

- Cirincione, S., Über den gegenwärtigen Stand der Frage hinsichtlich der Genese des Glaskörpers. Arch. f. Augenheilkunde (Knapp u. Schweigger), Wiesbaden 1904. Vgl. auch Verhandl. d. anat. Ges. 17. Vers., Bd. 23, 1905, Ergänzungsheft.
- Franz, V., Zur Anatomie, Histologie und funktionellen Gestaltung des Selachierauges. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 40, 1905.
- Beobachtungen am lebenden Selachierauge. Jen. Zeitschr. Bd. 41, 1906.
- Bau des Eulenauges und Theorie des Teleskopauges. Biol. Centralbl. 1907.
- Hartlaub, Cl., Bericht über eine zoologische Studienreise nach Frankreich, Großbritannien und Norwegen. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen, N. F., Bd. 5, Abt. Helgoland, 1904.
- Nordisches Plankton.
- v. Helmholtz, H., Über die Akkommodation des menschlichen Auges. Graefe's Archiv I, 1855.
- Handb. d. physiol. Opt., 2, Aufl., Hamburg und Leipzig 1896.
- Hesse, R., Das Sehen der niederen Tiere. Erweiterte Bearbeitung eines auf der 79. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Dresden 1907 gehaltenen Vortrags. Jena, Gustav Fischer, 1908.
- v. Koelliker, A., Über die Entwicklung und Bedeutung des Glaskörpers. Z. f. wiss. Zool. Bd. 76, 1904 und Verh. d. anat. Ges. 17. Vers., Bd. 23, 1903, Ergänzungsheft.
- v. Lendenfeld, R., The radiating organs of the deep sea fishes. With an appendix on the structure of the bud-like organs of *Malthopsis spinulosa* Garman, by Emanuel Trojan. Report on an exploration etc. by the steamer „Albatross“, in Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College, Vol. XXX, Nr. 2, Cambridge 1905.
- Leuckart, R., Organologie des Auges, in: Graefe-Saemisch, Handb. d. ges. Augenheilkunde Bd. 2, Leipzig 1876.
- v. Pflugk, A., Über die Akkommodation des Auges der Taube, uebst Bemerkungen über die Akkommodation des Affen (*Macacus cynomolgus*) und des Menschen. Wiesbaden, J. F. Bergmann, 1906.
- Rabl, C., Über den Bau und die Entwicklung der Linse, II. Teil. Die Linse der Reptilien und Vögel. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 67, 1898.
- Über den Bau und die Entwicklung der Linse, III. Teil. Die Linse der Säugetiere, Rückblick und Schluss. Dasselbst Bd. 65, 1899.
- Schleich, G., Das Sehvermögen der höheren Tiere. Antrittsrede bei Übernahme der Professur f. Augenheilk. zu Tübingen 1896. Zitiert nach Rabl (1899).
- Schoen, L'Accommodation dans l'oeil humain. Arch. d'ophtalmol. Févr. 1901.
- v. Szily, A., Zur Glaskörperfrage. Anat. Anz. Bd. 64, 1904.
- Wolfrum, Zur Entwicklung der normalen Struktur des Glaskörpers. Graefe's Archiv f. Ophthalmol., Bd. 65, 1907.

---

## Die Arbeitsteilung der quergestreiften Muskulatur und die funktionelle Leistung der „flinken“ und „trägen“ Muskelfasern.

Von Prof. Dr. med. August Knoblauch.

Das Vorkommen verschieden stark gefärbter Muskeln in der Wirbeltierreihe ist längst bekannt und seit mehr als hundert Jahren von den Anatomen beschrieben worden. Krause (1) hat die topographische Verteilung der roten und blassen Skelettmuskeln des Kaninchens eingehend geschildert. Ranvier (2) hat das Ver-

dienst, darauf hingewiesen zu haben, dass rote und blasse Muskelfasern nicht nur zu größeren Faszikeln und Muskeln vereinigt wie beim Kaninchen, sondern auch in demselben Muskel innig miteinander gemischt vorkommen (Rochen, Zitterrochen). Er hat zuerst die Vermutung ausgesprochen, dass beide Arten quergestreifter Muskeln in der ganzen Wirbeltierreihe zu finden sein werden, und hat damit den Anstoß zu einer langen Reihe von Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Farbe, Struktur und Tätigkeit der quergestreiften Muskulatur gegeben. v. Grützner (3) hat Ranvier's Vermutung bestätigt, indem er bei Frosch und Kröte, bei verschiedenen Säugetieren und auch beim Menschen beide Faserarten nachwies. Die Muskulatur der Wirbellosen neben derjenigen der Wirbeltiere haben besonders Rollett (4), Knoll (5) u. a. in den Kreis eingehender vergleichend-anatomischer Untersuchungen einbezogen.

Gleichzeitig hat uns auch die experimentelle Physiologie zwei verschiedene Arten von quergestreiften Muskeln und Muskelfasern kennen gelehrt, die sich durch den Ablauf der Kontraktion bei elektrischer Reizung, durch ihr chemisches Verhalten und andere Eigenschaften ausreichend voneinander unterscheiden, und die als „träge“ und „flinke“ Fasern bezeichnet werden. Wiederum ist es Ranvier gewesen, der darauf hinwies, dass Tetanus an den roten Kaninchenmuskeln leichter zu erzielen ist als an den blassen, und dass die letzteren bei Tetanisierung schneller ermüden als die roten Muskeln. v. Grützner hat diesen Befund bestätigt und ihn dahin ergänzt, dass die der roten Muskulatur des Kaninchens entsprechenden „trüben“ Fasern des Froschsartorius sich langsamer zusammenziehen, nach Nervendurchschneidung später entarten und nicht so schnell ermüden als die „hellen“ Fasern desselben Muskels, die der blassen Kaninchenmuskulatur entsprechen. Rollett, Knoll u. a. haben analoge Verschiedenheiten im Ablauf der Zuckungen an der Muskulatur der niederen Tiere (Insekten, Mollusken etc.) festgestellt. v. Grützner (6) und sein Schüler Gleiss (7) haben ferner einwandfrei erwiesen, dass der blasse Muskel selbst bei geringerer Arbeitsleistung mehr Milchsäure produziert als der rote. Auch ist, wie von Rösner (8) festgestellt wurde, das Verhalten der beiden Muskelarten bei mechanischer Erregung des Nerven und Muskels ein verschiedenes. Die Perkussion des Nerven führt zu einer raschen Zuckung des blassen Muskels, während der rote Muskel ruhig bleibt. Im Gegensatz hierzu ist die direkte mechanische Erregbarkeit beim blassen Muskel schwach, beim roten stark und oft bis zur Wulstbildung gesteigert.

Vergleichend-histologische Untersuchungen haben indessen ergeben, dass die „roten“ Muskelfasern keineswegs immer, d. h. bei allen Tierarten, auch „träge“, die „blassen“ Fasern keineswegs

immer auch „flinke“ sind. Vielmehr sind die beiden physiologisch-differenten Arten der quergestreiften Muskelfasern weniger durch ihre Farbe charakterisiert als vielmehr vorwiegend durch verschiedene Dimensionen der Faserquerschnitte, verschiedenes Verhalten des Sarkoplasmas und der Muskelsäulchen zueinander und durch verschiedene Zahl und Stellung der Muskelkerne. Und zwar sind es bei den verschiedenen Tierarten keineswegs stets die gleichen charakteristischen Merkmale, welche die flinken von den trägen Muskelfasern unterscheiden. Bald treten vielmehr besonders auffällige Verschiedenheiten in der Anordnung des Sarkoplasmas und der Muskelsäulchen und zugleich in der verschiedenen Stellung der Kerne hervor — *Hydrophilus* und *Dytiscus* (Rollett) —; bald nur Unterschiede in der Dimension der Faserquerschnitte und in der reichlicheren oder spärlicheren Einlagerung feiner Körnchen in das Sarkoplasma — Frosch und Kröte, viele Warmblüter (v. Grützner), *Pecten* (Knoll) —; bald Kaliberunterschiede der Muskelfasern und Verschiedenheiten hinsichtlich der Zahl und Stellung der Muskelkerne — Kaninchen (Ranvier), Mensch (Arnold [9]).

So ist es unmöglich, für die flinken und trägen Muskelfasern präzise und einheitliche, für die sämtlichen Klassen und Arten der Wirbellosen und der Wirbeltiere zutreffende histologische Merkmale anzugeben. Im wesentlichen charakterisiert sich indessen — wenigstens in der Wirbeltierreihe — die träge Muskulatur durch feineres Kaliber der Faser, reichliche Einlagerung feiner Körnchen in das Sarkoplasma und dadurch bedingte deutliche Längsstreifung auf dem Längsschnitt und Trübung auf dem Querschnitt der Muskelfasern, häufig auch durch eine größere Zahl nicht ausschließlich randständiger, sondern auch innenständiger Muskelkerne — und, wenn sie in größeren Bündeln oder Muskeln vereinigt ist, durch die röttere Farbe (trübe, protoplasmareiche Muskelfaser, roter Muskel). Andererseits ist die flinke Muskelfaser charakterisiert durch ein dickeres Kaliber, spärliche Einlagerung von Körnchen in das Sarkoplasma, infolgedessen besonders deutliche Querstreifung auf dem Längsschnitt ohne wesentliche Trübung auf dem Querschnitt, häufig auch durch die geringe Zahl vorwiegend randständiger, dem Sarkolemm unmittelbar anliegender Kerne — und wenn zu größeren Faszikeln oder Muskeln vereinigt, durch die blässere Farbe (helle, protoplasmaarme Muskelfaser, heller, blasser, weißer Muskel).

Zur Beurteilung der funktionellen Leistung der flinken und trägen Muskelfasern empfiehlt es sich, eine Bewegung zu analysieren, die durch einen einzigen Muskel ausgeführt wird, welcher beide Faserarten in getrennten, mit dem bloßen Auge erkennbaren Bündeln enthält. Eine solche Bewegung ist das Schließen der Schalen bei bestimmten Muschelarten, die nur einen Schließ-

muskel besitzen (Monomyarier). Ein besonders geeignetes Objekt ist der Schließmuskel von *Pecten varius* L., einer Kammuschel aus dem Mittelmeere. Der Schließmuskel dieses Tieres setzt sich aus zwei scharf gesonderten Teilen zusammen, von denen der eine für das bloße Auge eine gelbliche oder gelblichgraue, der andere eine weiße Farbe hat. Der gelblichgraue Anteil des Muskels enthält, wie die histologischen Untersuchungen von Ihering's (10) und Knoll's (11) erwiesen haben, vorwiegend quergestreifte Fasern, während der weiße Anteil nur eine durch der Länge nach angeordnete, stärker lichtbrechende Teilchen bedingte Längsstreifung erkennen lässt. Die Fasern des gelblichgrauen Anteils des Muskels tragen also die histologischen Charaktere der flinken, die Fasern des weißen Anteils diejenigen der trägen Muskulatur. In Übereinstimmung hiermit stehen die Ergebnisse der elektrischen Reizung, die Knoll in exakter Weise ausgeführt hat. Isolierte Reizung des gelblichgrauen Anteils des Muskels — nach Durchschneidung des weißen Anteils — durch einzelne Schließungs- und Öffnungsschläge des induzierten Stromes führt zu einer deutlichen Kontraktion des Muskels, wobei die aufgezeichnete Zuckungskurve bei jeder Reizung einen steilen Anstieg und Abfall erkennen lässt. Bei rascher Folge von Stromschluss und Öffnung nehmen die Zuckungen an Intensität bald ab, und manchmal tritt nach solchen Reizungen eine sehr starke Erschlaffung des Muskels über das ursprüngliche Maß hinaus auf. Bei längerer Tetanisierung erfolgt in der Regel das Absinken der Kurve noch während der Fortdauer des Reizes. Es zeigt sich also, dass der gelblichgraue Anteil des Schließmuskels sowohl bei Reizung mit Einzelschlägen als auch namentlich bei tetanisierenden Reizen sehr schnell ermüdet.

Am weißen Anteil des Muskels dagegen — nach Durchschneidung des gelblichgrauen Anteils — erweisen sich Einzelschläge ganz wirkungslos. Die Verwendung starker tetanisierender Ströme führt dagegen zu einer sehr trägen, aber auch sehr lange, sogar über die Reizung hinaus anhaltenden und nur ganz allmählich nachlassenden Zusammenziehung des Muskels. Histologisch und bei faradischer Reizung erweist sich also der gelblichgraue Anteil des Schließmuskels bei *Pecten varius* L. als ein flinker Muskel, der weiße Anteil als ein träger Muskel.

Zu welchem Bewegungseffekt führt nun die Kontraktion des ganzen Muskels, zu welchem die isolierte Kontraktion eines jeden seiner beiden Anteile?

Das eigentümliche Schwimmen oder Springen von *Pecten* gehört zu den fesselndsten Beobachtungen, zu denen sich dem Beschauer der Seewasseraquarien Gelegenheit bietet. Plötzlich erhebt sich eine der am Boden ruhenden Muscheln, um durch rasch aufeinanderfolgende Schließungen der Schalen sich in unberechenbaren

Zickzacklinien durch das Wasser zu bewegen und dann nach mehreren Sekunden wieder auf dem Boden des Aquariums zur Ruhe zu gelangen.

Droht dem Tiere irgendeine Gefahr, so schließt es bei intaktem Muskel seine Schalen blitzschnell und hält sie lange Zeit anhaltend und fest geschlossen.

Nach Durchschneidung des weißen Anteils — isolierte Wirkung des gelblichgrauen Anteils (flinke Fasern) — schließt die Muschel auf äußere Reize ihre Schalen rasch, aber nur für wenige Minuten; nach Durchschneidung des gelblichgrauen Anteils — isolierte Wirkung des weißen Anteils (träge Fasern) — schließt sie auf Reize die Schalen nur sehr wenig und langsam, hält sie aber dann in der gewonnenen Stellung sehr fest (v. Ihering<sup>1)</sup>).

Die flinke Muskulatur leitet also die Bewegung ein; die träge Muskulatur setzt die eingeleitete Bewegung ausdauernd fort. Diese funktionelle Verschiedenheit der beiden Faserarten darf wohl auch für die Muskulatur der höheren Tiere und des Menschen angenommen werden, bei denen flinke und träge Fasern häufig miteinander vermengt in demselben Muskel verlaufen. Es zeigt sich also auch an der quergestreiften Muskulatur, deren funktionelle Leistung seither als eine einheitliche aufgefasst worden ist, das große biologische Grundgesetz der Arbeitsteilung.

Zu einer ähnlichen Auffassung ist offenbar Ranvier gekommen, indem er die hellen Muskeln als die Hauptmotoren, die roten als die Regulatoren der Bewegung in der Gleichgewichtslage betrachtet, während Ernst Meyer (13) und Krause die weißen Muskeln des Kaninchens für entartete Muskeln infolge von Domestikation (Züchtung und mangelhafte Bewegung) erklärt haben. Nahe kommt unserer Auffassung die Ansicht Knoll's, dass Muskeln, die andauernde Arbeitsleistungen zu verrichten haben, vorwiegend trübe, sarkoplasmareiche Fasern enthalten.

Wenn es sich bei der Differenzierung der quergestreiften Muskulatur in flinke und träge Fasern um das Gesetz der Arbeitsteilung handelt, muss eine vergleichend-biologische Betrachtung unsere Anschauungen bestätigen. In der Tat lässt sie uns

---

1) v. Ihering zieht aus seinen Beobachtungen den Schluss: Die Schließmuskeln der Muscheln erleiden vielfach eine Differenzierung in zwei morphologisch und physiologisch verschiedene Teile, von denen der eine als Antagonist des Schalenligaments den Schluss der Schalen, der andere ihre plötzliche, rasche Schließung bewirkt.

Schon vorher hatte G. Schwalbe (12) auf Grund seiner histologischen Untersuchungen des Schließmuskels der Auster (*Ostrea edulis* L.), der entsprechende Struktureigentümlichkeiten zeigt, die Vermutung ausgesprochen, „dass die doppelt schräggestreiften Fasern der Auster mehr für plötzlich und energisch auszuführende Bewegungen eingerichtet sind, während die fibrillären Fasern vielleicht den festen Schluss besorgen, der hier nur durch andauernde Kontraktion zu erzielen ist“.

erkennen, dass die Art der Ortsbewegung in der Wirbeltierreihe dem relativen Mengenverhältnis der flinken (hellen) und trägen (roten) Fasern der Skelettmuskulatur entspricht. Bei gleichem morphologischem Bau der Extremitätenmuskeln sind einzelne Frosecharten, deren Muskulatur vorwiegend helle Fasern enthält, befähigt, plötzlich aufzuspringen und sich springend fortzubewegen (Raniden, besonders *Rana agilis* Tho.), während die Kröte (*Bufo*) mit vorwiegend trüber Muskulatur langsam und träge, aber mit großer Ausdauer dahinkriecht. Auf ähnliche Unterschiede in dem histologischen Aufbau der Skelettmuskulatur aus flinken und trägen Fasern mag die verschiedene Art der Fortbewegung bei unserem einheimischen Feuersalamander (*Salamandra maculosa* Laur.) und dem Salamander des Kaukasus (*S. caucasia* Waga) zurückzuführen sein. Unser Feuersalamander bewegt sich bekanntlich bei Fluchtversuchen äußerst plump und schwerfällig fort; die Art der Bewegung des Kaukasussalamanders ist dagegen ein eidechsenartiges Huschen unter mannigfachen Krümmungen und Wendungen des schlanken Körpers und schlängelnden Bewegungen des Schwanzes. Allein diese eidechsenartige Behendigkeit des Tieres erlahmt sehr bald, und nun wird seine Fortbewegung zu dem schwerfälligen, unbeholfenen Kriechen unseres Feuersalamanders (14).

Die Schenkelmuskulatur der Hühnervögel (*Meleagris*, *Phasianus*, *Gallus*), deren schwerer, starker Körper mit kräftigen Beinen mehr dem Leben auf der Erde als dem Fluge angepasst ist, ist vorwiegend rot, während das Brustfleisch des Truthahns und Haushuhns, die gelegentlich einmal rasch auffliegen, um sich alsbald wieder niederzulassen, weiß ist. Im Gegensatz hierzu ist das Brustfleisch der ausdauernd fliegenden Taube rot, des Albatros (*Diomedea*), der über 3500 km weit aufs Meer hinauszufiegen imstande ist, wie mir Südpolarfahrer sagen, dunkelrot.

Wie verschieden ist das Verhalten des Kälbchens und der Kuh, des Lämmchens und des Schafes auf der Weide! Während die Kuh — mit ihrem roten Fleisch — in bedächtigem Schritt ständig fressend langsam dahinschreitet und nur selten eine lebhaftere Bewegung macht, führt das Kälbchen — mit seinem weißen Fleisch — immer wieder seine schnellen, anmutigen Sprünge aus, aber stets nur kurz, um alsbald wieder bedächtig hinter seiner Mutter herzulaufen. Und wie tollt das Lämmchen auf der Weide; wie schnellt es im Sprung in die Höhe, während das Schaf nur durch den anspringenden Hund zu einem schnelleren Lauf anzu-treiben ist<sup>2)</sup>.

2) Daneben sind natürlich für die motorische Unruhe der jungen Tiere auch psychische Momente bestimmend, indem die meisten Sinneseindrücke in Bewegungsimpulse umgesetzt werden, denen das jugendliche Individuum sofort wahllos nachgibt.

In bester Übereinstimmung mit der Anschauung, dass nur die träge (rote) Muskulatur zu ausdauernder Tätigkeit fähig ist, steht die Tatsache, dass der am ausdauernden arbeitende Muskel, das Herz, das von dem Augenblicke der ersten Kontraktion an bis zum Tode in ständiger Tätigkeit ist, in der ganzen Tierreihe — bei den Wirbellosen und Wirbeltieren — aus protoplasmareichen (trägen) Muskelfasern aufgebaut ist. Nächste dem Herzen sind es — bei den Säugetieren — die Atmungsmuskulatur und die Augenmuskeln, die in ständiger Tätigkeit sind (die Augenmuskeln wenigstens im wachen Zustande) und in weitaus überwiegender Zahl rote (träge) Fasern enthalten. Ähnlich ist es mit der Kau- und Schlingmuskulatur der Säugetiere; und hier ist es geradezu charakteristisch, dass bei den hastig kauenden und schlingenden Raubtieren die Kaumuskulatur schon für das bloße Auge wesentlich heller ist als bei den Wiederkäuern.

In fernerer Übereinstimmung mit unserer Auffassung der funktionellen Bedeutung der beiden Arten quergestreifter Muskelfasern stehen weitere anatomische Befunde und längst festgestellte Tatsachen der Physiologie. Entsprechend ihrer funktionellen Aufgabe, Bewegungen ausdauernd auszuführen, ist in der roten Muskulatur die Blutversorgung anscheinend ausgiebiger und der Sauerstoffverbrauch größer als in der blassen. Ranvier (15) hat an Kaninchen, deren Gefäßsystem mit Berlinerblau injiziert war, die Blutversorgung der blassen (*M. adductor magnus*) und roten Muskulatur (*M. semitendinosus*) studiert und ist dabei zu interessanten Ergebnissen gelangt. Die Gefäße der roten Muskeln sind in Form von Maschen angeordnet, die beinahe ebenso lang als breit sind. Die in der Längsrichtung der Maschen verlaufenden Gefäßzweige haben eigenartige Erweiterungen, die sich auch an den Stellen des Zusammenfließens einzelner Kapillaren und an den kleinen Venen befinden. Die Blutgefäße der blassen Muskeln sind dagegen in Form länglicher, rechtwinkliger Maschen angeordnet, deren in der Länge verlaufende Zweige an den Rändern der Muskelbündel liegen, während die queren kreisförmige Anastomosen bilden.

Die ausgiebigere Blutversorgung der roten Muskeln dient offenbar dem erhöhten Sauerstoffbedürfnis, das nach Ehrlich's Untersuchungen in den einzelnen Organen des tierischen Körpers sehr verschieden ist. In seiner epochemachenden Arbeit „Über das Sauerstoffbedürfnis des Organismus“ (1885), die am 10. März 1887 von der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft mit dem Tiedemannpreis ausgezeichnet worden ist, hat Ehrlich darauf hingewiesen, dass die verschiedenen Organe des Tierkörpers in verschieden starkem Maße das dem lebenden Körper eingeführte Alizarinblau S zu Alizarinweiß reduzieren. Auch die Muskulatur zeigt diese verschieden starke Reduktionsfähigkeit, indem einzelne Muskeln

(die stark reduzierenden) ihre Eigenfarbe behalten und andere (die nicht, resp. weniger stark reduzierenden) unmittelbar nach dem unter Krämpfen erfolgenden Tode des vergifteten Versuchstieres blau erscheinen. Ehrlich hat aus seiner Beobachtung geschlossen, dass die stark reduzierenden Muskeln (z. B. die glatte Muskulatur des Darms) infolge ihrer erhöhten funktionellen Inanspruchnahme die sauerstoffbedürftigeren sind. Bei einem Kontrollversuch hat sich ergeben, dass beim Kaninchen die roten Muskeln rot bleiben (Mm. semitendinosus, soleus, multifidus, masseter etc.), die blassen dagegen stark bläulich gefärbt waren (Mm. rectus femoris, adductor magnus, gastrocnemius etc.). Es zeigt sich also auch hier ein Unterschied im Verhalten der roten und blassen Muskulatur, der in der verschiedenen großen Erschöpfbarkeit der beiden Faserarten seine Erklärung findet. Das Versuchstier geht unter heftigen klonischen und tonischen Krämpfen (Strecktetanus) zugrunde. Schließlich ist die ausdauernde rote Muskulatur allein noch tätig und demgemäß reduktionsfähig, während die viel rascher ermüdende blasse Muskulatur längst gänzlich erschöpft ist und damit ihre Reduktionsfähigkeit verloren hat. So behält die rote Muskulatur bis zum Tode des Tieres ihre Eigenfarbe; die blasse färbt sich dagegen bläulich.

Auf der geringeren Reduktionsfähigkeit der hellen Fasern beruht offenbar auch die von v. Grützner und Gleiss erwiesene Tatsache, dass im blassen Muskel selbst bei geringerer Arbeitsleistung mehr Milchsäure ( $C_3H_6O_3$ ) als im roten Muskel nachzuweisen ist. Ein Teil der im tätigen Muskel entstehenden Milchsäure wird wahrscheinlich im Muskel selbst zu Kohlensäure und Wasser weiter oxydiert ( $C_3H_6O_3 + 6O = 3CO_2 + 3H_2O$ ), wobei der zur Verbrennung notwendige Sauerstoff aus dem den Muskel durchströmenden Blute stammt. Ist nun das Sauerstoffbedürfnis und die Fähigkeit, aus dem Blute Sauerstoff zu entnehmen, in der roten Muskulatur größer als in der blassen, wie es nach der Alizarinblau S-Vergiftung des Versuchstieres den Anschein hat, so wird im tätigen roten Muskel ein größerer Teil der gebildeten Milchsäure zu Kohlensäure und Wasser verbrannt werden und somit dem Nachweis entgehen als im tätigen blassen Muskel. Es wird also im blassen Muskel die Milchsäurebildung anscheinend eine größere sein als im roten Muskel.

Die Auffassung, dass es die Aufgabe der flinken Muskulatur ist, lediglich die Bewegung einzuleiten, während die träge Muskulatur die eingeleitete Bewegung ausdauernd fortsetzt, führt notgedrungen zu der Annahme einer weiten Verbreitung der flinken Fasern in der gesamten quergestreiften Muskulatur. Wenn zur Einleitung einer Bewegung die Anwesenheit flinker Fasern unerlässlich ist, muss jeder Muskel, der isoliert eine bestimmte Bewegung ausführt, aus beiden (flinken und trägen) Faserarten auf-



gebaut sein (Schließmuskel von *Pecten varius* L.), die entweder in getrennten Bündeln oder innig miteinander vermischt verlaufen können. Hingegen kann von zwei Muskeln, die der Ausführung derselben Bewegung dienen (Mm. gastrocnemius und soleus des Kaninchens), der eine aus flinken, der andere aus trägen Fasern bestehen. So wird, je nachdem ein Muskel isoliert zur Ausführung einer Bewegung in Tätigkeit tritt oder mehrere Muskeln resp. Muskelgruppen in gleichem Sinn zusammenwirken, der histologische Aufbau der einzelnen Muskeln aus flinken und trägen Fasern ein sehr verschiedener sein.

Die Annahme, dass zur Einleitung der allerersten Bewegung das Vorhandensein heller Fasern unerlässlich ist, und das tatsächliche Vorherrschen der hellen Fasern in der Skelettmuskulatur bei jugendlichen Individuen einer Art, bei deren erwachsenen Individuen die trüben Fasern überwiegen, macht es in hohem Maße wahrscheinlich, dass alle trüben Fasern der quergestreiften Muskulatur sich aus hellen Fasern entwickeln, also gewissermaßen durch das „helle Stadium“ hindurchgehen. Diese supponierte Umwandlung der hellen in trübe Fasern könnte entweder aus inneren Differenzierungsursachen in der kontraktiven Substanz geschehen („Selbstdifferenzierung“ Roux), also völlig unabhängig von der funktionellen Inanspruchnahme des betreffenden Muskels und von seiner Leistung, die erst durch die erfolgte Differenzierung ermöglicht werden würde, oder — was wahrscheinlicher ist — es könnte als Anpassung an die veränderte Lebensweise, zu der das heranwachsende Individuum im Kampf ums Dasein gezwungen ist, und als Folge der Differenzierung der Funktion, der Dauerarbeit, eine „funktionelle Differenzierung“ der quergestreiften Muskulatur eintreten und die Umwandlung der hellen in trübe Muskelfasern erfolgen.

Kalb und Lamm sind auffällige Beispiele für das Vorhandensein einer überwiegenden Zahl flinker Fasern im jugendlichen Alter. Es muss weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, festzustellen, wie sich im späteren Leben des Individuums die Differenzierung der beiden Faserarten des Muskels der ihm gestellten funktionellen Aufgabe anpasst und in welchem Stadium der ontogenetischen Entwicklung träge Muskelfasern an die Stelle der flinken treten.

So eröffnet unsere Anschauung von der Arbeitsteilung der quergestreiften Muskulatur neue Ausblicke auf ein weites, bisher noch wenig beachtetes Gebiet vergleichend-anatomischer und entwicklungsgeschichtlicher Forschung.

## Literaturverzeichnis.

1. Krause, Die Anatomie des Kaninchens. Leipzig 1864.
2. Ranvier, Des quelques faits relatifs à l'histologie et à la physiologie des muscles striés. Archives de physiologie normale et pathologique. 1874, S. 1 und Leçons d'anatomie générale sur le système musculaire. Paris 1880.
3. v. Grützn er, Über physiologische Verschiedenheiten der Skelettmuskulatur. Breslauer ärztliche Zeitschr. 1883, S. 189. — Zur Physiologie und Histologie der Skelettmuskeln. Ebenda. S. 257. — Zur Anatomie und Physiologie der quergestreiften Muskeln. Recueil zoologique suisse. Tome 1, Nr. 4. — Zur Muskelphysiologie. Breslauer ärztliche Zeitschrift 1886, Nr. 1 u. a.
4. Rollett, Untersuchungen zur näheren Kenntnis der quergestreiften Muskelfasern. Sitzungsber. der math.-naturwissenschaftl. Kl. d. Kgl. Akademie der Wissenschaften. Wien, Bd. 24, Abt. III, 1857, S. 291. — Untersuchungen über den Bau der quergestreiften Muskeln. Denkschriften der math.-naturwissenschaftl. Kl. d. Kgl. Akademie der Wissenschaften. Wien, Bd. 49, 1885, S. 81. — Dasselbe. II. Teil. Ebenda. Bd. 51, 1886, S. 48. — Beiträge zur Physiologie der Muskeln. Ebenda. Bd. 53, 1887, S. 193. — Über die Flossenmuskeln des Scepferdchens. Schultze's Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 32, 1888, S. 233. — Anatomische und physiologische Bemerkungen über die Muskeln der Fledermäuse. Sitzungsber. der math.-naturwissenschaftl. Kl. d. Kgl. Akademie der Wissenschaften. Wien, Bd. 98, Abt. III, 1889, S. 169.
5. Knoll, Über helle und trübe, weiße und rote quergestreifte Muskulatur. Sitzungsber. der math.-naturwissenschaftl. Kl. d. Kgl. Akademie der Wissenschaften. Wien, Bd. 98, Abt. III, 1889, S. 456. — Über protoplasmarme und protoplasmareiche Muskulatur. Denkschriften der math.-naturwissenschaftl. Kl. d. Kgl. Akademie der Wissenschaften. Wien, Bd. 58, 1891, S. 633.
6. v. Grützn er, Beiträge zur Physiologie des quergestreiften Muskels. Tageblatt der 60. Vers. Deutsch. Naturf. u. Ärzte. Wiesbaden 1887, S. 269 und Biol. Centralbl., Bd. 7, 1887/88, S. 733.
7. Gleiss, Ein Beitrag zur Muskelchemie. Pflüger's Arch. Bd. 41, 1887, S. 69.
8. Rösner, Über die Erregbarkeit verschiedenartiger quergestreifter Muskeln. Pflüger's Arch. Bd. 81, 1900, S. 105.
9. Arnold, Über das Vorkommen „heller“ Muskeln beim Menschen. Festschr. zur Feier des 500jährigen Bestehens der Ruperto-Carola, dargebracht von dem Naturh.-med. Verein zu Heidelberg. 1886, S. 1.
10. v. Ihering, Über *Anomia*, nebst Bemerkungen zur vergleichenden Anatomie bei Muscheln. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 30, Suppl. 1878, S. 13.
11. Knoll, Zur Lehre von den Struktur- und Zuckungsverschiedenheiten der Muskelfasern. Sitzungsber. d. math.-naturwissenschaftl. Kl. d. Kgl. Akademie der Wissenschaften. Wien, Bd. 101, Abt. III, 1892, S. 481.
12. Schwalbe, Über den feineren Bau der Muskelfasern wirbelloser Tiere. Schultze's Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 5, 1869, S. 205.
13. E. Meyer, Über rote und blasse quergestreifte Muskeln. Du Bois-Rey-  
mond's Arch. f. Anat. u. Physiol. 1875, S. 217.
14. Knoblauch, Der Kaukasische Feuersalamander, *Salamandra caucasica* (Waga). Bericht der Senckenberg. Naturforsch. Gesellsch. Frankfurt a./M. 1905, S. 89 und Mitteilungen des Kaukasischen Museums. Tiflis, Bd. 2, 1905, S. 25 (in russischer Sprache).
15. Ranvier, Note sur les vaisseaux sanguins et la circulation dans les muscles rouges. Archives de physiologie normale et pathologique. 1874, S. 446, pl. XIX, Fig. 9.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [28](#)

Autor(en)/Author(s): Knoblauch August

Artikel/Article: [Die Arbeitsteilung der quergestreiften Muskulatur und die funktionelle Leistung der „flinken“ und „trägen“ Muskelfasern. 468-477](#)