

Über helle und trübe Muskelfasern bei Wirbeltieren und beim Menschen.

Von

Dr. Walther Ewald

Privatdozent an der Akademie für Sozial- und Handelswissenschaften in Frankfurt a. M.,
Stadtarzt in Bremerhaven.

Eingegangen: 1. Oktober 1910.

Das Protoplasma der einzelnen selbständigen Zelle besitzt die Fähigkeiten der Assimilation, der Wahrnehmung, der Beweglichkeit und Zeugung, und alle diese verschiedenen Eigenschaften erlangen ihre Verfeinerung und höhere Ausbildung erst in der großen Entwicklungskette durch Differenzierung, durch Arbeitsteilung. Und je höher wir steigen in der Tierreihe, desto mehr treten auch wieder in jenen genannten groben Eigenschaften Differenzierungen ein, indem beispielsweise die Verschiedenheit der Sinnesorgane zunimmt und damit die Feinheit der Wahrnehmung. Auch bei den Organen der Bewegung ist diese Fortentwicklung vorhanden, und so besteht bei den höher organisierten Tieren eine Anpassung der Muskelemente an die Art der Leistung, so finden wir eine Differenzierung in anatomischer und physiologischer Hinsicht bei dem Herzmuskel, bei der glatten Muskulatur und bei der quergestreiften Muskulatur. Im allgemeinen ist auch festzustellen, daß Morphologie und Physiologie hier einander parallel gehen, und ebenso findet man dies bestätigt, wenn man die quergestreifte Muskulatur allein berücksichtigt und Bauart und Eigenschaften allein vergleicht. So wesentlich die Kenntnis der feineren Histologie des Muskels für die Auffassung seiner Leistungen und für pathologische Zustände ist, so schwierig ist sie doch zu erwerben, und man kann wohl behaupten, daß trotz eifrigster Forschung die Wissenschaft hier noch nicht zur lichten Höhe der Erkenntnis durchgedrungen ist. Viel klarer liegen die Verhältnisse, wenn man von dem Menschen und den Wirbeltieren zunächst abstrahiert und die Muskulatur niederer Tiere studiert. Hier sind es besonders die Arthropoden, die schon früh eifrig untersucht wurden. Die Kenntnisse, die von daher stammen, bilden das Fundament unseres Wissens über den Bau der quergestreiften Muskulatur. Wenn man daher die Verschiedenheit der physiologischen Leistung zweier Muskelsysteme in Einklang bringen will mit einer Differenz ihres anatomischen Baues, so wird man auf diese Tiergruppe zunächst zurückgehen und hier sich nach Beweisen umsehen müssen. Durch die ausgezeichneten und genialen Untersuchungen Rolletts sind wir gerade hierüber aufs genaueste informiert, und einen vorzüglichen Beleg für die Tatsache, daß die physiologische Leistung des Muskels bedingt ist durch seine feinere Struktur, hat er selbst erbracht in jenen klassischen Muskeluntersuchungen, die sich mit *Hydrophilus* und *Dyticus* beschäftigen, den jedermann bekannten Wasserkäfern. Der große schwarze Wasserkäfer, *Hydrophilus piccus*, ist ein schwerfälligcs Tier, das nur langsam sich bewegt

und durch eine gewisse Trägheit und Behaglichkeit sich auszeichnet, während der Gelbrand, *Dyticus marginalis*, der gefürchtete Wasserräuber, der selbst Fische anfällt, durch seine Beweglichkeit und Lebendigkeit ausgezeichnet ist. Dieser außerordentlich verschiedenen Art der Bewegung entspricht nun eine unverkennbare Differenz im histologischen Bau der Muskulatur. Der *Hydrophilus*-Muskel zeigt auf dem Querschnitt ebenmäßige polygonale Cohnheimsche Felder, die in der Mitte eine Lücke zeigen. Das Sarkoplasma umfaßt die Felder mit ebenmäßig entwickelten Balken und füllt auch die Lücke in der Mitte aus. Die Muskelsäulchen sind prismatisch. Die Kerne liegen an der Oberfläche dicht unter dem Sarkolemm. Bei *Dyticus* dagegen sind auf dem Querschnitt die Cohnheimschen Felder länglich und radiär angeordnet, die Muskelsäulchen entsprechend platt und bandartig. Die Kerne befinden sich im Innern der Muskelfaser und sind, wie sich aus dem Längsschnitt ergibt, in einer oder mehreren Reihen angeordnet. Das Sarkoplasmaeäder des Querschnitts strahlt von größeren, die Kerne umgebenden Ansammlungen federartig aus. Durch eine geniale Versuchsanordnung gelang es Rollett auch, elektrische Reizungsversuche zu machen und zu zeigen, daß der Verschiedenheit des anatomischen Baues und der Verschiedenheit der allgemeinen Körperbewegung eine ebensolche des elektrisch gereizten Muskels entsprach. Der *Dyticus*-Muskel zeichnet sich durch Schnelligkeit und Energie der Einzelzuckung aus; durch fortgesetzte Tätigkeit verliert er aber rasch die Energie seiner Zuckungen und etwas später auch die Schnelligkeit der Zuckungen. Läßt man ihn nach diesem Zustand der Erschöpfung ruhen, so erholt er sich aber rasch wieder bis zu einem gewissen Grade. Der *Hydrophilus*-Muskel zeichnet sich dagegen durch ausgesprochen träge Zuckungen aus, deren Energie auch nach langer Reizung verhältnismäßig wenig abnimmt; dagegen werden die Zuckungen des Muskels allmählich immer gedehnter, so daß sie schließlich eine über zwanzigmal längere Dauer zeigen können als am frischen Muskel.

Wenn es gelingt, auch bei höheren Tieren eine deutliche Differenz der Muskelstruktur zu finden, so ist also ein gewisser Grad von Wahrscheinlichkeit vorhanden, daß dieser Differenz der Struktur auch eine solche der physiologischen Leistung entsprechen wird. Auf der anderen Seite kann wieder erwartet werden, daß Tiere mit hoch organisiertem Bewegungsapparat, der sowohl Ausdauer wie Schnelligkeit zu verbinden vermag, recht verschiedenartige Muskulatur haben werden. Daß derartige Verhältnisse tatsächlich bestehen, ist ja durch Ranvier, Grützner und seine Schüler, sowie durch Kölliker, Knoll und andere gezeigt worden. Aus diesen Untersuchungen geht hervor, daß bei manchen Tieren (Kaninchen, Meerschweinchen) ganze Muskeln sich durch Farbe, anatomischen Bau und physiologische Leistung voneinander unterscheiden. Da der Unterschied der Farbe am markantesten ist und im Vordergrund steht, unterschied man dementsprechend weiße und rote Muskeln, oder dem histologischen Aussehen entsprechend, helle und trübe, oder schließlich protoplasmaarme und protoplasmareiche. Bei anderen Tierarten, und zu diesen gehört der Mensch, sind beide Faserarten in einem Muskel gemischt, so daß durch das äußere Ansehen eine Entscheidung, zu welcher Gruppe der Muskel vorwiegend gehört, nicht gefällt werden kann. In diesen gemischten Muskeln muß natürlich das Experiment auf Schwierigkeiten stoßen; man kann nicht getrennt für die hellen und trüben Fasern Verschiedenheiten der Funktion und der chemischen Zusammensetzung nachweisen. Man ist infolgedessen darauf angewiesen, aus den Verhältnissen bei anderen Tieren mit getrennten Muskelsystemen Schlüsse zu ziehen und sich auf die histologische Feststellung des Faserunterschiedes zu beschränken. Bei den Tieren, bei denen helle und trübe Fasern in gesonderten weißen und roten Muskeln vorkommen, sind reichlich Untersuchungen über das elektrische Verhalten

und die chemischen Differenzen besonders durch Grützner und seine Schule, durch Knoll und andere angestellt worden. Darans geht hervor, daß der helle Muskel auf Reize leichter anspricht, daß seine Latenzzeit bei der elektrischen Prüfung kürzer ist als die des trüben. Die Muskelkurve zeigt auffallende Verschiedenheiten: beim weißen Muskel steile Gipfel, die bei länger dauernder Reizung schnell absinken, beim roten Muskel langsamen Aufstieg, Ausdauer der Kontraktion, langsamen Abfall und bei länger dauernder Reizung verhältnismäßig nur geringen Höhenabfall. Der raschen Ermüdbarkeit des weißen Muskels entspricht rasche Erholung, während der einmal ermüdete rote Muskel sich nur langsam erholt. Um einen Tetanus zu erzeugen, bedarf es beim weißen Muskel einer größeren Frequenz als beim roten. Grützner zeigte auch, daß die weißen Muskeln einen verhältnismäßig nur unbedeutenden Tetanus entwickeln, und daß bei gleicher Belastung die Zuckungen der weißen Muskeln außerordentlich gering sind im Vergleich zu den der roten. Bierfreund konnte feststellen, daß die weißen Muskeln früher in Totenstarre geraten und sich dabei nicht halb so stark verkürzen wie die roten. Nach Leuchtinger und Neumann sollen die roten Muskeln widerstandsfähiger sein gegen Gifte, nach Danilewsky sollen die weißen weniger Myosin enthalten. Wortz fand, daß bei ausgewachsenen Tieren die langsamen Muskeln stets wasserhaltiger sind als die schnellen. Gleiss konnte feststellen, daß die weißen Muskeln mehr Säure produzieren. Bei gemischtfasrigen Muskeln reduzieren nach Bonhoeffer die dickfasrigen, die den weißen entsprechen, frisch ausgeschnitten, das Oxyhämoglobin schneller als die dünnfasrigen. Dem entsprechen auch Versuche mit Alizarinblauvergiftung nach Ehrlich, die ich anstellte, um beim Kaninchen die differente Wirkung des weißen und roten Muskels zu studieren. Hier zeigte sich, daß die roten Muskeln bis zum Tode des Tieres ihre Reduktionsfähigkeit behalten, während die weißen schon längst erschöpft sind.

Diese physiologischen Unterschiede müssen sich im Leben bemerkbar machen in einer größeren Schnelligkeit und Lebhaftigkeit der weißen Muskeln, die aber schnell ermüden, während die roten schwer in Bewegung zu setzen sind, dafür aber eine Dauerleistung zu liefern vermögen. Beide Muskelarten ergänzen einander auf das wunderbarste, und es kann mit Recht geschlossen werden, daß in hoch organisierten Tieren diese Arbeitsteilung der Muskulatur sich stets wiederfinden wird, und daß so die Möglichkeit einer Anpassung an die verschiedensten Lebensbedingungen gewährt wird. Ein Tier, das nur weiße Muskeln enthält, würde nur kurze Zeit seine Beweglichkeit behalten und dann ermüdet zusammensinken; ein Tier, das nur rote enthält, würde nur mit Mühe sich in Bewegung setzen können, dann diese Bewegung langsam und mit Kraft ausführen, aber nur schwer imstande sein, zur Ruhe zu kommen. Aber auch dann, wenn der eine Faseranteil ganz überwiegend und der andere verschwindend klein ist, müssen derartige Zustände resultieren, und so können wir dies in Wirklichkeit beobachten bei zwei einander so nahestehenden Tieren wie Frosch und Kröte. Der Frosch, dessen Muskulatur hauptsächlich helle Fasern enthält, vermag enorme Sprünge zu machen und sich schnell auf dem Wasser wie auf dem Lande zu bewegen; allerdings ermüdet er schnell. Die ihm so ähnlich gebaute Kröte, deren Muskeln aber vorwiegend trüb sind, setzt sich langsam und schwerfällig in Bewegung, kriecht ausdauernd, und nur selten entschließt sie sich zu kurzen, unbeholfenen Sprüngen. Dieser Unterschied der Leistungen spiegelt sich in der äußeren Form wieder, wenn man die hinteren Extremitäten der abgehäuteten Tiere vergleicht: beim Frosch lange, schlanke Gliedmaßen, bei der Kröte kurze Beine mit einer Muskulatur, deren vorquellende Bäuche an die Formen eines Athleten erinnern. Trotz des Vorwiegens der hellen Muskulatur in dem einen,

der trüben in dem anderen Falle sind aber makroskopisch keine sehr erheblichen Unterschiede in der Färbung zu beobachten. die gestatten würden, die Farbenunterschiede weiß und rot anzuwenden. Und auch in anderen Fällen ist nicht immer die schnelle Muskulatur weiß. die träge rot, vielmehr findet gelegentlich eine direkte Umkehrung statt; so ist z. B. bei jüngeren Katzen der träge *M. soleus* ebenso gefärbt wie der schnelle *M. gastrocnemius lateralis*. Es ist deshalb nicht zutreffend, von weißen und roten Muskeln zu sprechen. Eigentlich dürfte man nur flinke und träge unterscheiden; aber bei den gemischtfaserigen Muskeln würde dieser Unterschied nicht zu beweisen sein. Da nun im frischen mikroskopischen Präparat durch die ganze Wirbeltierreihe hindurch der träge Muskel durch sein trübes Aussehen, der flinke durch sein helles charakterisiert ist, so darf man mit Recht von trüben und hellen Muskeln als von zwei ganz verschiedenen Elementen sprechen. Während also das ausschließliche Vorkommen der einen Muskelart bei Wirbeltieren nicht zu beobachten ist, ist es doch der Fall bei einzelnen Muskeln. Beim Kaninchen und Meerschweinchen finden wir äußerlich an der Farbe erkennbar helle und trübe Muskeln. Da nun aber, wie wir gesehen haben, eine vollkommene Funktion erst erreicht wird, wenn beide Faserarten in demselben Sinne arbeiten. so sehen wir auch bei diesen Tieren eine eigentümliche anatomische Anordnung. So ist beim Kaninchen der rote *M. semitendinosus* vollkommen eingebettet in den *M. adductor*; die Bewegung, die beide ausführen, ist dieselbe; aber der Charakter derselben muß verschieden sein. Die Fußbeugung wird durch die Wadenmuskulatur bedingt; diese setzt sich aber beim Kaninchen zusammen aus dem flinken *M. gastrocnemius* und dem trägen *M. solens*. Ein anderes Beispiel bietet die Kammuschel des Mittelmeeres, *Pecten varius* L. Der Schließmuskel dieses Tieres (v. Jhering, Knoll) setzt sich aus zwei nebeneinander liegenden histologisch und physiologisch verschiedenen Teilen zusammen, die wiederum einmal die flinke, das andere Mal die träge Muskulatur repräsentieren. Durchschneidet man den trägen Anteil, so schließt die Muschel auf Reize rasch, aber nur für kurze Zeit die Schalen; durchschneidet man den flinken, so schließt sie dieselben auf Reize nur unvollständig und langsam, hält sie aber dann in dieser Haltung sehr lange fest.

Eine derartige anatomische Aneinanderlagerung zweier Muskelarten, die derselben Bewegung vorstehen, aber doch diese Bewegung in einer physiologisch so verschiedenartigen Weise ausführen, kann im Sinne einer fortschreitenden Entwicklung nur dann den idealen Anforderungen entsprechen, wenn sie nicht nur grobe Muskeln oder größere Bündel betrifft, sondern wenn Faser auf Faser innig miteinander durchmischt sind. Darum werden wir auch beim Menschen diese innige Durchmischung zu erwarten haben und das physiologische Resultat der einen Muskelart nur dann sehen, wenn die andere pathologischerweise fehlt oder in Fortfall gekommen ist. Im gewöhnlichen Leben ergänzen die Muskelarten einander. Der helle Anteil leitet die Bewegung ein, der trübe führt sie fort. Kommt es auf die Erzielung einer kurzen, aber starken Kraftwirkung an, z. B. beim Schleudern eines Balles, so wird vorzugsweise sich der flinke Anteil betätigen, während bei Kraftleistungen der andere in Frage kommt. Der Klavierspieler, der Geigenvirtuose, braucht Fasern ganz entgegengesetzter Natur als der Schmied, der Schlosser; der Bäcker, der Schneider andere als der Mechaniker. Auch äußerlich kommt dies zum Ausdruck; denn nur diejenigen Handwerker, deren Gewerbe dauernde, große Kraftanstrengung erfordert, zeigen den typischen Athletenbau mit vorspringenden Muskelwülsten, während man bei anderen Beschäftigungsgruppen, die auch viel Kraft anwenden müssen, aber in kurzen, schnellen Einzelleistungen, von einem schlanken, sehnigen Bau spricht. Besonders instruktiv ist auch die verschiedenartige Möglichkeit der Muskelausbildung beim Pferd; man

betrachte das schlank gebaute Rennpferd, das zu höchster Geschwindigkeit herangezüchtet ist, und im Gegensatz dazu das Lastpferd mit kolossalen Muskeln und athletenartigem Bau, das in der Geschwindigkeit nichts, das Höchste aber in dauernder Kraftarbeit zu leisten vermag. Es handelt sich hier weniger um grundverschiedene Rassen oder Anzüchtung von Veränderungen im Knochenwachstum; vielmehr kommt in beiden Fällen der überwiegende Anteil der flinken und trägen Muskelart sowohl in dem körperlichen Aussehen als auch in der Art der Leistung zum Ausdruck.

Wir werden unter normalen Verhältnissen kaum je in die Lage kommen, den Anteil der flinken und trägen Muskulatur bei Bewegungen am Menschen nachweisen zu können. Denn wenn beide Muskelarten innig miteinander durchmischt sind, so sehen wir stets nur die Gesamtwirkung und können sie so beurteilen; die Komponenten jedoch müssen sich naturgemäß unserer Untersuchung entziehen. Es gibt nur zwei Möglichkeiten, den Faseranteil der flinken und trägen Muskulatur, ihr Vorhandensein und ihre Wirkung zu beweisen: einmal das Experimentum naturae, den pathologischen Fortfall der einen oder der anderen Gruppe, und dann den histologischen Nachweis. Es ist möglich oder denkbar, daß z. B. die flinke Muskulatur im Menschen fehlt, entweder angeboren oder infolge irgendwelcher pathologischen Veränderungen im Laufe des Lebens: dann darf nur die rote Muskulatur übrig bleiben; wir müssen also ein Zustandsbild erhalten, das uns im äußeren Habitus Athletenwuchs zeigt und hinsichtlich der Motilität langes Intendieren der Bewegung, langsame und kräftige Ausführung der Bewegung und bei der elektrischen Untersuchung lange Latenzzeit, langsamen Anstieg der Muskelkurve, lange Dauer derselben und langsamen Abstieg. Wir sehen diesen Zustand einmal bei Einwirkung der Kälte, die auch sonst die flinke Muskulatur schneller schädigt, sodann bei der Thomsenschen Krankheit, der *Myotonia congenita*. Natürlich handelt es sich hier um eine Krankheit, also um pathologische Vorgänge, die mehr oder minder sich auch auf die trübe Muskulatur erstrecken werden. Wir werden deshalb auch kein absolut reines Bild erhalten können; aber es ist doch auffallend, wie die Symptome der Erkrankung die geforderten Erscheinungen der trüben Muskulatur zeigen. Im entgegengesetzten Fall müssen wir annehmen, daß die trübe Muskulatur in Fortfall gekommen ist. Alsdann würde nur die flinke resultieren, und wir müssen kurze Bewegungen mit nachfolgender großer Ermüdbarkeit und bei der elektrischen Untersuchung starke Muskelkurven erhalten, die bei öfterer Reizung schnell absinken und erlöschen, bei Erholung aber fast die frühere Höhe erreichen. Der Tetanus muß schnell einem Zustand von Unerregbarkeit der Muskulatur Platz machen; kurz, wir müssen eine Reaktion erhalten, die der myasthenischen vollkommen gleicht, und ein Zustandsbild, das mit der Myasthenie genannten Krankheit die größte Ähnlichkeit hat.

Zu der Erkenntnis, daß die Myasthenie als Reaktion der hellen und die Myotonie als Reaktion der trüben Muskulatur anzusehen sind, kamen Knoblauch und ich allerdings auf dem entgegengesetzten Wege. Denn bei der histologischen Untersuchung eines Muskelstückchens, das einem Myastheniker entnommen war, fiel mir auf, daß sich im Querschnitt auffallend viel große, gleichmäßig erscheinende, kernarme Fasern befanden, die mit den hellen Fasern des Kaninchens und der Reptilien eine gewisse Ähnlichkeit zeigten. Es stellte sich nun bei dem Vergleich mit den Längsschnitten heraus, daß hier sogenannte Kontraktionswellen vorlagen, auf die ich noch später zu sprechen komme. Und wenn damit für das Überwiegen der weißen Muskulatur zunächst histologische Beweise nicht vorlagen, so war doch für die Auffassung der rätselhaften Erkrankung der Weg gebahnt, und in seinen einschlägigen Arbeiten hat Knoblauch die klinischen Bilder der Myasthenie

und der Myotonie in Zusammenhang gebracht mit dem krankhaften Überwiegen der weißen Muskulatur in dem einen, der roten in dem anderen Falle. Immerhin stand man so lediglich auf dem Boden der Spekulation, und für diese konnte nur die histologische Untersuchung den Wahrheitsbeweis führen. Ich persönlich hatte mir damals die Aufgabe gestellt, diesen histologischen Nachweis zu erbringen, war jedoch aufs peinlichste überrascht, als ich dabei auf die größten Schwierigkeiten stieß und vor allem das Vorhandensein einer sicheren Methode vermissen mußte. Nur so ist es ja auch erklärlich, daß diesem außerordentlich interessanten Kapitel der menschlichen Anatomie und Pathologie kaum Beachtung geschenkt ist, und vor allem ein sicheres Arbeiten gar nicht möglich war.

Ehe ich auf die Differenz der hellen und trüben Muskeln eingehe, ist es notwendig, kurz festzustellen, wie weit unsere Kenntnisse über den feineren Bau des Muskels überhaupt sich erstrecken. Jede einzelne Muskelfaser wird eingehüllt durch das Sarkolemm, eine dünne, durchsichtige Haut. Die Kerne der Muskelfasern zeigen die größte Mannigfaltigkeit. Bald liegen sie dicht unter dem Sarkolemm, bald hier und da im Innern der Faser; gelegentlich sind die Kerne zu langen Reihen angeordnet. Auch die Form der Kerne ist verschieden; sie wechselt von der Eiform bis zur Stäbchenform. Außer Kernen und Sarkolemm finden wir dann noch zwei wesentliche Bestandteile, die den Inhalt der Muskelfasern bilden, nämlich die Muskelfibrillen und das Sarkoplasma. Die Fibrillen sind das eigentliche kontraktile Element; auf der Längsansicht zeigen sie sich gegliedert dadurch, daß ein mehr oder minder mannigfaltiger Wechsel von anisotroper und isotroper Substanz statthat. Sie sind parallel der Längsachse des Muskels angeordnet und bilden Gruppen von Säulen, Strängen und Bündeln, die selber durch eine nicht näher bekannte, aber dem Sarkoplasma nahestehende, interfibrilläre Substanz verbunden sind. Die größeren Fibrillenbündel sind voneinander durch das Sarkoplasma getrennt, welches dem Protoplasma nahesteht, die Kerne enthält und alle Räume erfüllt, die von den Fibrillen freigelassen werden. Die Cohnheimschen Felder sind somit zusammengesetzt aus derartigen schon komplizierter gestalteten Muskelsäulchen. Was nun die Gliederung der Fibrillen anbetrifft, die ja durch ihre Summierung der gesamten Faser den Charakter der Querstreifung verleiht, so ist diese bei den Arthropoden sehr kompliziert und wird im folgenden der Einfachheit halber durch lateinische Buchstaben bezeichnet. Den Ausgangspunkt bildet ein breiter anisotroper Streifen Q, der in seiner Mitte ein schmales, stärker lichtbrechendes Band h zeigt, den Hensenschen Streifen. Beiderseits von Q liegt ein schmaler isotroper Streifen I, auf den dann beiderseits symmetrisch N, E und Z (Krause-Amicischer Streifen) nachfolgen. Auch bei den Arthropoden fehlt schon oft der eine oder der andere Streifen; bei den Vertebraten ist der Bau überhaupt viel einfacher und mit Sicherheit bisher nur Q und h und außerdem I und Z beobachtet worden. Schließlich haben wir auch das Vorhandensein von lichtbrechenden Körnchen im Innern der Muskelfaser zu erwähnen, die von Kölliker als interstitielle Körnchen bezeichnet worden sind. Sie sind von wechselnder Größe, meist in Längsreihen angeordnet, von echten Protoplasmakörnern ganz verschieden. Kölliker rechnet auch Fettkörnchen zu ihnen, die er als Derivate jener anderen auffaßte. Meist werden sie fälschlicherweise für Fettkörnchen und für Zeichen fettiger Entartung gehalten. Diese Körnchen liegen stets nur im Sarkoplasma. Es ist bisher unbekannt geblieben, was diese Körnchen sind und zu bedeuten haben. Retzius findet, daß es keine Nebenscheiben gibt, sondern daß diese nur durch eben jene interstitiellen Körnchen vorgetäuscht sind, die in regelmäßiger Anordnung im Sarkoplasma liegen und durch feinste Fäserchen im Sarkoplasma verbunden sind.

Der außerordentliche Reichtum an so viel Einzelementen, die doch sicher alle für die Arbeit der Muskelfaser ihre Bedeutung haben, bringt natürlich die Möglichkeit unendlicher Variationen im feineren Bau mit sich, und so sehen wir, daß tatsächlich die größte Verschiedenheit in der feineren Struktur herrscht. Wenn wir lediglich auf die Vertebraten uns beschränken und hauptsächlich den Gegensatz zwischen flinken und trägen Fasern hinsichtlich des feineren Baues betrachten wollen, so sehen wir, daß bei verschiedenen Tieren manche konstanten Unterscheidungsmerkmale bestehen, andere von Art zu Art wechseln. Als Beispiele seien angeführt Kaninchen, Frosch, Kröte und Taube. Nach Ranvier zeigt der weiße, flinke Kaninchenmuskel eine glatte, deutliche Querstreifung, die Kerne sind spärlich und lagern dicht unter dem Sarkolemm; bei den roten Muskeln sah er dagegen die Querstreifen der Fasern in bestimmten Abständen von starken, dicken Längsstreifen unterbrochen, die Kerne zahlreich und zum Teil ins Innere der Faser eingebettet. Die weißen Fasern zeigen einen stärkeren Dickendurchmesser als die roten, und schließlich sind diese viel reichlicher mit Blutgefäßen versorgt, die gelegentlich sogar varicenartig erweitert sind.

Beim Frosch und bei der Kröte verlaufen beide Faserarten innig miteinander durchmischt (Grützner), und gerade hier ist der Unterschied am prägnantesten zwischen hellen und dunkeln Fasern. Am Zupfpräparat (in Kochsalz oder verdünnter Essigsäure) sieht man deutlich die Differenz zwischen Fasern, die weiß und klar und mit deutlicher Querstreifung versehen sind, und solchen, die eine undeutliche Querstreifung und ein mattes Aussehen zeigen, sowie eine Art Längsstreifung, die durch lange, perlschnurartige Körnchenreihen bedingt ist. Zum Studium von Querschnittsbildern trocknete Grützner die Muskeln, fertigte mit dem Rasiermesser Querschnitte an und erzielte durch Behandlung mit Essigsäure eine die Schrumpfung beim Trocknen ausgleichende Quellung. Sehr deutlich unterscheidet man auch hier weiße, klare Querschnitte, die mit kleineren, trüben, körnchenreichen abwechseln.

Besonders geeignet zum Studium der hellen und trüben Fasern erscheint der große Brustmuskel der Taube (Knoll). Der in der erwähnten Weise behandelte oder im Chrom-Osmium-Essigsäure-Gemisch fixierte große Brustmuskel der Taube zeigt auf dem Querschnitt eine sehr charakteristische Form. Eine Gruppe von Fasern ist stets zu einem größeren Bündel vereinigt. Ein derartiges Bündel zeigt in palisadenartiger Anordnung am Rande große helle Fasern mit innenständigen zahlreichen Kernen, während das Innere des Bündels von viel kleineren, stark getrüben Fasern eingenommen ist. Allerdings ist diese Anordnung nicht absolut regelmäßig, sondern helle Fasern liegen auch in der Mitte und trübe am Rande. Jedoch ist das Bild für denjenigen, der es einmal gesehen hat, sehr charakteristisch und nicht zu vergessen. Auch am Längsschnitt oder beim Zupfpräparat heben sich sofort die breiten hellen, deutlich quergestreiften Fasern von den dünnen, stark getrüben Fasern ab. Die hellen Fasern zeigen reichliche längsovale Kerne, an deren Polen gelegentlich außerordentlich feine Körnchen sichtbar sind. Die trüben Fasern haben dicht und regelmäßig stehende, gröbere, sukkulente Körner von gelblichem Glanz; ihre Kerne sind nur spärlich, während auf dem Querschnitt die zahlreichen, diese Fasern dicht umspinnenden Kapillaren mit ihren Kernen das Vorhandensein zahlreicher randständiger Kerne an den trüben Fasern vortäuschen können.

Wenn wir diese drei Tierarten vergleichen und festzustellen suchen, welche typischen Charakteristiken den hellen und trüben Fasern zukommen, so sehen wir, daß zunächst eins ihnen gemeinsam ist, die Dickendifferenz. Die hellen Fasern sind im allgemeinen dicker als die trüben. Dies ist nun aber nicht durchgehends der Fall; vielmehr gibt es auch schmale helle Fasern, und

wenn man bedenkt, daß im Laufe des Lebens doch eine Regeneration der Muskulatur stattfindet, so wird man begreifen, daß junge helle Fasern vorkommen müssen, die an Dicke hinter den trüben zurückstehen. Demnächst sieht man, daß den trüben Fasern bei Kaninchen und Taube eine stärkere Gefäßversorgung zukommt; wenn die Durchmischung der beiden Faserarten eine so innige ist, wie bei Frosch und Kröte, so wird sich dies natürlich nicht feststellen lassen. Schließlich sehen wir, daß das Hervortreten der Längsstreifung bei den trüben, das der Querstreifung bei den hellen Fasern charakteristisch ist, wobei die Längsstreifung allerdings oft durch Körnchen bedingt ist. Der Zahl und der Anordnung der Kerne kommt schließlich eine spezifische Bedeutung nicht zu; ebenso ist über die feinere Struktur, die Anordnung der Colnheimschen Felder, die Gruppierung und Dicke der Fibrillen nicht Genügendes bekannt, um hierauf Schlüsse bauen zu können. Von der Trübung durch Körnchen scheint der rote Kaninchenmuskel eine Ausnahme zu machen; jedoch lassen sich in ihm, wie später gezeigt wird, solche nachweisen.

Durch die Trockenmethode und nachfolgende Essigsäure-Behandlung ist es schon Grützner gelungen, den Nachweis zu erbringen, daß auch beim Menschen helle und trübe Muskelfasern innig miteinander durchmischt in allen Muskeln vorkommen. Er fand, daß Trockenquerschnitte beliebiger menschlicher Muskeln, die in zweiprozentiger Essigsäure gequollen waren, in jedem Gesichtsfeld zwei verschiedene Arten von Fasern zeigten, die sich allerdings weniger durch Größe und Farbe, hauptsächlich durch eine eigentümliche Trübung von einander unterscheiden. Dabei waren die trüben Muskeln kernreicher und zeigten deutlichere Fibrillenbildung. Auch Arnold bestätigte, daß die hellen Muskelfasern deutlich homogen seien auf dem Durchschnitt, während die trüben eine ausgesprochen punktierte Zeichnung und sehr deutliche Colnheimsche Felder besäßen. Im grossen und ganzen sind diese Mitteilungen aus den achtziger Jahren vereinzelt geblieben; aus den neunziger Jahren liegen Untersuchungen von Knoll und Schaffer vor, von denen besonders Schaffer sich eingehend mit dem Vorkommen beider Faserarten beim Menschen beschäftigt, während von da ab dieses Gebiet unberührt bleibt, und aus der jüngsten Literatur nur Schiefferdecker zu erwähnen ist, der der ganzen Frage gegenüber eine skeptische Stellung einnimmt. Diese ja auch sonst in der Wissenschaft oft beobachtete Erfahrung, daß bedeutungsvolle Wahrnehmungen jahrzehntelang unbeachtet bleiben oder doch schief beurteilt werden, findet ihre Erklärung darin, daß die Art der histologischen Untersuchungsmethode sich geändert hat. Denn während früher die Untersuchung am frischen Präparat ausschlaggebend war, spielt sie heute keine Rolle gegenüber der großen Zahl von Fixier- und Beizmethoden, gegenüber den elektiven Färbungen. Demzufolge wird die Untersuchung am frischen Präparat in allen neueren Arbeiten recht stiefmütterlich behandelt, und die früher sich bemerkbar machende Furcht, aus einem durch so viel Reagentien veränderten Objekt sichere Schlüsse ziehen zu können, hat einer fast zu großen Vertrauensseligkeit in die neuen Methoden Platz gemacht. Gerade beim Muskel aber ist in einer ganz anderen Weise als bei irgend einem anderen Organ die Gefahr der Mißdeutungen so außerordentlich groß, da eben die Reaktion des lebenden Muskels auf alle Eingriffe, welcher Art sie auch sein mögen, in einer Bewegung besteht, in einer Bewegung, die aber durchaus nicht alle Fasern, selbst nicht alle Teile einer Faser zu betreffen braucht. So muß es kommen, daß wir verdickte Fasern neben nicht verdickten finden, daß die einzelnen Fasern selbst Verdichtungsknoten zeigen, daß durch das enge Aneinanderrücken der Querstreifen und ihr scheinbares Verschwinden der Anschein einer wachsartigen Degeneration hervorgerufen wird. Wenn man bedenkt, daß selbst normale Muskelfasern Vakuolen zeigen (Schaffer), so kann man ermessen, ein

wie schwieriges Gebiet die Muskelhistologie und Muskelhistopathologie ist, und wie häufig durchaus falsche Schlüsse aus dem vorhandenen Befund gezogen sind. Schon Auerbach und später Siemerling und Oppenheim haben darauf aufmerksam gemacht, daß kontrahierte Fasern auf dem Durchschnitt den Eindruck von hypertrophischen machen müssen. Infolgedessen sind auch alle vergleichenden Kalibermessungen des Querschnitts von sehr bedingtem Werte, wenn nicht gleichzeitig entsprechende Längsschnitte dazunehmen, daß Beobachtungsfehler durch Kontraktionswellen auszuschließen sind. Natürlich spielt hier der Zustand der Muskulatur in dem Augenblick, in dem sie in die Fixationsflüssigkeit kommt, die größte Rolle. Etwas anderes ist es, ob man frische Muskelstückchen, oder solche, die teilweise sich in Totenstarre befinden, oder solche, die ganz in Starre sind, oder solche nach der Starre in die Fixationsflüssigkeit bringt. Wir wissen ferner, daß die hellen Muskelfasern schneller in den Zustand der Totenstarre geraten, daß sonst in gemischtfaserigen Muskeln die kompliziertesten Verhältnisse während des Absterbens auftreten. Wenn man nach Schaffer von einem frisch getöteten Frosch dünne Muskeln, z. B. den Brusthautmuskel, in Kochsalzlösung auf dem Objektträger ausbreitet, so sieht man zahlreiche Verdichtungsknoten, die durch ihr stärkeres Lichtbrechungsvermögen und die enge, kaum sichtbare Querstreifung auffallen. Allmählich geht ein Teil dieser Verdichtungsknoten wieder in den normalen Zustand zurück, andere beharren in diesem Zustande auch nach dem Absterben und werden sogar noch klarer und homogener. Färbt man ein derartiges Präparat gleich anfangs mit einer Anilinfarbe, so sieht man diese Kontraktionsknoten sich besonders intensiv färben. Wohl jedem, der gefärbte Muskelquerschnitte von Celloidinpräparaten gesehen hat, wird aufgefallen sein, daß die einzelnen Querschnitte eine ganz verschiedene Intensität der Färbung zeigen. Mag diese verschiedene Farbaufnahme zum Teil auf die chemische Differenz der hellen und trüben Muskulatur zurückzuführen sein, so ist doch sicher, daß sie zum großen Teil auf dem Vorhandensein von Verdichtungsknoten beruht. Daß der Totenstarre ein ganz besonderer Einfluß auf die Dicke der Muskelfaser zukommt, wissen wir aus den Untersuchungen von Hauck und Schiefferdecker. Hauck härtete Muskelstückchen in Formol-Müller, brachte sie dann in Alkohol von steigender Konzentration und zerzupfte sie in Glycerin, darauf bestimmte er mit dem Mikrometer die Breitenmaße von 40 bis 50 Fasern. Es stellte sich dabei heraus, daß beim menschlichen Muskel die Muskelfaser, ihre Breite unmittelbar nach dem Tode als Ausgang genommen, während der Starre viel schmaler und nach der Starre wieder breiter wird, ohne jedoch die Ursprungsbreite wieder zu erreichen. Schiefferdecker härtete die Kaninchenmuskeln in Alkohol und bettete sie in Celloidin ein. Alsdann fertigte er Querschnitte an und zählte nach einer komplizierten Methode von 400 Fasern die Querschnitte. Er konnte im wesentlichen das Nämliche feststellen (z. B. Kaninchensartorius nach dem Tode durchschnittlich $1729 \mu^2$, während der Starre $872 \mu^2$, nach der Starre $1494 \mu^2$). Wenn man also menschliche Muskeln wählt, die im Beginne der Starre sind, so müssen die hellen Fasern, die sich schon im Zustand der Starre befinden, sich bereits verschmälert haben, während die trüben noch ihre ursprüngliche Breite besitzen. Findet aber die Herausnahme der Muskeln aus der Leiche einige Stunden später statt, so sind die hellen schon wieder breiter geworden, während die trüben sich vielleicht gerade im Zustand der stärksten Verschmälierung befinden. Wenn man beidemale das Verhältnis berechnet, so müßte also das erstemal der Quotient viel größer sein als das zweitemal. Hieraus ist schon zu entnehmen, daß alle bisherigen Messungen des Kalibers für die Entscheidung, ob es sich nach der Größe um helle oder trübe Fasern gehandelt hat, durchaus nicht benutzbar sind. In meinen Fällen sind die Muskeln stets nach Beendigung der

Totenstarre eingelegt worden; aber auch hier sind immer Bedenken vorhanden, ob die Resultate nun wirklich ganz den Verhältnissen in vivo entsprechen. Man wird sich vorläufig nicht auf die Größendifferenz beider Muskelarten stützen dürfen, vielmehr von anderen Gesichtspunkten auszugehen haben. Eine außerordentlich wichtige Frage ist dabei, ob die angewandten Reagentien einen verschiedenen Einfluß auf die helle und trübe Muskulatur ausüben, derart, daß die eine Muskelart stärker schrumpft oder quillt als die andere. Wir wissen ja, daß die Reagentien, die bei der Fixierung und Härtung benutzt werden, an sich einen verändernden Einfluß auf das Kaliber der Muskeln ausüben. Loewenthal hat zuerst derartige Untersuchungen angestellt, dann hat Hauck 18 verschiedene Härtungs- und Konservierungsflüssigkeiten bezüglich ihres Einflusses auf das Kaliber der Muskelfaser geprüft, und schließlich hat auch Schiefferdecker den Einfluß der Konservierungsmethode auf die Faserbreite bei Myotonia congenita untersucht. Alle haben gefunden, daß wesentliche Kaliberveränderungen lediglich durch die verschiedenen Methoden hervorgerufen werden. Für unsere Zwecke ist der spezielle Einfluß der einzelnen Flüssigkeiten auf das Muskelkaliber an sich nicht so wesentlich, als vielmehr eine Untersuchung darüber, ob die hellen oder die trüben Fasern sich verschieden verhalten. Eine derartige vergleichende Untersuchung ist bedenklich, wenn man Muskeln mit getrennten Systemen vergleicht, also beim Kaninchen weiße und rote Muskeln; denn durch die verschiedenartige Dichtigkeit beider Gewebe und andere zufällige Umstände können Veränderungen vorgetäuscht werden, die in Wirklichkeit nicht bestehen. Wesentlich günstiger für die Lösung dieser Frage muß der Fall liegen, wenn wir einen gemischtfasrigen Muskel zur Untersuchung heranziehen. Leider ist man hier in der Wahl der Objekte sehr beschränkt; menschliches Material ist zum Beispiel gar nicht zu verwerten, da man in einem Celloidinpräparat helle und trübe Fasern nicht von einander unterscheiden kann; ähnlich liegen die Verhältnisse bei den meisten anderen Objekten, Frosch, Kröte usw. Dagegen scheint der große Brustmuskel der Taube hierzu sehr geeignet, da die hellen und trüben Fasern in charakteristischer Weise auch im Celloidinpräparat zu trennen sind; denn die hellen Fasern sind, wie schon erwähnt, dadurch ausgezeichnet, daß sie durch ihre Größe auffallen, palisadenartig am Rande der Muskelbündel angeordnet sind, eine meist trapezförmige Gestalt und zahlreiche innenständige Kerne besitzen. Demgegenüber sind die trüben Fasern mehr im Innern gelegen, klein, rund und kernarm. Die wenigen trüben Fasern, die am Rande liegen, und die hellen, die inmitten der Muskelbündel zerstreut sind, sind ganz gut erkennbar und stören auch im Celloidinpräparat die Orientierung nicht. Als Ausgangspunkt nahm ich Material, das in gewöhnlicher zehnpromzentiger Formollösung konserviert war. Einmal wurden Gefrierschnitte angefertigt und zur Erleichterung der Erkennung beider Faserarten mit Alizarinblau nach der später ausgeführten Methode gefärbt, das andere Mal in Celloidin eingebettet, geschnitten und beliebig mit Hämatoxylin, Eosin oder van Gieson gefärbt. Die Messungen erfolgten im Querschnitt mit Hilfe des Okularmikrometers. Und zwar bestimmte ich Länge und Höhe und multiplizierte beide miteinander zur Feststellung des Quadratinhalts. Diese Messung habe ich auch bei den später angeführten Zahlen angewandt. Natürlich ist diese Methode nicht absolut exakt. Denn der Querschnitt der Muskelfaser ist weder ein Quadrat, noch ein Rechteck, noch ein Parallelogramm. Zu einer exakten Feststellung kann nur die Methode führen, die Morpurgo anwandte, indem er die Schnitte bei sieben- bis achtmaliger Vergrößerung auf Millimeterpapier aufzeichnete und dann ausmaß. Von dieser umständlichen Methode, deren sich auch Schiefferdecker bedient hat, habe ich keinen Gebrauch gemacht, da mir die aufgewandte Mühe in keinem Verhältnis zu dem Resultat zu stehen

schien. Denn bei allen meinen Zählungen und Messungen handelt es sich um Vergleichszahlen, bei denen dieselben Bedingungen vorhanden sind; absolute Werte sollen sie nicht darstellen. Aus dem Vorhergesagten geht ferner schon hervor, daß die absolute Größe der einzelnen Muskelfasern nichts Charakteristisches für ihre Zugehörigkeit zu der protoplasmaarmen und zu der protoplasmareichen Gruppe hat, daß also in dem einen Fall wie in dem andern nur Übersichtsbilder gegeben werden, und dazu auch eine weniger exakte Methode ausreichend erscheint. Speziell bei dieser Messung ist, wie man sich jederzeit überzeugen kann, irgend eine erhebliche Formveränderung der einzelnen Muskelemente nicht vorhanden, die durch die Härtung und Einbettung bedingte Reduktion erscheint ganz gleichmäßig zu erfolgen, somit erfolgt die Reduktion auch in gleichmäßiger und darum vergleichbarer Weise bei dem Längen- und Höhenindex. Ich habe derartige Messungen in der Weise vorgenommen, daß die hintereinander liegenden Muskelfasern der Reihe nach gemessen wurden. Aus der großen Zahl der Messungen gebe ich als Beispiel Tabelle I, wo stets bei zehn aufeinanderfolgenden Fasern derselben Art die Größe bestimmt und der Durchschnitt ermittelt wurde. Hier, wie auch sonst, ist auffallend, daß bei dem Taubenmuskel die Schwankungen nicht sehr erheblich sind; im Formolgefrierschnitt beträgt das Kaliber der hellen Fasern $8170 \mu^2$, der trüben $2669 \mu^2$; dagegen sind die entsprechenden Zahlen beim Celloidinpräparat für die hellen $5781 \mu^2$, für die trüben $2237 \mu^2$. Der Erfolg der Härtung und Einbettung ist somit sowohl für die hellen wie für die trüben Fasern eine Schrumpfung gewesen, diese Schrumpfung ist aber durchaus ungleichartig und merkwürdigerweise für die protoplasmaarmen stärker als für die protoplasmareichen, denn für jene macht sie 29 Prozent, für diese nur 16 Prozent aus. Dadurch wird in beiden Vergleichsserien ein auffallender Unterschied hervorgehoben in dem Größenverhältnis von hellen zu trüben Fasern; denn im Formolpräparat erscheinen die hellen Fasern dreimal so groß wie die trüben, im Celloidinpräparat dagegen nur $2\frac{1}{2}$ mal so groß. Diese auffallende Erscheinung ist nicht Zufall, sondern kann konstant beobachtet werden. Ich will keinen Versuch machen, eine Erklärung dafür zu geben, sondern mich damit begnügen festzustellen, daß in den wie üblich behandelten Celloidinpräparaten die rechnerisch zu ermittelnden Werte nicht die geringste Garantie dafür bieten, daß sie den in vivo vorhandenen Verhältnissen entsprechen. Alle diese Zahlen, auch wenn sie exakt festgestellt werden, haben eben damit niemals einen absoluten Wert, sondern können nur vergleichsweise und auch dann nur mit großer Vorsicht betrachtet werden. Was für die Taube gilt, dürfte wohl auch auf andere Tiergruppen zu übertragen sein, denn die Konstitution der protoplasmaarmen und protoplasmareichen Fasern ist, soweit wir es wenigstens feststellen können, eine durchaus ähnliche. Es ist wohl darum auch für die Muskulatur des Menschen der Satz anwendbar, daß bei der üblichen Einbettung eine stärkere Schrumpfung der protoplasmaarmen Muskelfasern eintritt. Da die Anordnung und der Bau der hellen und trüben Fasern beim Menschen nicht so charakteristisch sind wie bei der Taube, daß man sie auch im Celloidinpräparat voneinander unterscheiden kann, so bin ich natürlich nicht in der Lage, für den Menschen jene Behauptung zu beweisen; es liegt aber auch die begründete Vermutung vor, daß alle Messungen des Muskelkalibers bei eingebetteten Präparaten wegen der verschiedenartigen Schrumpfung der einzelnen Elemente keine absolut richtigen Zahlen geben und nur zur vergleichenden Betrachtung zu verwerten sind. Wir werden ferner daraus den Schluß ziehen müssen, daß die Summe von Kunstprodukten, die uns gerade bei der histologischen Beurteilung des Muskels entgegentritt, noch nicht beendet ist mit der Fixation, sondern daß auch die weitere Behandlung solche zu schaffen vermag. Es wird schon jetzt der Schluß gezogen werden

müssen, daß für die feinere Struktur der Muskeluntersuchung eingebettete Präparate überhaupt nicht benutzt werden können.

Wenn wir nunmehr zu den Beobachtungen zurückkehren, die bisher über das Vorkommen von hellen und trüben Muskelfasern beim Menschen gemacht sind, so sehen wir, daß außer Grützner nur Arnold und Rindfleisch und in besonders ausgedehnter Weise Schaffer sich hierzu geäußert haben. Die Methode des Trockenquerschnitts konnte eben anscheinend keine große Begeisterung hervorrufen, da sie ihre großen Mängel hat, sowohl bei der Schrumpfung wie bei der späteren Quellung alle möglichen unbekanntem künstlichen Veränderungen geschaffen werden, und vielfach der Prozeß der Trocknung, wenigstens bei menschlichem Material, gewissen ästhetischen Widerwillen hervorruft. Immerhin ist diese Methode auch heute noch zum schnellen sicheren Demonstrieren der beiden differenten Faserarten beim Menschen durchaus empfehlenswert. Schaffer führte eine neue Form der Untersuchungsmethode ein, indem er Schnitte von eingebetteten Präparaten in schwach lichtbrechenden Medien untersuchte und dabei feststellen konnte, daß sowohl bei auffallendem wie bei durchfallendem Licht das Brechungsvermögen der quergetroffenen Faser verschieden ist. Er beschreibt diese Erscheinung bei dem *M. orbicularis palpebrarum*, der in Müllerscher Flüssigkeit fixiert war und in Wasser und Alkohol als Medium betrachtet wurde, folgendermaßen: „In den einzelnen Bündeln finden sich zwischen den einzelnen Faserquerschnitten solche von auffallend starkem, fast fettartigem Glanze in ganz unregelmäßiger Weise verteilt. Die Faserquerschnitte erscheinen in den verschiedensten Tönen von farblos oder gelblichweiß bis zu bräunlichgrau oder mahagonibraun, so daß man den Eindruck eines bunten Mosaiks erhält. Die hellste Färbung ist mit dem stärksten Glanze verbunden; solche Faserquerschnitte sehen bei hoher Einstellung wie Fetttropfen aus und leuchten unter den übrigen hervor . . . Der Grad dieser auffallenden Helligkeitsdifferenz hängt nun von verschiedenen Umständen ab, so von der Dicke des Schnitts, dem Brechungsindex der Untersuchungsflüssigkeit und der Beleuchtungsintensität. Sie ist an sehr dünnen Schnitten geringer, und bedeutend abgeschwächt durch aufhellende Mittel, schon durch Glycerinwasser, während ätherische Öle oder Balsam den Unterschied ganz aufheben, was bereits Grützner hervorhebt, und nimmt auch ab, wenn man den Condensor zur Beleuchtung verwendet . . . Blendet man das durchfallende Licht ab, dann kehrt sich das Bild um. d. h. die früher trüben Querschnitte erscheinen weiß, das Licht stark reflektierend, während die hellen Faserquerschnitte nicht reflektieren und wie scharfrandige Löcher im Präparat hervortreten.“ — Naturgemäß mußte man hier an helle und trübe Muskelfasern denken, und tatsächlich zeigen diese auch ein derartiges Verhalten, jedoch wird die Beurteilung erschwert oder unmöglich gemacht durch das Auftreten der schon mehrfach erwähnten Kontraktionswellen. Auf dem Längsschnitt sieht man nämlich dasselbe bunte Bild wie auf dem Querschnitt, aber auch daß dunkle Fasern ganz unregelmäßig in längeren oder kürzeren Abständen hellere Partien zeigen, daß diese stärker kontrahiert sind und dadurch ein anderes Lichtbrechungsvermögen besitzen, kurz, daß hier Kontraktionswellen oder -wülste vorliegen. Dasselbe stärkere Lichtbrechungsvermögen besitzen aber auch zerfallende Muskelfasern. Schaffer schließt denn auch hieraus, „daß Helligkeitsunterschiede im Querschnitt durchaus nicht immer auf zweierlei Faserarten bezogen werden dürfen, sondern auch durch verschiedene physiologische Zustände bedingt werden können.“ Schaffer untersuchte nach diesen beiden Methoden unter kritischer Berücksichtigung der erwähnten Versuchsfehler und bei Präparaten, die in Flemmings Gemisch fixiert waren, das Vorhandensein der hellen und trüben Fasern beim

Menschen in ausgedehnter Weise und kam zu der Annahme, daß das Vorhandensein zweier verschiedener Muskelarten beim Menschen gesichert sei. Seitdem sind über 15 Jahre vergangen, ohne daß diese Materie weiter behandelt und gerade pathologische Zustände in dieser Hinsicht beachtet worden wären. Und dies mag an der Unsicherheit und Umständlichkeit der Methodik liegen, aber auch daran, daß gerade die Anatomen der Frage sehr skeptisch gegenüberstehen. Ich glaube, daß Schiefferdecker die heute in Anatomenkreisen geltende Ansicht ausspricht, wenn er sagt, daß es ihm sehr zweifelhaft ist, ob die Lehre von der Zusammensetzung der Muskulatur des Menschen aus protoplasmaarmen und protoplasmareichen zu Recht besteht. Und gerade Schaffer muß dabei als Eideshelfer dienen, da er selber zugibt, daß sich in der Felderung, d. h. in der Fibrillenordnung, ein durchgreifender Unterschied zwischen hellen und trüben Fasern nicht aufstellen läßt.

Es war also notwendig, sich einer neuen Methodik zu bedienen, um für die Menschen das Vorhandensein heller und trüber Muskulatur einwandfrei zu beweisen. Ehe ich darauf näher eingehe, möchte ich noch in Kürze die Erscheinung der Kontraktionswellen berühren, da auch hierin die größten Gegensätze zutage treten. Ich habe schon den Schafferschen Standpunkt auseinandergesetzt, wonach die Kontraktionswellen gerade außerordentlich in Frage kommen bei Anwendung seiner Methode. Demgegenüber äußert Schiefferdecker: „Was die gefürchteten Kontraktionsknoten anlangt, so habe ich mich an den von mir untersuchten Muskeln davon überzeugt (auf Längsschnitten und Zupfpräparaten), daß solche einmal recht selten waren, und daß zweitens die Verdickung an solchen Stellen der Faser meistens nur unbedeutend war, so daß meiner Meinung nach die dabei entstandenen Fehler nicht ins Gewicht fallen konnten.“ Wenn diese zuletzt genannte Äußerung zu Recht bestand, so wäre ja die Schaffersche Methode außerordentlich einfach zur Lösung der ganzen Frage gewesen. Infolgedessen war es unbedingt notwendig, sich hierüber völlige Klarheit zu verschaffen. Eine Entscheidung am Querschnitt ist auch nicht möglich gewesen: man muß stets Längsschnitte desselben Muskels zum Vergleich heranziehen, um festzustellen, ob Kontraktionsknoten vorhanden sind. Sobald man nun ein eingebettetes Material benutzt, das in Xylol aufgehell ist, kommt man allerdings zu der Überzeugung, daß die Kontraktionsknoten abnorm selten sind. Ich kann hier natürlich nicht berichten, welche Schwierigkeiten sich hier wie besonders bei den anderen zu erwähnenden Methoden in den Weg stellten, und wie ich erst nach mehrjährigen Untersuchungen zu den jetzigen Resultaten gekommen bin, sondern ich will mich darauf beschränken, die Resultate selbst zu erwähnen. Das Vorkommen der Kontraktionsknoten ist durchaus unregelmäßig; am stärksten treten sie auf, wenn lebendes Muskelgewebe in die Fixationsflüssigkeit geworfen wird, sie können aber ebenso häufig auftreten, wenn man die Muskeln lange nach Ablauf der Totenstarre einlegt. Es gibt hier keine Gesetzmäßigkeit. Man findet dann wieder Muskeln, die kaum einen Kontraktionswulst zeigen. Im allgemeinen kommen sie aber in allen Muskeln vor. Um sie zu demonstrieren, bedient man sich der Polarisationseinrichtung unter Zuhilfenahme eines Gipsblättchens. Bringt man einen Längsschnitt unter das Mikroskop, so ist man erstaunt über das farbenprächtige Bild, das sich so häufig darbietet. Man sieht auf fast violetter Untergründe die Muskelfaser ultramarinblau gefärbt, unterbrochen durch gelbe Bänder, welche die kontrahierten Partien darstellen. Ich verweise hier auf die Abbildungen Tafel 12, Fig. 10 und 11, die Reproduktionen farbiger Photographien darstellen. Beide rühren von demselben Objekt und derselben Stelle her, einem Injektionspräparat vom *M. flexor sublimis* des Menschen, und beide sind unter Beibehaltung

der Polarisationsrichtung aufgenommen, das eine ohne, das andere mit aufgesetztem Analysator. In dem ersten ist bei der schwachen Vergrößerung außer der Kernfärbung und leichter Wellung der Faser nichts zu erkennen: in dem zweiten treten, ohne daß etwas an der Stelle oder der Vergrößerung verändert wäre, deutlich helle Bänder auf, die den Eindruck erwecken, als ob es sich um Querstreifung bei starker Vergrößerung handelte. Bei dieser Polarisationsmethode ist es gleichgültig, ob man Gefrierschnitte oder eingebettete Präparate benutzt, ob gefärbte oder ungefärbte. Man kann sich nun bald überzeugen, daß die Schaffersche Methode praktisch nicht brauchbar ist wegen der störenden Menge von Kontraktionswülsten.

Bei dem Versuche, eine leicht zu handhabende elektive Methode zu finden, waren verschiedene Möglichkeiten gegeben. Über die Differenzen der feineren Struktur will ich an dieser Stelle nicht sprechen, da es sich hier um besonders komplizierte Verhältnisse handelt. Wir haben ferner anfangs gesehen, daß bei den Tieren Unterschiede im Kaliber, in der Menge der Kerne, im chemischen Verhalten und in dem Protoplasmareichtum bestanden. Daß die Kaliberunterschiede für unsere Untersuchung nicht maßgebend sein können, habe ich schon erwähnt; denn einmal müssen die jungen Fasern beider Systeme dünn erscheinen und also Veranlassung geben, fälschlich zu der einen oder andern Gruppe hinzugerechnet zu werden; sodann ist der Einfluß der Reagentien nicht zu unterschätzen und anzunehmen, daß er verschiedenartige Kaliberänderungen bei den beiden Systemen hervorruft. Auch das Kernverhältnis ist nicht maßgebend. Sehr schön wird dies demonstriert durch die Abbildung 1 und 2 in der großen Schiefferdeckerschen Arbeit. Derselbe Muskel zeigt einmal große, dicht nebeneinander liegende und darum abgeplattete Querschnitte mit nur wenigen, dicht unter dem Sarkolemm liegenden Kernen, das andere Mal kleine, zerstreut liegende, mehr rundliche Querschnitte, die zahlreiche innenständige Kerne enthalten. Das eine Mal ist der Muskel in seiner Mitte, das andere Mal mehr nach seinem sehnigen Ende getroffen. Dieses Verhalten findet man durchgehends. Beim Übergang des Muskels in die Sehne und schon vorher in der Nähe sind zahlreiche, oft innenständige Kerne vorhanden. Dieses mikroskopische Bild, das in etwas an einen blassen und einen roten Kaninchenmuskel erinnert, darf also beim Menschen nicht nach dieser Richtung gedeutet werden. Ob nun die trüben Fasern beim Menschen mehr Kerne zeigen, die auch innenständig gelagert sind, als die hellen, ist zunächst als Ausgangspunkt für eine Untersuchung über das Vorhandensein von hellen und trüben Fasern nicht wählbar, da eben durch die allgemeine Kernzunahme der Muskeln in der Nähe der Sehne die Beurteilung zu schwierig wird.

Beim Kaninchen unterscheiden sich beide Muskelfasern auch noch durch die Art der Blutversorgung. Ich habe infolgedessen eine große Anzahl von Injektionspräparaten vom Muskel angefertigt in der Erwartung, daß der überwiegende Einfluß des einen Fasersystems in dem einen, der des andern in dem andern Muskel auch in der Art der Blutversorgung zum Ausdruck kommen würde. Nun sind die menschlichen Muskelfasern aber überhaupt vorzüglich mit Blut versorgt, jede Faser ist von drei bis vier Kapillaren umgeben, die miteinander mannigfache Anastomosen eingehen. Wenn zwar auch Verschiedenheiten in der Gefäßversorgung einzelner Muskeln und Muskelabschnitte bestehen, so halte ich sie doch nicht für belangreich genug, um irgend welche Schlüsse darauf aufzubauen.

Ich komme somit zu dem verschiedenen chemischen Verhalten der hellen und trüben Fasern. Beide unterscheiden sich ja durch verschiedenen Wasser- und Extraktgehalt, durch verschiedene Säurebildung bei der Tätigkeit, durch die Quantität des Muskelfarbstoffes, durch den Grad der Reizbarkeit, Erschöpfbarkeit und des Absterbens. Somit war der Versuch zu unternehmen, die

chemische Differenz beider Faserarten auch tinktoriell zur Darstellung zu bringen, eine elektive Färbung zu finden. Ich habe schon vorher erwähnt, daß Knoll und Schaffer sich der Flemmingschen Mischung bedient haben, um Unterschiede beider Faserarten zur Darstellung zu bringen. Es gelang dies auch unzweifelhaft. Aber es fehlte der Methode die Konstanz und die notwendige Sicherheit. Randpartie, Mittelstück und Zwischenteile gewähren stets einen verschiedenen Anblick, die Körnchen sind schließlich nur in den Randpartien, und auch hier nicht immer, dargestellt. Die Chromosmiumessigsäure-Mischung erscheint mir nicht geeignet, um diese Zustände beim Menschen mit hinreichender Sicherheit zu studieren.

Ich arbeitete nun zunächst eine Methode bei der Kröte aus, die hier konstante Resultate erzeugte. Der Muskel wurde frisch oder auch während oder nach Ablauf der Totenstarre in Kleinenbergerscher Flüssigkeit fixiert und in Paraffin eingebettet. Die Schnitte wurden alsdann in Pikrokarmine gefärbt. Dieses wurde nach der Vorschrift von Stöhr hergestellt, der fertigen Lösung aber noch soviel Pikrinsäure hinzugesetzt, daß ein reichlicher Niederschlag entstand. Nach mehreren Tagen wurde die Flüssigkeit abfiltriert, die nun in dünnen Schichten hell weinrot aussah. Als sie

ausgegangen war, habe ich anderes Karmin verwenden müssen und trotz eifrigsten Probierens nie mehr dieselben absolut sicheren Resultate erzielen können. Wurden die aufgeklebten Paraffinschnitte in die Farblösung getan, so war die Färbung nach ein bis zwei Stunden beendet, ohne sich irgendwie zu verändern, wenn der Prozeß auch länger, bis zu 24 Stunden, ausgedehnt wurde. Das Resultat bestand aus einer ausgesprochenen Zweifachfärbung von Muskelfasern. Die einen Fasern waren kanariengelb, die andern braunrot gefärbt, und zwar waren die hellen Fasern, wie aus Kontrollpräparaten nach der Schafferschen Methode hervorging, gelb, die trüben braunrot gefärbt. Eine Kernfärbung trat dabei nicht deutlich hervor. Bei



Fasern, die schief getroffen waren, zeigte sich nun aber am Rande oder quadrantenförmig die Kontrastfärbung, so daß es den Anschein erwecken konnte, als ob die einzelne Muskelfaser aus zwei verschiedenartigen Anteilen bestände. Auf dem Längsschnitt erweckte es auch den Anschein, als ob eine Faser plötzlich die Kontrastfärbung annähme, obwohl an solchen Stellen nie ganz sicher zu entscheiden war, ob nicht eine andere Faser aufgelagert war. Waren hier die Resultate in ihrer Deutung zweifelhaft, so wurden sie ganz einwandfrei bei Kaninchen. Ein weißer und ein roter Muskel wurden gleichzeitig

behandelt und gleichzeitig gefärbt: alsdann wies der weiße Gelbfärbung auf mit roten Kernen, der rote Braunfärbung ohne deutlich sich abhebende Kernfärbung. Als die ursprüngliche Pikrokarmilösung ausgegangen war, habe ich nicht mehr so schöne Resultate von einer und derselben Lösung erhalten: vielmehr erwies sich jetzt als notwendig, für jede Muskelart jedesmal den notwendigen Pikrinsäurezusatz zur Pikrokarmilösung auszutitrieren, eine Arbeit, die sehr mühsam und zeitraubend war und auch nicht immer zum Ziele führte. Ich versuchte dann noch in anderer Weise das Färbungsoptimum zu bestimmen, indem ich zu je 10 ccm Stöhrscher Pikrokarmilösung um 1 ccm steigende Mengen von konzentrierter Pikrinsäurelösung zusetzte, also 10 ccm Stammlösung und 1 ccm Pikrinsäure, 10 ccm Stammlösung und 2 ccm Pikrinsäure usw. Es zeigte sich dann, daß die Kontrastfärbung erst anfang bei Zusatz von 5 ccm Pikrinsäure, bei 6—8 ccm etwa ihr Optimum erreichte und dann wieder zurückging. Da die Gelbfärbung bei hellen Muskelfasern, aber auch an Kontraktionswülsten aufzutreten schien, glaubte ich sie mit dem früheren Absterben in Zusammenhang bringen zu können. Zu diesem Zweck machte ich folgende Versuche: Der eine Schenkel eines Frosches wurde zehn Minuten lang vom N. ischiadicus aus in Tetanus versetzt, alsdann der normale M. gastrocnemius und der tetanisierte in Fixierflüssigkeiten gebracht, die, um alle weiteren Veränderungen zu vermeiden, während 24 Stunden auf — 10 Grad abgekühlt gehalten wurden. Als Fixierflüssigkeit nahm ich Kleinenbergsche Flüssigkeit, Pikrinsäure-Formol, Alkohol mit Pikrinsäurezusatz. Die Kleinenbergsche Flüssigkeit erwies sich hier wie auch sonst bei der Pikrokarminfärbung allen andern Mitteln überlegen. Die Präparate wurden dann fernerhin ganz gleichmäßig behandelt. Es zeigte sich nun, daß der tetanisierte Muskel meist durchweg eine Gelbfärbung annahm, während der andere die üblichen Farbenkontraste bot. Zweifellos haben wir es bei dieser Färbung also mit einer Reaktion zu tun, die irgendwie mit dem schnellen Absterben oder dem Vorhandensein von Spaltungsprodukten in Beziehung steht. Insofern ist es also keine elektive Färbung, da eine aus irgend welchen Gründen frühzeitig absterbende trübe Faser die Farbreaktion der hellen Faser geben muß. Ich habe auch zahlreiche Versuche bei menschlichem Material gemacht, ohne daß es gelang, eine sichere elektive Färbung zu erzielen; es scheint jedoch nicht ausgeschlossen, daß Vanadiumhämatoxylin bei gewöhnlicher Formolfixation eine elektive Färbung ergibt, die nicht mit Absterbeerscheinungen in Zusammenhang steht.

Das Hauptkriterium zwischen beiden Fasern ist ja der Helligkeitsunterschied, und diesen Helligkeitsunterschied kann man sich jederzeit sichtbar machen, sobald einem frisches menschliches Material zur Verfügung steht. Man sieht an diesen frischen Präparaten aber noch mehr. Denn man kann nicht nur helle Fasern von trüben unterscheiden, man sieht auch, daß die hellen deutlich quergestreift sind und durch eine gewisse Schärfe aller Konturen hervortreten, während die andern eine undeutliche Zeichnung haben oder längsgestreift sind, indem bald einzelne größere Spalten sich hindurchziehen oder aber eine feinere fibrilläre Längsstreifung sichtbar ist. Schließlich sieht man in den trüben Fasern Körnchen, meist von sehr winziger Größe, oft aber auch etwas erheblicher, und gelegentlich sind diese Körnchen so angeordnet, daß sie Längsreihen bilden. Diese Anordnung in Längsreihen ist besonders charakteristisch für die trüben Fasern des Frosches und der Kröte. Um sich diese Unterschiede deutlich zu machen, zerzupft man frisch und untersucht in Glycerin, eventuell unter Zusatz von Pikrokarmilösung. In schwacher (zweiprozentiger) Essigsäure treten die Konturen, die Querstreifung, die Körnchen und die Kerne noch deutlicher hervor. Schließlich ist man aber auch in der Lage, sich Längs- und Querschnitte mittels des Kohlensäuregefrieremikrotoms

schnell und einfach zu beschaffen: nur darf man dann kein fixiertes Material verwenden, sondern muß frisch von der Leiche entnommene Muskeln wählen. Da besonders die trüben Muskeln deswegen interessieren, weil man von ihrer Existenz am Celloidinpräparat nichts ahnt, tut man gut, Muskeln zu wählen, die sie in großer Anzahl enthalten, z. B. das Zwerchfell, den *M. tibialis* oder den *M. gastrocnemius*. Die beigegeführten Abbildungen Taf. 10, Fig. 1 und 2, sind gezeichnet nach frischen Gefrierpräparaten, die in Essigsäurelösung aufgehellt waren; man erkennt im Längs- wie im Querschnitt deutlich die trüben Fasern, die sich durch ihre geringe Helligkeit und den Körnchenreichtum auszeichnen. Immerhin ist diese Methode, sich über das Vorhandensein und die verschiedene Ausbreitung beider Fasersysteme zu unterrichten, zwar die einfachste, sie ist aber nicht immer durchführbar, da sie den Untersucher völlig von frischem Material abhängig macht, und vor allem ist sie nicht zu vergleichenden pathologischen Untersuchungen, die ja oft Material aus den verschiedensten Zeiträumen notwendig machen, zu gebrauchen. Wir bedürfen vielmehr einer Methode, die jederzeit an fixiertem Material anwendbar ist. Nun beruht die Erscheinung der Helligkeit und der Trübung im wesentlichen, wie Grützner, Knoll, Schaffer u. a. übereinstimmend angeben, auf dem Gehalt an Körnchen, und darnach wird das Studium dieser Körnchen uns wohl zu dem erwünschten Resultat führen. Diese Körnchen sind bisher überaus rätselhafte Gebilde geblieben. Wie ich schon eingangs erwähnte, hielt Retzius sie für Nebenscheiben. Unter Anwendung besonderer Untersuchungsmethoden, die der von Bielschowsky angewandten Versilberung ähneln, sieht man, daß auch beim Menschen, ebenso wie Rollett es für Arthropoden und höhere Tiere dargetan hat, die fibrillären Elemente sich aus Stäbchen und Körnchen zusammensetzen (vgl. Taf. 14, Fig. 21). Natürlich sind unsere Körnchen ganz anderer Art, denn sie liegen im Sarkoplasma, entstehen wahrscheinlich aus ihm, vermindern sich nach Muskelleistungen und Kachexie, kurz, sie scheinen mit der Ernährung und der Leistungsfähigkeit der Muskelfasern in direktem Zusammenhang zu stehen. Da nun die Gefahr besteht, daß die fibrillären und die interstitiellen Körnchen, obwohl ganz verschiedenartige Gebilde, eben wegen des Namens zusammengeworfen werden, will ich die interstitiellen Körnchen mit der auch sonst ja üblichen Bezeichnung „Granula“ belegen.

Diese Granula sind von Kölliker näher untersucht worden in den Flugmuskeln der Insekten, wobei er fand, daß sie bei Behandlung der Fasern mit verdünnten Säuren oder kausischen Alkalien oder Magensaft sich in einen dickeren Teil mit flügelartigem Anhang umgestalten. „Indem solchergestalt geformte Körner der Reihe nach hintereinander und nebeneinander sich lagern, entstehen die eigentümlich gegliederten Zwischensubstanzscheiden dieser Muskelfasern, die leicht zur Verwechslung mit Fibrillen Veranlassung geben könnten.“ In chemischer Beziehung seien die Granula dieser Flugmuskeln ganz rätselhaft. „Obschon dieselben aus einem weichen Stoff bestehen, wie ihr Quellen im Wasser und Schrumpfen in Alkohol und Chromsäure beweist, so sind dieselben doch ungemein schwer löslich. Am meisten wirkt noch Wasser auf dieselben, in welchem die Körner ungemein quellen und zu Bläschen mit deutlicher, aber zarter Membran sich umwandeln. Hierbei kommt der Inhalt meist in Form eines Halbmondes an eine Seite zu liegen und erleidet offenbar eine teilweise Lösung, ja in einzelnen Fällen schien derselbe ganz zu verschwinden. Hiermit stimmt jedoch nicht, daß verdünnte Säuren und Alkalien die Granula zwar auch quellen und erblässen machen, dieselben aber nicht lösen; Alkohol, Äther, Magensaft, Trypsin wirken wenig auf diese Granula, Jod-Jodkalium färbt sie gelb. Gold gibt ihnen manchmal eine rote Farbe, manchmal läßt es sie unberührt. Eine Lösung derselben erzielte ich bisher beim Kochen der Muskeln in

konz. Kal. caust. und nach 24 Stunden langer Behandlung derselben in der Kälte. Alles zusammen genommen stimmt die Substanz dieser Granula mit keinem bis jetzt bekannten Stoffe überein. Außer diesen typischen Granula finden sich übrigens in den Flugmuskeln der Insekten auch echte Fettmoleküle, die nach Zusatz von Säuren und kaustischen Alkalien als dunkle Körnchen leicht zum Vorschein kommen und in Äther sich lösen. Gewöhnlich ist die Menge dieser Gebilde gering, jedoch kommen auch Fälle vor, und zwar wie mir schien vor allem bei lange im Zimmer gehaltenen Tieren (*Dyticus*), in denen die Fettkörnchen in ungemeiner Zahl sich finden und die typischen Granula spärlich oder geschwunden sind.“ In seinem Handbuch der Gewebelehre sagt Kölliker hinsichtlich dieser Granula: „Dieselben finden sich bei allen Wirbeltierklassen und auch beim Menschen oft in ungeheurer Menge, wie namentlich im Herzfleische, bei Amphibien, in den Thoraxmuskeln der Insekten und in den Muskeln des Krebses und scheinen mir alle Beachtung zu verdienen, namentlich auch deswegen, weil sie es sind, die in die längst bekannten dunklen (Fett?) Körnchen der Muskelfasern sich umwandeln, die beim Menschen kaum je fehlen und auch bei gewissen Tieren (Winterfröschen, gewissen Muskeln von Fischen) typisch sind.“ Mitrophanow faßt diese Granula als elementare Bestandteile im Sinne Altmanns auf und gibt insbesondere an, daß sie Methylenblaureaktion geben.

Hinsichtlich der Quellung dieser Granula in Essigsäure gibt Knoll noch an: „Auch die Körnchen quellen zunächst etwas und hellen sich in der Mitte auf, während die Randschicht fettig glänzend erscheint und bei Behandlung mit Osmiumsäure in diesem Stadium sich schwärzt, so daß die ganze Faser dann wie aus schwarzen Ringelchen aufgebaut aussieht.“ Zerzupft man trübe Muskeln, so treten massenhaft Granula in die Zusatzflüssigkeit. Diese feinen Granula hat Knoll genau untersucht, und er faßt das Resultat folgendermaßen zusammen:

„Dem unter der Einwirkung von Säuren und Alkalien stattfindenden Zerfall der Körner in ein mannigfaltig gestaltetes, matt glänzendes Gebilde einschließendes Krümelwerk sieht man bei sehr langsamer Drainage dieser Reagentien und großer Verdünnung derselben, wie dies Kölliker schon angegeben, eine Quellung derselben vorhergehen, die minder stark ist wie die bereits früher von mir beobachtete, bei Einwirkung von destilliertem Wasser auftretende, aber hier wie dort die Umwandlung der Körner in bläschenartige Gebilde bedingt, welche zuweilen eine Art Delle, zuweilen eine Faltung zeigen. Hierbei sondert sich eine meist unvollständige, oft nur halbmondförmige, fettigglänzende Randschicht, welche in letzterem Fall bei starker Vergrößerung oft sich granulös erweist, von der übrigen Substanz, deren Kontur ungemein zart und oft mit großer Mühe erkennbar ist.

Eine Reihe von Beobachtungen macht es mir ferner zum mindesten höchst wahrscheinlich, daß die hierbei entstehenden bläschenförmigen Gebilde zuletzt einreißen, und daß aus der Entleerung des Inhaltes derselben schließlich jenes aus kleinen glänzenden Körnchen bestehende Krümelwerk hervorgeht, welches mattglänzende Gebilde von den mannigfaltigsten Myelinformen einschließt.“

Aus alledem zieht Knoll den Schluß, daß die Granula aus zwei Substanzen bestehen, einmal aus Lecithin und zweitens einem Fett. Und er wird in diesem Schluß bestärkt durch den Umstand, daß bei der Phosphorvergiftung der Haustaube die Granula sich völlig in Fettkörnchen umwandeln. Er glaubt ferner, daß durch Einwirkung von Alkohol und Müllerscher Flüssigkeit die Granula teils unsichtbar, teils stark verändert werden.

Gerade in diesem letzten Punkt widerspricht Schaffer und führt an, daß in einem menschlichen *M. gastrocnemius*, der in Müllerscher Flüssigkeit gehärtet ist, von Granula nichts sichtbar zu

sein scheint. Wasche man nun einen solchen Muskel gründlich aus, trockne und lege nun Querschnitte an, so sehe man wieder die Granula. Dasselbe sei bei Alkohol der Fall. Die Granula würden eben nur durch starkes Hervortreten der Fibrillenfelderung verdeckt.

Nach solchen Beobachtungen haben wir in den Muskelgranula sehr eigentümliche und zum Teil wohl auch verschiedenartige Elemente zu erblicken, bei denen die Verschiedenartigkeit aber in der chemischen Zusammensetzung begründet ist, während die Herkunft die gleiche zu sein scheint. Denn die fettige Umwandlung dieser Granula, die man beim Menschen, vielen anderen Tieren, besonders aber auch bei Winterfröschen antrifft, ist durchaus nicht immer als pathologischer Vorgang anzusehen und von allen Autoren nie derartig aufgefaßt worden. Es scheint vielmehr ein Zusammenhang zwischen Funktion und Körnung zu bestehen, und das Verhalten der Granula bei Stoffwechselstörungen (Phosphorvergiftung) scheint durchaus in diesem Sinne zu sprechen. Das ungleichartige chemische Verhalten der Granula beweist, daß in ihnen sehr labile Körper enthalten sind, die zu chemischen Umsetzungen leicht neigen. Ob diese Verschiedenheit der Konstitution gewissen Stadien der Entwicklung entspricht und mit der größeren oder geringeren Resorbierbarkeit im Zusammenhang steht, mag dahingestellt bleiben. Zweifellos stehen die Granula mit den Vorgängen der Ernährung in enger Beziehung; denn sie verschwinden bei Inanition und konsumierenden Krankheiten, und sie entarten sämtlich fettig bei fieberhaften Erkrankungen. Das vereinzelte Vorkommen von Fett in diesen Granula ist jedoch ein ins Normale fallender Zustand und hat noch durchaus keine pathologische Bedeutung.

Nach meinen Erfahrungen würde man drei Stufen der Entwicklung oder Umbildung anzunehmen haben, eine albuminöse, eine myelinartige und eine fettartige Form der Granula. Wenn wir uns zunächst zu der eiweißartigen Form wenden, so können wir häufig folgendes Vorkommnis beobachten: Man zerzupft einen Muskel und findet zahlreiche, sehr feine, staubartige Körnchen in manchen Fasern; legt man den Muskel in Formollösung und untersucht nach wenigen Stunden, so ist eine Veränderung nicht wahrnehmbar; wartet man jedoch einen bis zwei Tage, so sind allmählich die Granula verschwunden und die Faser sieht klar und blank aus. Dieses Verschwinden der Granula bei längerem Liegen des Muskels in Flüssigkeiten ist mir anfänglich so häufig entgegengetreten, daß ich zur Annahme kam, diese Form der Granula sei beim Menschen das Gewöhnliche. Besonders leicht gelingt im allgemeinen der Nachweis bei Individuen, die an fieberhaften Krankheiten gestorben sind. Diese außerordentlich vergängliche Form der Granula macht oft den Eindruck, als ob das Sarkoplasma sich wie eine konzentrierte Salzlösung verhalte, in der kleine Salzkristalle ausgefallen sind; nimmt der Wassergehalt zu, so tritt eine Lösung der Kristalle auf, wird der Wassergehalt geringer, so tritt noch stärkere Kristallbildung auf. Ähnlich scheint es sich mit dem Sarkoplasma zu verhalten, das bei gewisser Konzentration und eventueller Wasserentziehung (dies auch meist bei fieberhaften Krankheiten) körnige Ausscheidung zeigt, die mit dem Konzentrationsgehalt des Sarkoplasmas zu- und abnimmt. Es handelt sich anscheinend weniger um das Vorhandensein echter Granula, als vielmehr um eine besondere Konstitution des Sarkoplasmas. In gewissen Fällen findet man nun Granula, die im frischen Zupfpräparat bei indifferenten Flüssigkeiten deutlich hervortreten, die aber bei Zusatz von Essigsäure durchsichtiger werden und quellen und schließlich ganz verschwinden. Diese Reaktion zeigt, daß wir es hier mit eiweißartigen Körpern zu tun haben, daß also auch ihre tinktorielle Darstellung möglich ist. Wenn man von Formolpräparaten Gefrierschnitte anfertigt, mit Weigerts Eisenlack oder eventuell auch mit Delafields

Hämatoxylin färbt, so kann man diese Granula als sehr kleine Körnchen auffinden. Ich habe sie beim Menschen seltener getroffen als die myelinartige Form. Am sichersten kann man sie im roten *M. semitendinosus* des Kaninchens finden. Der Körnchengehalt der roten Kaninchenmuskeln ist durchaus nicht so außerordentlich konstant, sondern ist hauptsächlich bei älteren Tieren groß, bei jüngeren findet man diese albuminösen Granula auch, die aber wegen ihrer Feinheit sich leicht der Beobachtung entziehen können. Bei der Eisenlackfärbung tritt nun sowohl eine leichte Färbung des Sarkoplasma-geäders als auch besonders dieser Granula auf. Bei allerstärkster Vergrößerung (Taf. 11, Fig. 5) sieht man, daß der Querschnitt der Muskelfaser durchzogen ist von einem außerordentlich feinen, blau gefärbten Balkenwerk. Dieses Balkenwerk umschließt kleine Muskelsäulchen und trägt selbst dunkelblau gefärbte Granula. Die Granula haben eine höchst charakteristische Lagerung, denn immer wo drei Balken zusammenstoßen, sind sie zu finden. Bei schwächerer Vergrößerung sieht man dieses feine Balkenwerk weniger gut, um so deutlicher treten aber gerade hier die Granula in Erscheinung. Wie schon erwähnt, ist ihr Vorkommen beim Menschen kein so außerordentlich häufiges. (Abbildung dieser Form Taf. 13, Fig. 18.) Ob der längere Aufenthalt in der Formollösung ihnen schädlich ist, kann ich nicht sagen, möchte es aber nach ihrer Konstitution annehmen.

Die weitaus häufigste Form beim Menschen sind die myelinartigen Granula. Ihre Größe ist wechselnd, vom feinsten stäubchenförmigen Körnchen bis zu dicken großen Körnern. Sie sind es, die man gewöhnlich im frischen Präparat sieht, und die der Faser das trübe Aussehen verleihen. Ursprünglich bediente ich mich zu ihrer Darstellung der Osmierung. Die Formolgefrierschnitte wurden 36 Stunden in einprozentige Osmiumsäure gelegt, dann mehrere Stunden in Wasser ausgewaschen, in fünfzigprozentigem Alkohol nachbehandelt und in Glycerin untersucht. Die Schnitte haben dann ein eigentümliches graugrünes Aussehen und sind nicht besonders durchsichtig. Wenn man sie indessen aus dem fünfzigprozentigen Alkohol in absoluten bringt, dann in Xylol aufhellt und in Kanadabalsam einschließt, ist das Aussehen dieser Präparate ganz anders; sie sind mehr gelbbraunlich, aber völlig klar. Die Granula sind in den Xylolpräparaten zum größten Teil oder ganz verschwunden. Die noch vorhandenen Granula brauchen aber durchaus nicht immer Fett darzustellen; denn bei Kontrollpräparaten mit Fettponceau sieht man häufig nichts von einer Fettfärbung. Die Osmiumsäure schwärzt ja bekanntlich organische Substanzen in verschiedener Weise; oft tritt die Schwärzung in der Säure, oft erst bei der Nachbehandlung mit Wasser oder mit Wasser und Alkohol auf. Aber auch die Vorbehandlung ist wesentlich; denn häufig habe ich bei Marchi-Präparaten Körnchen gesehen, die bei anders vorbehandelten osmierten Präparaten nicht sichtbar waren. Da nicht nur Fett, sondern auch myelinartige Substanzen — und diese in sehr verschiedener Weise — und auch gerbstoffhaltige Produkte durch Osmiumsäure gebräunt resp. geschwärzt werden, so wandte ich mich später von der Osmiumbehandlung ab. Aus den Erfahrungen mit ihr ging aber hervor, daß hier myelinartige Granula vorlägen, die in höheren Konzentrationen des Alkohols und in Xylol sich lösen. Infolgedessen ist also eine Darstellung der Granula in Celloidin- oder Paraffinpräparaten nicht möglich. Findet man aber in osmierten und besonders in Marchipräparaten, die mit Paraffin behandelt waren, schwarze Körnchen, so ist man nicht absolut sicher, ob hier wirklich Fett vorliegt. Ich habe infolgedessen auf jede Einbettung verzichtet und mich lediglich der Gefriermethode bedient. Es gelingt mit dem Kohlensäuremikrotom beliebige Schnitte anzufertigen, die völlig glatt und gleichmäßig sind. Als Fixierflüssigkeit wählte ich zehnpromzentige Formollösung, die mir aus der

großen Reihe der geprüften Fixiermittel am geeignetsten zu sein schien. Hat das Schneiden nun selber keine Schwierigkeiten, so doch die weitere Behandlung. Mit richtig getroffenen Längsschnitten kann man allerdings ziemlich willkürlich manipulieren, die Querschnitte fallen jedoch meist auseinander. Es gehört eben eine große Geduld dazu, bis man geeignete Schnitte erzielt. Im übrigen genügen ja außerordentlich kleine Schnitte, da man hier immer noch ausreichende Übersicht erhält, und was der einzelne Schnitt an Größe zu wünschen übrig läßt, das muß eben die Gesamtquantität aller angefertigten Schnitte ersetzen. Die Dicke betrug im allgemeinen 30 bis 40 μ , gelegentlich auch mehr; denn je dicker die Schnitte, je leichter die weitere Behandlung. In manchen Fällen kommt man trotzdem nicht zum Ziele, und da muß man dann zur Einbettung schreiten. Hierfür kommen natürlich nur die alkoholfreien Medien in Betracht (Gummi arabicum etc.). Am besten scheint mir folgendes Verfahren zu sein: Kleine, in Formol gehärtete Muskelstückchen werden sehr gut ausgewaschen und in dünne Gelatinelösung gelegt, die allmählich konzentrierter gewählt wird bis zu zehn Prozent. Diese Gelatinelösung dringt aber sehr langsam ein. Alsdann werden die Präparate oberflächlich abgespült und wieder in Formol zurückgebracht. In dieser Flüssigkeit erstarrt die Gelatine und hält nunmehr die Muskelbündel etwas zusammen. Wenn man alsdann schneidet, erzielt man größere Schnitte, die aber oft noch etwas kleben, was bei der weiteren Behandlung sehr störend ist. Alsdann muß man die Schnitte nochmals in Formollösung bringen. Die weitere Behandlung ist die nämliche wie bei gewöhnlichen Formolgefrierschnitten.

Nachdem ich den myelinartigen Charakter der Granula festgestellt hatte, versuchte ich mit den gewöhnlichen Markscheidenmethoden eine Färbung zu erzielen. Ich habe hier jedoch keine Resultate erhalten. Ebensowenig gelang eine Färbung mit Ponceaurot oder mit Indophenol, den gewöhnlichen Fettfarbstoffen. Dagegen erhielt ich sehr schöne Färbung der Granula mit Sudan. Am vorteilhaftesten bedient man sich der Herxheimerschen Lösung, der Lösung des Sudans in alkoholischer Natronlauge (96prozentiger Alkohol 70, 10prozentige Natronlauge 20, Wasser 10, Sudan bis zur Sättigung). Die Schnitte kommen ganz kurz in 50prozentigen Alkohol, dann für eine bis zwei Minuten in die Farblösung, werden wieder kurz in 50prozentigem Alkohol abgespült, durch Wasser gebracht und in Glyzerinhausenblase eingeschlossen. Die Vorsichtsmaßregeln sind die nämlichen wie bei der Fettfärbung, um Niederschläge zu vermeiden; also Bedecken der Schalen, Benutzen von frisch filtrierter Farblösung und dergleichen. Es gelingt dann stets leicht niederschlagfreie Präparate zu erhalten. Jedoch kommt es vor, daß bei den fertigen Präparaten in zwei bis drei Tagen oberhalb der Objekte Farbstoff auskrystallisiert und so außerordentlich störend wirkt. Es ist mir nicht gelungen, dieses nachträgliche Auskrystallisieren zu vereiteln, so daß man stets von einer großen Anzahl Präparate nur einige wenige Dauerpräparate zurückbehält. Die ganze Färbung nimmt nur außerordentlich kurze Zeit in Anspruch; wartet man länger, so nimmt man wahr, daß die Körnchen teilweise oder ganz verschwunden sind. Dieses Verschwinden der Körnchen kann man noch schneller erzielen, wenn man die Präparate in 70prozentigen Alkohol bringt. Die sonst leicht rosa gefärbten Schnitte werden hier ganz blaß und nur Fettkörnchen bleiben gefärbt. Man erhält bei Entfärbung in schwachem Alkohol stets eine leichte Tönung der Muskelfaser selbst, die bei den trüben Fasern intensiver ist als bei den hellen, ein Zeichen, daß hier eine leichte Mitfärbung des Sarkoplasmas erfolgt, das eben chemisch ähnlich zusammengesetzt ist wie die Granula selbst. Ein derartig gefärbtes Präparat gibt einen außerordentlich klaren Eindruck von dem Vorhandensein der Granula in den einzelnen Fasern, von ihrer Menge, ihrer Größe und von der Verteilung der

körnchenarmen und körnchenreichen Fasern. Die bei der Besichtigung von Essigsäurepräparaten doch immerhin mögliche Täuschung erscheint hier vollkommen ausgeschlossen durch die distinkte Färbung der einzelnen Elemente. Ob man menschliches Material wählt, ob Frosch, Kröte oder Taube, ist gleichgültig, die Darstellung ist immer die nämliche, nur das Kaninchen macht eine Ausnahme, sobald es sich um junge Tiere handelt; hier gelingt die Färbung schlecht. Natürlich läßt sich wie bei der Fettfärbung auch mit der Granulafärbung eine Kernfärbung mit Hämatoxylin verbinden. Wählt man dann z. B. ein Präparat vom Brustmuskel der Taube, so ist man durch das farbenprächtige Bild, das sich bietet, ganz überrascht (Taf. 14, Fig. 19). Die einzelnen Muskelbündel erscheinen braunrot, an den Rändern leicht bläulich gefärbte Palisadenreihen der hellen Fasern und ebenso in der Mitte zerstreut einzelne helle Fasern, die Fettzellen im Bindegewebe leuchtend rot, die Kerne dunkelblau. Gerade die Granula des Brustmuskels der Taube zeigen aber, wie nahe sie einerseits dem Eiweiß, andererseits dem Myelin stehen, denn sie lassen sich sowohl mit Eisenlack wie auch mit Sudan darstellen.

Wenn man die Präparate aus menschlichen Muskeln betrachtet, so fällt einem, wie schon erwähnt, außer der Färbung der Granula noch eine Eigentönung der Faser selbst auf (Taf. 12, Fig. 13, Taf. 13, Fig. 17, Taf. 14, Fig. 23 und 24). Und diese Eigentönung bewirkt es, daß man von ganz hellen Fasern bis zu mattrosa gefärbten alle möglichen Schattierungen antrifft. Man überzeugt sich ferner, daß der Grad der Schattierung nicht immer der Menge und der Größe der Granula entspricht. Man sieht ganz weiß gebliebene Fasern, die sogar vereinzelt Körnchen zeigen, und ziemlich intensiv gefärbte, die viel weniger Granula besitzen als andere heller getönte. Die Intensität der Tönung wird wesentlich beeinflusst durch die kürzere oder längere Einwirkung der alkoholischen Flüssigkeiten; man hat es in der Hand, stärker oder schwächer gefärbte oder ganz blasse Präparate zu erzielen: ebenso wirkt auch der längere Aufenthalt in jenen Flüssigkeiten deletär auf die Granula. Man darf infolgedessen sein Urteil nicht fällen aus ein oder zwei gleichartig behandelten Präparaten, sondern man muß stets geringe Modifikationen in der Färbedauer und in der Dauer der Nachbehandlung im Alkohol eintreten lassen, ehe man sich zu einer Beurteilung eines Muskels entschließt. Dieses merkwürdige Verhalten der Granula, daß sie in der Farblösung sich erst zwar färben, dann aber verschwinden, ist natürlich auf den Gehalt an Alkohol zurückzuführen. Von dem Moment an, wo die Schnitte in die Farblösung gelegt werden, tritt eine, wenn auch unbedeutende Lösung und Verkleinerung der Granula auf. Man muß sich also überzeugt halten, daß das fertige Präparat schon immer etwas reduzierte Körnchen aufweist. Sobald man eine Fehlerquelle und ihre Größe kennt, kann man sie ja ruhig in den Kauf nehmen, und so wird man den Nutzen der Färbung an sich höher taxieren müssen als die leicht regulierbare Schädigung der färbbaren Elemente. Eine weitere Frage ist die, wie kommt die Färbung zustande? Es handelt sich hier nicht etwa wie bei der Osmiumfärbung um einen Reduktionsvorgang, vielmehr liegen die Verhältnisse ähnlich wie bei der Sudanfettfärbung. Der Farbstoff wird dabei aus dem schlechteren Lösungsmittel, dem Alkohol, durch das bessere, die Granula, einfach ausgeschüttelt (Michaelis). Es handelt sich hier um eine rein physikalische Lösung. Das Merkwürdige ist dabei nur, daß die Granula, jenes bessere Lösungsmittel, selbst wieder durch den Alkohol, allerdings später und langsamer, gelöst werden. Daß eine unbedeutende Tinktion der Markscheiden sichtbar wird, brauche ich nur flüchtig zu erwähnen.

Die in den Präparaten nachträglich auftretenden Krystallausscheidungen waren natürlich für vergleichende Untersuchungen sehr lästig und nur durch sofortiges Photographieren oder Zeichnen

und durch sofortige Zählung und Messung auszugleichen. Infolgedessen suchte ich nach weiteren Farbstoffen, die naturgemäß am ehesten in der Reihe der indifferenten Fettfarbstoffe zu finden sein mußten. Jedoch ist alle Mühe nach dieser Richtung hin vergeblich gewesen, bis es mir gelang, in dem Alizarin S einen brauchbaren Körper zu finden, bei dem allerdings die Verhältnisse ganz eigenartig liegen. Alizarinblau S (Ludwigshafen) ist die braun gefärbte Leukobase des in Wasser gänzlich unlöslichen Alizarinblau. Alizarinblau selbst ist in Alkohol, Äther und Benzol wenig, und, wie ich annehme, auch in Fett und Myelin etwas löslich. Läßt man eine konzentrierte Lösung von Alizarinblau S an der Luft stehen, so nimmt sie Sauerstoff auf und wird zu Alizarinblau; dieses Alizarinblau muß, da es in Wasser unlöslich ist, pulverförmig ausfallen; ist aber im Moment seines Entstehens ein Körper da, der es zu lösen vermag, so wird dieser es natürlich in sich aufnehmen; sind also die Granula vorhanden und vermögen sie Alizarinblau zu lösen, so werden sie sich blau färben. Dies ist nun tatsächlich der Fall. Praktisch gestaltet sich die Ausführung dermaßen, daß man die Formolgefrierschnitte für einige Stunden (eine halbe bis zwei Stunden und länger) in eine konzentrierte wässerige Lösung von Alizarinblau S bringt, die nun im Gegensatz zu vorhin sich in offener Schale befinden muß. Allmählich trübt sich die Lösung, und dies ist der richtige Zeitpunkt zur Färbung. Natürlich könnte man damit so lange und so intensiv färben, wie man wollte; daran hindert aber die auftretende Trübung, die sonst als Niederschlag das Präparat verunstaltet. Den richtigen Moment des Abbrechens der Färbung muß man durch öfteres Nachsehen von Kontrollpräparaten im Mikroskop feststellen. Die Schnitte werden dann in Wasser abgespült und in Glycerinhausenblase eingebettet.

Man findet hier wie im vorigen Falle eine deutliche Färbung der Granula, ferner eine Eigenfärbung der Muskulatur, die wohl auf das Sarkoplasma zu beziehen ist und darum den protoplasmareichen Fasern eine viel dunklere Nuance verleiht. Schließlich ist zu erwähnen, daß die Markscheiden getönt sind, in den Leukocyten ein Figurenwerk hervortritt, und daß die Fettzellen blauschwarz erscheinen. Die Färbung ist viel kompakter als die zartere Sudanfärbung, die erhaltenen Bilder sind darum auch viel kontrastreicher. Die Alizarinblaumethode führt bei allen von mir untersuchten normalen Muskeln zum Ziel, ja sie zeigt sogar, daß es rein weiße und rein rote Muskeln selbst beim Kaninchen nicht gibt. So zeigt der weiße M. rectus des Kaninchens, daß zwischen die allerdings sehr zahlreichen großen hellen Fasern einzelne kleinere, blau gefärbte trübe Fasern eingestreut sind (Taf. 10, Fig. 3). Die Alizarinblaumethode hat den Nachteil, daß bei der Färbung leicht Niederschläge sich bilden, jedoch den Vorteil gegenüber der Sudanmethode, daß sie Dauerpräparate liefert und größere Kontraste zeigt. Beide Methoden ergänzen aber einander vorzüglich und eignen sich als Ausgangspunkt für die Untersuchung der Granula in den quergestreiften Muskeln.

Ich habe schon erwähnt, daß beide Methoden gegenüber allen von mir untersuchten Muskeln der Wirbeltierklasse (Kaninchen, Maus, Ratte, Maulwurf, Meerschweinchen, Schwein, Schaf, Kalb, Rind, Tiger, Nashorn, Seehund, Taube, Truthahn, Sperling, Rabe, Frosch, Kröte, Salamander, Schildkröte, Barbe) brauchbar sind. Wir kommen nunmehr zu dem springenden Punkt unserer Untersuchung, zu der Beantwortung der Frage: Hat der Mensch helle und trübe Fasern, und wie sind sie verteilt? Mit Hilfe dieser Methoden kann sich jeder überzeugen, daß ein beliebiger Muskel des Menschen aus zwei Muskelfaserarten zusammengesetzt ist, aus granulaarmen und granulareichen, oder was dasselbe bedeuten will, aus protoplasmarmen und protoplasmareichen. Wenn wir Analogieschlüsse uns erlauben dürfen und den Satz

Rolletts, daß die Verschiedenheit des morphologischen Baues mit einer Verschiedenheit der physiologischen Funktion Hand in Hand geht, als zu Recht bestehend anerkennen, so werden wir zu der Überzeugung kommen, daß hier zwei physiologisch verschiedene Muskelarten innig miteinander durchmischte sind. daß sie mit großer Wahrscheinlichkeit als flinke und träge Muskelfasern anzusehen sind. Der Unterschied zwischen den granulaarmen und den granulareichen Fasern ist auch beim Menschen so groß, daß er wohl von niemand geleugnet werden kann. Bei genauerer Betrachtung ergibt sich aber, daß Fasern vorhanden sind, bei denen man es unbestimmt lassen muß, ob es helle oder trübe sind. Es macht oft den Eindruck, als ob nicht zwei, sondern drei verschiedene Faserarten bestehen, als ob körnchenfreie Fasern existieren, sodann Fasern mit wenigen und sehr zarten Granula und solche mit groben und dicken. Ich habe bei früheren Zählungen und Messungen diese Fasern als unbestimmt bezeichnet. Später bin ich aber zu der Überzeugung gekommen, daß man nur zwischen hellen und trüben zu unterscheiden hat. Im allgemeinen sind Gruppe 2 und Gruppe 3 zusammenzuschlagen. Natürlich macht das Vorhandensein einer oder zweier Granula eine helle Muskelfaser noch nicht zu einer trüben, aber andererseits lassen die Differenzen in der Größe und der Feinheit der Granula noch nicht ohne weiteres auf zwei verschiedene Faserarten schließen. Denn nach allem, was von der Literatur bekannt ist, und nach den Schlüssen, die man aus dem chemischen Verhalten der Granula ziehen muß, ist anzunehmen, daß wir es mit Elementen zu tun haben, deren Existenz und deren Zusammensetzung wechselt, die einem besonderen Bedürfnis des Muskels entsprechen, diesem aber besonders angepaßt sind. Ich glaube, daß wir alle drei Sorten der Granula, die albuminösen, die myelinartigen und die Fettgranula unter einem Gesichtspunkte zu betrachten haben, daß sie zu den normalen Bestandteilen der trüben Muskeln gehören. Es fragt sich nun, ob die hellen Fasern nicht eine Vorstufe zu den trüben sind, und somit eine Entwicklung anzunehmen ist, derart, daß die hellen Fasern mit zunehmendem Alter immer körnchenreicher werden und so die verschiedenen Übergänge erklärlich sind. Es spricht aber außerordentlich viel gegen eine derartige Auffassung, denn das histochemische Verhalten der beiden Faserarten ist beim Menschen genau dasselbe wie z. B. bei dem Brustmuskel der Taube. Hier sind aber die beiden Faserelemente morphologisch so verschieden, daß sie als verschiedene Altersstufen ein und desselben Organs nicht betrachtet werden können. Aber nur ein Blick auf das Tabellenwerk und die Abbildungen wird uns von der Haltlosigkeit einer derartigen Anschauung, daß gerade beim Menschen die Verschiedenheit durch Altersunterschiede bedingt sei, überzeugen, denn bald sehen wir trübe Fasern, die gleich groß sind den hellen, bald solche, die sie an Größe übertreffen, ja wie Riesen gegenüber den andern erscheinen (Taf. 10, Fig. 4), bald wieder solche, die durchweg erheblich dünner sind als die hellen. Ein derartig wechselndes Verhalten spricht durchaus gegen die Annahme, daß die Differenzen durch Altersunterschiede bedingt sind, denn dann müßten sie gleichartig sein.

Man könnte nun einwenden, daß die Granulafärbung nicht zwei verschiedene Faserarten, sondern zwei verschiedene Funktionszustände einer und derselben Faserart darstellt, daß etwa der ermüdete Muskel sich als körnchenarm, der frische Muskel als körnchenreich produziert. Hiergegen ist einzuwenden, daß derartige Funktionsdifferenzen in demselben Organ wenig wahrscheinlich sind. Denn der Muskel wird gleichmäßig in allen seinen Fasern in Anspruch genommen; wenn diese Fasern also physiologisch gleichwertig sind, müßten alle Fasern sich in demselben Funktionszustande befinden, wir müßten dann durchweg körnchenarme Fasern in einem Muskel oder nur körnchenreiche finden. Derartige Bilder finden sich bei Wirbeltieren aber nur da, wo zwei getrennte Muskelsysteme

bestehen, wo wir schon äußerlich an der Farbe weiße Muskeln und rote Muskeln erkennen, wie beim Meerschweinchen, beim Kaninchen, bei der Katze. Wo aber solche Unterschiede in den Muskeln nicht bestehen, sondern gemischtfasrige Muskeln vorhanden sind, sehen wir, daß die Granulamethode in differenter Weise die hellen und die trüben Fasern nebeneinander darstellt. Beim Frosch und bei der Kröte ist schon von lange her der Beweis erbracht, daß die granulaarmen und die granulareichen Fasern nicht verschiedene Funktionszustände darstellen, sondern zwei verschiedene Faserarten, die durch die Granulamethode dargestellt werden. Beim Brustmuskel der Taube sind die hellen und die trüben Fasern so different gebaut, daß niemand auf den Gedanken kommen könnte, hier verschiedene Funktionszustände zu sehen (Taf. 11, Fig. 7). Und die Verschiedenheit beider Faserarten wird gerade durch die Granulamethoden aufs sinnfälligste dargestellt. Soweit Analogieschlüsse in der vergleichenden Anatomie also zulässig sind, wird man annehmen müssen, daß auch beim Menschen in erster Linie durch die Granulamethoden die Differenz zweier verschiedener Faserarten ausgedrückt wird. Um etwaige Abweichungen, die aus einer Besonderheit der Funktion herrühren, auszuschalten, ist es allerdings notwendig, sich zunächst an normales Material zu halten.

Eine weitere Frage ist die: kann man die Methode als eine elektive bezeichnen, macht sie unter allen Umständen helle und trübe Fasern sicher erkennbar? Hierauf muß man mit einem glatten Nein antworten. Denn die Eigenfärbung der Faser selbst ist so unbedeutend, daß wir uns auf sie in zweifelhaften Fällen nicht verlassen können, die Methode kommt in der Hauptsache auf eine Färbung der Granula heraus. Nun ist aber deren Verhalten in pathologischen Zuständen ein durchaus wechselndes. Bei der Phosphorvergiftung tritt eine krankhafte Fettumwandlung der Granula auf, bei der Arbeit, bei Erschöpfung, bei Kachexie und gewissen anderen krankhaften Ursachen verschwinden sie. Bei fieberhaften Krankheiten tritt die erwähnte Körnung des Protoplasma auf, die auch mit Sicherheit von mir in den hellen Fasern beobachtet ist; diese Körnung kann nun aber vielleicht in wirkliche Granulabildung übergehen, so daß wir dann helle Fasern mit Körnchen hätten. Daß die hellen Fasern aber zur Körnchenbildung befähigt sind, ersieht man daraus, daß einige helle Fasern immer vereinzelt Körnchen zeigen. Die Granulamethode wird uns also in pathologischen Fällen kaum Aufschluß geben können, ob hier helle oder trübe Fasern vorliegen; vielmehr wird man hierzu noch anderer Methoden bedürfen. Wenn wir Schlüsse ziehen wollen, so müssen wir uns an normale Verhältnisse halten und in den physiologischen Grenzen bleiben. Daher sind alle meine Fälle, die ich noch im Anhang bringe, lediglich von Leuten verschiedenen Lebensalters, die plötzlich oder nach ganz kurzem Krankenlager starben und somit die Gewähr bieten, daß hier keine wesentlichen Unterschiede vom Physiologischen vorlagen. Es sind alles Personen, deren Muskulatur man, soweit das überhaupt möglich ist zu sagen, als normal bezeichnen muß.

Was die Gleichmäßigkeit auf der einen und den Kontrast auf der andern Seite bei den Färbungen betrifft, so habe ich bei normalen Muskeln niemals Schwierigkeiten in der Unterscheidung gehabt. Anders liegen die Verhältnisse bei pathologisch entarteten Muskeln, von denen ich aber hier nicht zu sprechen habe. Wie ich schon oben erwähnt habe, kann man nun oft schwanken, ob man eine Faser zu den hellen oder trüben zu rechnen hat, da man häufig statt zwei verschiedener Faserarten drei glaubt erkennen zu können; auch der Charakter der Granula selber scheint in den trüben Fasern gelegentlich verschiedenartig zu sein. Es ist ja nun vielleicht nicht auszuschließen, daß ältere helle Fasern sich stärker mit Körnchen füllen, zumal ja die hellen Fasern sporadisch

immer Granula besitzen. Es ist somit möglich, daß in dem gefärbten Präparat nicht alles, was durch Farbentiefe und Reichtum an Granula hervorsticht, auf trübe Fasern zu beziehen ist. Zurzeit bin ich jedoch nicht in der Lage, sichere Merkmale anzugeben, ob tatsächlich außer den hellen und trüben Fasern, die durch den Kontrast sicher zu differenzieren sind, die vorkommenden in einem Mischton gefärbten Fasern zu den hellen Fasern gehören und als ältere degenerierende anzusehen sind, oder zu den trüben. Ich persönlich glaube nach meinen Erfahrungen annehmen zu können, daß wenigstens im normalen Muskel die unbestimmt tingierten Fasern zu den trüben zu rechnen sind. Im übrigen ist ihre Zahl ja durchaus nicht groß, denn durchschnittlich kommen auf 200 bis 300 deutlich bestimmbare Fasern eine oder zwei unsicher zu bestimmende.

Schon andere Autoren haben hervorgehoben, daß die Größe des Muskelkalibers von individuellen Schwankungen bei verschiedenen Personen, aber auch bei verschiedenen Muskeln einer und derselben Person abhängt. Besonders deutlich kann man das erkennen, wenn man die Abbildungen auf Taf. 11, Fig. 6, 8 und 9 vergleicht, wo es sich zweimal um den M. biceps, einmal um den Deltamuskel von zwei verschiedenen Personen handelt. Der M. biceps n. b. zeigt in vierzigfacher Vergrößerung Fasern, die in ebenso starker Vergrößerung beim Deltamuskel derselben Person nicht erheblich differieren, während sie sogar im M. biceps Kn. bei fünfzigfacher Vergrößerung um ein Drittel kleiner erscheinen. Hieraus geht schon ohne weiteres, einfach aus der Betrachtung der Bilder, hervor, daß die Größe des Muskelkalibers für die Beurteilung, ob ein Muskel hell oder trüb ist, belanglos sein muß, zumal die Verteilung der hellen und trüben Fasern in den drei Fällen ziemlich ähnlich ist. Ferner zeigen uns die Bilder aber auch, daß in den einzelnen Muskeln erhebliche Differenzen in der Größe der hellen und trüben Fasern nicht bestehen. Im allgemeinen sind ja die trüben Fasern etwas schmaler, im Biceps der Frau Kn. aber offensichtlich ebenso groß wie die hellen, und ganz und gar kehrt sich das Bild um in Abbildung Taf. 10, Fig. 4, wo die trüben Fasern des Zwerchfells der Frau Br. eine Dicke zeigen, welche die der hellen um das Zehnfache übertrifft. Eine derartige Umkehrung des üblichen Größenverhältnisses habe ich auch sonst gelegentlich beobachtet, meist im Zwerchfell, ohne daß der Kontrast aber in der Regel so stark war wie hier. Auch die absolute Größe einer Faser kann uns also kein Index dafür sein, ob sie zu den hellen oder trüben gehört. Demgemäß werden absolute Zahlen, wie ich schon eingangs dargestellt habe, keinen übermäßigen Wert haben, wenn die Mühe dabei dem Resultat nicht entspricht, und es wird genügen, wenn wir zur Größenbestimmung brauchbare Vergleichszahlen erhalten. Ich habe demgemäß die Kaliber derart gemessen, daß ich bei zehn aufeinanderfolgenden hellen und zehn aufeinanderfolgenden trüben Fasern im Querschnitt die größte Länge und Breite bestimmte und das Produkt als Flächeninhalt annahm. Dabei besteht nun mehr oder minder große Willkür, die sich dadurch nicht ausgleichen läßt, daß man mit größeren Zahlen operiert. Es folgen ohne sichere Regel kleine auf große helle oder trübe Fasern. Diese Regellosigkeit wird nun vermehrt dadurch, daß in Schnitten aus verschiedener Höhe eines Muskels die Verhältnisse sich dauernd ändern; so kann man auch bei größeren Zählungen, z. B. auch beim Biceps in der Mitte des Muskels, etwa für die hellen Fasern 8000 Quadrat- μ und für die trüben 6000 Quadrat- μ im Durchschnitt erhalten, während einige Centimeter unterhalb der ersten Stellen Kontrollpräparate entsprechende Zahlen von 700 und 500 Quadrat- μ zeigen, weil hier sich die Fasern mit dem Gesamtmuskel verjüngen. Alle Muskelzählungen sind somit für unseren Zweck nur von einem außerordentlich begrenzten Wert, und man wird sich immer vor Augen halten müssen, daß die erhaltenen Zahlen eigentlich nur für eine kleine und unbedeutende Stelle im Muskel stimmen, und auch da nur annähernd.

Dieselbe Reserviertheit, mit der man die Kaliherzahlen anzusehen hat, gilt für das Zahlenverhältnis zwischen hellen und trüben Fasern. Schon Schaffer hat darauf hingewiesen, daß das Verhältnis zwischen hellen und trüben Fasern sehr schwankend ist in den verschiedenen nebeneinanderliegenden Muskelbündeln, aber insbesondere in den verschiedenen Portionen eines Muskels, so z. B. in dem dorsalen und dem skapularen Teil des *M. cucullaris*. Dieser Wechsel tritt einem auf Schritt und Tritt entgegen und zeigt gerade hier sehr deutlich die Unsicherheit der Zahlen. Es fragt sich darum, ob es überhaupt ratsam erscheint, Zählungen und Messungen vorzunehmen oder gänzlich auf sie zu verzichten, da man ja doch mehr oder minder Zufallsresultate erhält. So sehr ich nun von dem bedingten Wert der Zahlenverhältnisse überzeugt bin, glaube ich aber doch, daß sie für eine Verdeutlichung des Gesehenen unerläßlich sind. Denn die Entscheidung, ob ein Muskel überwiegend hell oder trüb ist, kann nicht durch die Besichtigung allein gefällt werden; zählt man nach, so findet man oft, daß eine Stelle, die bei der Besichtigung überwiegend hell erschien, bei der Berechnung sich als durchaus gleichgemischt erweist, und dasselbe passiert vice versa hinsichtlich der trüben Fasern. Nun kann man sich meist leicht überzeugen, daß der Anteil an hellen und trüben Fasern in der Mehrzahl der Muskeln gleich groß ist oder doch so geringe Ausschläge nach der einen oder andern Seite zeigt, daß sie gegenüber der Größe der Rechenfehler belanglos erscheinen. Häufig aber kommt es vor, daß doch die Dinge eigenartig liegen. Wenn ich z. B. auf die Abbildung Taf. 10, Fig. 4 verweise, die das Zwerchfell der Frau Br. zeigt, so sieht man, daß große, scheinbar hypertrophische trübe Fasern in verhältnismäßig geringer Anzahl auf sehr zahlreiche, aber scheinbar atrophische helle Fasern kommen. Es ist kein Grund vorhanden, hier eine Atrophie oder Hypertrophie der Einzelelemente anzunehmen; es handelt sich um einen normalen Befund. Ist nun ein solcher Muskel als vorwiegend hell oder trüb zu bezeichnen? Aus der Tabelle II, Nr. 6 geht hervor, daß die trüben Fasern durchschnittlich 8400 Quadrat- μ haben gegenüber 2200 bei den hellen, also etwa viermal so groß sind als die hellen; aus Tabelle III, Nr. 6 ergibt sich aber, daß in zehn Gesichtsfeldern auf 135 helle Fasern 62 trübe kommen, oder mit andern Worten, daß hier der Muskel zu 68,52 Prozent aus hellen und 31,48 Prozent aus trüben Fasern zusammengesetzt erscheint. Es wäre nun aber verkehrt, aus dem großen Übergewicht der hellen Faserzahl zu schließen, daß dieser Zwerchfellmuskel vorwiegend hell ist, oder aus dem großen Übergewicht der trüben Fasermasse, daß er überwiegend trüb ist. Tatsächlich kann hier nur das Zahlenverhältnis die Entscheidung bringen. Ich habe in Tabelle II immer den Quotienten aus hellem und trübem Faserinhalt (Q) berechnet; Tabelle III enthält die Prozentverhältnisse der Faserzahlen. Es verhält sich nun die gesamte helle Muskelmasse zur trüben (v) wie

$$\frac{Q \cdot \text{Prozentverhältnis der hellen Fasern}}{\text{Prozentverhältnis der trüben Fasern}}$$

Daher ergibt sich für den Zwerchfellmuskel der Frau Br., daß v (helle Muskelmasse durch die trübe Muskelmasse) = 0,435 ist, oder mit andern Worten, die trübe Muskulatur überwiegt die helle um das 2,3fache. Es geht aus dem Gesagten wohl ohne weiteres hervor, daß man trotz der großen Bedenken, die man gegen die Messungen und Berechnungen haben muß, doch die Zahlen nicht entbehren kann, um in manchen Fällen die Totalität des hellen und trüben Anteils beim Muskelaufbau beurteilen zu können. Dies Verhältnis des weißen Anteils zum trüben (v) ist in Tabelle IV zum Ausdruck gebracht. Wenn wir die ersten beiden Längsspalten betrachten, so handelt es sich einmal um vier Muskeln eines Mannes (normal a), das andere Mal um dieselben Muskeln

eines zweiten Mannes (normal b). Leider ist mir in beiden Fällen Alter und Beruf unbekannt, da mir dieses Material aus dem Senckenbergischen Institut freundlichst überlassen wurde, jedoch weitere Angaben fehlten. Mann a zeigt nun, daß seine Muskeln gleichmäßig aus hellem und trübem Anteil gemischt sind, denn die kleinen Abweichungen bedeuten gegenüber den Fehlerquellen nichts; nur scheinen Biceps und Delta stärker mit hellen, der Tibialis stärker mit trüben Fasern versehen zu sein. Mann b dagegen zeigt durchweg ein starkes Überwiegen des hellen Faseranteils oft um das Doppelte und das Dreifache, und selbst beim M. tibialis, der sonst immer überwiegend trüb gefunden wurde, beträgt v mehr als 1. Es muß nun zwischen diesen beiden Männern, die ich als Muster für normale Muskelbeschaffenheit herausgehoben habe, ein durchgreifender Unterschied bestanden haben in der Art der dynamischen Leistungen und in der Ausdauer. Da sich Näheres jetzt nicht mehr eruieren läßt, so wird man künftig auf die physiologische Leistungsfähigkeit der Muskulatur mehr zu achten haben. Im übrigen sieht man aus den Tabellen, daß der Anteil an heller und trüber Muskulatur einmal bei verschiedenen Menschen verschieden ist, sodann bei verschiedenen Muskeln einer und derselben Person und schließlich bei den verschiedenen Portionen eines Muskels. Es wird für die Zukunft ein interessantes Problem sein, den Gründen dieser Verschiedenheit nachzuforschen; denn natürlich braucht ein Ringkämpfer, ein Athlet seine Muskeln in ganz anderer Art und Auswahl als etwa ein Klaviervirtuose. Es ist ja durch die Untersuchungen Morpurgos bekannt, daß die Arbeitshypertrophie der Muskeln bedingt wird durch eine Dickenzunahme der vorhandenen Fasern und nicht durch eine Zunahme der Fasermenge. Er entfernte den M. sartorius des linken Beins beim Hunde und nahm ihn als Ausgangspunkt für die spätere histologische Untersuchung. Alsdann ließ er den Hund im Tretrad täglich eine bestimmte Zeit arbeiten und entfernte nun nach einigen Wochen den inzwischen hypertrophisch gewordenen M. sartorius des rechten Beins. Aus der vergleichenden Untersuchung der beiden M. sartorii kam er dann zu dem Resultat, daß die Vergrößerung der Muskeln ohne Vermehrung der quergestreiften Muskelfasern bloß durch Verdickung der vorherbestehenden Elemente geschieht, und daß die Fasern, die bei der Hypertrophie am meisten wachsen, diejenigen sind, die ursprünglich die dünnsten waren. Dabei erfolgt die Verdickung ohne merkliche Vermehrung der Primitivfibrillen, lediglich durch Zunahme des Sarkoplasmas. Für mich liegt die Vermutung sehr nahe, daß es sich hier um Hypertrophie der trüben Fasern handelt, und dem entspricht ja auch die Art der Arbeit, die hauptsächlich als eine Kraftleistung anzusehen ist. Wenn man einen Parallelversuch ausführen würde in der Art, daß dem Hunde nicht eine derartige Kraftleistung zugemutet wird, sondern eine Schnelligkeitsleistung, etwa durch Laufen in einer Rennbahn, so müßten ganz andere histologische Bilder zu erwarten sein, da hier in der Hauptsache eine Hypertrophie der blassen Fasern eintreten müßte. Ich glaube aber, daß sogar ein Muskel den ihm angeborenen Typ durch Übung an eine bestimmte Beschäftigungsart verlieren und einen ganz anderen annehmen kann. Der M. biceps des Menschen ist durch einen überwiegenden Reichtum an hellen Fasern gekennzeichnet, was ja auch seiner gewöhnlichen Funktion entspricht. Schon rein äußerlich ändert sich nun der Bau des Muskels, wenn wir ihn vergleichsweise bei Turnern, Athleten und Kraftarbeitern betrachten, indem er hier mit gewaltigem Muskelbauch vorspringt. Nehmen wir an, daß dem ursprünglich überwiegend hellen M. biceps eine Tätigkeit zugemutet wird, die besondere Kraft und Ausdauer verlangt, so werden die trüben Fasern vorwiegend hypertrophisch werden. Das kann natürlich nur bis zu einem gewissen Grade gehen, denn es ist nicht anzunehmen, daß die Aktivitätshypertrophie einer Faser sich bis ins Ungemessene fortsetzen kann. Es ist also wahrscheinlich,

daß, sobald eine gewisse Grenze in der Hypertrophie der Fasern erreicht ist, bei fortgesetztem Anspruch von größeren Krafftleistungen der weitere Ausgleich dadurch eintritt, daß eine stärkere Teilung der trüben, eine geringere der hellen Faser eintritt, als bei der gewöhnlichen Regeneration üblich ist. Der Athletenbiceps müßte alsdann seinen Charakter in der Weise geändert haben, daß er nicht nur hypertrophische Fasern zeigt, sondern einen vom normalen abweichenden Typ, indem er überwiegend trübe Fasern enthält. Es ist mir leider niemals möglich gewesen, derartige Athletenmuskulatur zu untersuchen, um diese Überlegungen durch den histologischen Beweis zu erhärten. Sehr auffallend ist aber, daß die beiden *Mm. tibialis anticus* und *gastrocnemius*, die beim Gehen doch vorwiegend die Last des Körpers zu tragen haben, als außerordentlich trübe Muskeln anzusprechen sind. Dies entspricht völlig den Überlegungen, die wir hinsichtlich der Bauart und des Muskelsystems beim Menschen angestellt haben. Auch die Kaumuskeln stellen sich beim Menschen als vorzugsweise aus protoplasmareichen Fasern bestehend dar. Bezüglich des Zwerchfelles habe ich die widersprechendsten Befunde erhoben, indem es bald protoplasmarm bald protoplasmareich war, ohne einen genügenden Grund für derartige Verschiedenheiten zu finden. Im großen und ganzen stimmen meine Resultate mit denen Schaffers überein, der auch die individuellen und die mehr oder minder zufälligen Differenzen in dem Aufbau der einzelnen Muskeln hervorhebt.

Wenn ich nunmehr kurz die Ergebnisse der Untersuchungen zusammenfasse, komme ich zu folgendem Resultat: Durch ältere Untersuchungen ist der Beweis versucht, daß die Muskulatur des Menschen aus zwei verschiedenen Faseranteilen sich zusammensetzt, die physiologisch verschieden sind. Da die Methoden des Nachweises umständlich und nicht ohne weiteres anwendbar waren, blieben bis jetzt diese Tatsachen teils unbekannt, teils stießen sie auf Zweifel. Ich habe die Tatsache, daß die trägen Muskelfasern durch Granula getrübt, die flinken Fasern aber granulaarm sind, benutzt, um Methoden auszuarbeiten, welche die Granula darstellen und somit einen Rückschluß gestatten, ob hier flinke oder träge Muskelfasern vorliegen. Es gelang drei Arten von Granula zu unterscheiden: eiweißartige, myelinartige und fetthaltige. Zur Darstellung dient die Hämatoxylin-eisenlack-, die Sudan- und die Alizarinblaufärbung am Formol-Gefrierschnitt. Mit der Kombination dieser Methoden gelingt es, sämtliche Granulaarten darzustellen und in der ganzen Tierreihe mühelos die hellen und die trüben Muskelfasern zu unterscheiden. Beim Menschen finden sich hauptsächlich myelinartige Körnchen. Auch beim Menschen gelingt es, körnchenarme und körnchenreiche Muskelfasern in inniger Durchmischung festzustellen. Da lediglich normales Material als Ausgangspunkt diente, ist entsprechend den Tierbefunden auch beim Menschen der Befund dahin zu deuten, daß beim Menschen in den Muskeln helle und trübe Fasern innig durchmischt vorkommen. Im allgemeinen halten sich beide Muskelemente das Gleichgewicht; die besondere physiologische Inanspruchnahme des einen oder anderen Faseranteils führt aber dazu, daß die einen Muskeln überwiegend hell, die andern überwiegend trüb sind, und daß schließlich bei zwei verschiedenen Menschen entsprechend der Art ihrer Bewegung und Betätigung auch Differenzen im Muskelaufbau bestehen. Differenzen in der Größe der Muskelfasern und der Anordnung der Kerne besagen nichts für den hellen oder trüben Charakter. Eine Verwendung der Methoden bei pathologischem Material ist vorläufig nur mit Vorsicht zulässig, da nur bei Zuhilfenahme der Fibrillendarstellung mit Sicherheit Fehler vermieden werden.

Tabelle I.

**Reduktion des Kalibers von hellen und trüben Fasern
durch Celloidineinbettung bei der Taube (großer Brustmuskel).**

1. Formolgefrierschnitt.

Helle Fasern	Trübe Fasern
$122,5 \mu \times 70,0 \mu = 8575 \mu^2$	$42,0 \mu \times 52,5 \mu = 2205 \mu^2$
$87,5 \mu \times 35,0 \mu = 3062 \mu^2$	$70,0 \mu \times 52,5 \mu = 3675 \mu^2$
$140,0 \mu \times 70,0 \mu = 9800 \mu^2$	$52,5 \mu \times 52,5 \mu = 2756 \mu^2$
$122,5 \mu \times 70,0 \mu = 8575 \mu^2$	$42,0 \mu \times 42,0 \mu = 1764 \mu^2$
$122,5 \mu \times 77,0 \mu = 9432 \mu^2$	$52,5 \mu \times 49,0 \mu = 2572 \mu^2$
$122,5 \mu \times 87,5 \mu = 10719 \mu^2$	$52,5 \mu \times 70,0 \mu = 3675 \mu^2$
$87,5 \mu \times 94,5 \mu = 8268 \mu^2$	$52,5 \mu \times 63,0 \mu = 3307 \mu^2$
$87,5 \mu \times 70,0 \mu = 6125 \mu^2$	$35,0 \mu \times 42,0 \mu = 1470 \mu^2$
$140,0 \mu \times 70,0 \mu = 9800 \mu^2$	$42,0 \mu \times 52,0 \mu = 2184 \mu^2$
$105,0 \mu \times 70,0 \mu = 7350 \mu^2$	$63,0 \mu \times 49,0 \mu = 3087 \mu^2$
<hr/> Summa (10). . . 81706 μ^2	<hr/> Summa (10). . . 26698 μ^2

2. Celloidinpräparate.

Helle Fasern	Trübe Fasern
$122,5 \mu \times 70,0 \mu = 8575 \mu^2$	$70,0 \mu \times 49,0 \mu = 3430 \mu^2$
$105,0 \mu \times 52,5 \mu = 5512 \mu^2$	$35,0 \mu \times 52,0 \mu = 2291 \mu^2$
$105,0 \mu \times 52,5 \mu = 5512 \mu^2$	$40,0 \mu \times 52,5 \mu = 2080 \mu^2$
$87,5 \mu \times 70,0 \mu = 6125 \mu^2$	$49,0 \mu \times 42,0 \mu = 2058 \mu^2$
$70,0 \mu \times 87,5 \mu = 6125 \mu^2$	$42,0 \mu \times 52,5 \mu = 2205 \mu^2$
$87,5 \mu \times 42,0 \mu = 3673 \mu^2$	$42,0 \mu \times 52,5 \mu = 2205 \mu^2$
$105,0 \mu \times 70,0 \mu = 8575 \mu^2$	$35,0 \mu \times 35,0 \mu = 1225 \mu^2$
$87,5 \mu \times 63,0 \mu = 5512 \mu^2$	$51,5 \mu \times 52,5 \mu = 2704 \mu^2$
$70,0 \mu \times 70,0 \mu = 4900 \mu^2$	$42,0 \mu \times 35,0 \mu = 1470 \mu^2$
$63,0 \mu \times 52,5 \mu = 3307 \mu^2$	$52,5 \mu \times 52,5 \mu = 2704 \mu^2$
<hr/> Summa (10). . . 57816 μ^2	<hr/> Summa (10). . . 22372 μ^2

Im Formolgefrierschnitt Kaliber der hellen Fasern durchschnittlich $8170 \mu^2$, der trüben $2669 \mu^2$, im Celloidinpräparat Kaliber der hellen Fasern durchschnittlich $5781 \mu^2$, der trüben $2237 \mu^2$. Im Formolgefrierschnitt sind die hellen Fasern 3,06 mal dicker als die trüben. im Celloidinpräparat sind die hellen Fasern nur 2,58 mal dicker als die trüben. Durch die Einbettung wurde das Kaliber reduziert um 29,24 Prozent bei den hellen Fasern, um 16,18 Prozent bei den trüben Fasern.

Tabelle II.

Messungen der Muskelkaliber im Formolgefrierschnitt bei Alizarinblaufärbung.

1. Mensch (bezeichnet als Normal a).

Muskel Biceps.						Muskel Sartorius.					
Weiße Fasern			Rote Fasern			Weiße Fasern			Rote Fasern		
Länge in μ	Breite in μ	Quadrat- inhalt i. μ^2	Länge in μ	Breite in μ	Quadrat- inhalt i. μ^2	Länge in μ	Breite in μ	Quadrat- inhalt i. μ^2	Länge in μ	Breite in μ	Quadrat- inhalt i. μ^2
115,5	87	10106	84	80,5	6682	70	63	4410	91	84	7644
73,5	63	4630	59,5	77	4581,5	42	59,5	2499	101	77	7815
101,5	70	7105	59,5	91	5414	91,5	73	6688	106,5	73,5	7822
81	73,5	5953	91	63	5733	80,5	63	5071	73,5	98	7203
94,5	66,5	6284	59,5	52,5	3123	106,5	80,5	8573	132	52,5	6930
115,5	77	8893	80,5	98	7889	52,5	77	4042	91	91	8201
66,5	126	8479	105	122,5	12762	122,5	80	10851	94,5	98	9261
98	94,5	9261	73,5	59,5	4373	70	91	6370	108,5	73,5	7974
161	80,5	12960	59,5	105	2047	66,5	98	6517	170	59,5	8430
63	112	7056	98	80,5	7989	94,5	62	5859	108	115,5	11531
970,0	850	80727	770	829,5	60593	796,5	747	58880	1076,0	822,5	82811
Q = w : r = 1,1.						Q = w : r = 0,7.					
Muskel Delta.						Muskel Tibialis.					
Weiße Fasern			Rote Fasern			Weiße Fasern			Rote Fasern		
Länge in μ	Breite in μ	Quadrat- inhalt i. μ^2	Länge in μ	Breite in μ	Quadrat- inhalt i. μ^2	Länge in μ	Breite in μ	Quadrat- inhalt i. μ^2	Länge in μ	Breite in μ	Quadrat- inhalt i. μ^2
80,5	98	7889	91	115	10465	84	105	8820	73,5	115,5	8489
108,5	49	5236	73,5	112,5	8268	119	115	13685	84	94,5	7938
73,5	87,5	6431	115	94,5	10767	101,5	147	14920	122,5	84	10290
147	91	13377	112	87,5	9800	112	73,5	8232	122,5	129,5	15863
161	94,5	15214	94,5	115	10867	98	331,5	3087	129,5	80,5	10424
91	112	10192	87,5	94,5	8198	175	80,5	14087	73,5	87,5	6431
87,5	70	6125	108,5	98	10633	87,5	147	12862	84	108,5	9114
112	70	7840	73,5	80,5	5916	140	94,5	13230	77	87,5	6737
175	45	8575	105	52,5	5512	66,5	59,5	3956	91	105	9555
80,5	94,5	7607	101	70	7070	182	87,5	15925	84	98	8232
1116,5	812,5	88476	961,5	920,0	87496	1145,5	941,0	108804	941,5	980,5	93063
Q = w : r = 1,01.						Q = w : r = 1,1.					

Tabelle II.

Messungen der Muskelkaliber im Formolgefrierschnitt bei Alizarinblaufärbung.

2. Mensch (bezeichnet als Normal b).

Muskel Biceps.						Muskel Sartorius.					
Weiße Fasern			Rote Fasern			Weiße Fasern			Rote Fasern		
Länge in μ	Breite in μ	Quadrat- inhalt i. μ^2	Länge in μ	Breite in μ	Quadrat- inhalt i. μ^2	Länge in μ	Breite in μ	Quadrat- inhalt i. μ^2	Länge in μ	Breite in μ	Quadrat- inhalt i. μ^2
122,5	101,5	12433	70	91,5	6405	73,5	112	8232	56	52,5	2930
126	147	18522	84	115,5	9402	59,5	52,5	3123	70	84	5880
150,5	91	13695	108,5	59,5	6455	94,5	161	15214	56	63	3428
133	77	10241	94	80,5	7567	105	70	7350	112	91	10192
108,5	140	15190	87,5	70	6125	119	80,5	9579	63	91	5733
157,5	105	16537	98	59,5	5831	91	108,5	9873	77	63	4851
77	91	6907	77	73,5	5659	115,5	87,5	10106	87,5	56	4910
112	91	10192	119	70	8330	87,5	66,5	5818	80,5	59	4789
105	129,5	13597	91	84	7644	122,5	80,5	9861	77	66,5	5120
101,5	129,5	13144	87	101,5	8881	94,5	150,5	14222	77	94,5	7276
1193,5	1102,5	130438	916,0	805,5	72299	962,5	969,5	93378	756,0	720,5	55109
$Q = w : r = 1,8.$						$Q = w : r = 1,6.$					
Muskel Delta.						Muskel Tibialis.					
Weiße Fasern			Rote Fasern			Weiße Fasern			Rote Fasern		
Länge in μ	Breite in μ	Quadrat- inhalt i. μ^2	Länge in μ	Breite in μ	Quadrat- inhalt i. μ^2	Länge in μ	Breite in μ	Quadrat- inhalt i. μ^2	Länge in μ	Breite in μ	Quadrat- inhalt i. μ^2
147	126	18522	66,5	56	3724	185,5	147	27468	105	112	11760
112	175	19600	59,5	73	4333	115,5	199,5	23032	168	108,5	18228
94,5	87,5	8268	87,5	70	6125	196	189	37045	91,5	112	10248
91,5	115	10522	52,5	122,5	6431	168	98	16464	122,5	94,5	11576
122,5	101,5	12433	122,5	73,5	8983	59	101,5	1188	115,5	45,5	5255
140	77	10780	87,5	168	14700	115,5	112	12936	119	63	7497
115,5	122,5	14148	91	84	7644	178,5	143	25614	94,5	115,5	10914
175	87,5	15312	126	112	14112	150,5	140	21070	84	108,5	9114
245	63	15435	122,5	63,5	7778	192,5	122,5	23581	105	70	7350
133	203	26999	129,5	94,5	12232	168	129,5	21756	98	63,5	6223
1376,0	1158,0	152039	945,0	917,0	86062	1529,0	1382,0	210154	1103,0	893,0	98165
$Q = w : r = 1,7.$						$Q = w : r = 2,1.$					

Tabelle II.

Messungen der Muskelkaliber im Formolgefrierschnitt bei Alizarinblaufärbung.

3. Mensch (Frau Kn.).

Muskel Biceps.					
Weiße Fasern			Rote Fasern		
Länge in μ	Breite in μ	Quadrat- inhalt i. μ^2	Länge in μ	Breite in μ	Quadrat- inhalt i. μ^2
94,5	35	3307	52,5	49	2572
56	73,5	4126	63	51,5	3244
98,5	59,5	8658	105	35	3675
59,5	77,0	4581	41	49	2009
80,5	86	6880	59,5	56	3361
51,5	51,5	3332	52,5	70	3675
108,5	45,5	4936	87,5	70	6125
49	84	4116	43	28	1204
140	35	6650	70	52,5	3675
94	52	4961	42	84	3528
832,5	599,5	51547	616,0	545,0	33068

Q = w : r = 1,5.

4. Mensch (Frau B. Schm.).

Muskel Biceps.					
Weiße Fasern			Rote Fasern		
Länge in μ	Breite in μ	Quadrat- inhalt i. μ^2	Länge in μ	Breite in μ	Quadrat- inhalt i. μ^2
52,5	122,5	6431	56	84	4704
74,5	56	5292	70	52,5	3675
35	28	980	52,5	66,5	3491
101,5	52,5	5328	91	87,5	7962
35	91	3185	77	84	6408
77	87,5	6737	63	59,5	3748
38,5	70	2695	70	80,5	5635
56	63	3528	105	70	7350
70	87,5	6125	108,5	42	4557
63	84	5292	70	80,5	5635
603,0	752,0	45593	763,0	707,0	53165

Q = w : r = 0,85.

5. Mensch (Iklr., Mann).

Muskel Tibialis.						Muskel Rectus.					
Weiße Fasern			Rote Fasern			Weiße Fasern			Rote Fasern		
Länge in μ	Breite in μ	Quadrat- inhalt i. μ^2	Länge in μ	Breite in μ	Quadrat- inhalt i. μ^2	Länge in μ	Breite in μ	Quadrat- inhalt i. μ^2	Länge in μ	Breite in μ	Quadrat- inhalt i. μ^2
248,5	122,5	30441	87,5	155,5	13606	238	77	18436	87,5	157,5	13781
155,5	175	27212	129,5	52,5	6798	164	129	21238	171	108,5	18553
105	129,5	13597	91	94,5	8519	98	101,5	9947	157,5	87,5	13781
220	133	29326	66,5	63	4189	255	108,5	27721	178,5	122,5	20788
222	133	29526	182	70	12740	70	126	8820	126	129,5	16319
262,5	122,5	32456	73,5	140	10290	98	95,5	9359	59	122,5	7288
157,5	210	32675	86	52,5	4515	105	105	11025	252	98	24696
280	119	33320	70	70	4900	101,5	143	14565	182	192,5	35035
157,5	122,5	19293	105	192	20160	245	77	18865	157,5	105	16537
126	87,5	11025	248	87,5	21643	122,5	73,5	9003	150	59	8925
1934,5	1354,5	258871	1139,0	977,5	107360	1497,0	1036	148979	1521	1172	175703

Q = w : r = 2,6.

Q = w : r = 0,84.

Tabelle II.

Messungen der Muskelkaliber im Formolgefrierschnitt bei Alizarinblaufärbung.

6. Mensch (Frau Br.).

Muskel Zwerchfell.					
Weiße Fasern			Rote Fasern		
Länge in μ	Breite in μ	Quadratinhalt in μ^2	Länge in μ	Breite in μ	Quadratinhalt in μ^2
59,5	40	2380	115,5	98	11264
42	52,5	2205	132,5	82,5	10931
49	49	2401	157,5	87,5	13781
66,5	59,5	3956	150,5	98	14749
70	14	980	77	87,5	6737
52,5	52,5	2756	66,5	84	5486
30	59,5	1785	88	70	6160
42	24,5	1029	87,5	52,5	4593
56	52,5	2940	35	105	3675
35	63	2205	77	80,5	6985
502,5	467	22637	987	845	84361

$Q = w : r = 0,2.$

7. Mensch (Frau Fr.).

Muskel Zwerchfell.						Muskel Rectus.					
Weiße Fasern			Rote Fasern			Weiße Fasern			Rote Fasern		
Länge in μ	Breite in μ	Quadrat-inhalt i. μ^2	Länge in μ	Breite in μ	Quadrat-inhalt i. μ^2	Länge in μ	Breite in μ	Quadrat-inhalt i. μ^2	Länge in μ	Breite in μ	Quadrat-inhalt i. μ^2
91	77	7007	66,5	42	2773	105	63,5	6667	105	87,5	9187
52,5	42	2205	66,5	59,5	3956	91	140	12740	122,5	80,5	9861
73,5	63	4630	63	77	4851	77	157,5	12127	126	87,5	11025
49	52,5	2472	80,5	38,5	3099	112	59,5	6765	122,5	101,5	12433
98	59,5	5831	77	59,5	4571	86	94,5	8127	140	87,5	12250
56	49	2744	84	56	4704	73,5	84,5	6110	147	105	15535
59,5	105	6247	87,5	115,5	10106	105	45,5	4777	122,5	87,5	10720
94,5	101	9591	63	77	4851	122,5	77	9432	126	57,5	7245
115,5	63	7276	73,5	52	3858	77	87,5	6737	112	87,5	9795
63	56	3528	49	63	3087	91	119	10829	805	140	10470
752,5	668	51531	710,5	640	45856	940	928,5	84311	1928,5	922	108501

$Q = w : r = 1,1.$

$Q = w : r = 0,78.$

Tabelle II.

Messungen der Muskelkaliber im Formolgefrierschnitt bei Alizarinblaufärbung.

7. Mensch (Frau Fr.).

Muskel Gastrocnemius.						Muskel Temporalis.					
Weiße Fasern			Rote Fasern			Weiße Fasern			Rote Fasern		
Länge in μ	Breite in μ	Quadrat- inhalt i. μ^2	Länge in μ	Breite in μ	Quadrat- inhalt i. μ^2	Länge in μ	Breite in μ	Quadrat- inhalt i. μ^2	Länge in μ	Breite in μ	Quadrat- inhalt i. μ^2
52,5	35	1724	70	140	9800	105	70	7350	122,5	56	6860
70	70	4900	140	42,5	5958	59,5	24,5	1457	129	49	6345
70	35	2450	133	59,5	7813	42	91	3822	77	63	4851
66	49	3234	35	49	1715	105	77	8085	105	80,5	8452
112	59,5	6664	56	37	2072	88,5	24,5	2080	112	126	14112
105	140	14700	105	119	12495	63	112	7056	94,5	87,5	8268
77	28	2156	122	115	14030	73,5	91	6688	105	122,5	12862
45,5	59	2684	70	140	9800	113	87,5	9887	87,5	42	3675
81	17,5	1417	140	52,5	7350	70	87,5	6125	59,5	63	3748
42	17,5	735	70	59,5	5165	50	105	5250	77	83	6391
721,0	510,5	40664	941	814	76198	769,5	770	57800	1039	772	75564
Q = w : r = 0,53.						Q = w : r = 0,76.					

Tabelle III.

Verhältniszahlen der hellen und trüben Muskelfasern in einem Gesichtsfeld bei Alizarinblaufärbung.

1. Mensch (bezeichnet als Normal a).

Muskel Biceps		Muskel Delta		Muskel Sartorius		Muskel Tibialis	
Weiße Fasern	Rote Fasern	Weiße Fasern	Rote Fasern	Weiße Fasern	Rote Fasern	Weiße Fasern	Rote Fasern
124	84	121	86	136	106	59	126
109	86	115	99	156	134	80	135
96	115	107	106	75	129	85	98
104	96	85	96	122	73	62	87
93	85	104	90	96	89	74	111
526	466	532	477	585	531	360	557
Weiße Fasern	53,02 %	Weiße Fasern	52,72 %	Weiße Fasern	52,41 %	Weiße Fasern	39,24 %
Rote Fasern	46,98 %	Rote Fasern	47,28 %	Rote Fasern	47,59 %	Rote Fasern	60,76 %

Tabelle III.

**Verhältniszahlen der hellen und trüben Muskelfasern in einem Gesichtsfeld
bei Alizarinblaufärbung.**

2. Mensch (bezeichnet als Normal b).

Muskel Biceps		Muskel Delta		Muskel Sartorius		Muskel Tibialis	
Weiß Fasern	Rote Fasern	Weiß Fasern	Rote Fasern	Weiß Fasern	Rote Fasern	Weiß Fasern	Rote Fasern
131	66	106	149	127	102	106	142
113	72	149	151	118	110	99	114
158	84	113	108	114	90	112	155
159	74	107	112	124	87	97	122
125	92	116	82	130	97	86	107
686	388	591	602	613	486	500	640
Weiß Fasern 63,87 %		Weiß Fasern 49,45 %		Weiß Fasern 55,84 %		Weiß Fasern 43,85 %	
Rote Fasern 36,13 %		Rote Fasern 51,55 %		Rote Fasern 44,16 %		Rote Fasern 56,15 %	

3. Mensch (Frau Kn.).

Muskel Biceps	
Weiß Fasern	Rote Fasern
19	14
14	22
23	19
26	13
21	11
14	16
15	8
17	7
17	4
15	11
181	125
Weiß Fasern 59,15 %, rote Fasern 40,85 %.	

4. Mensch (Frau B. Schm.).

Muskel Biceps	
Weiß Fasern	Rote Fasern
134	66
94	102
101	67
107	39
116	46
552	320
Weiß Fasern 56,99 %, rote Fasern 44,01 %.	

Tabelle III.

Verhältniszahlen der hellen und trüben Muskelfasern in einem Gesichtsfeld bei Alizarinblaufärbung.

5. Mensch (Iklr., Mann).				6. Mensch (Frau Br.).	
Muskel Tibialis		Muskel Rectus		Muskel Zwerchfell	
Weiße Fasern	Rote Fasern	Weiße Fasern	Rote Fasern	Weiße Fasern	Rote Fasern
103	80	120	100	6	3
110	115	95	89	23	4
98	86	139	98	8	6
109	103	112	101	15	3
97	106	119	99	10	10
517	490	585	487	19	5
Weiße Fasern 51,34 %		Weiße Fasern 54,57 %		9	11
Rote Fasern 48,66 %		Rote Fasern 45,43 %		15	8
				18	4
				12	8
				135	62
				Weiße Fasern 68,52 %	
				Rote Fasern 31,48 %	

7. Mensch (Frau Fr.).

Muskel Zwerchfell		Muskel Rectus		Muskel Gastrocnemius		Muskel Temporalis	
Weiße Fasern	Rote Fasern						
17	13	5	7	0	12	2	18
16	14	4	7	4	9	6	13
10	12	9	9	4	11	5	16
12	13	5	6	1	18	3	14
14	13	7	7	0	16	2	14
10	15	4	8	2	12	7	12
6	11	6	6	2	12	2	17
12	11	9	4	1	11	3	15
8	14	7	8	3	15	5	16
14	10	6	9	2	12	7	11
119	126	62	71	19	128	42	146
Weiße Fasern 48,57 %		Weiße Fasern 46,61 %		Weiße Fasern 12,92 %		Weiße Fasern 22,34 %	
Rote Fasern 51,43 %		Rote Fasern 53,39 %		Rote Fasern 87,08 %		Rote Fasern 77,60 %	

Tabelle IV.

Verhältnis der hellen Muskelmasse zur trüben (V).

	Normal a (Mann)	Normal b (Mann)	Frau Knöchel	Frau Schmidt	Ickler (Mann)	Frau Becker	Frau Fritze
M. biceps	$v = \frac{1,1 \cdot 53,02}{46,6}$ $v = 1,251$	$v = \frac{1,8 \cdot 63,87}{36,13}$ $v = 3,23$	$v = \frac{1,5 \cdot 59,15}{40,85}$ $v = 1,737$	$v = \frac{0,85 \cdot 56,99}{44,01}$ $v = 1,100$			
M. delta	$v = \frac{1,01 \cdot 52,72}{47,28}$ $v = 1,126$	$v = \frac{1,7 \cdot 49,45}{51,55}$ $v = 1,630$					
M. sartorius	$v = \frac{0,7 \cdot 52,41}{47,59}$ $v = 0,970$	$v = \frac{1,6 \cdot 55,84}{44,16}$ $v = 2,023$					
M. tibialis	$v = \frac{1,1 \cdot 39,24}{60,76}$ $v = 0,710$	$v = \frac{2,1 \cdot 43,85}{56,15}$ $v = 1,640$			$v = \frac{2,6 \cdot 51,34}{48,66}$ $v = 2,74$		
M. rectus					$v = \frac{0,84 \cdot 54,57}{45,43}$ $v = 1,00$		$v = \frac{0,78 \cdot 46,61}{53,39}$ $v = 0,680$
M. tempo- ralis							$v = \frac{0,76 \cdot 22,34}{77,66}$ $v = 0,269$
Zwerch- fell						$v = \frac{0,2 \cdot 68,52}{31,48}$ $v = 0,435$	$v = \frac{1,1 \cdot 48,57}{51,43}$ $v = 1,037$
M. gastro- cnemius							$v = \frac{0,53 \cdot 12,92}{87,08}$ $v = 0,078$

Literaturverzeichnis.

1. Grützner: Über physiologische Verschiedenheiten der Skelettmuskulatur. Breslauer ärztl. Zeitschrift 1883, S. 189.
2. — Zur Physiologie und Histologie der Skelettmuskulatur. Breslauer ärztliche Zeitschrift 1883, S. 257.
3. — Zur Anatomie und Physiologie der quergestreiften Muskeln. Recueil zoologique suisse, tome 1, No. 4.
4. — Zur Muskelphysiologie. Breslauer ärztliche Zeitschrift 1886, Nr. 1 u. a.
5. — Über das Absterben quergestreifter Muskeln in erhöhter Temperatur. Vers. deutscher Naturforscher und Ärzte in Kassel 1903. Referat in Naturw. Rundschau, Jahrg. 16, 1903, S. 635.
6. Arnold: Über das Vorkommen „heller“ Muskeln beim Menschen. Aus der Festschrift des naturhist. medizinischen Vereins Heidelberg, 1886.
7. Schaffer: Beiträge zur Histologie und Histogenese der quergestreiften Muskelfasern des Menschen und einiger Wirbeltiere. Sitzungsberichte der math. naturw. Klasse der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, 52. Band, Abt. III, 1893.
8. Hauck: Untersuchungen zur normalen und pathologischen Histologie der quergestreiften Muskulatur. Deutsche Zeitschrift für Nervenheilkunde. Bd. 17.
9. Schwalbe und Mayeda: Über die Kaliberverhältnisse der quergestreiften Muskelfasern des Menschen. Zeitschrift für Biologie, Band 27, N. F. Band 9.
10. Mayeda: Über die Kaliberverhältnisse der quergestreiften Muskelfasern. Zeitschr. f. Biologie, Bd. 27, N. F. Bd. 9.
11. Schiefferdecker: Eine neue Methode der Muskeluntersuchung. Sitzungsberichte der Niederrhein. Gesellschaft für Natur- und Heilkunde zu Bonn, Sitzung am 14. Juli 1902, S. 33—43.
12. Schiefferdecker und Schultze: Beiträge zur Kenntnis der Myotonia congenita, der Tetanie mit myotonischen Symptomen, der Paralysis agitans und einiger anderer Muskelkrankheiten, zur Kenntnis der Aktivitätshypertrophie des normalen Muskelbaues. Deutsche Zeitschr. für Nervenheilkunde, Band 25, 1903.
13. Schiefferdecker: Nerven- und Muskelfibrillen, das Neuron und der Zusammenhang der Neuronen. Sitzungsberichte der Niederrhein. Gesellschaft für Natur- u. Heilkunde zu Bonn, 1904, S. 85—93.
14. Loewenthal: Untersuchungen über das Verhalten der quergestreiften Muskulatur bei atrophischen Zuständen. Deutsche Zeitschrift für Nervenheilkunde, Band 13.
15. Morpurgo: Über Aktivitätshypertrophie der quergestreiften Muskelfasern. Eine experimentelle Studie. Virchows Archiv, 1897, Band 150.
16. Morpurgo und Bredi: Über die numerischen Schwankungen der quergestreiften Muskelfasern des Menschen. Virchows Archiv, 1898, Band 151.
17. Ranvier: De quelques faits relatifs à l'histologie et à la physiologie des muscles striés. Leçons d'anatomie générale sur le système musculaire. Paris, 1880.
18. Knoll: Über helle und trübe, weiße und rote quergestreifte Muskulatur. Sitzungsberichte der math. naturwissenschaftlichen Klasse d. Kaiserl. Akad. der Wissensch., Wien, 1889, Bd. 98, Abt. III, S. 456.
19. — Über protoplasmaarme und protoplasmareiche Muskulatur. Denkschrift der math. wissenschaftlichen Klasse der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Wien, 1891, Band 58, S. 633.
20. — Zur Lehre von den Struktur- und Zuckungsverschiedenheiten der Muskelfasern. Sitzungsberichte der math. naturwissenschaftlichen Klasse der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften, Wien, 1892, Band 101, Abt. III, S. 481.
21. Knoll und Hauer: Über das Verhalten der protoplasmaarmen und protoplasmareichen quergestreiften Muskulatur unter pathologischen Verhältnissen. Sitzungsberichte der math. naturwissenschaftlichen Klasse der Kaiserl. Akademie d. Wissenschaften, Wien, 1892, Bd. 101, Abt. III, S. 315.
22. Meyer, E.: Über rote und blasse quergestreifte Muskeln. Du Bois' Archiv f. Anatomie u. Physiologie, 1875, S. 217.
23. Knoblauch, A.: Das Wesen der Myasthenie und die Bedeutung der „hellen“ Muskelfasern für die menschliche Pathologie. Frankfurter Zeitschrift für Pathologie, Band 2, 1908, S. 57.
24. — Die Arbeitsteilung der quergestreiften Muskulatur und die funktionelle Leistung der „flinken“ und „trägen“ Muskelfasern. Biologisches Zentralblatt, Band 28, 1908, S. 468.
25. — Klinik und Atlas der chronischen Krankheiten des Zentralnervensystems. 16. Myasthenie und Thomsensche Krankheit. Berlin, 1909, S. 108.

26. Rollett: Untersuchungen zur näheren Kenntnis der quergestreiften Muskelfasern. Sitzungsberichte der mathem. naturwissenschaftlichen Klasse der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Wien, 1857, Band 24, Abt. III, S. 291.
27. — Untersuchungen über den Bau der quergestreiften Muskeln. Denkschrift der mathem. naturwissenschaftlichen Klasse der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften, Wien, 1885, Band 49, S. 81.
28. — Untersuchungen über den Bau der quergestreiften Muskeln. Denkschrift der math. naturwissenschaftl. Klasse der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften, Wien, 1887, Band 53, II. Teil, S. 193.
29. — Anatomische und physiologische Bemerkungen über die Muskeln der Fledermäuse. Sitzungsberichte der mathem. naturwissenschaftlichen Klasse der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften, Wien, 1889, Band 98, Abt. III, S. 169.
30. — Beiträge zur Physiologie der Muskeln. Denkschrift d. Kaiserl. Akademie d. Wissensch., Wien, 1887, Bd. 53.
31. Marcean: Note sur la structure et la mode de contraction des muscles adducteurs des Lamellibranches. Bull. Soc. d'hist. natur. Doubs, 1904, p. 4—14.
32. — Note sur les fonctions respectives des deux parties des muscles adducteurs chez les Lamellibranches. Bull. Soc. d'hist. natur. Doubs, 1904, p. 15—17.
33. Grützner: Beiträge zur Physiologie des quergestreiften Muskels. Biol. Zentralblatt, 1887/88, S. 733.
34. Gleiss: Ein Beitrag zur Muskelchemie. Pflügers Archiv, 1887, Band 41, S. 69.
35. Rösner: Über die Erregbarkeit verschiedenartiger quergestreifter Muskeln. Pflügers Archiv. 1900, Band 81, S. 105.
36. Bonhoeffer: Über einige physiologische Eigenschaften dünn- und dickfaseriger Muskeln bei Amphibien. Archiv für die gesamte Physiologie, Band 47.
37. Wörtz: Ein Beitrag zur Chemie der roten und weißen Muskeln. Inaugural-Dissertation. Tübingen, 1889.
38. Kölliker: Zur Kenntnis der quergestreiften Muskelfasern. Zeitschrift für wissensch. Zoologie, 1888, Bd. 47.
39. — Handbuch der Gewebelehre.
40. Mitrophanow: Über Zellgranulationen. Sitzungsprotokolle der Biol. Sektion der Warschauer Naturforscher-Gesellschaft. Referat Biolog. Centralblatt, 1889, S. 541.
41. Arnold: Über vitale Granulafärbung in den Knorpelzellen, Muskelfasern und Ganglienzellen. Archiv für mikrosk. Anatomie, 1900, Band 55, S. 479—487.
42. Diverse Arbeiten über Fettfärbungen: Rosin, Deutsche Medizinische Wochenschrift, 1896. — Plato, Archiv für mikroskopische Anatomie, 1897, Band 50. — Michaelis, Deutsche Medizinische Wochenschrift, 1901. Michaelis, Virchows Archiv, 1901, Band 164. — Herxheimer, Deutsche Medizinische Wochenschrift, 1901. — Arnold, Virchows Archiv. 1901, Band 163.
43. Retzius: Muskelfibrille und Sarkoplasma. Biol. Untersuchungen. Stockholm, 1890, Neue Folge I.

Tafelerklärung.

Tafel 10.

- Fig. 1. Mensch, M. rectus femoris. Frischer Gefrierschnitt mit Essigsäurezusatz. Längsschnitt. (Zeichnung.)
 Fig. 2. Mensch, M. rectus femoris. Frischer Gefrierschnitt mit Essigsäurezusatz. Querschnitt. (Zeichnung.)
 Fig. 3. Kaninchen, M. rectus. Formolgefrierschnitt. Alizarinblaufärbung. 150fache Vergrößerung.
 Fig. 4. Mensch (Becker), Zwerchfell. Formolgefrierschnitt. Sudanfärbung. 50fache Vergrößerung.

Tafel 11.

- Fig. 5. Kaninchen, M. semitendinosus. Formolgefrierschnitt. Eisenlackfärbung. 570fache Vergrößerung.
 Fig. 6. Mensch (Normal b), M. biceps. Formolgefrierschnitt. Sudanfärbung. 40fache Vergrößerung.
 Fig. 7. Taube, M. pectoralis major. Formolgefrierschnitt. Sudanfärbung. 35fache Vergrößerung.
 Fig. 8. Mensch (Normal b), M. deltoidens. Formolgefrierschnitt. Sudanfärbung. 40fache Vergrößerung.
 Fig. 9. Mensch (Knöchel), M. biceps. Formolgefrierschnitt. Sudanfärbung. 50fache Vergrößerung.

Tafel 12.

- Fig. 10 und 11. Mensch, M. flexor sublimis. Injektionspräparat, Formolfixierung, Celloidineinbettung, Färbung mit Delafields Hämatoxylin. Schwache Vergrößerung.

Derselbe Längsschnitt ist einmal ohne (Fig. 10), einmal mit Polarisations-einrichtung (Fig. 11) bei sonst unveränderter Einstellung photographiert. Die Kontraktionswellen, die auf dem Hämatoxylin-Präparat sehr undeutlich hervortreten, sind bei Polarisation aufs schärfste markiert und zeigen sich als bunte Bänder, derart, daß sie fast eine Querstreifung vortäuschen, die aber bei der schwachen Vergrößerung nicht sichtbar ist.

- Fig. 12. Kröte, M. gastrocnemius. Formolgefrierschnitt. Sudanfärbung. 50fache Vergrößerung.

Die Muskulatur ist im ganzen durch die Sudanfärbung hellrot getönt. Von den größeren, heller gefärbten Fasern heben sich die kleineren, dunkler gefärbten scharf ab. Die ersteren entsprechen den protoplasmaarmen, die letzteren den protoplasmareichen Muskelfasern. Die dunklere Färbung ist durch die Färbung der Granula in den trüben Fasern bedingt; die Granula selbst treten bei der schwachen Vergrößerung nicht hervor. Beide Faserarten sind innig miteinander durchmischt.

- Fig. 13. Mensch (Fritze), Zwerchfell. Formolgefrierschnitt. Sudan-Hämatoxylinfärbung. 500fache Vergrößerung.

Die dunkler gefärbten (trüben) Fasern zeigen bei dieser Vergrößerung, daß ihre Tinktion bedingt ist durch zahlreiche Granula von verschiedener Größe, die den roten Sudanfarbstoff aufgenommen haben. Die Kerne sind gleichzeitig durch Hämatoxylin gefärbt. Verteilung und Form der Kerne zeigen keine Unterschiede in beiden Faserarten, die innig miteinander durchmischt sind.

- Fig. 14. Taube, M. pectoralis major. Formolgefrierschnitt. Eisenlackfärbung. 200fache Vergrößerung.

Die Eisenlackfärbung stellt auch die Kerne dar. Die hellen Fasern zeigen mehrere innenständige Kerne, die trüben Fasern meist nur einen randständigen Kern. Die protoplasmaarmen (hellen) Fasern sind hellblau getönt wegen der Mitfärbung des Sarkoplasmas; die protoplasmareichen (trüben) Fasern zeigen eine eigentümliche Sprenkelung, die durch die intensive Färbung der Granula bedingt ist. (Vergl. Tafel 14, Fig. 19 und 20.)

Tafel 13.

- Fig. 15 und 16. Meerschweinchen, M. masseter. Formolgefrierschnitt. Eisenlackfärbung (Fig. 15) resp. Bielschowsky-Imprägnation (Fig. 16). 2000fache Vergrößerung.

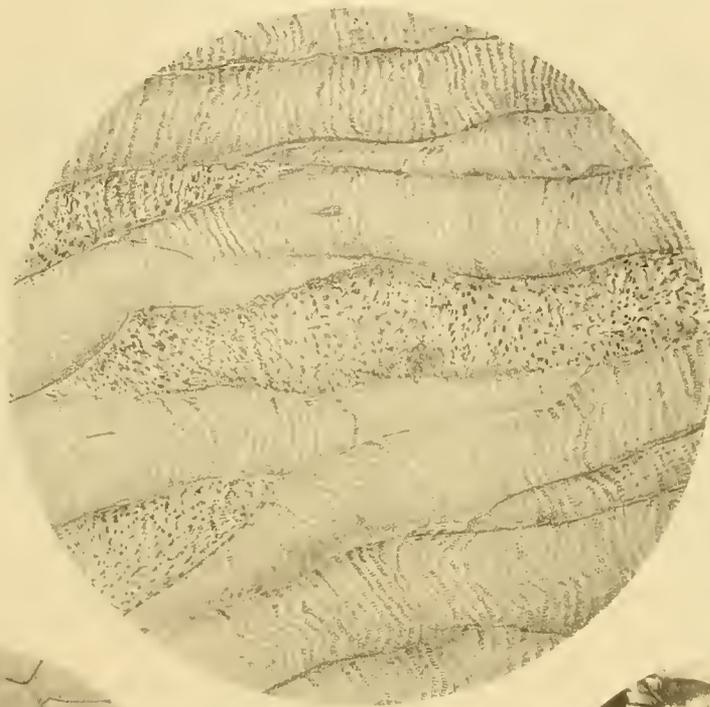
Eine trübe Faser des Kaumuskels ist einmal in Eisenlackfärbung, das andere Mal in Bielschowsky-Imprägnation dargestellt. Beide Methoden ergänzen einander. Die Eisenlackfärbung stellt das Sarkoplasma und die albuminartigen Granula dar, die Silberimprägnation dagegen die fibrilläre Substanz, die hier in kompakten Massen die Muskelsäulen bildet. Das Sarkoplasma, das die Colmheimschen Felder umgibt, bildet ein feines Geäder, in dessen Knotenpunkten die bald feineren, bald derberen Granula liegen.

- Fig. 17. Mensch (Himmler), *M. pectoralis major*. Formolgefrierschnitt. Sudan-Hämatoxylinfärbung. 1100fache Vergr.
- Die trüben Fasern zeigen deutliche Körncheneinlagerung und heben sich scharf von den hell gebliebenen anderen Fasern ab. In diesem Falle sind die hellen Fasern erheblich kleiner als die trüben Fasern. Andersartige Unterschiede zwischen beiden Faserarten sind hier nicht festzustellen.
- Fig. 18. Mensch (Himmler), *M. pectoralis major*. Formolgefrierschnitt. Eisenlackfärbung. 1800fache Vergrößerung.
- Eine einzelne trübe Faser zeigt bei Eisenlackfärbung in stärkster Vergrößerung ein Bild, das dem von Fig. 15 sehr ähnlich ist, so daß hieraus die Gleichartigkeit im feineren Bau zwischen Menschen- und Säugetiermuskeln sich erweist. Die Muskelfaser wird von einem feinen Netzwerk durchzogen, in dessen Kreuzungspunkten Granula eingelagert sind. Das Netzwerk ist das blaugefärbte Sarkoplasma, das die hell gebliebenen Muskelsäulen umschließt. Gefärbt sind von den Granulis nur die eiweißartigen, die in ihrer chemischen Konstitution dem Sarkoplasma am nächsten stehen.

Tafel 14.

- Fig. 19. Taube, *M. pectoralis major*. Formolgefrierschnitt. Sudan-Hämatoxylinfärbung. 50fache Vergrößerung.
- Der Querschnitt durch den großen Brustmuskel der Taube gibt ein außerordentlich charakteristisches und farbenprächtiges Bild. Die hellen Muskelfasern sind blaßblau getönt, die trüben Fasern sind braunrot, das Bindegewebe blau, das nicht sehr reichlich vorhandene Fettgewebe leuchtend rot gefärbt. Helle und trübe Fasern unterscheiden sich einmal durch ihre Größe und Form; die hellen Fasern sind viel größer und meist trapezförmig, die trüben sind kleiner und polygonal. Die hellen Fasern liegen ferner meist palisadenartig an den Rändern der einzelnen Muskelbündel; nur seltener sind sie vereinzelt im Innern der Bündel zu finden, während die trüben Fasern die kompakte Masse eines jeden Muskelbündels ausmachen. Die Kerne sind bei der schwachen Vergrößerung nicht sichtbar.
- Fig. 20. Taube, *M. pectoralis major*. Formolgefrierschnitt. Alizarinblaufärbung. 140fache Vergrößerung.
- Die hellen Fasern sind weiß geblieben, die trüben haben sich blau gefärbt. Beide Faserarten zeigen das bei Fig. 19 beschriebene Gepräge. Die Kerne werden durch die Alizarinblaufärbung nicht dargestellt. (Vergl. Taf. 12, Fig. 14.)
- Fig. 21. Mensch (Himmler), *M. pectoralis major*, Längsschnitt. Formolgefrierschnitt. Bielschowsky-Imprägnation. 2200fache Vergrößerung.
- Der Muskel zeigt deutlich sowohl die Querbänderung als auch die Fibrillenfelderung. Das Querband Q hat sich bei der Vergoldung rot gefärbt, die Außenbänder sind weiß geblieben, während h und I Silberimprägnation zeigen. Bei der Auflösung der Fibrillen scheinen h und I aus dicht nebeneinander liegenden Körnchen zusammengesetzt zu sein, die ganz andersartige Gebilde sind als die im Sarkoplasma liegenden Granula. (Vergl. Text S. 114.)
- Fig. 22. Mensch (Gaimler), Rückenmuskel, Längsschnitt. Formolgefrierschnitt. Sudanfärbung. 350fache Vergrößerung.
- Die protoplasmaarmen Fasern sind zart rosa tingiert und zeigen deutliche Querstreifung. In den dunkelrot gefärbten protoplasmareichen Fasern wird die Querstreifung durch eingelagerte Körnchen mehr oder minder verdeckt.
- Fig. 23. Mensch (Normal b), *M. sartorius*. Formolgefrierschnitt. Alizarinblaufärbung. 190fache Vergrößerung.
- Die blaß gebliebenen Faserquerschnitte heben sich deutlich von den hellblau bis dunkelblau tingierten ab. Erhebliche Unterschiede in der Größe und in der Form bestehen zwischen beiden Faserarten nicht. Sie sind innig miteinander durchmischt.
- Fig. 24. Mensch (Normal c), *M. sartorius*. Formolgefrierschnitt. Sudanfärbung. 200fache Vergrößerung.
- Die Sudanfärbung ergibt bei demselben Muskel wie Fig. 23, aber von einem anderen Individuum stammend, ein sehr ähnliches Bild; nur ist hier die eine Faserart (trübe Fasern) mehr oder minder intensiv rot gefärbt.

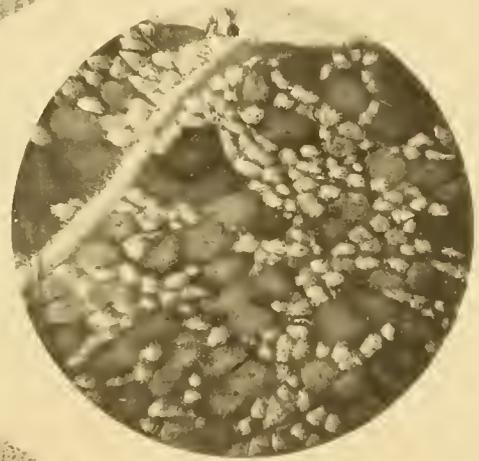
Die Figuren 10 bis 24 auf Tafel 12 bis 14 sind nach Lumière-Aufnahmen des Verfassers reproduziert.



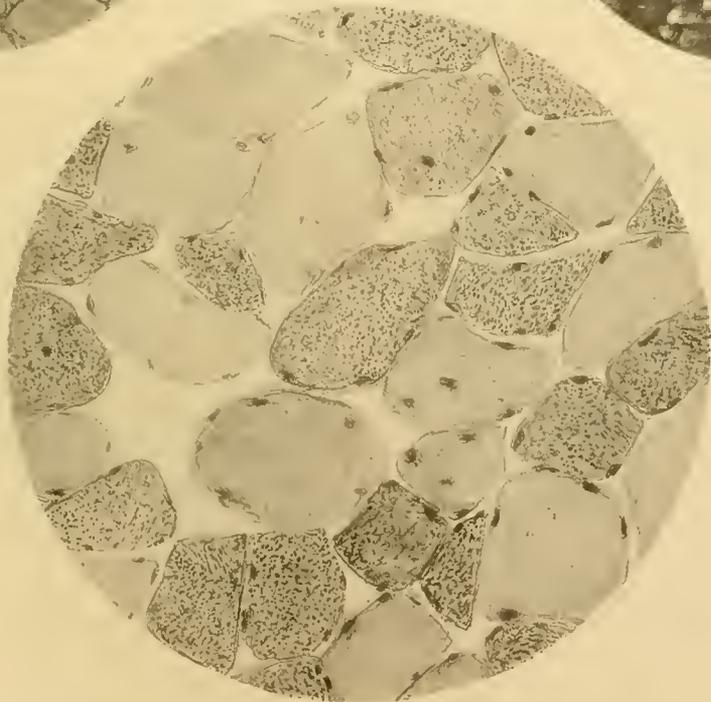
1



3



4



2

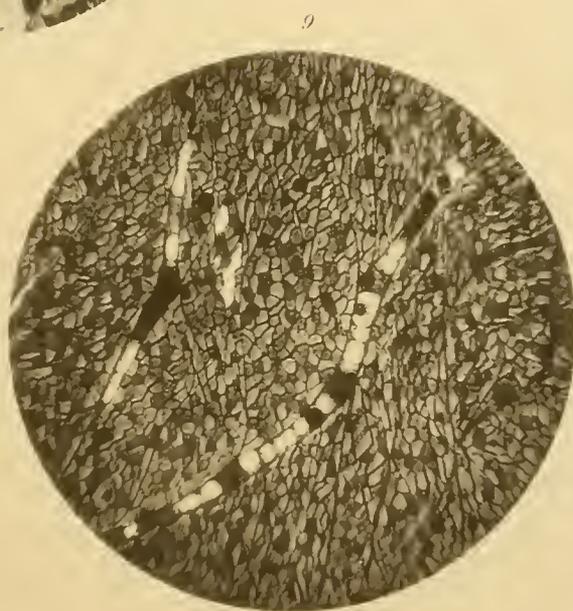
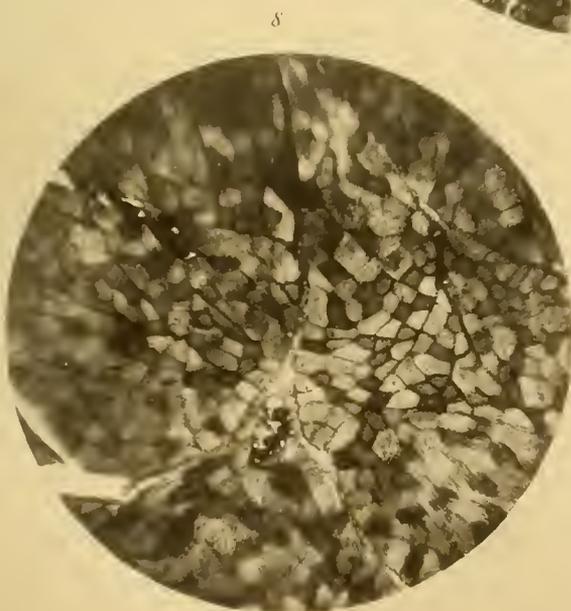
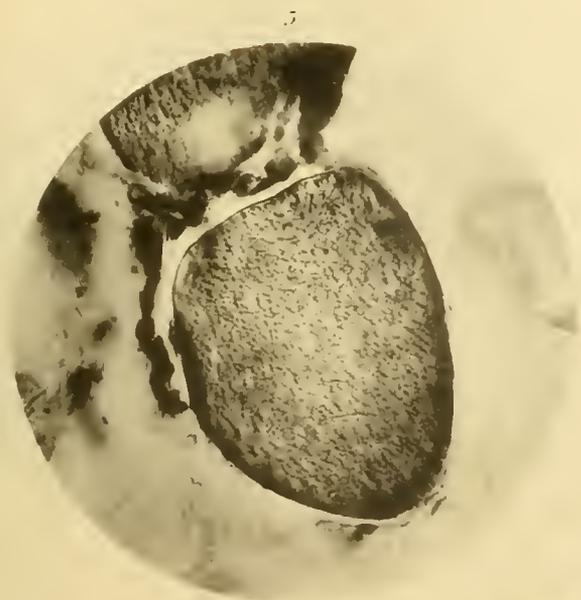




Fig. 10

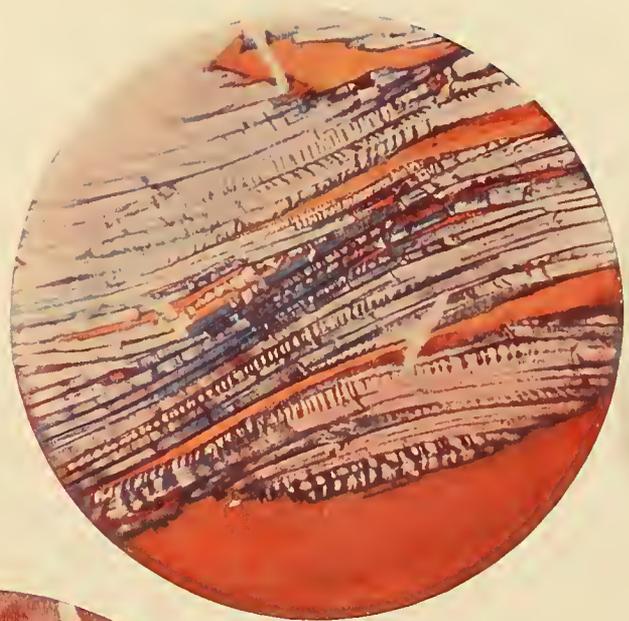


Fig. 11

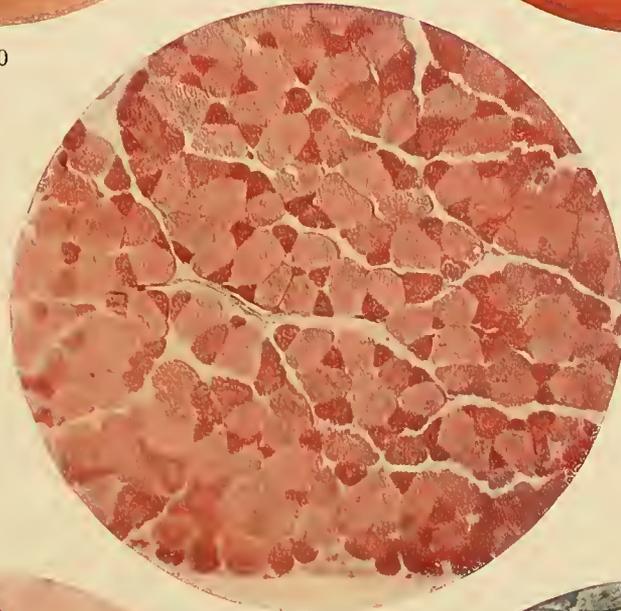


Fig. 12

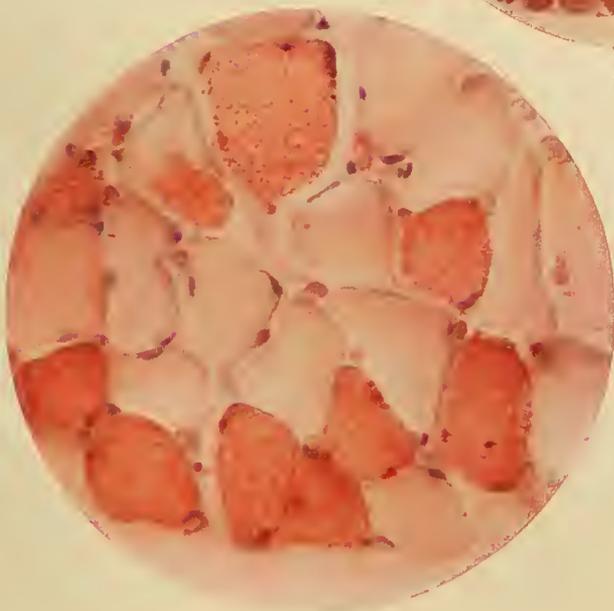


Fig. 13

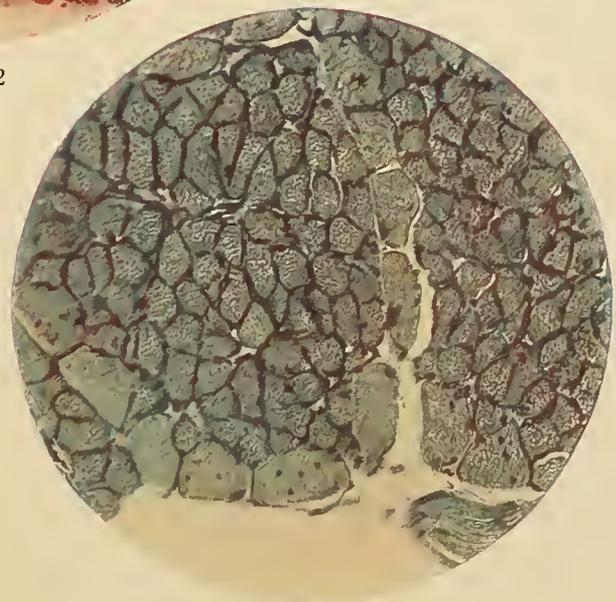


Fig. 14



Fig. 15

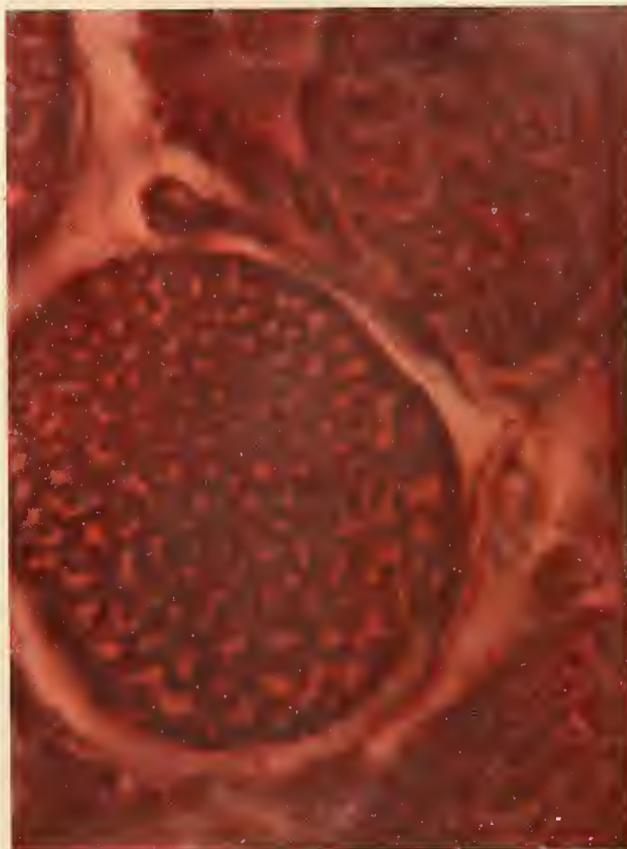


Fig. 16

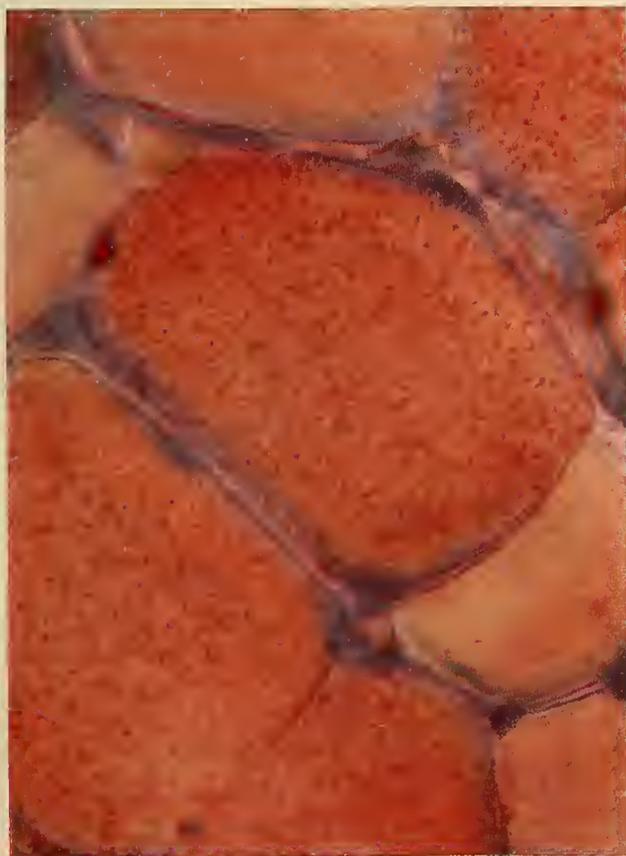


Fig. 17



Fig. 18



Fig. 19

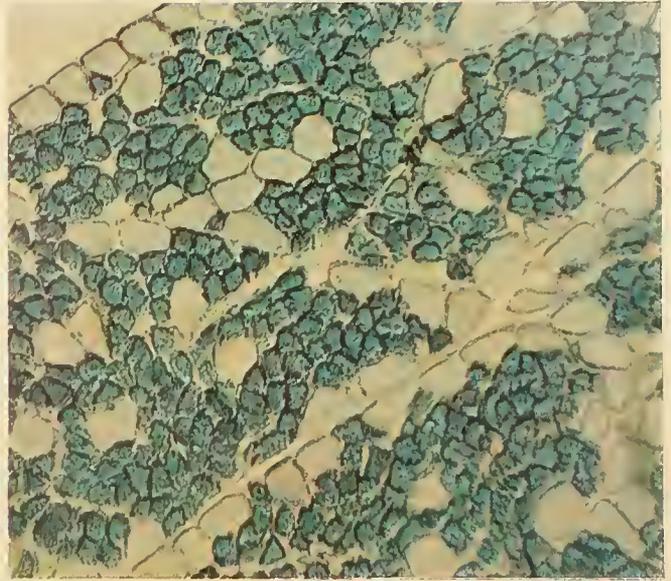


Fig. 20

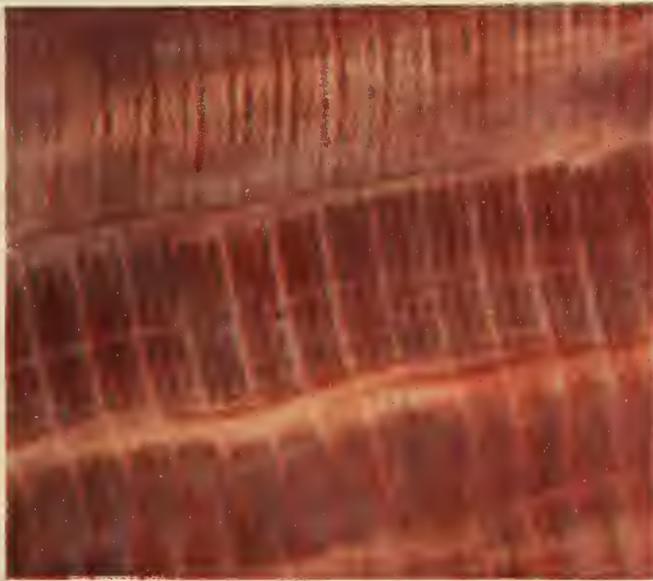


Fig. 21



Fig. 22



W. Ewald phot.

Fig. 23



Fig. 24

Werner u. Winter, Frankfurt a. M.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1910-1913

Band/Volume: [31_1910-1913](#)

Autor(en)/Author(s): Ewald Walter

Artikel/Article: [Über helle und trübe Muskelfasern bei Wirbeltieren und beim Menschen. 107-150](#)