

Ueber Formen und Bedeutung der organischen Muskelzellen.

Von

Walther Flemming

in Kiel.

Mit Tafel XXII.

Bevor KÖLLIKER die Zellenelemente der organischen Muskulatur entdeckte und im ersten Bande dieser Zeitschrift ihre erste genaue Beschreibung niederlegte¹⁾, galt bekanntlich jene Muskulatur für »zusammenziehungsfähiges Bindegewebe«. Es kommt öfter vor, dass lange verschollene Gedanken und Ansichten später einmal in geänderter Form eine Auferstehung erleben dürfen. Das Folgende kann vielleicht beitragen, zu einem solchen Schicksal auch dem contractilen Bindegewebe zu verhelfen.

Dass die einkernigen Muskelzellen²⁾ in besonders enger Verwandtschaft zu Binesubstanzzellen stehen, dieser Gedanke mag wohl für manchen Histiologen gelten und gegolten haben, da die organische Muskulatur ohne Zweifel localisirt aus Elementen des Mesoderms entstehen muss. Dasselbe lässt sich sagen für die animale Muskulatur. Aber darum besteht doch zwischen den Muskelzellen und -Fasern einerseits, und den Binesubstanzzellen andererseits, morpholo-

1) A. KÖLLIKER, Mittheilungen der naturforsch. Gesellschaft in Zürich, 1847, und: Beiträge zur Kenntniss der glatten Muskeln. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. I. 1849, p. 48.

2) Bei den bekannten Unzweckmässigkeiten, welche alle andern Namen und Eintheilungen der Muskelgewebe an sich tragen, möchte es sich sehr empfehlen, dass die Unterscheidung in »einkernige und vielkernige Muskelzellen«, welche KÖLLIKER vor längerer Zeit aufgestellt hat (Handb. d. Gewebelehre 1863, p. 97), wieder zu allgemeiner Geltung gebracht würde.

gisch eine bisher unverwischte, und fast allgemein anerkannte Grenze. Einen bestimmt formulirten Versuch zu ihrer Ueberschreitung finde ich bei FREY³⁾ in dem Satz ausgesprochen: »Im Uebrigen ist es unmöglich, zwischen den Spindelzellen des Bindegewebes, welchen ein lebendiges Zusammenziehungsvermögen ja zukommt, und den Elementen der glatten Muskulatur eine überall sichere Grenze zu ziehen«. So sehr ich aber nach dem Folgenden das Wesen dieses Satzes anerkennen muss, so liegt doch eine thatsächliche Begründung desselben in der bisherigen Literatur meines Wissens nicht vor, und erscheint durch die neueren Kenntnisse vom Bindegewebe sogar erschwert; denn wirklich spindelförmige Bindegewebszellen, — in welchen, wie es auch FREY's Worte andeuten, das beste und nächstliegende Vermittlungsglied sich suchen liesse — sind im Gewebe des erwachsenen Wirbelthiers kaum erwiesen, wenn man von ganz einzelnen Orten und von pathologischen Zuständen absieht. — Es scheint mir demnach angebracht, hier den Nachweis von Vermittlungsformen zwischen beiderlei Zellenarten zu führen, Vermittlungsformen, die aber nicht in der Richtung nach der Spindelzelle, sondern nach der Sternzelle hin liegen.

Die meisten Beschreibungen der einkernigen Muskelzelle schildern dieselbe mit gutem Grund als spindelförmig; doch ist das Vorkommen mehrfach verästelter Muskelzellen schon verschiedentlich, und zwar auch für das Object, das hier behandelt wird, die Harnblase, erwähnt worden; so von BEALE⁴⁾, von KLEBS⁵⁾, welcher von jenem Orte dreifach verästelte Muskelfasern beschreibt, von J. ARNOLD⁶⁾, der die Existenz

3) H. FREY, Handbuch der Histologie und Histochemie 1874, p. 289.

4) In »Bioplasm«, London 1872, Art. Unstriped muscle, p. 249, beschreibt BEALE neben spindelförmigen auch mehrfach verästelte Muskelzellen aus der Froschblase. Die Enden der ersteren lässt er in je einen Sehnenfaden (tendineous thread) übergehen, »which is inserted into, and is indeed continuous with, the connective tissue.« Es handelt sich bei jenen verästelten Zellenformen offenbar um dieselben Dinge, von denen hier die Rede ist. Ein Verhalten der Ausläufer, wie es BEALE beschreibt, kann ich jedoch nicht constatiren, ich finde in der Blasenwand bei Rana (und Salamandra nur äusserst feine und dicht gekreuzt laufende Bindegewebsbündel und muss alle gestreckt laufenden Fasern für muskulös halten. — Die folgenden Sätze BEALE's zeigen, dass er u. A. an eine Umbildungsfähigkeit des Muskelgewebes in Bindegewebe denkt: »If the bladder be examined at different ages, the mode of growth will be understood, and in the bladder that has grown old it will be found that many of the cells have degenerated into connective tissue. In the adult bladder even, young muscular fibre cells may be found, and the conversion of the contractile material into fibrous tissue demonstrated.«

5) E. KLEBS, Die Nerven der organischen Muskulatur. VIRCHOW's Arch. Bd. 32. 1865, p. 174.

6) J. ARNOLD, Gewebe der organischen Muskeln. STRICKER's Handbuch, p. 137.

von Muskelfasern mit gegabelten Enden notirt und solche aus einer pleuritischen Schwarte abbildet. An kleinen Lymphgefäßen des Säugethiers habe ich gefunden⁷⁾, dass die eben beginnende Tunica media zum grossen Theil verästelte Zellen zeigt, welche ich, damals allerdings nur vermuthungsweise, als Muskelfasern ansprach. An anderem Orte⁸⁾ gab ich bereits einen kurzen Hinweis auf das Vorkommen sehr vielfach verästelter Muskelzellen in der Amphibienharnblase.

Einen vollen und sicheren Einblick in die höchst bizarren Formen, welche diese Muskelzellen zum Theil besitzen, bekommt man erst nach Wegpinselung des Epithels und Endothels der Blasenwand, am besten nach Aufspritzung und Härtung der Blase durch Kalibichromat von 1 oder mehr Proc., Färbung mit Hämatoxylin, Eosin oder Anilin und Untersuchung in Glycerin, noch besser in Wasser. Etwas weniger schön ist auch an der lebenden Blase, und nach anderer Behandlung (Alkohol, Osmium, Chromsäure, Pikrinsäure, Gold) zu sehen, was hier beschrieben werden soll.

Die gröberen Muskelbündel der Blasenwand formen in derselben, wie bekannt ist, ein mit blossen Auge sichtbares Netz mit eckigen Maschen, und werden von den Blutgefäßen begleitet. Feinere Bündel und einzelne Fasern ziehen über die Maschen hinweg (vergl. hierfür Fig. 4). Der Uebersichtlichkeit wegen will ich bei ihrer Beschreibung vier Kategorien von Muskelzellen unterscheiden, die aber alle durch Uebergangsformen unter einander verbunden sind.

1. Lang-spindelförmige Fasern der gewöhnlichen Art. Diese constituiren die gröberen und feineren Bündel, hier und da zweigen sich auch einzelne von ihnen frei, mit geschwungenem Verlauf, über die Maschen hin (Fig. 1, 2, 3 b).

2. Dreifach verästelte Fasern, entweder vom Kern aus, oder doch meist von seiner Nähe, in drei Ausläufer auseinandergehend. Sie finden sich zuweilen (wie es ARNOLD beschreibt) an Verzweigungsstellen gröberer oder feinerer Bündel, und so gelagert, dass ihr Kern dieser Verzweigungsstelle entspricht; öfter aber einzeln über die Maschen laufend (Fig. 1 an mehreren Stellen, Fig. 3 a, 4 a). Der Kern ist öfter rundlich, elliptisch oder dreieckig, als stäbchenförmig.

3. Vieltheilige, mit vier bis acht und mehr Ausläufern, welche bald alle vom Kern oder von seiner Nähe, bald als secundäre von wenigen primären Aesten ausgehen (Fig. 3 c, 4 b, 5 a, b).

Bemerkenswerth dürfte sein, dass viele — nicht alle — Muskel-

7) Arch. f. mikr. Anat. Bd. 42, p. 509 ff.

8) Ebenda Bd. 43, p. 744.

fasern der erwähnten drei Sorten auf eine Strecke weit vom Kern wie hohl erscheinen: die contractile Substanz, die stärker lichtbrechend und durch die Tinctionsmittel gefärbt ist, bildet an ihnen einen oft nur dünnen Kegelmantel um eine helle, mit centralen Körnungen versehene Achsensubstanz, die das Kernende zur Basis hat und mit ihrer Spitze oft weit gegen das Ende der Faser vordringt (Fig. 7, auch 3 bei *a'*). Offenbar hat man es mit jener axialen Substanz zu thun, welche an den Fasern länger bekannt (KLEBS, FRANKENHÄUSER, WAGENER, s. bei ARNOLD), von SCHWALBE⁹⁾ genauer studirt ist; doch sie erscheint hier in ganz besonderer Mächtigkeit.

Bis hierher handelt es sich in den Zellenformen nur um ein morphologisches Curiosum; sie sind klare [und deutliche Muskelzellen, sie und ihre Ausläufer durchaus von ein und demselben, starken Lichtbrechungsvermögen und der entsprechenden Tingirbarkeit, und dabei von geradem, oder regelmässig geschwungenem Verlauf, ohne plötzliche Knickungen. Nicht so bleibt das bei der Kategorie

4., die ich Uebergangszellen nennen will. Während ein Theil von ihnen noch durchaus in Lichtbrechungsvermögen, Tinctionsfarbe und regelmässigem, ungeknicktem Verlauf den Fasern unter 1, 2 u. 3 gleicht, gehen andere darin in allen denkbaren Abstufungen herab, und nähern sich damit wiederum, in allen möglichen Uebergängen, den verästelten Bindsesubstanzzellen, welche in reichen Verzweigungen sich durch die Blasenwand ziehen. Besser als eine längere Beschreibung wird ein Verweis auf die Abbildungen (Fig. 4 unten, 2 *a, b, c*, 5) dienen, welche nur eine Auswahl von hunderten ähnlicher Bilder geben, und in welchen durch die Schattirung und die Markirung der Randcontouren der Eindruck der Uebergänge, wie sie sich finden, anschaulich gemacht ist. In einem Quadratmillimeter Blasenwand kann man oft auf eine ganze Menge Zellen stossen, bei denen die Diagnose: ob Muskelzelle, ob Bindsesubstanzzelle — durchaus precär und hoffnungslos, und das Urtheil: dass sie Beides sind, als die einzig offene Zuflucht erscheint, wenn man nur eben die zahlreichen überleitenden Bilder, die sich rings umher bieten, gebührend mit in Betracht zieht.

Die Enden dieser Uebergangsfasern verhalten sich ebenso, wie die sämmtlicher Fasern der Gruppe 2 und 3, welche frei ziehen und nicht zugespitzt im Lauf eines Bündels endigen. Diese Enden legen sich nämlich, spitz oder plattenförmig verbreitert, entweder an die Wand eines Blutgefässes (Fig. 4, 3 *a*, 4 an mehr. Stellen), oder an eine

9) G. SCHWALBE, Beiträge zur Kenntniss der glatten Muskelfasern. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 4, 1868, p. 392. — Dann auch bei ARNOLD beschrieben, l. c.

andere Muskelfaser an (Fig. 2, 5), oder drittens, sie laufen ganz frei in der Binde substanz einer Masche aus (Fig. 3 b, c, 5, 2); und zwar im letzten Fall entweder einzeln zugespitzt (Fig. 3 c), oder mit mehrfachen Endspitzchen und öfter vorher verbreitert (Fig. 2 b, 3 b). Enden der letzteren Art sind schon von KLEBS (l. c. p. 475, Fig. 3) sehr getreu dargestellt worden. Es finden sich Muskelzellen, und zwar sowohl aus der Gruppe 2, als 3, als 4, welche an ihren sämtlichen Ausläufern nur diese dritte freie Form der Endigung aufweisen, Muskelzellen also, welche isolirt, ohne Lagerungsanschluss an andere, ins Bindegewebe eingeschaltet sind. Zuweilen verstreichen die Endausläufer direct in den Körper einer Bindegewebszelle hinein (Fig. 3 d).

Ueber die Binde substanz und ihre Zellen soll hier nur so viel gesagt werden, als für den Gegenstand erforderlich ist. Es ist ein fein fibrilläres Bindegewebe mit gekreuzter Bündelrichtung, dessen Zellkerne in ziemlich grossen Abständen — wie es die Tafel zeigt — gelagert sind. Das Endothel ist an den Objecten entfernt, alle im Bindegewebe gezeichneten Kerne entsprechen fixen Zellen, abgesehen von vereinzeltten Wanderzellen und freien Kernen¹⁰⁾, (siehe Fig. 2 l). An die fixen Kerne schliessen sich verästelte Zellenleiber, und deren Ausläufer gehen in ein reiches, dichtes, regelmässiges Netz mit verbreiterten Knotenpunkten über, das sich überall durch die Membran ausbreitet und, abgesehen davon, dass parallele Ausläuferrichtungen fehlen, ganz an die Goldbilder der Cornea erinnert (Fig. 4, 2 u. a.).

Vergleicht man ein Goldpräparat der Blase, in welchem nicht bloss die Nerven gefärbt sind, so zeigt sich an diesem ganz dieselbe Form des Ausläufernetzes wie am Chrompräparat.

Bei dem heutigen Stande der Frage nach den Formen der Binde substanzzellen in festeren Geweben — ich brauche nur auf die Controversen bezüglich der Hornhaut zu verweisen — darf man ohne weitere Prüfung wohl noch nicht dieses ganze Netz für sternförmige Zellen hinnehmen; man wird noch die Möglichkeit anerkennen müssen, dass entweder die verästelten Figuren Plasmatheile der Zellen sind, die auf einer, ausserdem noch vorhandenen Platte auflagern; oder andererseits, dass gar nicht das ganze Ausläufernetz Zells substanz, sondern dass die feineren Zweige Gerinnungen in den Gewebsspalten, oder gefärbte Kittsubstanz sein können. Denn es ist nicht abzusehen,

40) Es finden sich unzweifelhafte freie Kerne, d. h. Leucocyten, die nur aus einem Kern bestehen, Formen, die kürzlich von STRICKER eingehend studirt und beschrieben sind (Wien. Sitzungs b. 7. Juni 1877). Figur 2 l' zeigt eine solche »Zelle«, die eben noch einige Spuren von Plasma besitzt; auch wo dies fehlt, sind die freien Kerne von den fixen durch ihre unregelmässige Form zu unterscheiden.

warum derartige Dinge nicht ebenso gut durch Hämatoxylin, wie z. B. durch Goldimprägnation sollten gefärbt werden können. Die Entscheidung über diesen Punct soll an diesem Orte nicht versucht, sondern nur constatirt werden, dass man auf alle Fälle, wie es in diesem Aufsatz geschieht, von verästelten Bindegewebszellen oder Plasmakörpern in der Blasenwand reden kann. Denn mindestens ein Theil der verästelten Figur, die dem Territorium je eines Kerns angehört, muss jedenfalls Zellenleib sein, weil die Substanz, die unmittelbar an den Kern grenzt, mit derjenigen, welche die nächsten gröberen Ausläufer bildet, in zu vollkommener Continuität und Gleichartigkeit ist, als dass man hier irgendwo eine Grenze annehmen könnte, wo die Zelle aufhörte. Fig. 6, in der eine stark vergrösserte Bindesubstanzzelle mit Blauholzfarbung mehr im Detail gezeichnet ist, kann dies einigermaßen versinnlichen. Erst bei den feineren Ausläufern kann man zweifeln, ob eine wirkliche Fortsetzung des Zellenleibes vorliegt, so wahrscheinlich auch dies nach den Bildern aussieht.

Wer die Amphibienblase nicht aus eigener Anschauung kennt, könnte wohl aus den Abbildungen den Verdacht fassen, dass die Dinge, die ich hier als verästelte Muskelzellen und Uebergangszellen beschreibe, vielleicht nervöse Elemente seien, Ganglienzellen und kernhaltige Nervenverästelungen. Ich habe deshalb noch Rechenschaft dafür zu geben, dass an etwas Derartiges nicht zu denken ist; es wird völlig ausgeschlossen durch Goldpräparate der Blase mit scharfer Nervenfarbung, wie sie mir zahlreich vorliegen. An ihnen ist der Verlauf der Nerven überall ein solcher, wie er im Grossen schon von KLEBS (l. c.) erkannt, und im Genaueren, bezüglich der Muskelnervenendigung, durch LÖWIT¹¹⁾ festgestellt und jetzt durch GSCHIEDLEN¹²⁾ bestätigt wurde; also ein ganz anderer, wie der der betreffenden Zellenverästelungen, die auch ausserdem durch Gold nicht gedunkelt werden, sondern sich gegen dasselbe gerade so wie die gewöhnlichen spindelförmigen Muskeln, nämlich indifferent verhalten. Man kann übrigens auch an gutgefärbten Hämatoxylinpräparaten einen guten Theil der Nerven, zum Theil bis in die feinsten Verästelungen, verfolgen (einige etwas gröbere in Fig. 4, 2 u. 5 bei *n* mitgezeichnet), und so am selben Object überblicken, dass dieselben nach Verlauf und Wesen von den in Rede stehenden Zellen durchaus verschieden sind. Der Verlauf der Nerven ist leicht wellig, öfter geknickt, nie in ganz regelmässigen Curven ge-

11) LÖWIT, Die Nerven der glatten Muskulatur. Sitzungsab. d. math. nat. Cl. der Kais. Akad. d. Wissensch. Bd. 71, Abth. 3, 1875.

12) RICHARD GSCHIEDLEN, Beiträge zur Lehre von der Nervenendigung in den glatten Muskelfasern. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44. 1877, p. 324.

schwungen; sie sind schwächer lichtbrechend wie die Muskelausläufer. — Man sieht dabei auch, dass Nervenfaserschlingen letzter Ordnung sich den verästelten Muskel- und Uebergangszellen auf eine Strecke weit anlagern (Fig. 5 n); doch wäre dies an sich kein Beweis für die muskulöse Natur dieser Zellen, da die Nerven bei ihrem Verlauf auch Binde-substanzzellen ganz ebenso passiren müssen.

Die gegebene Beschreibung bezieht sich zunächst auf die Blase von *Salamandra maculata*. Bei *Rana* sind die Verhältnisse im Wesentlichen nicht anders, aber die Uebergangszellen relativ spärlicher und die einzeln verlaufenden, spindelförmigen und verästelten Muskelfasern im Vergleich zu *Salamandra* sehr massenhaft, so dass das Suchen in diesem Gewirr schwerer wird und es sich erklärt, weswegen den Untersuchern der Froschblase dort die Uebergangsformen bisher nicht aufgefallen sind.

Es wäre noch zu fragen, ob diese verästelten Muskelzellen nicht blos eine der Amphibienblase zukommende Eigenheit seien. Diese Frage muss, mit Rücksicht auf den Befund auch an Lymphgefässen des Säugethiers und andren Orten (Anm. 6, 7), verneint werden. Es ist auch sehr wohl denkbar, dass Uebergangszellen der beschriebenen Art noch an vielen Stellen vorkommen mögen, wo organische Muskulatur liegt; allerdings nicht in den dichteren Massen der Darmmuscularis und a. a. O., wo die Isolation die Spindelform sämtlicher Zellen klar genug zeigt; aber wohl an solchen Orten, wo die Muskelzüge mehr locker in's Bindegewebe geflochten liegen, wie in den Binnenmuskeln des Auges, den muskelhaltigen Stellen der Haut u. a. m. Bedenkt man, dass diese Dinge auch in der zarten Blasenwand erst nach Wegnahme der Deckzellenschichten und nach geeigneter Färbung sicherzustellen waren, so scheint es möglich, dass sie an anderen, für die Beobachtung ungünstigeren Orten bis jetzt entgangen sind und vielleicht noch lange ungesehen bleiben mögen, obschon sie dort existiren.

Der Gedanke kann nahe stehen, dass bei den vorliegenden Objecten ein Process der Entwicklung von Muskelzellen aus Binde-substanzzellen vorliege. Zu einer solchen Vermuthung veranlasste mich früher der citirte Befund an Lymphgefässen (Anm. 7). Sie lässt sich aber für die Harnblase nicht durchführen; denn die zahlreichen Blasen, an denen die hier beschriebenen Befunde gemacht sind, stammen fast durchweg von erwachsenen Thieren, theils frisch gefangenen, theils länger aufbewahrten; die Uebergangszellen finden sich, mit geringen Schwankungen in der Menge, bei einem wie beim anderen Thier, sie waren bei einigen jungen Salamandern, die ich untersuchte, nicht in grösserer Zahl zu finden, es liegt also danach der Schluss am

nächsten, dass es sich bei diesen Zellenformen nicht blos um temporäre Wachstumsvorgänge, sondern um bleibende Zustände handelt.

Dass aber eine nachträgliche Neubildung von Muskelgewebe auf Kosten von Bindegewebszellen in pathologischen Fällen erfolgen mag, wird durch diesen Befund nahe genug gelegt.

Eine Entscheidung darüber, ob die Uebergangszellen in demselben Grade contractil sind wie die Muskeln, und ob vielleicht auch die verästelten Bindegewebszellen an diesem Orte Beweglichkeit besitzen⁴³⁾, kann ich hier nicht geben, da der Versuch, die Contraction der lebenden Blasenwand mit stärkeren Systemen zu beobachten, bisher auf zu grosse Hindernisse stiess. Das Ergebniss des Beschriebenen ist also ein rein morphologisches und lautet einfach: es giebt dauernde Zwischenstufen der Form zwischen einkernigen Muskelzellen und Bindesubstanzzellen, und also keine scharfe Grenze zwischen Beiden.

43) Denn allen Bindegewebszellen an sich Contractilität zuzuschreiben, kann man sich nach den vorliegenden Kenntnissen gewiss nicht getrauen, wenn auch die Beweglichkeit solcher Zellen für einzelne Orte nachgewiesen ist.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXII.

Alle Figuren von *Salamandra maculata*, Kali bichromicum, Hämatoxylin oder Eosin, Epithel und Endothel weggenommen.

Fig. 4. Stück der Blasenwand zur Uebersicht der Muskelanordnung, schwach vergrössert, Cam. lucida. *v* Blutgefässe, *n* (in der Mitte) ein Nerv (einige andere feine Nerven im Präparat sind fortgelassen), alle anderen längeren Fasern sind Muskelbündel und -Zellen, spindelförmig, mehrfach oder (unten) vielfach verästelt.

Fig. 2. Stelle der Wand stärker vergrössert, HARTN. 5, Oc. 3. — *m* Muskelbündel, *c*, *b*, *a* Uebergangsformen von verästelten Muskelzellen zu Bindegewebszellen *d*, *n* Nerv (die feinsten Verzweigungen desselben nicht sichtbar). *l* Wanderzelle, *l'* solche, die fast nur Kern ist (s. ANM. 40, STRICKER).

Fig. 3, 4 zeigen verschiedene Formen der Muskelzellen und das Verhalten ihrer Enden, s. Text. *v* Capillaren.

Fig. 5. *a*, *b* stark verästelte, zusammenhängende Zellen, nach Glanz, Tinction und Starrheit der Ausläufer noch deutliche Muskelzellen. *c* steht in diesen Characteren auf dem Uebergang zu *d* (Bindegewebszelle).

Fig. 6. Bindegewebszelle der Blase, stärker vergrössert.

Fig. 7. Muskelzelle, zeigt die helle Achsensubstanz mit Körnchenstrang am Kernende. HARTN. 8, Oc. 3.

Fig. 6.

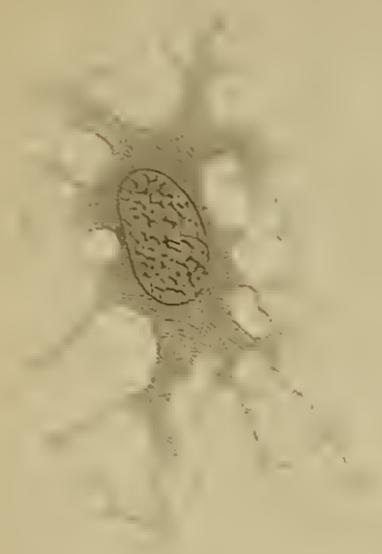


Fig. 1.



Fig. 2.

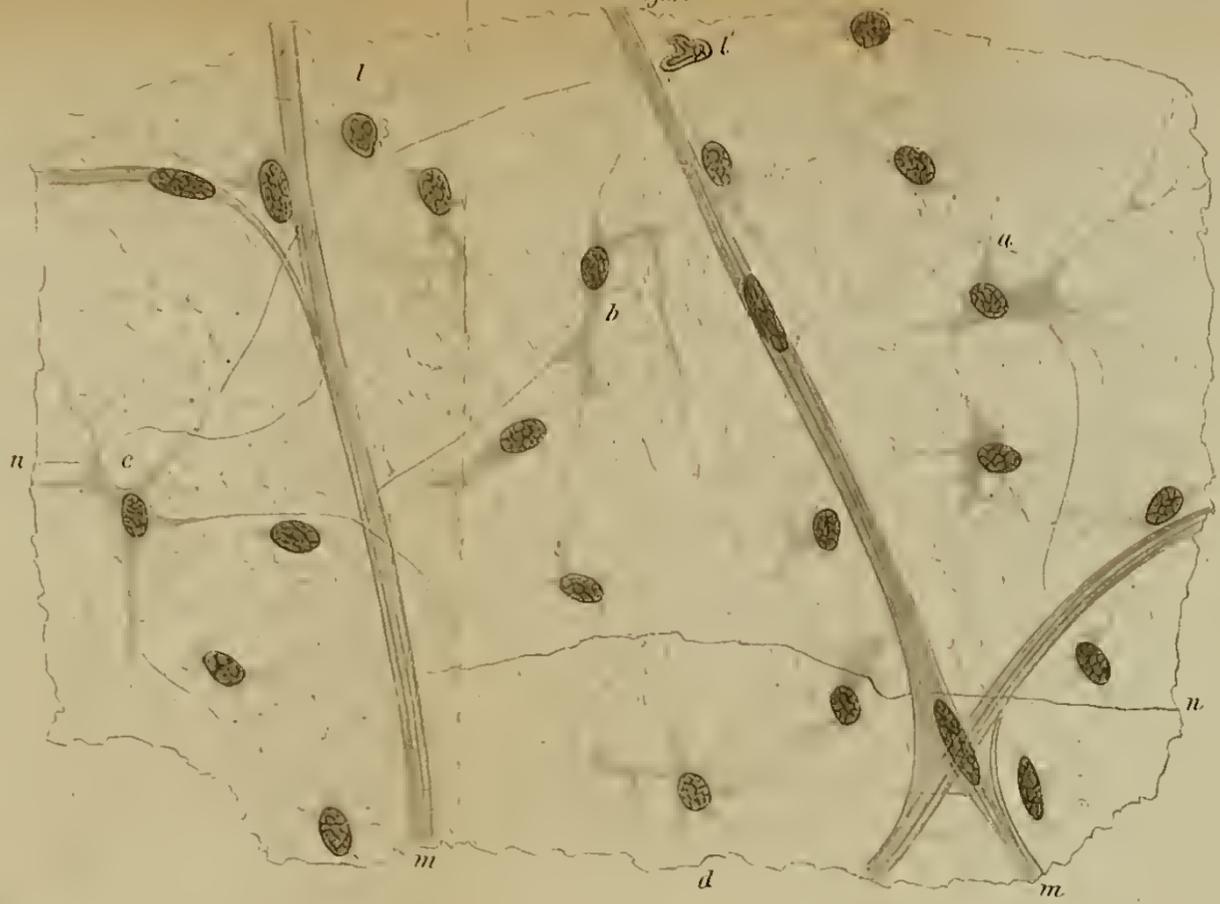


Fig. 4.

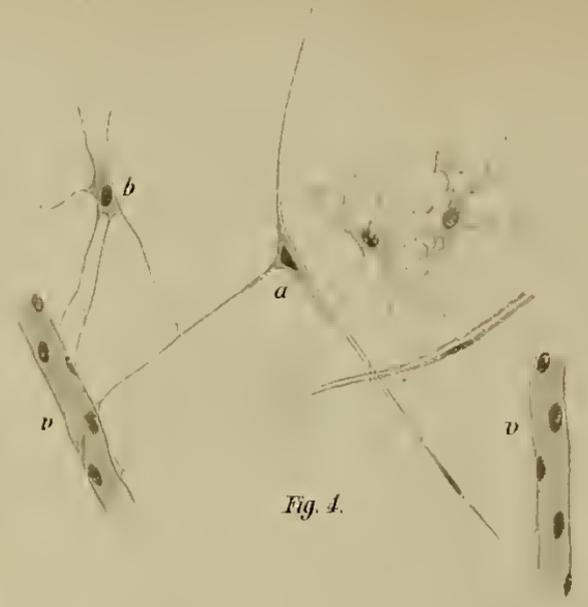


Fig. 3.

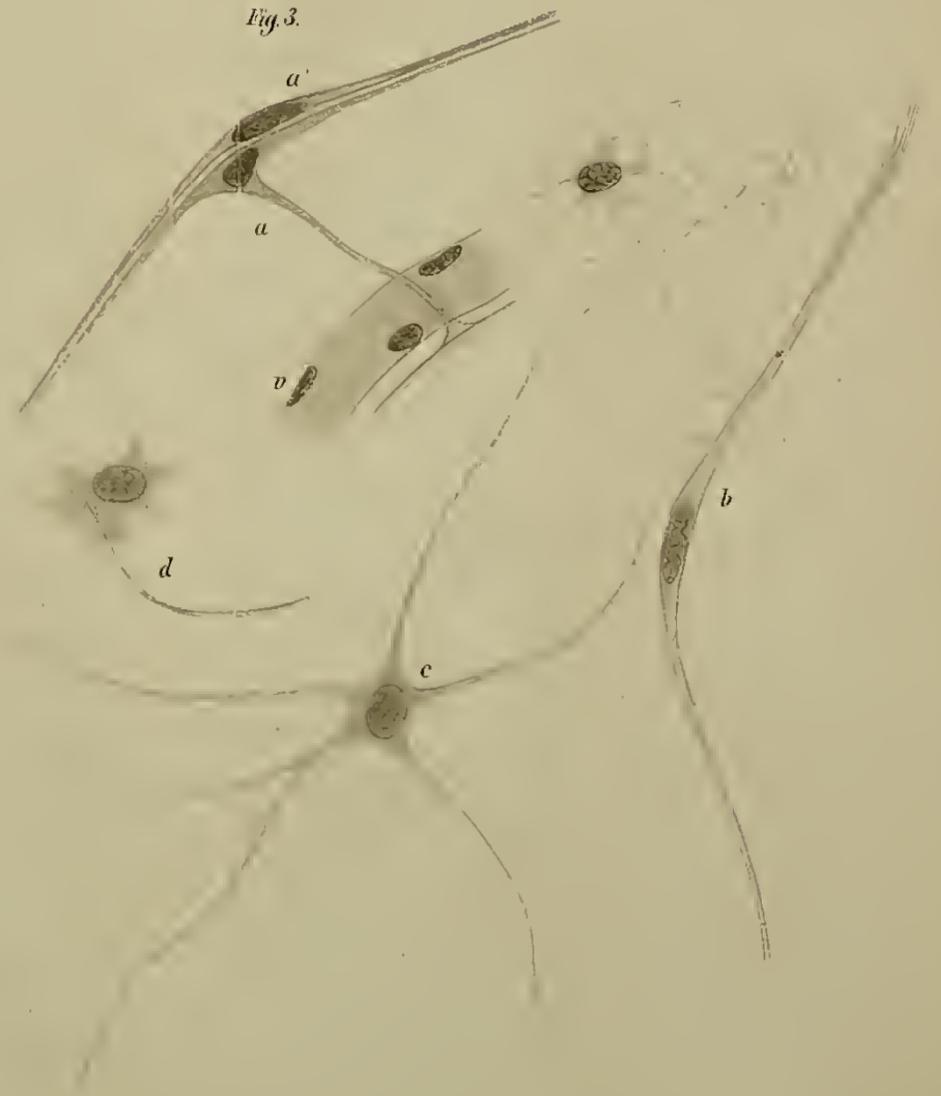


Fig. 1.

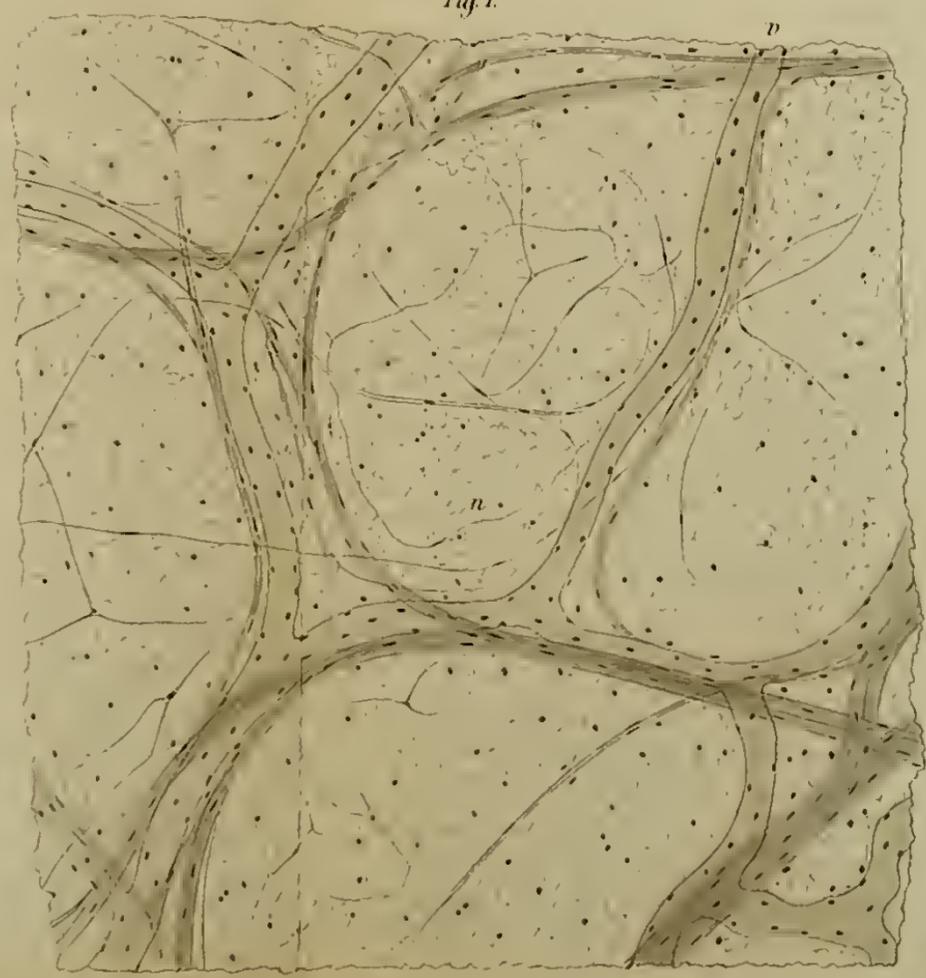


Fig. 5.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1878

Band/Volume: [30 Supp](#)

Autor(en)/Author(s): Flemming Walter [Walther]

Artikel/Article: [Ueber Formen und Bedeutung der organischen Muskelzellen 466-473](#)