums eintretende Vermehrung des Lichtbrechungsvermögens und die consecutiv auftretende dunklere Schattirung in der Mitte der Faser, entsteht nicht selten der Anschein, als seien die lichter Randstreifen jede für sich als selbständige Fasern zu betrachten, welche eine Zelle umfassen und ober- oder unterhalb seitlich verwachsen. Aus den eben geschilderten Verhältnissen geht die Schwierigkeit hervor jedesmal mit Sicherheit den stärker lichtbrechenden Randstreifen der breiteren Fasern von einer ganzen, schmälern Faser zu unterscheiden; namentlich gilt dieses von den in Längsschnitten vorkommenden Fasern, weniger von den isolirten.

Dieses Stadium ist, wie gesagt, das verwickeltste. — Ein jeder, der nicht genau sowohl das vorhergehende als das folgende Stadium studirt hat, kann in einem mikroskopischen Bilde aus dieser Periode die Bestätigung fast jeder beliebigen Theorie sehn. — Besonders alle diejenigen, welche die Muskelfaser aus mehreren Elementen entstehn lassen (Reichert, Holst, Leydig) werden in der scheinbaren Verwachsung zweier Fasern eine Bestätigung ihrer Ansichten zu finden glauben.

Die nun vor sich gehenden Veränderungen sind folgende: die anfangs 0,0025 — 0,0033 mm. breiten Fasern werden allmählig breiter, der lichte Saum, der sie einfasst schreitet zur Mitte zu vor und lässt Fibrillärstreifung wahrnehmen. Die undurchsichtigere Parthie (siehe oben) schwindet, dadurch verschwindet denn auch die Linie, welche sie gegen die den Kern umgebende hellere Substanz abgrenzte und das Ansehen einer innerhalb der Faser liegenden Zelle hervorrief. — Die zwischen den Fasern liegenden spindelförmigen Zellen gehen dieselben Veränderungen ein, welche wir im vorigen und diesem Stadium besprochen haben; nur die runden Zellen scheinen nicht dieselben Metamorphosen durchzumachen, denn man sieht sie ziemlich in derselben Anzahl und Grösse, wie in den vorhergehenden Entwicklungsstufen zwischen den Fasern liegen.

Viertes Stadium.

Das vierte Stadium haben wir in der Rumpfmusculatur von Schafs- und Schweine-Embryonen von 6—20 Cent. Länge, in Rinds-Embryonen von 9—22 Cent. beobachtet. (Fig. 9—13.)

Es ist das Stadium der parallelrandigen, kernhaltigen, von Sarcolemm umgebenen Muskelfaser.

Schnitte aus diesem Stadium zeigen ein durchaus fasriges Gefüge. — Wir sehen eine Menge theils stärkerer, in grösseren Zwischenräumen auftretender, theils schwächerer, sehr nahe an einander verlaufender Längslinien. — Querstreifung lässt sich fast immer wahrnehmen und zwar deutlicher in der Nähe der dunkleren Längslinien. — In ziemlich regelmässigen Abständen sieht man ebenfalls in der Längsrichtung zwischen den Fasern gelegene Lücken, welche einige Zellen und viele Kerne in einer structurlosen Grundsubstanz enthalten. Diese in den Lücken enthaltenen Elemente sind als die Grundlage

des, ganze Faserguppen⁵⁾ umhüllenden, Perimysium zu betrachten.

Die Zellen sind rund oder oval, ein- oder mehrfach zugespitzt, kernhaltig und oft mit kurzen, meist geschwungenen Ausläufern versehen. — Freie, d. h. nicht einer Zelle angehörige, Kerne liegen überall in sehr bedeutender Anzahl, sowohl in den Lücken, als über das ganze Gesichtsfeld zerstreut. — Es lassen sich leicht auch auf dem Schnitt zweierlei Kerne erkennen: längliche, helle, grössere und runde, dunkle, kleinere, von denen die letzteren in bedeutend überwiegender Anzahl vorhanden sind. —

Beim Zerfasern erkennt man, dass die auf dem Längsschnitte bemerkten dunkleren, stärkeren Linien den Contouren der einzelnen Muskelfasern entsprechen. — Es ist nicht schwer eine hinlängliche Anzahl derselben zu isoliren und dann sieht man, dass die Muskelfaser ein fast überall gleich dicker, wahrscheinlich cylindrischer Strang von circa 0,0055 mm. Dicke ist. Ich bin nicht geneigt, sie für platte Bänder zu halten, weil ich an Querschnitten nie ein bedeutendes Ueberwiegen des einen Durchmessers gesehn habe, und weil ferner es mir nicht wahrscheinlich vorkommt, dass die Fasern, welche sowohl in früheren embryonalen Perioden, als auch im erwachsenen Thiere entschieden cylindrisch sind, in diesem Uebergangsstadium platt sein sollten. — Unter dem Deckblatte wird jedoch häufig eine Faser plattgedrückt, wie namentlich aus den Stellen zu ersehn, wo eine Faser sich über sich selbst hinüberschlägt, gleichsam ein *renversé* macht. —

Neben diesen breiteren Fasern kommen auch manche schmalere vor, die noch an den Stellen der Kerne bedeutende Anschwellungen haben (Fig. 8. b und Fig. 11. b) und daher

⁵⁾ Die sogenannten secundären Muskelbündel.

zum vorigen Stadium zu rechnen sind. — Die jüngsten derartigen Formen, die ich beobachtete, waren Fasern von 0,0025 mm. Breite; Muskelzellen ohne oder mit nur kurzen Ausläufern konnte ich, wenn die Hauptmasse sich im vierten Stadium befand, nur an den Grenzen des Muskels entdecken. —

Die Fasern sind alle entschieden längsgestreift; Querstreifung war nicht immer ganz deutlich wahrnehmbar. —

Durch Isolirung der Fasern lässt sich an vielen derselben mit grösster Entschiedenheit eine helle, feine Hülle wahrnehmen, welche bald als ein sehr schmaler, zarter, den Contur der Faser begleitender heller Streif erscheint, bald durch zwischenliegende Kerne bucklig emporgehoben wird und endlich zuweilen, durch das Zerfasern zerrissen, in grösseren oder kleineren Fetzen an der Faser hängt. — Diese, die Faser nur locker umgebende helle, feine Membran ist das Sarcolemm. (Fig. 9 und 10, b.) —

Wenn wir nun die in grosser Anzahl vor handenen Kerne an zerfaserten Objecten genauer betrachten, so finden wir, dass die schon oben erwähnten grossen, oblongen, helleren Kerne eine durchaus regelmässige Anordnung zeigen. (Fig. 10, a.) — Sie liegen stets in der Mitte der Faser, mit ihrer Längsaxe in der Längsrichtung derselben, um das 2—6fache ihrer Länge von einander entfernt. — Ihre Breite beträgt circa 0,0035 mm., sie sind fein punktirt und mit grösseren oder kleineren Körnchen erfüllt.

Nicht so die zweite Gattung der Kerne: Diese sind kleiner, sie haben etwa 0,0025 mm. Durchmesser und weichen nicht viel von dieser Grösse ab. (Fig. 9 und 10, c.) — Ihre Gestalt nähert sich stets der kreisförmigen, zuweilen haben sie ein oder zwei meist geschwungene kurze Schwänzchen, wie sie den Bindegewebskörperchen eigen sind. — Ihre Umrisse sind meist schärfer, ihr Inhalt ist ein gleichmässiger, zeigt fast nie Körnchen und ist bedeutend undurchsichtiger, als der der ersten Reihe von Kernen. Es sind also diese beiden Arten von Kernen nicht

nur durch ihre noch näher zu besprechenden Anordnung, sondern auch wesentlich von einander verschieden.

Die runden kleineren Kerne sind in viel grösserer Anzahl vorhanden und liegen namentlich in den Zwischenräumen zwischen den Fasergruppen; ferner findet man sie oft einer isolirten Faser an oder aufliegen und endlich sind sie es, die zwischen Faser und Sarcolemm liegen, mit letzterm innig zusammenhängend und dasselbe von der ersteren bucklig abheben; zugleich kann die Faser an der betreffenden Stelle etwas eingedrückt erscheinen. — Auch in den abgerissenen Fetzen des Sarcolemms findet man diese Kerne häufig, sie gehören also zum Sarcolemm. Wenn sie in der Mitte einer isolirten Faser auftreten, so kann man sich durch kleine Bewegungen der Stellschraube leicht davon überzeugen, dass sie nicht in einer Ebene mit den Contouren der Faser liegen, sondern entweder höher oder tiefer stehn. Dagegen zeigt sich bei genauer Einstellung der Contouren der Faser auch der in ihrer Mitte gelegene, oblonge, granulirte Kern am Deutlichsten, woraus unzweifelhaft hervorgeht, dass diese Gattung Kerne nicht bloss scheinbare, sondern wirkliche Axenkerne sind.

Die Kerne des Sarcolemms stimmen vollständig mit denen des interstitiellen Bindegewebes überein,

Ich kann durchaus nicht den Autoren beipflichten, welche nur eine Art von Kernen annehmen und das Vorkommen derselben zwischen Sarcolemm und Faser daraus erklären, dass einseitige Ablagerung festerer Substanz sie schon in der Zelle an die Oberfläche dränge. (Remak, Lebert). Noch weniger lässt sich Savory's Ansicht halten, nach welcher junge kernhaltige Fasern mit älteren kernlosen verwachsen und ihre Kerne daher oberflächlich erscheinen. —

Während in den früheren Stadien keine Vermehrung der

Kerne durch Theilung wahrzunehmen ist, findet dieses Phänomen im vierten Stadium unzweifelhaft Statt. — Sehr häufig sieht man Kerne in den verschiedensten Stadien der Theilung und Vermehrung begriffen (Fig. 11.)

Zuerst entsteht eine kaum bemerkbare Scheidewand im Inneren des Kernes, diese wird deutlicher und stellt sich im weitem Verlaufe als aus zwei Contouren bestehend heraus; letztere rücken immer weiter auseinander, und die Trennung ist vollzogen. Auf diese Weise sieht man zuweilen bis 7 kleinere, polygonal gestaltete Kerne entstehen. — Hin und wieder habe ich eine solche Kerntheilung auch bei jüngeren noch varicös angeschwollenen Fasern gesehn, die so ziemlich zwischen dem dritten und vierten Stadium in der Mitte standen und, wie schon oben bemerkt, nicht selten zwischen den schon weiter entwickelten Fasern des vierten Stadiums anzutreffen sind (Fig. 8.). Durch Längenwachsthum rücken diese Kerne etwas weiter auseinander, so dass die, aus dem einen Mutterkern entstandenen, sich der Brut des benachbarten nähern. — Oft liegen die Kerne so dicht, dass ihre Länge die Zwischenräume bei weitem übertrifft. —

Die Entstehung der Sarcolemmkerne haben wir nicht so genau verfolgen können. — Obgleich ich nicht zweifle, dass sie aus den in den früheren Stadien vorkommenden runden Zellen durch Brutbildung in denselben entstehn (nach der heutzutage gangbaren Ansicht über Kernvermehrung), so habe ich dennoch keine Wahrnehmungen in dieser Hinsicht gemacht. Abgesehn davon, dass meine Annahme nach der jetzigen Theorie der Kernvermehrung die Wahrscheinlichkeit für sich hat, spricht für dieselbe der Umstand, dass die Kerne an denjenigen Stellen am zahlreichsten sind, an denen früher die runden Zellen lagen, nämlich in den Zwischenräumen zwischen den Fasergruppen, und dass mit dem Auftreten derselben in grösserer Zahl die runden Zellen schwinden.

Die bindegewebige Natur des Sarcolemma scheint mir sonach bewiesen zu sein:

1. Durch die Beobachtung Reicherts, dass das Sarcolemm sich ununterbrochen auf die Sehnen fortsetzt.
2. Durch die oft geschwänzte Gestalt der Sarcolemmkerne.
3. Durch die gleichartige Structur des Sarcolemms und des Perimysiums, dessen bindegewebige Natur noch von Niemand angestritten worden ist.

Von nun an bis zum Ende des Embryonallebens verändern sich die Muskelfasern nicht mehr wesentlich. — Sie nehmen langsam an Dicke zu: bei einem Schafsembryo von 6 Centim. Länge sind sie 0,0055 mm. breit, bei einem Embryo von 20 Centim. Länge 0,006 — 0,0075 mm. — Ihre Axonkerne schwinden allmählig, indem zuerst der Contour unsichtbar wird und ein dunklerer, granulirter Fleck zurückbleibt, welcher später immer heller wird und endlich, einige Körnchen als Spuren seiner Existenz zurücklassend, gänzlich verschwindet.⁶⁾

Die Kerne des Sarcolemm rücken durch Wachsthum der Faser mehr auseinander, nehmen an Grösse zu, werden heller und länglicher und zeigen zuweilen Kernkörperchen. — Bei einem Schafsembryo von 20 Centim. Länge haben sie einen Querdurchmesser von 0,0027 — 0,0035 mm. — Die dem Perimysium entsprechenden Lücken zwischen den Fasern werden durch Dickenwachsthum der letzteren geringer. —

In einem Schafsembryo von 20 Centim. Länge sind nur sehr wenig und undeutliche Axonkerne wahrzunehmen, in einem solchen von 25 Centim. Länge war es mir trotz der Anwendung von Essigsäure unmöglich welche zu entdecken.

Das Sarcolemm schliesst sich immer genauer an die Faser

6) Es ist mir jedoch nur in wenigen Fällen gelungen diese Art des Verschwindens der Kerne zu constatiren.

an und immer seltner sieht man es an den Stellen der Kerne sich emporwölben; kurz vor der Geburt sind (wenigstens bei Schafen und Kälbern) die Kerne des Sarcolemms so in die Faser selbst eingedrückt, dass man sie fast als den Fasern selbst angehörig betrachten könnte. —

Dritter Abschnitt.

Wenn wir das in den beiden ersten Abschnitten dieser Arbeit gebotene Material überschauen, müssen wir zu der Ueberzeugung gelangen, dass es, zwar in manchen Punkten mangelhaft, und manche fühlbare Lücken zeigend, doch zur Begründung einer Theorie der Muskel-Entwicklung ausreicht. — Obgleich wir nur einige Ordnungen der Säugethiere untersuchten, obgleich wir die verzweigten und getheilten Fasern der Zunge und des Herzens keiner Untersuchung unterzogen, waren unsere Resultate doch so klar und übereinstimmend mit einander, dass man ihnen wohl auch eine Geltung für die übrigen Thiere, namentlich aber die Säugethiere, zusprechen muss. — Ich will daher die Resultate meiner Beobachtungen kurz zusammenfassend, aus den verschiedenen Stadien des Gewordenen Schlüsse auf den Process des Werdens zu ziehen versuchen.

Den ersten Anfang des Muskels sehen wir in parallelgelagerten kernhaltigen, meist oblongen, birn- und spindelförmigen Zellen, welche in einer durchsichtigen, zuweilen mit kleinen dunklen punktförmigen Körnchen erfüllten Grundsubstanz liegen. — Diese Zellen verlängern sich nur in ihrer gemeinschaftlichen Längsrichtung, schicken ein oder zwei Ausläufer in derselben Richtung aus und verschmelzen vermittels ihrer Aus-

läufer zu parallel laufenden Längsreihen. — Auf diese Weise entstehen Fasern, die von Stelle zu Stelle kernhaltige Anschwellungen zeigen, also jede Faser aus mehreren hintereinander liegenden Zellen. — Die jungen Fasern verändern sich nun in der Weise, dass zuerst ihr Inhalt vom Rande aus stärker lichtbrechend zu werden beginnt; darauf scheidet sich der Inhalt der Quere nach in die beiden optisch verschiedenen Substanzen: die hellere, doppellichtbrechende, und die dunklere, einfach lichtbrechende; es tritt die Querstreifung auf, welche, in der Faser beginnend, auf die ihr zugehörige Zelle sich fortsetzt. Die dunklen Querstreifen, beim Anfange sehr schmal, scheinen allmählich an Dicke zuzunehmen. Die Fasern werden stärker, sie vermehren sich durch Entwicklung neuer Fasern; der Kern und die denselben umgebende Anschwellung scheint während der Dickenzunahme der übrigen Faser schmaler zu werden.

Schon ehe die Faser deutlich quergestreift erscheint, treten, vom Rande aus beginnend, Längsstreifen auf; die ersten Längsstreifen sind aber noch sehr wenig regelmässig: deutliche fibrilläre Streifung tritt erst hervor, wenn die Faser schon in ihrer ganzen Länge die Breite ihrer Kernanschwellung erreicht hat.

Die Kerne liegen in der Axe der Fasern und vermehren sich durch Theilung, die Fasern werden immer dicker und allmählich ganz homogen, indem die Kerne resorbirt werden. Am Ende des Embryonallebens sind die Axenkerne schon ganz geschwunden. Das Sarcolemm geht hervor aus den runden, zwischen den Muskelzellen vorkommenden Bildungszellen des Bindegewebes und der sie umgebenden Grundsubstanz. Jene scheinen durch Brutbildung in ihrem Innern die Sarcolemmkerne zu erzeugen, diese durch Verdichtung zu der structurlosen, anfangs nur lockeren Scheide der einzelnen Fasern zu werden. —

Wenn wir die hier niedergelegten Ansichten mit denen

der früheren Bearbeiter unseres Gegenstandes zusammenhalten, so scheinen diese mit der neuesten, von Margo vorgebrachten, Theorie der Muskelentwicklung noch am meisten übereinzustimmen. — Wir haben um so mehr Grund auf diese Uebereinstimmung Gewicht zu legen, als wir so manches, wie die Verwachsung der Muskelzellen (Margos Sarcoplasten) mittelst ihrer Ausläufer oder Spitzen, bereits gefunden hatten, ehe wir von der Existenz der Margo'schen Arbeit etwas wussten. — Ja ich würde auch nicht Anstand genommen haben die von Margo vorgeschlagene Benennung „Sarcoplast“ für die specifischen Muskelzellen zu adoptiren, wenn er nicht damit zugleich ihre Bestimmung zur Erzeugung der „*Sarcous elements*“ hätte bezeichnen wollen. — Die Differenzen zwischen der hier niedergelegten Anschauungsweise und der Theorie Margo's betreffen hauptsächlich zwei Punkte: Erstens stellt Margo ¹⁾ als allgemein gültiges Gesetz die Verwachsung seiner Sarcoplasten mittelst übereinandergelegter Spitzen auf; nur bei Gelegenheit der ramificirten Muskelfasern spricht er von Ausläufern der Sarcoplasten.

Diejenigen Formen die wir als zweites Stadium bezeichnet haben und aus der Verwachsung der Zellen mittelst ihrer Ausläufer hervorgehen liessen, sieht Margo als Product des Auseinanderwachsens der Zellen an, jedoch sind die mit Ausläufern versehenen, noch nicht zusammenhängenden Zellen von ihm nicht erwähnt worden und es scheint, dass ihr Vorhandensein sich nicht mit seiner Auffassung verträgt. Wenn man ferner berücksichtigt, wie unwahrscheinlich die Annahme ist, dass Ausläufer²⁾ welche bei den verzweigten Muskelfasern vorkommen, bei den ungetheilt verlaufenden fehlen sollen, so wird man, glaube ich, die Unzulässigkeit einer directen Zellenverwachsung,

1) Margo a. a. O. S. 8.

2) Margo a. a. O. S. 9

als allgemeines Gesetz für nachgewiesen ansehen müssen. — Nicht ganz so ausreichend kann ich den zweiten Differenzpunkt, die Entstehung der Querstreifung betreffend, erledigen. —

Ich habe schon oben ausgesprochen, dass ich stets die Querstreifung zuerst in dem schmalen Theil der Faser, wahrgenommen, nicht in der, der Zelle entsprechenden Anschwellung derselben. Noch weniger kann ich das Auftreten der Querstreifen in den im ersten Stadium stehenden, noch nicht mit Ausläufern versehenen, spindelförmigen Zellen zugeben. — Nach Durchlesung der Margoschen Schrift habe ich eine grosse Anzahl von Präparaten aus diesem Stadium durchmustert, und es sind mir dabei hin und wieder Zellen aufgestossen, deren Kerne, wie ich schon früher bemerkt habe, gewisse Abwechslungen von Licht und Schatten zeigten, die der Querstreifung nicht ganz unähnlich war. — Da diese Configuration aber nicht den Zelleninhalt, sondern den Kern betrifft, ferner der Dickendurchmesser dieser pseudo-discs viel grösser, als der der wirklichen ist, so deuten diese Formen nicht auf beginnende Sonderung der verschieden brechenden Substanzen, sondern auf stattgehabten Gerinnungsprocess. — Ob aber die Querstreifung durch Aneinanderreihen feiner Körnchen der contractilen Substanz zu Stande kommt — dass muss ich dahingestellt sein lassen.

Von den übrigen Autoren ist es namentlich Schwann, mit dem wir uns einiger Uebereinstimmung rühmen können. Dieses bezieht sich nicht auf seine Theorie der Muskelgenese, sondern auf seine Beobachtungen, und zwar auch nur eben auf die von ihm selbst angestellten, nicht auf die welche er auf Treu und Glauben, weil sie mit seinen vorgefassten Meinungen übereinstimmten, von Valentin adoptirt hat. Schwann³⁾ hat nur ältere, und namentlich Schweinsbryonen untersucht

3) Schwann a. a. O. S. 158.

und in denselben zweierlei Fasern gefunden (siehe oben). Er hält die breiteren, granulirten, wenige und undeutliche Kerne enthaltenden für eine frühere Entwicklungsstufe der schmälern, deutliche Kerne zeigenden Fasern. — Nach unseren Beobachtungen, sind diese, von Schwann sehr richtig geschilderten Formen allerdings verschiedene Entwicklungsstufen der Muskelfasern, nur stehen sie gerade in umgekehrtem Verhältniss zu einander, was schon, ausser durch unsere Beobachtungen, noch dadurch bewiesen wird, dass die breiteren granulirten Fasern aus der Rückengegend, die schmälern kernhaltigen, aus dem Oberarm genommen waren, welcher bekanntlich stets viel jüngere Stadien zeigt. — Leider hat Schwann die von ihm beobachteten, in Fasern auslaufenden Zellen, als den Beobachtungen Valentin's widerstreitend, nicht genauer berücksichtigt.

Die Ansicht von Reichert und Holst, in Bezug auf die Entstehung der eigentlichen Muskelfaser, muss als unrichtig bezeichnet werden, doch ist sie in Bezug auf das Sarcotomium so ziemlich auch die unsrige.

Ich habe weder die von Holst als Bildungselemente des Muskels beschriebenen „Fragmente“ je gesehen, noch kann ich darüber eine Muthmassung aufstellen, durch welche Erscheinungen er zu seiner Ansicht gelangt ist; auch nicht einmal die von ihm gelieferten Abbildungen kann ich mit dem von mir Beobachteten in Einklang bringen. — Vielleicht haben die etwas verwickelten Verhältnisse im dritten Stadium ihn irre geleitet.

Bedeutend mehr im Einklange mit den thatsächlich vorhandenen Gewebsformen steht die Theorie Leydig's, welcher die Primitivfaser aus mehreren, seitlich verwachsenden Zellen entstehen lässt. Nach dem was ich beobachtete, liesse sich eine solche Anschauung recht gut mit manchen Bildern aus dem 3ten Stadium vereinbaren; es erscheint in der That zuweilen, als ob 2 aus verschiedenen Zellen stammende Fasern seitlich zu einer

einzigem verschmelzen. Da müssen denn die vorhergehenden und das folgende Stadium, sowie die Beobachtung isolirter Fasern die Schwierigkeiten lösen.

Den ziemlich übereinstimmenden Ansichten von Remak, Lebert, und neuerdings auch Kölliker, kann ich ebenso wenig beistimmen. Remak's Cylinder, Lebert's „*Corps myogéniques*“ und Kölliker's Bildungszellen, sind ohne Zweifel mit den von mir beschriebenen, spindelförmigen Muskelzellen identisch. Auch diese Forscher haben das Zusammenhängen der Zellen durch Fasern gesehen, jedoch diese Formen durch Auseinanderwachsen der durch Theilung vermehrten Kerne erklärt. Gegen diese Anschauung kann ich anführen: erstens, dass ich in den beiden frühesten Stadien nie in Theilung begriffene Kerne gesehen habe, ferner, dass ich mich von einer ununterbrochenen Reihenfolge der Formen überzeugt habe, welche die von mir aufgestellte Ansicht direct beweisen. Ich muss daher annehmen, dass die genannten Autoren die Formen des 2ten, nur kurzen Stadiums übersehn haben.

Indem ich nun abschliesse, kann ich nicht umhin nochmals den Wunsch auszusprechen, es möchte die vorliegende Arbeit durch weitere, auch auf Embryonen anderer Thierclassen auszudehnende, Untersuchungen vervollständigt, so manches Lückenhafte derselben ausgefüllt werden. — Namentlich die complicirten Verhältnisse des 3ten Stadiums wären noch einer genaueren Prüfung zu unterziehen, denn gerade sie sind es, die meiner Ansicht nach die meisten unrichtigen Vorstellungen der Autoren verschuldet haben.



Theses.

1. Methodus Zangiana semper exarticulationi digiti praeferenda.
2. Inter conjunctivitidem trachomatosa et catarrhalem limites strictas ponere non licet.
3. Imolatio, a. M. Langenbeck proposita, omnino rejicienda est.
4. Ex omnibus cataractae durae operationibus extractio linearis Schufftiana minimum affert periculum.
5. In urethroblennorrhoea sananda solummodo remedia topica sunt adhibenda.
6. Medicus persaepe mentiri coactus est.
7. Medicus usum laryngoscopii callere debet.

Erklärung der Tafel.

(Circa 500fache Vergrößerung).

- Fig. 1. Längsschnitt aus dem Oberschenkel eines Schafsembryo von 1,8 Cent. L. a. Muskelzellen. b. Zellen deren histogenetische Bedeutung noch nicht zu erkennen.
- Fig. 2. Längsschnitt aus dem *Gluteus* eines Schafsembryo von 2½ Centim. L. a. Muskelzellen mit ihren Ausläufern (an einigen Stellen verwachsen). b. Runde und oblonge Zellen. c. Freie Kerne. d. Grössere Zelle mit 3 Ausläufern.
- Fig. 3. Einzelne Formen des ersten und zweiten Stadiums.
- Fig. 4. Drei verwachsene Zellen; a. und b. mit den Spitzen, b. und c. durch Ausläufer verschmolzen.
- Fig. 5. u. 6. Längsschnitte aus dem dritten Stadium. — (Rückenmuskeln von Schafsembryonen von 3 u. 4 Cent. L.) a. Quergestreifte Fasern aus der Zelle b. hervorgehend. c. Spindel- und birnförmige Zellen. d. Runde Zellen (Grundlage des Sarcolemm und Perimysium).
- Fig. 7. Einzelne Fasern aus dem dritten Stadium die Veränderungen im Lichtbrechungsvermögen zeigend. a. Stärker brechende Randstreifen. b. Kern. c. Weniger lichtbrechende Stellen, dem noch nicht umgewandelten Zelleninhalt entsprechend.
- Fig. 8. Fasern aus den Rückenmuskeln eines Schafsembryo von 4,6 Cent. L. a. Vermehrte Kerne.
- Fig. 9. Längsschnitt aus einem Schafsembryo von 7 Cent. L. Viertes Stadium Querstreifung undeutlich. a. Axenkerne. b. Sarcolemm. c. Sarcolemmkerne.
- Fig. 10. Faser aus einem Schweineembryo von 8½ Cent. L. a. Axenkerne b. Sarcolemm in einem Fetzen an der Faser hängend. c. Sarcolemmkerne.
- Fig. 11. u. 12. Fasern aus demselben Embryo. a. Durch Theilung vervielfältigte Kerne. b. Eine jüngere Faser.
- Fig. 13. Fasern aus einem Rindsembryo von 9 Cent. L. von Sarcolemm entblöst.

Fig. 1.

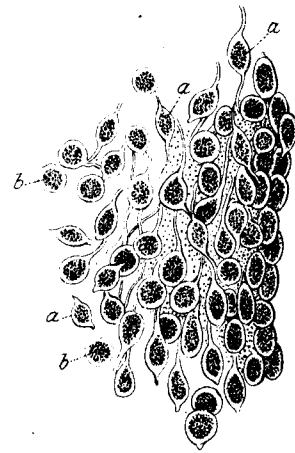


Fig. 6.

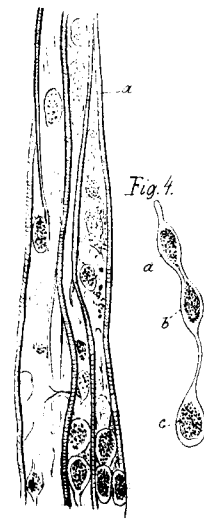


Fig. 2.

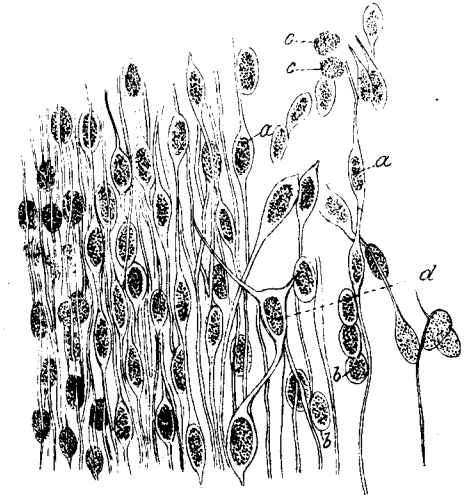


Fig. 4.



Fig. 3.

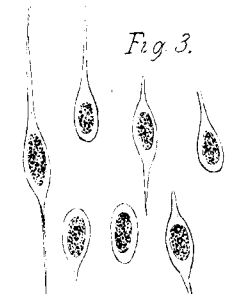


Fig. 13.

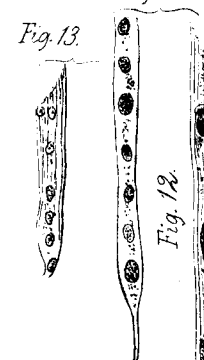


Fig. 11.

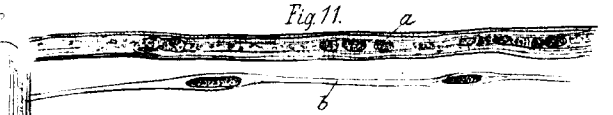


Fig. 13.



Fig. 12.

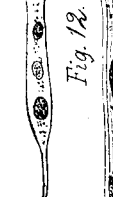


Fig. 8.

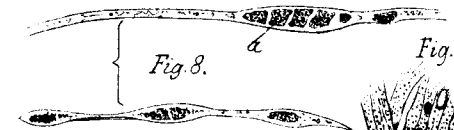


Fig. 9.

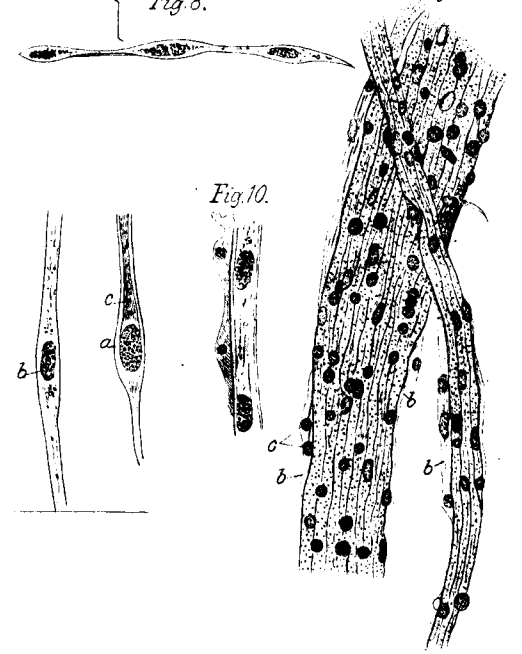


Fig. 5.

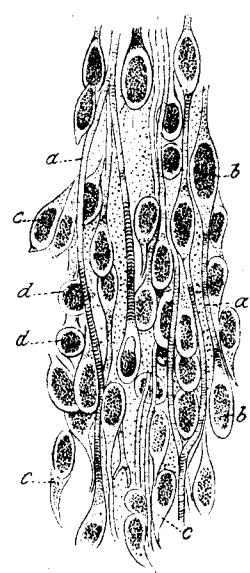


Fig. 7.

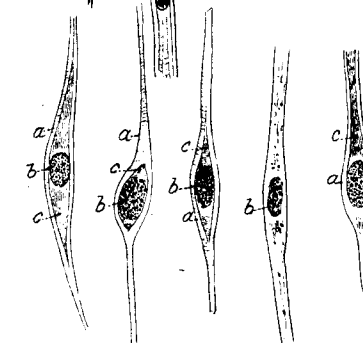


Fig. 10.

