

ihm an einem Individuum zu bestimmen suchen oder durch den Vergleich der Individuen derselben Art oder derselben genealogischen Reihe. Das Individuum ist für die Vererbungstheorie nichts als ein Komplex von Merkmalen, deren Reproduktion und Reproduktionsursachen an den Nachkommen des untersuchten Individuums festzustellen sind.

(Fortsetzung folgt.)

## Über die Struktur des quergestreiften Muskels im ruhenden und tätigen Zustande und über seinen Aggregatzustand<sup>1)</sup>.

Vortrag, gehalten in der medicin. Sektion der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Kultur am 19. Oktober 1906 mit Demonstration der Apparate und Diapositive.

Von K. Hürthle.

Wer die Ursache der ungewöhnlich zahlreichen Widersprüche, welche in der Literatur über die Struktur des ruhenden und tätigen Muskels zu finden sind, aufzudecken versucht, der wird wohl bald auf den Gedanken kommen, dass die übliche Untersuchungsmethode, welche bei vielen anderen Geweben und Organen nützliche Dienste leistet, beim Muskel versage; denn wenn eine Reihe erprobter und zuverlässiger Forscher nach derselben oder nach ähnlichen Methoden zu widersprechenden Ergebnissen gelangt, so ist die größte Wahrscheinlichkeit vorhanden, dass die Ursache der Widersprüche in der Untersuchungsmethode zu suchen sei.

Von diesem Gesichtspunkte aus habe ich eine Methode auszubilden versucht, welche die übliche Fixierung und Färbung des Objekts vermeidet und die Struktur des frischen Muskels im ruhenden und tätigen Zustand festzustellen erlaubt: Die Methode der photographischen Momentaufnahme. Diese liegt seit längerer Zeit sozusagen in der Luft; man hat nur nötig festzustellen, ob die wohl ausgebildete Technik der Momentphotographie sich auch auf Objekte, die einer stärkeren mikroskopischen Vergrößerung bedürfen, ausdehnen lässt; die Möglichkeit der Gewinnung brauchbarer Bilder hängt von folgenden Faktoren ab:

1. von der spezifischen Intensität der verfügbaren Lichtquelle,
2. von der Stärke der angewandten Vergrößerung,
3. von der Geschwindigkeit des abzubildenden Objektes,
4. von den Ansprüchen an die Bildschärfe.

Von diesen Faktoren ist nur der dritte unveränderlich gegeben: Die Geschwindigkeit des bewegten Objektes.

Nimmt man als Objekt die überlebenden Fasern von *Hydro-*

1) Die ausführliche, durch Abbildungen belegte Darstellung des Inhalts wird im Laufe dieses Jahres erscheinen.

*philus*, deren Kontraktionswellen eine Geschwindigkeit von 0,1 mm pro Sekunde haben und verwendet eine lineare Vergrößerung von 200, bei welcher die Details der Muskelstruktur schon deutlich zu sehen sind, so beträgt die Geschwindigkeit des Bildes auf der photographischen Platte  $0,1 \cdot 200 = 20$  mm pro Sekunde. Lässt man ferner als Grenze der Schärfe des Bildes einen Undeutlichkeitskreis von 0,2 mm zu, so erhält man für die höchst zulässige Belichtungszeit einen Wert von  $\frac{0,2}{20} = 0,01$  Sek. Der Versuch hat

nun gezeigt, dass diese Zeit genügt, um im konzentrierten Sonnenlicht bei 200facher Vergrößerung, selbst bei Anwendung polarisierten Lichts eine ausreichende Belichtung empfindlicher Platten oder Films zu erzeugen. Die Versuche können allerdings nur zur Zeit der stärksten Sonnenstrahlung von Mai bis Juli zwischen 10 und 1 Uhr mittags bei klarer Atmosphäre angestellt werden.

Die ersten Versuche wurden mit Hilfe einer photographischen Camera von Zeiß mit angepasstem Rouleauverschluss noch im alten Institut ausgeführt. Im neuen Institut (1900) wurde die Camera beseitigt, indem der Projektionstisch für Mikrophotographie in einem verdunkelten Raume aufgestellt und das Bild direkt auf den Rouleau des Momentverschlusses projiziert wurde, der in geeigneter Entfernung auf einer festen Unterlage aufgestellt war. Man hatte so die Möglichkeit, das Bild der Faser beständig zu beobachten und im Moment des Ablaufs einer Kontraktionswelle die Aufnahme herzustellen.

In einem weiteren Stadium ging ich zur Herstellung von Momentbildern im polarisierten Licht über und endlich zur Gewinnung von Serienaufnahmen im gewöhnlichen und im polarisierten Licht mit Hilfe eines Kinematographen, welcher von Herrn Universitätsmechanikus Albrecht in Tübingen hergestellt wurde und sich von den im Handel befindlichen vor allem dadurch unterscheidet, dass er Aufnahmen im Format von  $8 \times 8$  cm herzustellen gestattet. Die Zahl der Aufnahmen kann aber nicht viel über 6 pro Sekunde gesteigert werden.

Über die Auswahl des Untersuchungsobjektes sei folgendes bemerkt. Nachdem ich vergebens versucht hatte, isolierte Fasern von Kaltblütermuskeln durch elektrische oder chemische Reize in Kontraktion zu versetzen, kehrte ich zu dem in der Muskelhistologie bekanntesten Objekt, den Hydrophilusmuskeln, zurück, welche nach der Entfernung aus dem Körper noch Kontraktionserscheinungen in Form von Wellen zeigen, die von Zeit zu Zeit spontan über die Faser ablaufen. Dieser vitale Prozess wird allerdings durch die Isolierung der Fasern, welche zur Gewinnung brauchbarer Photogramme unerlässlich ist, stark geschädigt, und es ist sehr viel Geduld nötig, um gute Präparate zu bekommen.

Es wäre daher in mehrfacher Hinsicht von großem Vorteil gewesen, Objekte ausfindig zu machen, welche schon innerhalb des lebenden Körpers isolierte, zur photographischen Abbildung ohne weiteres geeignete Muskelfasern besitzen. Ein solches Objekt ist z. B. die wegen ihrer Durchsichtigkeit berühmte *Corethra*-Larve. Allein die damit angestellten, im übrigen gelungenen Versuche zeigten bei 200facher Vergrößerung eine so geringe Höhe der Querstreifen, dass Einzelheiten nicht mit Sicherheit festzustellen sind. Aus diesem Grunde sind meine Untersuchungen auf *Hydrophilus* beschränkt. Wenn wir auch nicht annehmen dürfen, dass das an diesen Fasern auftretende Wellenspiel mit dem Kontraktionsvorgang der Muskeln im lebenden Tiere identisch ist, so ist doch keine Frage, dass es der Ausdruck eines vitalen Prozesses ist, der uns zur Annahme berechtigt, dass wir lebensfähige Muskeln vor uns haben und dass die Einzelheiten der Struktur, welche wir an diesen Fasern wahrnehmen, sich von den im lebenden Körper vorhandenen nicht oder nicht wesentlich unterscheiden.

Die an den Photogrammen der lebenden Fasern erkennbare Struktur lässt sich am einfachsten und anschaulichsten beschreiben, wenn man von einem Schema ausgeht, welches die wesentlichen Bestandteile der Faser in einer von den meisten Autoren anerkannten Anordnung zeigt:

Der Inhalt der elastischen Hülle der Faser, des Sarkolemm, besteht, von den Kernen abgesehen, aus einer plasmatischen Substanz, dem Sarkoplasma, in welches der Länge nach sehr dünne Fäden einer andersartigen Substanz, die sogen. Fibrillen, eingelagert sind; sie unterscheiden sich von der plasmatischen Substanz durch stärkere Lichtbrechung im gewöhnlichen, durch Doppelbrechung im polarisierten Licht, haben aber noch das Besondere, dass sie nicht durchweg gleichartig, sondern selbst wieder aus zwei optisch verschiedenen Teilen zusammengesetzt sind, die regelmäßig miteinander abwechseln, nämlich aus längeren Teilen stärker, bezw. doppeltbrechender Substanz und kürzeren, weniger stark bezw. einfach brechender Substanz.

Auf dem Querschnitt betrachtet müssten demnach die Fibrillen als Punkte oder kleine Kreise innerhalb des homogenen Sarkoplasmas zum Vorschein kommen.

Bei der Einlagerung der Fibrillen in die plasmatische Substanz zeigt sich die weitere, schwer verständliche Erscheinung, dass die doppeltbrechenden Abschnitte der Fibrillen mit denen der Nachbarfibrillen jeweils in Ebenen liegen, welche senkrecht auf der Längsachse der Faser stehen; desgleichen die einfach brechenden Abschnitte.

Durch diese Art der Lagerung entsteht das wichtigste histologische Merkmal der Skelettmuskelfaser: die Querstreifung, bestehend in dem regelmäßigen Wechsel der stark, im polarisierten Licht doppelbrechenden Schichten Q und der schwächer bzw. einfach brechenden Schichten J.

Die Muskelfaser ist also in zwei aufeinander senkrechten Richtungen gegliedert:

1. Der Länge nach, wodurch die Faser in Fibrillen zerfällt,
2. der Quere nach, wodurch sie in Scheiben zerfällt.

Vergleichen wir nun das Schema mit der Wirklichkeit, so müssen wir aus der großen Zahl der mannigfaltigen uns hier entgegentretenden Bilder zunächst diejenigen zur Betrachtung auswählen, welche von den ruhenden Abschnitten ganz frischer Fasern mit wohlausgebildeten Kontraktionswellen herrühren.

Ferner ist es zweckmäßig, bei der Beschreibung vom Bilde auszugehen, welches die Fasern im polarisierten Licht zwischen gekreuzten *Nikols* zeigen, weil dieses einfacher ist als das im natürlichen Licht erzeugte; denn im polarisierten Licht kommen nur die doppelbrechenden Elemente zur Abbildung, während die einfach brechenden Teile ausgelöscht sind. An diesen Bildern wollen wir zunächst die im Schema geforderte Gliederung in der Längs- und in der Querrichtung aufsuchen.

Für die Präexistenz der Fibrillen in der lebenden Faser spricht zunächst die an den Bildern meist deutlich sichtbare Längsstreifung: die hellen Scheiben Q der doppelbrechenden Substanz sind durch feine dunkle Linien in Stäbchen gespalten; diese dunklen Linien sind allerdings nicht ganz regelmäßig auf den Querscheiben verteilt (die Stäbchen also nicht überall gleich dick) und verschwinden an der einfach brechenden Substanz. Dass wir uns aber doch die Fibrillen in Form von feinsten Faden durch die Faser verlaufend zu denken haben, dafür sprechen folgende weitere Befunde:

1. In frisch präparierten Muskeln trifft man bisweilen kontraktionsfähige Fasern, in welchen die Querstreifung undeutlich oder verschwunden, die Längsstreifung aber mit um so größerer Deutlichkeit sichtbar ist. In diesen Bildern erscheinen die Fibrillen als homogene, durchweg doppelbrechende, auf große Strecken deutliche, parallel gelagerte Faden.

2. Bei den braunen Flügelmuskeln der Insekten, welche den Gliedermuskeln prinzipiell gleich gebaut sind, zerfällt auch die frische Faser beim Zerzupfen mit Nadeln leicht in Fibrillen.

3. Aber auch an Wirbeltiermuskeln kann man unter Umständen etwas ähnliches beobachten. Cohnheim gibt nämlich an, dass ihm der Versuch, Längsschnitte aus gefrorenen Muskeln herzustellen, misslungen sei, weil sich aus der auftauenden Fläche gewulstete Massen hervor- und durcheinander schieben.

4. Dass man bei geeigneter Fixierung aus allen Muskeln Fibrillen isolieren kann, ist bekannt; dass sie auch auf dem Querschnitt nachweisbar sind, soll unten gezeigt werden; doch möchte ich dem an fixierten Präparaten erhobenen Befunden keine entscheidende Bedeutung beimessen, glaube aber, dass die an frischen Fasern gewonnenen Beobachtungen als Beweis für die Präexistenz der Fibrillen genügen.

Dieses Ergebnis verlangt, dass wir uns die Fibrillen der lebenden Fasern durch eine von ihnen verschiedene Substanz (Sarkoplasma) getrennt vorstellen, wie es das Schema vorschreibt.

Die Querstreifung: Die im Schema gemachte Annahme, dass die gleichnamigen Abschnitte der Fibrillen jeweils in einer zur Längsachse senkrechten Ebene liegen, finden wir an der lebenden Faser vollkommen bestätigt. An denjenigen Fasern, welche die stärksten Kontraktionswellen zeigen, ist die dadurch entstehende Querstreifung sehr einfach, nämlich derart, dass hohe doppelbrechende Schichten (Q) mit sehr niederen, einfach brechenden (J) abwechseln. Der Quotient  $\frac{J}{Q}$  ist im Mittel 0,2. Dabei erscheinen die Stäbchen der Schicht Q meist homogen.

Halten wir die geschilderten Befunde mit unserem Schema zusammen, so müssen wir die Übereinstimmung als eine sehr gute bezeichnen: Den wesentlichen Teil der Faser bilden feinste fadenförmige Gebilde, die regelmäßig aus zwei optisch verschiedenen Abschnitten zusammengesetzt sind. Aus der oben erwähnten Tatsache, dass die Fibrillen der ganzen Länge nach doppelbrechend werden können, müssen wir aber schließen, dass diese Abschnitte nicht fest gegeneinander abgegrenzte Gebilde darstellen, sondern Modifikationen derselben Substanz, die mit inneren Zuständen des Muskels wechseln und ineinander übergehen können, eine Meinung, die schon von Kölliker ausgesprochen worden ist.

Die Übereinstimmung erstreckt sich aber nicht auf alle frisch untersuchten Fasern; bei vielen findet man mehr oder weniger starke Abweichungen; die geringste besteht darin, dass die die Scheibe Q bildenden Stäbchen nicht mehr homogen erscheinen, sondern 2–3 perlenartige Anschwellungen zeigen. Häufig wird das Bild dadurch etwas komplizierter, dass die am Ende des Stäbchens sitzende Perle in die einfach brechende Schicht J hereingerückt erscheint; die Zwischenschicht Z der Autoren hat sich gebildet.

In ganz seltenen Fällen endlich findet man diese Zwischenschicht noch von den Stäbchen Q durch eine niedere, schwach doppelbrechende Schicht getrennt: die Nebenscheibe der Autoren.

Als weitere Abweichungen vom Schema seien genannt: Der Verlust der Längs- oder der Querstreifung bei Fasern, welche

noch Kontraktionswellen zeigen, wenn auch weniger kräftige und in unregelmäßiger Weise verlaufende.

Den Verlust der Längsstreifung sieht man am häufigsten an Fasern, an welchen die die Schicht Q bildenden Stäbchen die genannten perlenartigen Anschwellungen zeigen; diese Perlen sind dann zu Querlinien verschmolzen, so dass die Schicht Q aus drei parallelen doppelbrechenden Linien besteht.

Bei dem schon oben erwähnten Verlust der Querstreifung ist die Längsstreifung immer sehr deutlich; so dass solche Fasern als Beweis für die Präexistenz der Fibrillen angeführt werden konnten.

Mit diesen Änderungen des typischen Bildes geht regelmäßig eine relative Änderung der Höhen der Schichten Q und J einher. Während der Quotient  $\frac{J}{Q}$  an den Fasern, welche mit dem Schema übereinstimmen, 0,2 beträgt, wächst er an den abweichenden Fasern bis auf 1,0 und darüber.

In diesen Erscheinungen zeigt sich die große Labilität in der Struktur der überlebenden Fasern, welche auch schon von anderen Autoren hervorgehoben worden ist.

Sucht man sich nun Rechenschaft darüber zu geben, unter welchen Umständen das eine oder andere der verschiedenen Bilder entsteht, so lässt sich folgendes darüber aussagen: Betrachtet man die Lebhaftigkeit der Wellenbildung als Maßstab für die inneren Zustände der Muskelfasern der Art, dass man in denjenigen Fasern, welche das lebhafteste Wellenspiel zeigen, einen dem normalen nahekommenen inneren Zustand annimmt, die abnehmende Intensität des Wellenspiels aber als Absterbeerscheinung betrachtet, so lassen sich die verschiedenen Bilder der Fasern im Ruhezustand folgendermaßen gruppieren: Beim lebhaftesten Wellenspiel finden wir die einfachste Form der Querstreifung; bei abnehmender Stärke der Wellen zeigt sich die Inhomogenität der Stäbchen Q und bisweilen die Zwischenschicht Z. Eine Nebenscheibe habe ich an Fasern mit Kontraktionswellen überhaupt nicht gesehen, sondern nur nach Zusatz von sogen. Konservierungsflüssigkeiten zu frischen Fasern. Außerdem war die Zwischenschicht Z nach starker künstlicher Dehnung der Faser zu beobachten, doch ist unsicher, wie viel in diesem Fall auf den Einfluss der Dehnung, wie viel auf den der Zeit und der Präparation zurückzuführen ist.

Die bisher mitgeteilten Befunde sind bei der Beobachtung der Fasern im polarisierten Licht zwischen gekreuzten *Nikols* erhoben; sie lassen sich aber in allen wesentlichen Punkten bei der Untersuchung im gewöhnlichen Licht bestätigen, nur liefert hier auch die Schicht J ein Bild, welches als homogener oder gekörnter Querstreifen erscheint.

Meine Untersuchungen über den Kontraktionsvorgang sind ausschließlich an den spontan auftretenden Muskelwellen von *Hydrophilus*-Fasern angestellt. Diese Wellen haben eine wechselnde Höhe, umfassen gleichzeitig 10—60 Scheiben und zeigen eine Fortpflanzungsgeschwindigkeit, die, mit Hilfe der kinematographischen Aufnahmen gemessen, einen mittleren Wert von 0,1 mm Sek. hat.

Die augenfälligste Strukturänderung, welche diese Wellen zeigen, besteht darin, dass die Höhe der Muskelscheiben abnimmt und die Querstreifung trotz der Abnahme der Fachhöhen deutlicher wird, und zwar sowohl im polarisierten als im gewöhnlichen Licht. In keiner Phase der Kontraktion ist ein sogen. Umkehrungsstadium zu sehen, in welchem die Querstreifung verschwände.

Das Deutlicherwerden der Querstreifung ist auf zwei Ursachen zurückzuführen:

1. Auf eine Festigung im inneren Gefüge der Scheiben, auf welche wir aus folgender Erscheinung schließen müssen: Im ruhenden Abschnitt sind die Querscheiben häufig nicht vollkommen eben und stehen auch nicht immer senkrecht auf der Verkürzungsrichtung der Faser. Mit dem Eintritt der Kontraktion aber bilden die Scheiben ebene Flächen, die senkrecht zur Verkürzungsrichtung stehen. Dadurch werden sie parallel zur optischen Achse gestellt und die Querstreifung deutlicher.

2. Noch mehr wird dies bewirkt durch die Änderungen in der Struktur und in der relativen Höhe der Schichten:

Die Änderung der Struktur besteht darin, dass die Stäbchen der doppelbrechenden Schichten Q kürzer und dicker werden. Dabei bleibt die Längsstreifung in den meisten Fällen erhalten, in manchen Fällen wird sie undeutlich, selten bis zum Verschwinden. Die einfach brechenden Schichten J der ruhenden Faser werden bei der Kontraktion im gewöhnlichen Licht untersucht homogen und stark glänzend und führen nun den Namen Kontraktionsstreifen C; die verkürzte doppelbrechende Schicht wird mit  $Q_1$  bezeichnet.

Wichtig ist nun die mit der Kontraktion eintretende Änderung der relativen Schichtenhöhe, welche darin besteht, dass die Höhe der doppelbrechenden Schicht ab-, die der einfach brechenden aber zunimmt. An wohlausgebildeten Wellen sind nämlich durchschnittlich die Quotienten

$$\frac{Q_1}{Q} = 0,4; \quad \frac{C}{J} = 1,2.$$

Andere Werte findet man bei den seichten Wellen absterbender Fasern, in deren ruhendem Teil, wie oben erwähnt, die einfach brechende Schicht J relativ hoch geworden ist: Hier erfolgt die Höhenabnahme mehr auf Kosten der einfach brechenden als der doppelbrechenden Substanz, so dass die obigen Quotienten etwa folgende Werte annehmen:  $\frac{Q_1}{Q} = 0,9; \quad \frac{C}{J} = 0,5.$

Interessant ist ferner die Beobachtung der oben genannten atypischen Fasern, welche im Ruhezustande der Querstreifung entbehren; auch über solche sieht man gelegentlich Kontraktionswellen ablaufen. In den meisten Fällen tritt dann im Muskelbauch die vorher fehlende Querstreifung ein und die Höhen der Scheiben sind etwa dieselben wie bei normalen Fasern; manchmal trifft man hier eine auffallend enge Querstreifung. Es kommt aber auch vor, dass bei diesen atypischen Fasern selbst im Wellenbauch eine Querstreifung nicht auftritt, sondern nur die Längsstreifung durch alle Phasen der Kontraktion erhalten bleibt: eine, wenn auch abnorme, so doch für die Beurteilung der Vorgänge im Muskel nicht unwichtige Erscheinung.

Fassen wir das Wesentliche der an den typischen Fasern beobachteten Erscheinungen zusammen, so besteht der Kontraktionsvorgang in einer weitgehenden Veränderung der Zusammensetzung und räumlichen Verteilung der optisch verschiedenen Massen des Sarkolemminalhalts. Das Volum der doppelbrechenden Substanz scheint ab-, das der einfach brechenden zuzunehmen (berechnet unter der Voraussetzung, dass der Faserquerschnitt im ruhenden und kontrahierten Teil zylindrisch sei). Genaue Messungen der Volumina lassen sich indessen nicht anstellen, einerseits, weil jene Voraussetzung kaum je genau erfüllt sein dürfte, andererseits, weil wir etwa eintretende Verschiebungen der optisch verschiedenen Substanzen nicht kennen. So z. B. lässt sich aus den vorliegenden Bildern nicht entnehmen, ob die Verwandlungen nur in den Fibrillen vor sich gehen und das Sarkoplasma jeweils nur die neuen Formen der Zwischenräume ausfüllt, oder ob es sich aktiv an der Formänderung beteiligt, indem es Verbindungen mit den Fibrillen oder Abschnitten derselben eingeht oder von ihnen aufgenommen wird.

Diese und ähnliche Fragen lassen sich mit den vorliegenden Objekten und Methoden nicht entscheiden. Ich habe mich daher entschlossen, Untersuchungen an Querschnitten vorzunehmen und zu diesem Zweck auch fixiertes Material zu benützen, obwohl dies ursprünglich nicht im Plane der Arbeit lag.

---

Die Durchsicht der Literatur über die Struktur der Muskelfaser zeigt, dass nicht allein zwischen verschiedenen Autoren die Widersprüche zahlreich und auffallend stark sind, sondern dass auch derselbe Autor mit derselben Methode in vielen Fällen verschiedene und widersprechende Ergebnisse erhält. Als Beleg führe ich einige Beispiele an aus den Arbeiten eines unserer angesehensten Autoren, nämlich Rollet's:

1. Bei der Fixierung der Muskeln in Alkohol erhält man gewöhnlich einen Zerfall der Faser in Fibrillen, bisweilen



- aber auch in Scheiben; der Erfolg ist nicht vorher zu sehen und hängt nicht von der Stärke des Alkohols ab.
2. Beim Scheibenzerfall in Alkohol teilt sich die Faser nicht stets in derselben Schichte, vielmehr unterscheidet Rollet drei Arten des Scheibenzerfalls.
  3. Auch beim Scheibenzerfall unter Säurewirkung treten zwei verschiedene Formen auf, deren Eintritt sich nicht vorherzusagen lässt.
  4. Das Vorhandensein oder Fehlen der sogen. Nebenscheiben ist einem großen und anscheinend ganz regellosen Wechsel unterworfen.
  5. Ähnlich steht es mit der Hensen'schen Linie.
  6. Ebenso mit dem Auftreten der Festons (Runzeln des Sarkolemm).
  7. Bei der Vergoldung der Fasern färben sich meistens die Muskelsälchen weiß, das Sarkoplasma rot; bisweilen aber ist die Färbung gerade umgekehrt, so dass sich die Bilder wie Positiv und Negativ zu einander verhalten, und zwar kommen solche Bilder nebeneinander im gleichen Muskelstückchen vor!
  8. Selbst an der kontrahierten Faser, die eine weit weniger wechselnde Struktur zeigt als die ruhende, kann der nach einer Methode erhobene Befund durch eine andere in sein Gegenteil verwandelt werden: So erscheinen die Kontraktionsstreifen C in der Regel als „glatte dunkle Streifen, an welchen auch mit den stärksten Vergrößerungen keine Längsstreifung zu entdecken ist“. „Die Homogenisierung der Streifen C ist aber nur eine scheinbare“; denn Säurebilder zeigen, „dass der Zusammenhang der Sarkoplasma-masse in allen Phasen der Kontraktion durch die arimeta-bolen Schichten hindurch in typischer Weise erhalten bleibt“.

Welche Methode gibt nun das richtige Bild, diejenige, welche mehr Einzelheiten liefert oder die andere? Wie soll man hier zu einer Entscheidung und zu einer klaren Vorstellung kommen?

Der einzig mögliche Weg scheint im Vergleich der fixierten Faser mit der überlebenden zu bestehen: Nur diejenige Fixierungsmethode ist brauchbar, welche der überlebenden Faser ähnliche Bilder liefert. Das missliche besteht aber darin, dass dieselbe Methode bald übereinstimmende, bald abweichende Bilder liefert, so dass nichts übrig bleibt, als eine Auswahl unter den nach derselben Methode hergestellten Präparaten zu treffen. Ferner kann ein Vergleich der fixierten mit der frischen Faser nur in der Längensicht durchgeführt werden, da von der lebenden Faser Querschnitte nicht herzustellen sind. Es wird zwar angegeben, dass man an der frischen Faser den optischen Querschnitt be-

obachten könne, ich habe aber auf diese Weise keine Bilder von genügender Schärfe erhalten. Kommt es daher, wie im vorliegenden Fall, wesentlich auf die Untersuchung des Querschnittes an, so muss doch beim Vergleich der Umweg über den Längsschnitt genommen und es dürfen Querschnittsbilder nur dann als brauchbar angesehen werden, wenn die Längsschnittsbilder derselben Fasern mit denen der frischen im wesentlichen übereinstimmen.

Bei der Auswahl der Methoden beschränkte ich mich nach Erprobung verschiedener auf die einfachsten: Fixierung in Alkohol und Färbung mit Hämatoxylin.

Da das polarisierte Licht an ungefärbten Präparaten das beste Hilfsmittel zur Differenzierung der Bestandteile auf dem Längsschnitt ist und das Hämatoxylin die doppelbrechenden Teile der ruhenden Faser färbt, so entsteht die wichtige Frage, ob Doppelbrechung und Färbbarkeit einander stets parallel gehen; sie ist für die Untersuchung des Querschnittes wichtig, weil auf diesem der polarisierte Lichtstrahl keine Differenzierung hervorbringt. Leider ist diese Frage nicht einfach zu beantworten; nach meiner Erfahrung ist an denjenigen fixierten Fasern, welche in ihrem Bau mit der typischen überlebenden übereinstimmen, die doppelbrechende Substanz sowohl im Stadium der Ruhe, als auch der Kontraktion in Hämatoxylin färbbar. Weicht dagegen die fixierte Faser in ihrer Struktur von der typischen ab, z. B. durch Auftreten von Nebenseiben, einer Körnerschicht, einem Übergangsstadium u. dgl., so unterscheidet sich das gefärbte Bild wesentlich von dem im polarisierten Licht entstehenden.

Eine fixierte Muskelfaser ist nun unter allen Umständen, auch wenn ihr Bild mit dem der überlebenden im wesentlichen übereinstimmt, von dieser auf den ersten Blick zu unterscheiden; an der fixierten heben sich die Fibrillen weit schärfer gegen das Sarkoplasma ab als dies an der lebenden der Fall ist, ein Unterschied, der auch schon von anderen Autoren hervorgehoben worden ist; im übrigen können die Bilder im wesentlichen übereinstimmen, abgesehen davon, dass bei der fixierten Faser die Höhe der einfach brechenden Schicht  $J$  stets etwas größer ist als an der typischen, frischen; diese Abweichung kann so weit gehen, dass der Quotient  $\frac{J}{Q} = 1$  wird, während er an der überlebenden Faser  $= 0,2$ , höchstens  $0,3$  ist.

Die häufigste Abweichung vom Bild der überlebenden Faser, welche ich an fixierten gesehen habe, besteht darin, dass zwischen je zwei Schichten  $Q$  eine Körnerschicht auftritt, die an Höhe der Schicht  $Q$  gleich ist oder sie etwas übertrifft; sie entsteht dadurch, dass in den Fibrillen zwischen den Schichten  $Q$  schwach doppelbrechende, aber stark färbbare Punkte auftreten, welche in den

einzelnen Fibrillen nicht genau dieselbe Höhe haben; manchmal aber sind diese Körner so verteilt, dass das Bild der Zwischen- und Nebenscheiben entsteht.

Zur Untersuchung der Struktur kontrahierter Fasern habe ich z. T. die in fixierten Muskeln ab und zu vorkommenden Kontraktionswellen benützt, teils Muskeln, welche während eines künstlichen Tetanus mit Alkohol fixiert waren. In beiden Fällen fand ich verschiedene Bilder, die ich als die der typischen und der atypischen Kontraktion unterscheiden will: Die typischen stimmen in ihrem Bau mit den Kontraktionswellen der überlebenden Fasern überein; die doppelbrechende Schicht Q ist breiter und niedriger geworden und hat ihre Färbbarkeit behalten; die einfach brechende Schicht ist gleichfalls etwas niedriger und nicht färbbar. Hierin liegt allerdings ein Unterschied gegen die überlebende Faser, in welcher die einfach brechende Substanz bei der Kontraktion höher wird.

Die atypische Form der Kontraktion findet sich bei den Fasern mit Körnerschicht: Diese verschmilzt der Quere nach zu einem homogenen stark färbbarem Streifen, während die zwischenliegende Schicht Q niedriger wird und ihre Färbbarkeit verliert.

Kurz erwähnen will ich noch, dass die Kerne, welche in den erschlafften Teilen der Faser länglich sind, mit der langen Achse in der Verkürzungsrichtung, an den kontrahierten Stellen rund oder platt werden mit der langen Achse in der Querrichtung. Die Frage, ob diese Veränderung auf einem aktiven oder passiven Vorgang beruht, lässt sich nicht kurz beantworten und soll daher hier nicht erörtert werden.

Der Vergleich der fixierten mit der überlebenden Faser führt also zu dem Ergebnis, dass die Fibrillen bei der Fixierung nicht verschmelzen, sondern im Gegenteil schärfer gegen das Sarkoplasma differenziert erscheinen, als in der frischen Faser. Wählt man nun unter den fixierten Präparaten solche Muskeln aus, welche in der Längensicht im wesentlichen mit den frischen übereinstimmen, so ist man zu der Annahme berechtigt, dass auch ihre Querschnittsbilder von denen der lebenden Fasern nicht wesentlich abweichen.

Auf solchen Querschnitten erscheinen nun die Fibrillen als gefärbte einzeln sichtbare Punkte, welche durch eine homogene nicht färbbare Substanz voneinander getrennt sind; die Differenzierung der Fibrillenquerschnitte ist eine so scharfe, dass eine Zählung derselben möglich ist. Dabei ergibt sich, dass auf den Quadratmillimeter  $\frac{1}{2}$  bis 1 Million Fibrillen kommt (bei den braunen Flügelmuskeln von *Hydrophilus* nur etwa 200). Auffallend ist an den Bildern der Mangel der Cohnheim'schen Felder.

Nach der Schilderung Cohnheim's sieht man auf dem Querschnitt scharfkantige, polygonale Felder, welche durch sehr feine

gerade Linien begrenzt sind und nirgends auch nur eine abgerundete Ecke zeigen. Solche Bilder hat Cohnheim durch Herstellung von Querschnitten aus frischen gefrorenen Muskeln erhalten, welche er in verschiedenen Salzlösungen, die bis zu 4% des Salzes enthielten, oder auch in destilliertem Wasser auftaute. Da nun bekannt ist, dass frische Muskeln durch Zusatz von Salzlösungen, selbst von isotonischen, ganz wesentlich in ihrer Struktur beeinflusst werden, so ist nicht wahrscheinlich, dass die Cohnheim'schen Querschnitte mit denen der lebenden Fasern übereinstimmen. Ausserdem hat Kölliker nachgewiesen, „dass die Cohnheim'sche Mosaik am ganz frischen nicht befeuchteten Muskelquerschnitte beim Frosche nicht sichtbar ist.“ Die Cohnheim'schen Felder entstehen also bei der Einwirkung von Reagentien auf den natürlichen Muskelquerschnitt, ihre Präexistenz in der lebenden Faser ist nicht erwiesen. Dazu kommt, dass die späteren Autoren die Cohnheim'schen Felder wesentlich anders abbilden und schildern als Cohnheim selbst; so sind sie bei Rollet nicht eckige, sondern runde Felder, die nicht durch feine Linien, sondern durch breite Sarkoplasmastränge voneinander getrennt sind.

Ein weiterer, im Bilde der Cohnheim'schen Felder auftretender Missstand besteht darin, dass man sich dieselben aus Fibrillen zusammengesetzt vorstellen muss, dass in den Feldern selbst aber „auch bei den stärksten Vergrößerungen keine weitere Differenzierung wahrzunehmen“ ist.

Bei meinen Bildern sind dagegen Längs- und Querschnitt in guter Übereinstimmung. Es erscheint mir daher die Annahme nicht haltbar zu sein, dass die Fibrillen im Muskel zu Bündeln, den sogen. Muskelsäulchen vereinigt liegen, welche auf dem Querschnitt als Cohnheim'sche Felder zum Vorschein kommen sollen; vielmehr stelle ich mir die Fibrillen im ruhenden Muskel gleichmäßig im Sarkoplasma verteilt vor.

Nun finden sich allerdings in meinen Querschnitten auch Bilder, welche den Cohnheim'schen Feldern des Rollet'schen Typus ähnlich sind, aber nicht in den Fasern ruhender Muskeln. Untersucht man nämlich Muskeln, welche während eines künstlichen Tetanus fixiert worden sind, so zeigt ihr Längsschnitt Bilder, welche teils ruhenden teils kontrahierten Fasern entsprechen, teils mehr oder weniger atypische, im lebenden Muskel nicht zu beobachtende Übergangsformen darstellen. An den Querschnitten solcher Präparate findet man nun verschiedenartige Bilder, deren Deutung insofern etwas willkürliches hat, als es nicht möglich ist, die einen bestimmten Querschnitt liefernde Faser auf dem Längsschnitt wieder aufzufinden.

Die stärkste Abweichung vom Querschnitt der ruhenden Faser besteht darin, dass die färbbare Substanz nicht mehr in Form ein-

zelter Punkte in der ungefärbten verteilt ist, sondern dass sie eine zusammenhängende, den Leberzellenbalken vergleichbare Masse bildet, in welcher kleinere, rundliche oder längliche Inseln ungefärbter Substanz, welche den Blutkapillaren der Leber entsprechen würde, regelmäßig verstreut liegen. Die gefärbten Balken sind wahrscheinlich durch Verschmelzung der Fibrillen entstanden: denn gewöhnlich findet man im gleichen Querschnitt eine Reihe von anderen Bildern, welche Übergänge zwischen den beschriebenen darstellen; zu diesen rechne ich zunächst den Rollet'schen Typus der Cohnheim'schen Felder, der dadurch entsteht, dass 4—6 Fibrillen sich zusammenlegen und soweit verschmelzen, dass man eben noch die Zusammensetzung des Feldes aus einzelnen Fibrillen erkennen kann. Ein weiteres Übergangsstadium besteht darin, dass eine Anzahl von Fibrillengruppen oder Feldern sich wieder zu unregelmäßig geschwungenen Linien oder Balken verbindet, wobei die Masse der färbbaren Substanz zu-, die der ungefärbten abnimmt.

Da sich solche Bilder nur auf Querschnitten kontrahierter Fasern finden, so ist die wahrscheinlichste Deutung die folgende: bei der Kontraktion ändert sich die räumliche Beziehung zwischen Fibrillen und Sarkoplasma derart, dass die Zwischenräume zwischen den Fibrillen abnehmen, mitunter bis zur Verschmelzung der letzteren. Ob die Annäherung der Fibrillen nur durch eine Verdickung der doppelbrechenden Substanz entsteht unter gleichzeitiger Verdrängung von Sarkoplasma in die einfach brechende Schicht oder auf einer Volumvermehrung der doppelbrechenden Substanz durch Aufnahme von Flüssigkeit aus der Umgebung, lässt sich vorläufig nicht entscheiden.

Viel schwerer zu beurteilen ist das Verhalten der einfach brechenden Substanz, welche auf Grund der Längsschnittsbilder keine Verkürzung, sondern im Gegenteil eine Vergrößerung der Schichtenhöhe zeigt. Zur Klärung der in dieser Schicht ablaufenden Vorgänge wäre erforderlich, Querschnitte herzustellen, welche ausschließlich diese Schicht, abgelöst von den angelagerten doppelt brechenden, enthielten. Das ist aber wohl technisch unmöglich. Man hat daher vorläufig keine Vorstellung, wie sich in dieser Schicht die Fibrillenglieder gegeneinander und gegen das umgebende Sarkoplasma verhalten.

Schließlich sei ausdrücklich bemerkt, dass man von den am fixierten Material gewonnenen Bildern trotz der oben genannten Kontrolle nicht den Grad der Naturtreue erwarten darf, wie bei den vom frischen Material stammenden, weil der Einfluss der Fixierung ein wechselnder ist; insbesondere haftet den Querschnitten eine gewisse Unsicherheit an, solange es nicht möglich ist, den

Querschnitt der fixierten Faser mit dem der lebenden zu vergleichen.

Soweit die histologischen Befunde.

Will man sich auf Grund derselben eine anschauliche Vorstellung von der Art des Gefüges verschaffen, so kommt man auf die Frage nach dem Aggregatzustand der kontraktile Substanz, welche bisher fast ausschließlich auf Grund theoretischer Vorstellungen über gewisse Eigenschaften des Muskelgewebes beantwortet worden ist. Ich will diese Darstellungen nicht vermehren, sondern hier nur einige Tatsachen besprechen, welche Anhaltspunkte zu Beurteilung der Frage enthalten:

1. Die berühmte Schilderung von Kühne, der eine lebende Nematode in einer Muskelfaser beobachten konnte, kann in verschiedener Weise gedeutet werden; ich sehe mit Henle und Engelmann das Wesentliche der Beobachtung darin, dass die Struktur der kontraktile Substanz durch die schwimmenden Bewegungen des Tieres nicht gestört wurde. Der nächstliegende Schluss auf den Aggregatzustand ist dann der, dass die Fibrillen feste elastische Fäden darstellen, welche durch die Bewegungen des Wurmes zur Seite gedrängt wurden und nach dem Aufhören der deformierenden Kraft in die Ruhelage zurückkehrten.

2. Ich selbst habe die fragliche Natur des Aggregatzustandes durch folgendes Experiment festzustellen versucht: Wenn die kontraktile Substanz flüssig ist, muss sie sich unter dem Einfluss der Schwere in der elastischen Hülle des Sarkolemm bei vertikaler Stellung senken. Nun kann allerdings die Senkung durch Kapillarkräfte verhindert werden, die in dem engen Lumen der Schläuche wirksam sind; könnte man die Schwerkraft steigern, so müsste man an einen Punkt kommen, an welchem die Kapillarkräfte durch die Schwerkraft überwunden werden und der Schlauchinhalt sich senkt. Ich habe nun in mehreren Versuchen die Schwerkraft durch die Zentrifugalkraft ersetzt, d. h. frische Muskeln auf eine Zentrifuge gebracht, welche pro Minute 1200 bis 1400 Umdrehungen macht und einen Durchmesser von 48 cm besitzt. In den Versuchen wurden die beiden Hinterbeine eines frisch getöteten Frosches in gespreizter Stellung auf ein Stäbchen gebunden und derart in die Zentrifuge gelegt, dass die Kraft auf das rechte und linke Bein in entgegengesetzter Richtung einwirkte. Nachdem sie in dieser Weise eine Viertelstunde lang der Zentrifugalkraft ausgesetzt waren, wurden sie mit Hilfe einer an der Zentrifuge angebrachten Vorrichtung mit Alkohol übergossen, ohne dass der Kreisel angehalten oder seine Geschwindigkeit verändert worden wäre. Nach einer weiteren halben Stunde wurde die Zentrifuge angehalten und die Muskeln, die inzwischen schon starr geworden waren, zur völligen

Erhärtung in frischen Alkohol gelegt. Bei der Präparation findet man keine Anhäufung der kontraktilen Substanz in den von der Achse des Kreisels entfernteren Teilen der Muskeln; macht man Querschnitte durch dieselben Muskeln des rechten und linken Beines, so sind diese in gleicher Entfernung von der Symphyse gleich. Die kontraktile Substanz widersteht also der in dem Kiesel herrschenden außerordentlich starken Zentrifugalkraft.

Auch dieser Versuch gibt keine endgültige Entscheidung; dies wäre nur der Fall, wenn er positiv ausgefallen wäre; dann müssten wir den Aggregatzustand als flüssig bezeichnen; beim negativen Ausfall des Versuchs kann man immer noch annehmen, dass die Zentrifugalkraft geringer war als die kapillaren Kräfte, welche die kontraktile Substanz im Sarkolemm Schlauch festhalten und kann die Entscheidung weiteren quantitativen Untersuchungen überlassen. Immerhin ist wichtig, dass durch eine Kraft, welche etwa den 400fachen Wert der Schwerkraft besitzt, die kontraktile Substanz im Sarkolemm Schlauch nicht aus ihrer Gleichgewichtslage verschoben wird.

3. Gegen den flüssigen Aggregatzustand scheint mir entschieden die folgende mikroskopische Beobachtung zu sprechen. Verletzt man bei der Präparation mit einem scharfen Instrument eine frische Faser, derart, dass etwa die Hälfte des Schlauches durchschnitten wird, so tritt vom Inhalt nichts aus; es verliert vielmehr nur die Faser auf der verletzten Hälfte ihre Struktur, während die andere Hälfte die normale Querstreifung behält (Photogramm).

Diese Tatsachen sind alle leicht zu verstehen, wenn man die Fibrillen als feste elastische Fäden betrachtet; immerhin bleibt auch dann noch manches unklar, vor allem die Bildung der Querscheiben durch die gleichnamigen Fibrillenglieder. Betrachtet man die Fibrillen als relativ selbständige Fäden, welche durch Sarkoplasma getrennt sind, so bleibt zur Erklärung der Einhaltung der gleichmäßigen Länge und der gesetzmäßigen Lage der einzelnen Glieder nur die auch von früheren Autoren schon aufgestellte Annahme von Querverbindungen übrig. Von tatsächlichen Belegen für diese Annahme kann angeführt werden: Die Sichtbarkeit von Querlinien in der einfach brechenden Schicht an überlebenden Fasern im gewöhnlichen Licht; desgleichen an fixierten Fasern; ferner die an letzteren häufig auftretenden sogen. Tomengewölbe des Sarkolemmis sowie die Möglichkeit, die einfach brechende Schicht in Form einer Querleiste durch Präparation darzustellen.

Der Annahme von Querverbindungen stellen sich aber auch Schwierigkeiten entgegen; hierher gehört die Tatsache, dass die Querstreifung an frischen Fasern auch im Ruhezustande verschwinden und wieder auftreten kann; ferner die von mir beobachtete Ver-

änderlichkeit der Fachhöhlen während des Absterbeprozesses beim Auftreten der Zwischen- und Nebenseiben.

Um diese und einige andere Tatsachen ohne Widerspruch in der Vorstellung zu vereinigen, scheint mir die Aufstellung eines neuen Begriffes unerlässlich: des Begriffes der funktionellen Verbindungen; darunter verstehe ich solche, welche mit bestimmten funktionellen Zuständen des Muskels auftreten und unter anderen verschwinden.

Mit diesem Begriff können wir die verschiedenen Bilder des ruhenden Muskels verstehen; noch mehr aber scheint mir seine Aufstellung gerechtfertigt bei Heranziehung der Bilder und Eigenschaften des kontrahierten Muskels: Die Verstärkung und Neubildung von Querverbindungen in diesem wird durch die Bilder der Längs- und der Querschnitte des Muskels gefordert, ferner durch den Verlust der Spaltbarkeit der Muskelfaser in der Längsrichtung an der kontrahierten Stelle. Nimmt man die funktionelle von Ad. Fick beobachtete Tatsache hinzu, dass die Kraftleistung des Muskels in der Querrichtung von derselben Größenordnung ist, wie in der Längsrichtung, so kommt man zur Vorstellung, dass beim Kontraktionsprozess eine bedeutende Festigung im Gefüge des Muskels in der Querrichtung auftritt.

Wenn nun die angeführten Tatsachen mehr für eine feste Struktur der kontraktile Substanz sprechen, so ist andererseits nicht zu verkennen, dass die außerordentliche Weichheit und Biegsamkeit der Muskelfasern den Begriff des festen Körpers im gewöhnlichen Sinne ausschließt und dass der lebende Muskel, als elastischer Strang betrachtet, einen Elastizitätsmodulus von so kleinem Wert besitzt, wie er bei leblosen Körpern nicht vorkommt. Ich glaube daher, dass es, so lange keine weiteren Tatsachen vorliegen, nicht ersprießlich ist, über die Alternative, ob fest oder flüssig, zu streiten, sondern dass es besser ist, sich mit dem Bescheid Brücke's zu begnügen: „Der Aggregatzustand des lebenden Muskels ist ein Geheimnis eigentümlicher Art“.

## Over de betrekking van het Bekken der Anthropoiden tot dat van den mensch.

Von Dr. med. J. van der Hoeven Leonhard,

Assistenten der Physiologie in Utrecht (Dissert.). (Autoreferat.)

Die Lehre der Statik, bekanntlich in Einklang mit der Architektur des Skeletts im allgemeinen, zeigt ihre Konsequenzen, wo die Skeletteile durch Änderung der natürlichen Lebensart, resp. Haltungswechsel, in geänderte Beziehung zueinander treten. Die Muskeln und Bänder entsprechen in vollkommener Weise den natürlichen Lebensverhältnissen und erläutern besonders die Be-



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [27](#)

Autor(en)/Author(s): Hürthle Karl

Artikel/Article: [Über die Struktur des quergestreiften Muskels im ruhenden und tätigen Zustande und über seinen Aggregatzustand. 112-127](#)