

Die Leistungen des Muskels.

Von

Dr. Franz Duspiva.

Vortrag, gehalten am 18. Jänner 1933.

Den Muskeln kommen im allgemeinen zwei Hauptaufgaben zu: die Glieder des Körpers zu bewegen und dem Körper eine bestimmte Haltung zu ermöglichen. Die erste dieser Aufgaben erfordert eine Arbeitsleistung, während die zweite eine statische Leistung verlangt, zu der physikalisch keine Arbeit aufgewendet werden muß, daher auch kein Betriebsstoff nötig ist. Doch schon die Erfahrung an unserem eigenen Körper spricht gegen diese Auffassung. Halten wir beispielsweise längere Zeit hindurch ein Gewicht mit ausgestreckten Armen, so stellt sich Ermüdung ein wie nach schwerer Arbeit, und doch wurde im physikalischen Sinn eine solche nicht geleistet. Demgegenüber sind aber beispielsweise Spannerraupen wohl imstande, stundenlang in der für sie charakteristischen Stellung, einem abgestorbenen Zweige gleichend, verharren zu können. Ebenso sei hier an die Stechmücken und Stabheuschrecken erinnert, die man an senkrechten Wänden in Ruhestellung vorfindet. Eine solche Beanspruchung würde für unsere Muskulatur eine riesige Anstrengung bedeuten.

Gibt es denn zwei grundverschiedene Muskelmechanismen, einen, der bei statischer Leistung er-

müdet, und einen, der offensichtlich dauernd Spannung erzeugen kann?

Jeder Muskel reagiert auf eine Erregung — die im Tierkörper vom Nerven ausgeht, im Experiment am besten elektrisch hervorgerufen wird — mit einer mehr oder weniger raschen, vorübergehenden Verkürzung. An diesem Verkürzungsvorgang lassen sich drei Phasen unterscheiden: 1. die Latenzzeit, vom Eintreffen der Erregung bis zum Beginn der Kontraktion, 2. die Kontraktion und 3. die Expansion. Die Dauer der Latenzzeit beträgt beim Skelettmuskel 0'004 bis 0'1 Sekunden. Die Dauer der Zuckung wurde beim Schildkrötenmuskel mit 1 Sekunde, beim Libellenflügelmuskel mit 0'12 Sekunden und beim Froschgastrocnemius mit 0'1 Sekunden ermittelt.

Je kürzer die Latenzzeit, je kürzer die Zuckung, desto rascher ist der Muskel für neue Nervenerregungen empfänglich. Wir können aus solchen Zahlen Anpassungen an bestimmte Leistungen ersehen. Lassen wir die Reize an Stärke zunehmen, so wachsen die Zuckungshöhen bis zu einer Reizstärke, die wir die maximale nennen, bei deren Überschreitung es zu keiner weiteren Hubhöhenzunahme kommt. Erhöht man aber die Frequenz solcher maximaler Reize, und zwar so, daß schon der nächste Reiz einsetzt, ehe die Expansion der letzten Zuckung abgelaufen ist, so kommt es zu einer Überschreitung des Kontraktionsmaximums. Die einzelnen Zuckungen superponieren sich auf die vorhergehenden, und man erhält eine Dauerverkür-

zung, die man *Tetanus* nennt. Sind in dieser Dauerverkürzung die Einzelverkürzungen erkennbar, so spricht man von einem unvollkommenen, ist die Reizfrequenz aber höher, so daß die Einzelreize nicht mehr sichtbar beantwortet werden können, so spricht man von einem glatten *Tetanus*. Die Reizfrequenz, die einen Übergang aus dem unvollkommenen in den glatten *Tetanus* bewirkt, ist bei den einzelnen Tierarten verschieden und stellt ebenfalls eine Anpassung der Muskeln an bestimmte Leistungen dar. Bei *Aeschna* beträgt diese Reizfrequenz 30/Sek., beim langsameren Frosch 18 bis 20/Sek. Da die Libelle aber 28 Flügelschläge in der Sekunde ausführt, so arbeiten die Flugmuskeln nach *Heidermanns* in der Art eines stark unvollkommenen *Tetanus*, um so die für den Flügelschlag nötige Frequenz zu erreichen, da ihre Zuckungszeit, wie oben angegeben, nur 0.12 Sekunden beträgt. Ähnliches dürfte wohl auch bei Insekten vorkommen, deren Flügelschlagfrequenz 300/Sek. beträgt. Ein glatter *Tetanus* ist eine nur äußerlich konstante Dauerverkürzung, innerlich ist er aus einer Summe von Einzelerregungen zusammengesetzt. Man muß sich vorstellen, daß mit jeder Einzelerregung ein bestimmter Stoffverbrauch verbunden ist. Daher ist im *Tetanus* ein lebhafter Glykogenverbrauch zu beobachten und damit ein baldiges Nachlassen der Leistungsfähigkeit; es tritt Ermüdung ein. Alle unsere Bewegungen sind *Tetani*. Einzelzuckungen kommen höchst selten vor. Selbst die kürzesten

Bewegungen, wie sie z. B. beim Trillern des Klaviervirtuosen ausgeführt werden, sind Tetani von wenigen, etwa vier Einzelerregungen. Nur das Herz der Wirbeltiere ist nicht tetanisierbar. Je kürzer die Zuckungszeit eines Muskels ist, desto rascher müssen die Erregungen einander folgen, um den Tetanus herbeizuführen, um so höher wird aber auch der Stoffverbrauch sein. Der schnelle Muskel ist also für Dauerleistungen unökonomisch.

Die Aufgabe, Dauerleistungen zu vollbringen, kommt vor allem den Muskeln innerer Organe zu. Dementsprechend findet man auch hier die längsten Zuckungszeiten. So wird für die Katzenblase als Zuckungszeit 50 Sekunden angegeben, also etwa das 1000fache des Wertes der Skelettmuskeln des Tieres. Zu diesen physiologischen Unterschieden gesellen sich auch strukturelle, da die Skelettmuskeln quergestreift, die der inneren Organe glatt sind.

Sind wir berechtigt, glatte und quergestreifte Muskeln als zwei verschiedene Typen zu betrachten?

Der quergestreifte Muskel ist durch den Besitz einer mikroskopisch sichtbaren Querstreifung charakterisiert, die in einer Aufeinanderfolge von einfach und doppelt brechenden Schichten der Muskelfibrillen begründet ist. Der glatte Muskel ist kein einheitlicher Typ: Das Gemeinsame besteht darin, daß seine Fasern einkernig sind und einen Mangel an Querstreifung aufweisen.

Von der funktionellen Bedeutung der Querstreifung wissen wir heute noch sehr wenig. Sicher ist, daß zu der Krafterleistung keine Beziehungen bestehen. Der Größenordnung nach ist sie bei glatten und quergestreiften Muskeln gleich. Wahrscheinlich ist aber, daß sie irgendwie mit dem rascheren zeitlichen Ablauf der Kontraktion zusammenhängt. In welcher Weise die Querstreifung die Geschwindigkeit der Zuckung beeinflusst, ist zuerst von G a s s e r und H i l l zu beantworten versucht worden. Die rascheren Bewegungen der quergestreiften Fibrillen erfordern eine höhere Zerreißfestigkeit als die langsameren der glatten. Bei rascherer Dehnung neigt der gallertige Inhalt der Fibrillen, in einzelne Teile zu zerfallen. Dies kann nach der Ansicht der Autoren dadurch verhindert werden, daß der Inhalt durch quere Scheidewände in Kammern zerlegt wird. Die Querstreifung ist der strukturelle Ausdruck dieser Kammerung. B o z l e r findet diese Hypothese unbefriedigend, da sie nur das Auftreten einer Membran, nicht aber die Aufeinanderfolge isotroper und anisotroper Schichten erklären könne. Der Autor ist durch histologische Untersuchungen zu der Ansicht gekommen, daß der Z-Streifen ein wichtiger Bestandteil der Querstreifung ist, da er in allen Tiergruppen nachgewiesen ist, selbst bei den Medusen, so daß man dort, wo er fehlt, nicht von einem primitiven Merkmal sprechen kann. Die Muskelfibrillen sind am Z-Streifen mit dem Sarcolemm verbunden, während der übrige Teil der Fibrille frei ist.

Die Fibrillen der glatten Muskeln legen sich aber in ihrer ganzen Länge eng an das Sarcolemm an; sie sind mit diesem fest verklebt. Die funktionelle Folge dieser Strukturverschiedenheit ist ohneweiters verständlich. Die Fibrillen des glatten Muskels müssen bei ihrer Kontraktion das Sarcolemm, welches man sich elastisch denkt, zusammenschieben. Dazu muß aber eine gewisse Energie aufgewendet werden, welche zwar nicht verlorenght, da sie ja bei der Expansion wieder frei wird, aber doch die Geschwindigkeit der Kontraktion, nach der Ansicht des Autors, hemmen muß. Da die quergestreifte Fibrille nur am Z-Streifen mit der Faserwand zusammenhängt, kann sich die Wand bei der Kontraktion falten, was die Geschwindigkeit weniger stark beeinträchtigt. Der eigentlich kontraktile Teil der Fibrille ist der Q-Streifen, an welchen sich nach Art von Sehnen die beiden isotropen I-Streifen ansetzen. Sind die Fibrillen nicht nur randständig angeordnet, sondern auch im Inneren der Faser vorhanden, so kommen Quernetze vor, die die Verbindung mit dem Sarcolemm besorgen.

Was das Vorkommen der quergestreiften Muskelfasern betrifft, so finden sich bei Vertebraten beide Typen vor. Die Skelettmuskulatur, ferner Herz und Irismuskeln der Sauropsiden sind quergestreift, die Muskeln innerer Organe (Magen, Darm, Uterus, Blutgefäße, Blase u. a.) glatt. Bei niederen Tieren sind in der Regel auch die Bewegungsmuskeln glatt. Dort, wo raschere Bewegungen vorkommen, findet sich

Quer- oder Spiral- und Schrägstreifung vor. Beispiele sind die Schwimmuskulatur der Medusen, der Rüssel gewisser Bandwürmer, bestimmte Muskeln von Nematoden, Rotatorien, Gastrotrichen, Polychäten, Echinodermen, Gastropoden, Lamellibranchiaten, Appendicularien und Thaliaceen. Bei Arthropoden und Cephalopoden sind mit ganz wenigen Ausnahmen alle Muskeln quer- oder spiralgestreift.

Es hat also den Anschein, daß überall dort, wo die Lebensweise des Tieres rasche Bewegungen verlangt, quergestreifte Muskeln auftreten. Aber Struktur und Funktion gehen hier doch nicht so streng parallel, daß man etwa einen Grenzwert in der Zuckungszeit angeben könnte, der glatte und quergestreifte Muskeln scheidet. So besitzt der Regenwurm glatte Muskeln und doch haben diese die gleiche Zuckungszeit wie der Froschmuskel, während die quergestreiften Muskeln der Käfer recht träge sind (Maikäfer: 0·5 Sek.). Im Ausmaß der Kontraktibilität, d. h. Maximallänge durch Minimallänge, sind die glatten den quergestreiften Muskeln überlegen. Ein bekanntes Beispiel dafür ist der Magen des Frosches. Vergleicht man den Magen eines Winterfrosches, der schon längere Zeit hungert, mit dem eines Tieres, das gerade eine größere Beute verschlungen hat,¹⁾ so tritt die Dehnbarkeit der glatten Muskeln klar zutage. Die einzelnen Zellen sind beim

¹⁾ *Rana esculenta* ist imstande, einen kleinen Vogel zu verschlingen.

gefütterten Tier nicht nur um vieles länger, sondern auch gegeneinander verschoben, was dadurch ermöglicht wird, daß Bindegewebe zwischen den einzelnen Fasern vorkommt, welches die Verlagerung zuläßt. Die quergestreiften Muskeln sind in viel geringerem Maße kontraktile, und es müssen sich darum Einrichtungen vorfinden, die eine große Kraft mit geringer Amplitude in eine kleinere mit größerer Amplitude verwandeln. Zumeist sind Hebelmechanismen ausgebildet, wie bei Vertebraten und Insekten. Will der Organismus eine besonders große Kraft, natürlich unter geringer Amplitude, entwickeln, so werden die einzelnen Muskelfasern schräg zur Krafrichtung des Muskels angeordnet. Auf interessante Art verwenden die mikroskopisch kleinen Vorticellen die geringe Kontraktilität ihrer Fibrillen zu einer ausgiebigen Verkürzung des Körpers. Die Fibrille ist hier in dem Stiel eingeschlossen, der die Eigenschaften einer elastischen Röhre besitzt. Eine geringe Verkürzung der Fibrille hat eine Deformation der Röhre (spiralige Einrollung) zur Folge, die sich wegen ihres sehr geringen Durchmessers so bedeutend auswirkt.

Bei langsamen Bewegungen ist der träge Muskel, wie wir schon festgestellt haben, wirtschaftlicher als der schnelle, da sein aus wenigen Erregungen zusammengesetzter Tetanus einen nur geringen Stoffverbrauch aufweist. Ist aber für den Organismus eine rasche Beantwortung der Nervenimpulse erwünscht, so muß ein hoher Stoffverbrauch mit in Kauf genom-

men werden. Es braucht deshalb der Skelettmuskel der Säuger zum Tetanus 40 bis 50 Erregungen pro Sekunde, während mancher glatte sich schon durch Reize in Intervallen von 10 Sekunden in Dauerverkürzung erhalten läßt.

Der glatte Muskel ist aber auch zu einem Verkürzungszustand ohne Stoffverbrauch fähig: dem Tonus. Er hat also gleichzeitig zwei grundverschiedene Funktionen: 1. den Tetanus, d. h. die Bewegungsfunktion und Dauerverkürzung unter Stoffverbrauch, und 2. den Tonus, die reine Haltefunktion, die eine besondere Form der Ruhe ist, daher ohne Stoffverbrauch verläuft und einer Sperrvorrichtung vergleichbar ist.

Die außerordentlich große Bedeutung des Tonus kann man sich sehr gut an der Blutgefäßmuskulatur klarmachen. Unsere Blutgefäße müssen dauernd dem Blutdruck das Gleichgewicht halten und ständig bereit sein, durch Erschlaffung oder Verengung den Blutdruck und das Schlagvolumen des Herzens zu regeln, ohne dabei ermüden zu dürfen. Es ist ausgerechnet worden, daß ein Viertel des Gesamtstoffverbrauches unserer Muskulatur dafür verwendet werden müßte, wenn quergestreifte Muskeln diese Leistung vollbringen würden.

Der Tonus nimmt je nach den Organisationsverhältnissen der Tiere verschiedene Formen an. Ein sehr interessanter Fall ist die Tonusleistung der Muskeln von Hohlorganen oder hohlorganartigen Tieren:

Alle Hohlgorgane haben die Aufgabe, Volumschwankungen ohne Steigerung des Innendruckes zu gestatten. Wäre beispielsweise der Magen aus elastischem Gummi, so würde die Spannung der Wand je nach dem Füllungsgrad verschieden sein. Tatsächlich aber preßt die Speiseröhre mit dem gleichen Druck die Nahrung in den vollen wie in den leeren Magen, der Ureter mit gleichem Druck Harn in die volle wie in die leere Blase. Eine Holothurie (Seegurke) kann große Mengen Wasser in ihre Lungen aufnehmen, ohne daß ihr Innendruck merklich steigt. Es besteht also die Leistung der glatten Muskelfasern der Wandung darin, dem Druck passiv nachzugeben, sich zu dehnen und, wie schon früher am Beispiel des Magens erwähnt, sich aneinander vorbeizubewegen. Der Erfolg ist die Unabhängigkeit des Innendruckes vom Füllungsgrad. Im Hohlorgan herrscht also, abgesehen vom hydrostatischen Druck, keine weitere Spannung. Wie ist diese Nachgiebigkeit der Muskelwand möglich? Wie wird die Dehnung wieder rückläufig und wie groß werden die Widerstände bei verschiedener Faserlänge?

Darüber können uns die Untersuchungen J o r d a n s an Holothurien Auskunft geben. Bei diesen Tieren sind nämlich Bewegungs- und Tonusmuskeln voneinander streng geschieden. In der Cutis finden sich kreuz und quer angeordnete Fasern vor, die so gut wie keine Kontraktilität und reine Tonusfunktion haben. Unter dieser Faserschicht liegen die Längsmuskeln, die echte, kontraktile Muskeln sind. Schnei-

det man nun aus der Cutis einen Streifen heraus, belastet diesen mit einem Gewicht und mißt in gleichen Zeitabständen seine Länge, so ergibt sich, daß nach der Belastung eine gleichförmige, langsame, stundenlang dauernde, ausgiebige Dehnung einsetzt. Bei Entlastung tritt erst eine rasche, recht unbedeutende Wiederverkürzung ein, dann aber verbleibt der Muskel andauernd in dem gedehnten Zustand. Daraus ersieht man, daß sich der Tonusmuskel ohne Spannungszunahme dehnt. Würden wir zu diesem Experiment einen Längsmuskel der Seegurke oder einen quergestreiften Froschmuskel verwenden, so würde sich bei der Dehnung eine Spannungszunahme einstellen. Die Spannung steigt hier so lange an, bis sie mit der Belastung im Gleichgewicht steht; bei Abheben des Gewichtes stellt sich die ursprüngliche Länge wieder ein. Die Spannungszunahme, resp. -abnahme geht sehr rasch vor sich und ist je nach Belastung verschieden stark. Wenn wir uns nach Modellen umsehen, die ähnliche Eigenschaften besitzen, so können wir für den Tonusmuskel ein Gelatinestäbchen, für den Bewegungsmuskel ein Gummiband wählen. Das heißt mit anderen Worten, der Bewegungsmuskel verhält sich wie ein elastischer Körper, der Tonusmuskel aber wie eine viskose Masse. J o r d a n hat daher diese Form des Tonus *viscosoiden* oder *plastischen* Tonus genannt. Einen solchen Tonus finden wir bei allen hohlorganartigen Tieren, z. B. auch bei Schnecken. Alle Muskeln, mit Ausnahme der Cutismuskeln der Seegurken,

besitzen gleichzeitig auch die Eigenschaft der Kontraktilität. Und hier muß scharf betont werden: nur der ruhende Muskel dehnt sich spannungslos, gereizt nimmt er sofort elastische Eigenschaften an.

Es gibt keinen Muskel, der ideal plastisch oder elastisch ist, es kommen vielmehr immer beide Eigenschaften gemischt vor. So ist die geringe Wiederverkürzung nach Entlastung beim Cutismuskel ein solcher Rest elastischer Eigenschaften. Der Holothurienlängsmuskel und der Skelettmuskel zeigen wieder in untergeordnetem Maße plastische Eigenschaften; daher erreichen sie nach Entlastung ihre ursprüngliche Länge nicht mehr genau wieder.

Der Tonusmuskel ist also nicht ideal plastisch, und dies hat auch seine biologische Bedeutung. Es wird dadurch eine übermäßige Dehnung verhindert. Dies ist besonders für Landtiere wichtig. Beim Tragen der Eingeweide werden die Muskeln gedehnt und dadurch dünner. Dieses Schwächerwerden wird nun durch den zunehmenden Widerstand kompensiert. Nur bei Wassertieren (Holothurien) steht der Innendruck im Gleichgewicht mit dem Außendruck, und so finden wir hier Muskeln, die dem Ideal am nächsten kommen.

Der viscoide Tonus erinnert an eine Eigenschaft der Kolloide, ist aber als eine vitale Eigenschaft zu werten, die mit dem Tod erlischt. Es ist eben hier eine Kolloideigenschaft in den Dienst der Muskel-tätigkeit gestellt worden. Ein besonders guter Beweis für diese Ansicht ist der Umstand, daß Ganglien die

Dehnung beschleunigen und später eine zu weit gehende Dehnung wieder verhindern können. Der viscoide Tonus hat mit einem Tetanus nichts zu tun, denn in der Holothuriencutis kommen ja Fasern vor, die den Tonus zeigen, aber nicht kontraktile sind; ferner kann man mit Cocain die Reizbarkeit der Tonusmuskeln vernichten, die Dehnungsreaktion bleibt aber voll erhalten. Bei Temperatursteigerung wird die Dehnungsreaktion beschleunigt, im Tetanus wächst aber der Widerstand.

Wie sich der viscoide Tonus beim lebenden Tier verhält, soll nun an der Holothurie im Zusammenhang geschildert werden. Das Tier nimmt Wasser auf. Die Haut folgt dank der Cutisfasern spannungslos nach. Nun gibt aber das Tier auch Körperinhalt ab. Wie wird die ursprüngliche geringere Länge der Cutisfasern wieder erreicht? Eine aktive Verkürzung ist allein den Bewegungsmuskeln möglich. Eine tonische Kontraktion findet nicht statt. Die Cutisfasern lassen sich durch die Kontraktion der Längsmuskeln leicht passiv ineinanderschieben, so daß die Haut dabei keine Falten wirft. Einer neuerlichen Dehnung aber setzen die Fasern in diesem Zustand den ursprünglichen tonischen Widerstand entgegen und erhalten dem Tier damit seinen Turgor.

Eine ganz andere Art von Tonusmuskeln kommt im Schließmuskel der Kammuschel (*Pecten*) vor. Der Muskel ist aus zwei deutlich verschiedenen Anteilen zusammengesetzt, dem quergestreiften Schwimmuskel

und dem glatten Tonusmuskel. Der Schwimmuskel dient der Fortbewegung,²⁾ ist aber nicht imstande, längere Zeit hindurch dem Zug des Ligamentes standzuhalten. Dies ist die alleinige Aufgabe des Tonusmuskels, der bei Gefahr die Schale selbst tagelang geschlossen halten kann.

Der Schwimmuskel vollführt auf Impulse des Visceralganglions hohe Zuckungen (Schwimmbewegung), kann auch im Ernstfall einen schnellen Schalenschluß herbeiführen und schiebt dabei den Tonusmuskel zusammen. Letzterer widerstrebt nun jedem Versuch, ihn zu dehnen, so vollkommen, daß er sich eher zerreißen läßt, bevor er nachgibt. Hemmende Impulse vom Nervensystem können die Sperrung wieder lösen und das Ligament bringt die Schale zum Klaffen. Müßte diese Leistung durch Bewegungsmuskeln vollbracht werden, so würde ein ungeheurer Stoffverbrauch die Folge sein. Versuche haben aber ergeben, daß auch bei Belastung einer geschlossenen Muschel kein größerer Verbrauch von O₂ stattfindet als im klaffenden Zustand. Die Sperrung arbeitet also überaus ökonomisch.

Nach den Untersuchungen *Bozlers* beträgt die Zuckungsdauer des Schwimmuskels etwa $\frac{1}{5}$ Sekunde. Die Bewegungen des Tonusmuskels sind viel langsamer und den Schwimmuskelbewegungen superponiert. Der

²⁾ *Pecten* schwimmt durch rasches Auf- und Zuklappen der Schalenhälften.

Tonusmuskel läßt sich elektrisch reizen. Das Maximum der Spannungsentwicklung wird etwa in $\frac{1}{2}$ Sekunde erreicht, die nun folgende Erschlaffung ist dagegen sehr langsam. Nach einer Serie von Reizen geht die Erschlaffung plötzlich schneller vor sich. Dieses rasche Öffnen wird nach der Ansicht des Autors durch eine Zustandsänderung des Muskels bewirkt, welche im Experiment durch eine Serie von Einzelreizen, beim normalen Tier wohl reflektorisch bewirkt wird. Die tonische Kontraktion ist also nach der Ansicht dieses Autors ein Tetanus. Seine hohe Ökonomie wird nur durch die langsame Erschlaffung bewirkt. Ü x k ü l l fand aber schon früher, daß der Tonusmuskel nicht dauernd Impulse vom Nervensystem erhält. Durch Nervendurchschneidung hinter dem Visceralganglion kann man den Muskel gesperrt erhalten und dieser bleibt nun viele Stunden in diesem Zustand (Tonusfang). Man kann aber auch den entsperrten Muskel durch einen vorsichtigen Schnitt abfangen, und dann reagiert der Muskel auf Reizung des Nerven mit vorübergehenden Zuckungen. Die Untersuchungen B o z l e r s gelten nur für den entsperrten Tonusmuskel. Wie man sieht, ist das Problem der Sperrung noch bei weitem nicht klargelegt.

Außer bei der Muschel ist noch die Muskulatur an der Basis des Seeigelstachels als Beispiel für ein getrenntes Vorkommen von Bewegungs- und Tonusmuskeln bekannt. Der Tonusmuskel zeigt auch hier die Sperrung in ausgeprägter Weise.

Alle bisher besprochenen Tonusmuskeln waren aus glatten Fasern zusammengesetzt. Aber auch den quergestreiften müssen Tonuseigenschaften zukommen, wie die Stabheuschrecken zeigen, die lange Zeit in einer Stellung in unbeweglichem Zustand verharren, die die höchsten Ansprüche an ihre Muskulatur stellt, und trotzdem weisen die Tiere dabei keinen Mehrverbrauch an O_2 auf.

Noch in den Anfängen stehen die Tonusuntersuchungen bei den Vertebraten. Man spricht zwar hier schon lange von Tonus, meint aber damit die Erscheinung, daß gewisse, stark beanspruchte Muskeln, wie etwa die Streckmuskeln, auf denen wir stehen, stundenlang ohne Ermüdung arbeiten können. Die geringe Ermüdbarkeit und die geringen Aktionsströme ließen einen Tonus vermuten. Aber in letzter Zeit hat es sich herausgestellt, daß dieser Tonus nur eine besondere Form des Tetanus, und zwar ein Tetanus ganz weniger Fasern, ist. Deshalb ist auch die Tonusspannung stets geringer, etwa ein Zehntel der Tetanusspannung. Die geringe Ermüdbarkeit dieser besonderen Form des Tetanus wird durch eine außerordentlich komplizierte Innervation ermöglicht. Sobald eine der tätigen Fasern ermüdet, muß die Erregung automatisch auf eine andere, bisher ruhende Faser überspringen. Jede Veränderung der Belastung bei einer Verlagerung des Schwerpunktes muß stets mit Einschaltung einer richtigen Faserzahl beantwortet werden. Es kann mit wenigen Sätzen die ganze große

Komplikation dieses Vorganges kaum angedeutet werden. Reflexe, zentrale Regulation und Sinnesorgane haben für die richtige Schaltung zu sorgen.

Auch bei manchen Wirbellosen wird Dauerverkürzung auf dynamischem Weg erreicht. Als Beispiel dafür sei der Blutegel genannt.

Beim Skelettmuskel ist noch ein ganz anderer Tonus bekanntgeworden. Man weiß schon lange, daß H^+ , OH^- -Ionen und NH_3 Dauerverkürzungen, sogenannte Kontrakturen, bewirken. Rießer hat als erster scharf betont, daß gewisse Substanzen (Acetylcholin, Nikotin, K^+ , CNS^-) sich dadurch von anderen kontrakturerzeugenden Mitteln unterscheiden, daß sie direkt an der kontraktilen Substanz angreifen (Erregungskontraktur) und nicht, wie z. B. Coffein oder Chinin, durch Säurebildung wirken. Von den genannten Stoffen kommt dem Acetylcholin das größte Interesse zu, weil es im Organismus vorkommt und die Erregbarkeit des Muskels nicht herabsetzt. Es ist nun das Verdienst S o m m e r k a m p s, gezeigt zu haben, daß sich die einzelnen Froschmuskeln durchaus nicht gleich verhalten, sondern sich in drei Gruppen einteilen lassen: 1. die Verkürzung des Muskels dauert nur kurze Zeit an, 2. der ganze Muskel gibt eine Dauerverkürzung, und 3. die mit einer Dauerverkürzung reagierenden Fasern sind in einem besonderen Bündel (Tonusbündel) enthalten, welches sich vom übrigen Muskel abtrennen läßt. Der zurückbleibende Rest gibt mit Ac. eine kurzdauernde Kontraktur. S o m m e r-

k a m p unterscheidet also beim Frosch tonische, nicht-tonische und gemischte Muskeln. Mit dem Verhalten gegen Ac. geht auch die Fähigkeit parallel, nach starken elektrischen, mechanischen und thermischen Reizen Dauerverkürzung oder nur eine kurze Zuckung zu geben. Mit dieser Feststellung ist es erst möglich geworden, eine chemische Kontraktur mit dem „Tonus“ in Beziehung zu bringen. Weitere wichtige Ergebnisse in dieser Frage verdanken wir den Untersuchungen Wachholders. Der Autor fand, daß gerade die Muskeln, die auch im Leben auf Dauerleistung beansprucht werden — Armbeuger des Frosches, Kopf-retraktoren der Schildkröten —, besonders stark auf Ac. reagieren. Es gelang ihm, die Umklammerungshaltung des brünstigen Froschmännchens mit Ac. in allen Einzelheiten nachzuahmen. Die Reaktion auf Ac. ist mithin kein Zufall, sondern hat eine biologische Bedeutung, indem sie anzeigt, welche Muskeln im Leben auf Dauerbeanspruchung eingestellt sind. In weiteren Versuchsreihen konnte der Autor zeigen, daß auch tatsächlich auf Ac. tonisch reagierende Muskeln weniger rasch ermüden als die anderen und ferner im Tetanus viel leichter superponieren. Es schien nun ziemlich klar zu sein, daß wir den Skelettmuskel nicht als Einheit aufzufassen haben. Aber im Verlauf der weiteren Untersuchungen entdeckte Wachholder eine jahreszeitliche Verschiedenheit der Ac.-Reaktion. Fast alle Muskeln verhalten sich im Winter tonischer als im Sommer, so daß manche, die im Winter deut-

liche Verkürzungen zeigen, im Sommer auf Ac. so gut wie gar nicht ansprechen. Hand in Hand mit der Stärke der Ac.-Reaktion gehen auch Ermüdung und Superposition im Tetanus. Wachholder gab daraufhin die Einteilung der einzelnen Froschmuskeln in scharf getrennte Gruppen auf und versuchte es mit einer Skala von verschieden abgestuftem tonischen Verhalten. An das eine Ende der Skala stellte er Muskeln, die das ganze Jahr über stark tonisch reagieren, an das andere Ende solche, die im Sommer so gut wie völlig unempfindlich, im Winter dagegen mäßig starke Kontrakturen geben. Einen absolut Ac.-unempfindlichen Muskel hat Wachholder nicht gefunden. Er glaubt damit die Sommerkampfsche These, die das verschieden stark tonische Verhalten der einzelnen Muskeln durch eine Mischung von tonischen und nicht-tonischen Fasern erklärt, zu Fall gebracht zu haben.

Da man die Leistung eines Organs erst dann voll erfassen kann, wenn man auch die strukturelle Grundlage beherrscht, so erhebt sich auch hier die Frage, welches Strukturelement im Skelettmuskel als der Träger der Ac.-Kontraktur zu betrachten ist. Schon vor 30 Jahren hat sich Botazzi die Frage vorgelegt, ob Tonus und Tetanus an zwei verschiedene Substrate gebunden sei, und kam zu der Ansicht, daß die Zuckung eine Tätigkeit der Fibrillen, der Tonus aber eine Leistung des Sarcoplasmas sei. Seine Hypothese wurde vielfach angezweifelt und hat auch zur Erklärung der Ac.-Kontraktur nicht beigetragen, da, wie

F r e u n d berichtet, bei tonischen und nichttonischen Muskeln keine größeren Unterschiede im Sarkoplasma-gehalt zu finden waren. Nach einem Tonussubstrat bei glatten Muskeln hat B o z l e r gesucht. Er prüfte eine größere Zahl von Muskeln wirbelloser Tiere und kam zu der Feststellung, daß die reinen Tonusmuskeln fast nur Fibrillen enthalten, während Fasern ohne tonische Eigenschaften sehr plasmareich sind. Diese Feststellung widerspricht der Hypothese B o t a z z i s. Eine genauere Untersuchung der Fibrillen zeigte, daß man bei allen Metazoen zwei verschiedene, kontraktile Elemente unterscheiden müsse. Die einen treten in Gestalt von dicken Elementen auf, die meist der Wand der Muskelfaser anliegen und sich stark färben lassen, während die anderen in Gestalt sehr feiner, im Sarkoplasma verteilter, sich schwach färbender Fibrillen auftreten. Die erste der kontraktilen Substanzen ist nach Ansicht des Autors das Substrat des Tetanus, die zweite das Tonussubstrat. Was die Verteilung dieser Elemente in der Muskelfaser betrifft, so können wir nach B o z l e r drei Typen unterscheiden: 1. Fasern, die ausschließlich Tetanussubstanz enthalten, 2. einen Mischtypus mit Tetanus- und Tonussubstanz, und 3. reine Tonusfasern.

Die B o z l e r s c h e n Typen können aber für den Tonus des Skelettmuskels nicht gelten, da die quergestreiften Muskelfasern nach Ansicht des Autors eine besondere Form des rein tetanischen Typus vorstellen.

Die S o m m e r k a m p s c h e n Untersuchungen als Grundlage verwendend, versuchte F ü r l i n g e r histologische Besonderheiten der tonischen Skelettmuskeln aufzudecken. Und tatsächlich konnte er zeigen, daß Muskeln, die auf Ac. mit einer bald vorübergehenden Verkürzung reagieren, im Querschnitt aus gleichgestalteten Fasern zusammengesetzt sind, während tonische Muskeln außerdem noch einen kleineren Prozentsatz anders geformter Fasern enthalten. Nicht-tonische Muskelfasern lassen im Innern eine charakteristische Punktierung, sogenannte Fibrillenfelderung, erkennen, während die Tonusmuskeln außer den genannten auch einen Fasertypus enthalten, bei dem die Fibrillen nicht als Punkte, sondern in festen Verbänden auftreten, die im Querschnitt rundlich, oval oder polygonal gestaltet sind. Die Tonusfasern sind also durch eine Säulchenfelderung gekennzeichnet. Alle Muskeln zeigen Tetanusfasern, und zwar stets in solcher Überzahl, daß auch die am stärksten tonischen Muskeln nur etwa 15% Tonusfasern enthalten. Parallel mit dem histologisch nachweisbaren Gehalt an Fasern mit Säulchenfelderung gehen auch chemische Unterschiede, wie die Untersuchungen K r ü g e r s zeigen. Der Tetanusmuskel enthält mehr Gesamt- und Kreatinphosphat als der Tonusmuskel, aber weniger anorganische Phosphorsäure. Die Kreatinphosphorsäure ist eng mit der tetanischen Leistung des Muskels verknüpft und wird wohl den Tonusfasern fehlen. Es enthält der Palmaris (tonisch), mit dem Sartorius

(tetanisch) verglichen, 88·9% Kreatinphosphat, was mit seinem Gehalt an Tonusfasern (10 bis 14%) schön übereinstimmt.

Wie ist es nun möglich, den histologischen Befund F ü r l i n g e r s mit den Untersuchungen W a c h h o l d e r s in Einklang zu bringen?

S o m m e r k a m p unterscheidet tonische und nichttonische Muskeln nach der Dauer der Acetylcholin- kontraktur. W a c h h o l d e r berücksichtigt außerdem noch die Höhe der Kontraktur, die aber, wie wir erkannten, von äußeren Faktoren abhängig ist. Der histologische Befund kann mit pharmakologischen Resultaten in besten Einklang gebracht werden, wenn man die Dauer der Kontraktur als Maßstab für das tonische Verhalten eines Muskels wählt. Bei Froschmuskeln ohne Tonusfasern ist die Verkürzung nach 3 Minuten vollständig abgeklungen, während sie bei einem Tonusgehalt von 7 bis 14% in dieser Zeit voll erhalten bleibt. Muskeln mit einem geringeren Tonusgehalt zeigen erst eine hohe Anfangsverkürzung, die dann innerhalb von 3 Minuten in eine Dauer- verkürzung geringerer Höhe übergeht. Diese Ergebnisse bedeuten nichts anderes, als daß alle Muskelfasern auf Ac. ansprechen, die Tetanusfasern aber bald wieder erschlaffen, während die Tonusfasern lange kontrahiert bleiben. Die Höhe der Reaktion hängt von Außenfaktoren (Konzentration einzelner Ionen, Temperaturverhältnisse u. a.) ab und ist nicht für eine der beiden Fasertypen charakteristisch. Die Ac.-Reaktion

der Tonus- und Tetanusfaser ist nicht nur in ihrer Dauer verschieden, sondern zeigt auch andere Unterscheidungsmerkmale, so einen Unterschied in der wirksamen Grenzkonzentration, die bei der Tetanusfaser 1 : 1 Million, bei der Tonusfaser aber noch über 1 : 10 Millionen beträgt. Es gibt nach dem histologischen Befund wohl einen rein tetanischen, aber keinen rein tonischen Muskel. Auch diese Feststellung F ü r l i n g e r s läßt sich pharmakologisch beweisen. Mißt man die Spannungsverteilung während der Ac.-Kontraktur stark tonischer Muskeln, hervorgerufen durch Konzentrationen über 1 : 1 Million, so erhält man zuerst eine hohe Spannungsentwicklung, die aber schon nach 1 bis 2 Minuten abgeklungen ist, und es bleibt eine Dauerspannung, die nur ganz langsam, fast unmerklich, geringer wird. Bei einer Verdünnung über 1 : 1 Million tritt eine dauernde Spannungsentwicklung ohne Anfangsspannung auf — die reine Tonusreaktion.

Der Skelettmuskel ist also keine Einheit, sondern aus zwei sowohl histologisch wie physiologisch und chemisch erfaßbaren Anteilen zusammengesetzt, einem Träger tetanischer und einem Träger tonischer Eigenschaften. Wir befinden uns heute hier wie überhaupt im Tonusproblem noch durchaus auf einem Neuland, wo ständig neue Probleme gestellt werden, wenige aber bisher gelöst wurden, und dessen Aufklärung noch so mancher künftiger Untersuchung bedarf.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse Wien](#)

Jahr/Year: 1933

Band/Volume: [73](#)

Autor(en)/Author(s): Duspiva Franz

Artikel/Article: [Die Leistungen des Muskels. 15-39](#)