

Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Handbuch der Physiologie des Menschen

in vier Bänden (und einem Ergänzungsbande)

Physiologie des Nerven- und Muskelsystems

Du Bois- Reymond, René

1909

Allgemeine Physiologie der glatten Muskeln. Von R. du Bois-Reymond

Allgemeine Physiologie der glatten Muskeln

von

R. du Bois-Reymond.

Anmerkung des Herausgebers: Die Bearbeitung dieses Abschnittes hat nach dem Tode des Herrn Prof. P. Schultz Herr Prof. R. du Bois-Reymond übernommen und im wesentlichen im Sinne von P. Schultz durchgeführt. N.

1. Bemerkungen über den Bau der glatten Muskeln.

Die allgemeine Muskelphysiologie hat von jeher fast ausschließlich die Eigenschaften der quergestreiften Skelettmuskeln, vor allem des Frosches, untersucht, und die Ergebnisse dieser Arbeiten sind in einer umfangreichen Literatur niedergelegt. Demgegenüber stellt die Physiologie der glatten Muskeln ein eng begrenztes und viel weniger bearbeitetes Feld dar.

Übrigens ist mit der Untersuchung dieser beiden Muskelarten das Gesamtgebiet der allgemeinen Muskelphysiologie durchaus nicht erschöpft. Selbst wenn man sich auf die Physiologie des Menschen beschränkt, bietet sich bekanntlich in Gestalt des Herzmuskels eine Abart der gestreiften Muskulatur dar, die in mancher Beziehung an die glatten Muskeln erinnert. Vollends in der Tierreihe finden sich zahlreiche Beispiele von Muskelarten, die als Zwischenformen zwischen glatten und gestreiften Muskeln erscheinen. In der quergestreiften Muskulatur selbst hat man mehrere Arten von Fasern mit verschiedenen Eigenschaften unterschieden. Streng genommen darf man also gar nicht schlechthin von den Eigenschaften der quergestreiften Muskeln reden, indem man etwa den Sartorius oder Gastrocnemius des Frosches als Typus aller quergestreiften Muskeln hinstellt. Es ist durchaus nicht unmöglich und im Gegenteil sogar wahrscheinlich, daß auch die dem quergestreiften Muskel gemeinhin als einheitliche Gewebsform gegenübergestellte glatte Muskulatur eine Anzahl von verschiedenen Abarten einschließt. Im menschlichen Körper dient die glatte Muskulatur der verschiedenen Organe so verschiedenen Zwecken, daß man versucht sein könnte, ganz bedeutende physiologische Verschiedenheiten anzunehmen.

Eingehendere Untersuchung vom Standpunkte der allgemeinen Muskelphysiologie ist aber bisher an wenigen Arten von glatten Muskeln vorgenommen worden: vornehmlich am Schließmuskel der Anodonta, am Ureter, am *Retractor penis* des Hundes und in neuester Zeit an der Muskelhaut des Froschmagens. Dabei haben sich keine so wesentliche Unterschiede ergeben, daß man nicht

die betreffenden glatten Muskeln als annähernd von gleichem Typus betrachten und deren Eigenschaften an den Muskelfasern des Froschmagens als an dem am bequemsten zugänglichen Material studieren könnte. Im folgenden wird überall, wo nichts anderes bemerkt ist, unter glattem Muskel der Muskel des Froschmagens verstanden.

Dieser eignet sich deswegen vorzüglich zur Untersuchung, weil er ausschließlich aus Ringfasern besteht. Indem man ein kurzes Stück aus der Mitte des Magens durch zwei Querschnitte isoliert, erhält man den sogenannten Magenring, der entweder an sich als doppelter Muskelstreif verwendet¹⁾ oder, nachdem er an einer beliebigen Stelle zur Achse des Magens parallel, also „längs“ aufgeschnitten worden ist, als ein einziger aus parallelen Fasern bestehender Streifen untersucht werden kann. Es ist nur noch nötig, von der Innenseite die Schleimhaut abzuziehen.

Es läßt sich mikroskopisch zeigen, daß das so erhaltene Präparat wirklich aus einer einzigen Schicht parallelfaserigen Muskelgewebes besteht. Da mehrfach bezweifelt worden ist, daß dem Froschmagen die Längsmuskelschicht fehle, haben Schultz²⁾ und Dixon³⁾ Längsstreifen aus der Magenwand geschnitten und gezeigt, daß bei Reizung keine Längsverkürzung eintritt. Dieser Versuch beweist, daß man es mit einer nur in einer Richtung angeordneten Muskelmasse zu tun hat.

Es ist aber nicht zu vergessen, daß, wie unten ausführlicher dargelegt werden soll, das Magenpräparat nicht als eine bloße Anhäufung paralleler Muskelfasern anzusehen ist, sondern daß die zahllosen Muskelzellen, die es zusammensetzen, durch Bindegewebe vereinigt werden, das bei der Zusammensetzung vielleicht keine unwesentliche Rolle spielt. Dem interstitiellen Gewebe der glatten Muskeln kommt wegen der Kleinheit der Fasern jedenfalls größere Bedeutung zu als dem der gestreiften. Basler und Grützner⁴⁾ haben durch histologische Untersuchung der glatten Muskulatur in ruhendem und gedehntem Zustande die außerordentlich wichtige Tatsache festgestellt, daß sich die Fasern, die im Ruhezustande in mehreren Schichten nebeneinander liegen, bei der Dehnung in einer einzigen Schicht ausbreiten, also ihre Lage gegeneinander beträchtlich ändern. Es muß dadurch auch, wenigstens bei höheren Dehnungsgraden, die Faserzahl auf dem Querschnitt des Präparates beträchtlich abnehmen. Diese Beobachtung ist geeignet, auf einen großen Teil der Angaben über die mechanischen Eigenschaften des glatten Muskels neues Licht zu werfen, ist aber in der heutigen Literatur noch nicht genügend gewürdigt.

Es sei hier noch in Kürze darauf hingewiesen, daß die glatte Muskulatur in chemischer Beziehung wesentliche Unterschiede gegenüber der gestreiften zeigt. Ein wässriger Auszug aus glatten Muskeln zeigt dauernd alkalische Reaktion und zeigt erst bei Erhitzen über 50° Anzeichen von Fällung der Eiweißstoffe⁵⁾, während der wässrige Auszug aus gestreifter Muskulatur

¹⁾ Dies Verfahren wendete Morgan, *Unters. a. d. physiol. Inst. d. Univ. Halle*, 1890 und nach ihm Winkler an. Paul Schultz bediente sich des aufgeschnittenen Ringes. — ²⁾ Dixon, *The innervation of the frogs stomach. Journ. of Physiol.* 1902. XXVIII, p. 37. — ³⁾ Arch. f. Physiol. 1897, S. 310. — ⁴⁾ Grützner, *Die glatten Muskeln. Ergebnisse der Physiologie* 3, 2, 78. — ⁵⁾ A. Kossel, nach Hoppe-Seyler, S. 669.

sauer ist und schon bei 45° Eiweißfällung gibt. Ferner ist der Wassergehalt¹⁾ der glatten Muskeln geringer als der der gestreiften.

Noch vor kurzem wurden die glatten Muskelfasern als „hüllenlose, spindelförmige Gebilde eines homogen erscheinenden Protoplasmas“ mit einem stäbchenförmigen Kerne usw. beschrieben. Gestützt auf einige ältere Angaben von Engelmann, Schiefferdecker und Kölliker hat aber P. Schultz nachgewiesen, daß jede einzelne glatte Muskelfaser ein sehr dichtes Bündel von äußerst feinen Fibrillen darstellt. Diese Fibrillen sind nach 24 stündigem Fixieren in 10 proz. Salpetersäure, Abspülen in Wasser und Färbung in 0,05 proz. Osmiumsäure und 0,2 proz. Essigsäure zu gleichen Teilen an Zupfpräparaten zu erkennen und können auch durch Färben mit wässriger Eosinlösung hervorgehoben werden. Die ganze Faser erhält durch die fibrilläre Struktur ein streifiges Aussehen, daher P. Schultz die Bezeichnung „längsgestreifte“ Muskeln an Stelle des alten Namens: glatte Muskeln einzuführen versucht hat. Die Dicke der Fibrillen beträgt weniger als 1μ , so daß die gewöhnliche mikroskopische Technik keine weiteren Einzelheiten an ihnen zu erkennen vermag. Die Muskelfasern selbst sind an verschiedenen Stellen desselben Tieres und bei den verschiedenen Tieren sehr verschieden groß, im Magen des Salamanders erreichen sie 1,1 mm Länge bei 0,02 mm Breite, während sie im Magen der Taube nur 0,12 mm Länge bei 0,005 mm Breite haben. Ihre Form hängt von den besonderen Bedingungen der Umgebung ab und entspricht in der Regel nicht dem gebräuchlichen Schema der Spindel, da sie im Querschnitt gewöhnlich entweder plattgedrückt oder polygonal erscheinen. Auch die Endigungen sind nicht glatte Spitzen, sondern lösen sich nicht selten in zwei oder mehr Ausläufer von wechselnder Gestalt und Länge auf.

Durch die Teilung und Verflechtung der Faserenden wie durch die Kleinheit der Fasern an sich erscheint das Gewebe der glatten Muskeln gleichsam verfilzt und viel enger zusammenhängend, viel dichter als das der gestreiften Muskeln, das sich viel leichter in die einzelnen Fasern auflöst. Ob zwischen den einzelnen Fasern, wie vielfach angenommen worden ist, protoplasmatische Verbindungen, „Intercellularbrücken“, bestehen, ist eine offene Frage. Grützner, gestützt auf Scheffer und Kölliker, glaubt die angeblichen Brücken als Kunstprodukte erklären zu können, während Schultz mehrere solche Brücken abbildet (auf deren Form übrigens Grützners Erklärung kaum anzuwenden sein dürfte) und die negative Entscheidung der Frage fast unmöglich macht, indem er annimmt, es könne auch eine einzelne Fibrille den Zusammenhang zweier Fasern vermitteln.

Diese histologischen Bemerkungen sind der physiologischen Betrachtung unentbehrlich, vor allem, weil aus ihnen ersichtlich wird, weshalb die Eigenschaften der glatten Muskelfaser nur an Gewebsstücken untersucht worden sind, die viel weniger als etwa der Sartorius des Frosches den Bedingungen für Erforschung der Vorgänge in den einzelnen Muskelementen entsprechen.

¹⁾ J. Munk, Arch. 1897, S. 334.

2. Die mechanischen Eigenschaften des glatten Muskels.

Die Tätigkeit der Muskeln äußert sich in ihrer Verkürzung oder durch eine Zunahme der Spannung, die eintritt, wenn ein tätiger Muskel an der Verkürzung gehindert ist. Da dabei zugleich eine Dehnung entsteht und auch der untätige Muskel durch Dehnung verlängert werden kann, wobei er sich elastisch verhält, so ist es zum Verständnis der Wirkungsweise des Muskels nötig, seine Dehnbarkeit und die dabei entwickelte Elastizität im ruhenden und tätigen Zustande kennen zu lernen.

Diese Untersuchung stößt bei der glatten Muskulatur auf mehrere teils vermeidliche, teils unvermeidliche Schwierigkeiten. Da, wie oben angegeben, stets größere Gewebsstücke untersucht werden müssen und die mit glatter Muskulatur versehenen Organe mit mehr oder minder reichen Nervennetzen versehen sind, muß deren Einfluß auf die Muskulatur ausgeschlossen werden können, ehe man hoffen darf, die mechanischen Eigenschaften der Muskeln an sich zu erforschen. Diese Bedingung läßt sich nach P. Schultz durch Betupfen des Präparates mit einprozentiger Atropinlösung erfüllen.

Mehrere Beobachter haben geglaubt, die elastischen Kräfte der Muskelfasern einfach durch die Drucke messen zu können, die in aus solchen Fasern bestehenden Hohlräumen bei verschiedener Füllung, also bei verschiedenem Dehnungsgrade der Fasern herrschen, ohne zu erkennen, daß bei dieser Anordnung ganz besondere und sogar recht verwickelte Bedingungen für das Verhältnis zwischen Druck und Spannung gegeben sind. Auf diese Verhältnisse ist an verschiedenen Stellen ausführlicher hingewiesen worden. Zur Untersuchung der Elastizität eignen sich eben viel besser als Organe von besonderer Form solche Präparate, die möglichst aus gleichlaufenden Muskelfasern bestehen, wie der Schließmuskel der Muschel oder ein Ausschnitt aus der Muskelhaut des Froschmagens. Am Schließmuskel hat denn auch Fick¹⁾ als erster die elastischen Eigenschaften der glatten Muskeln zu untersuchen unternommen, und er schildert die dabei auftretenden Schwierigkeiten mit folgenden Worten:

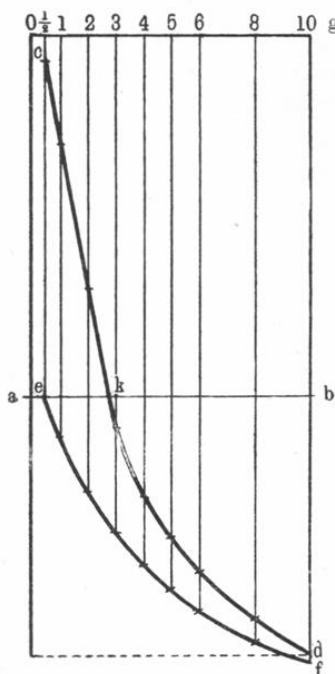
„Vor allem drängt sich bei Untersuchung des fraglichen Objektes die Erscheinung auf, daß verhältnismäßig überaus lange Zeiträume verstreichen, ehe ein dauerndes Gleichgewicht zwischen einer dehnenden Kraft und den elastischen Kräften des Muskels sich herstellt. Es ist sogar zweifelhaft, ob überhaupt jemals ein solches Gleichgewicht eintritt, wenigstens wenn die dehnende Kraft gewisse Grenzen überschreitet. Nach Stunden ist nämlich dies Gleichgewicht oft noch nicht hergestellt, und wenn dann endlich jede sichtbare Bewegung aufhört, so fragt es sich, ob angenommen werden darf, daß der Muskel nunmehr noch dasselbe ist, was er anfangs gewesen, nachdem er so lange Zeit unter ganz unnatürlichen Bedingungen (in der Luft statt im Wasser) zugebracht hat.“

Dieser Beschreibung stimmen auch die späteren Untersucher zu, indem sie betonen, daß die „Nachdehnung“ bei den glatten Muskelfasern eine besonders große Rolle spiele. Grützner²⁾ hebt überdies hervor, daß die Verlängerung,

¹⁾ A. Fick, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der irritablen Substanzen. Braunschweig 1863. — ²⁾ P. Grützner, Die glatten Muskeln, in Asher und Spiro, Ergebnisse der Physiologie 3, 2 (1904).

soweit es sich um tätige Muskeln handelt, sich auch dadurch erklären läßt, daß nur ein Teil des Präparates wirklich in Tätigkeit sei. Dies Bedenken dürfte bei Dehnungsversuchen mit atropinisiertem Präparat nicht sehr schwer ins Gewicht fallen, dagegen könnten Grützners Beobachtungen über die Verschiebung der einzelnen Fasern eines Gewebstückes gegeneinander zur Erklärung der allmählich zunehmenden Verlängerung heranzuziehen sein. Jedenfalls läßt sich unter diesen Umständen eine Dehnungskurve

Fig. 69.



Graphische Darstellung der Dehnungsgrößen des ruhenden und tätigen Muskelpräparates, mit einzeln angehängten Gewichten in 4 Minuten Zeitabstand.
Nach Schultz.

nur aufnehmen, indem man willkürlich bestimmt, wie lange die Last für jeden Punkt der Kurve einwirken soll. Diese Zeiträume müssen natürlich so bemessen sein, daß die Nachdehnung wenigstens annähernd zum Abschluß gekommen ist, und müssen deshalb mit wachsender Belastung immer länger genommen werden. Wenn man den Verlauf der Dehnung im ganzen verzeichnete, würde man eine Reihe einzelner erst steil, dann immer langsamer abfallender Kurven erhalten, die jede der Dehnung und Nachdehnung bei einer bestimmten Last entsprechen. Man kann dann die tiefsten Punkte aller dieser Einzelkurven in einer graphischen Übersicht vereinigt, wie es P. Schultz getan hat, als Dehnungskurve des glatten Muskels bezeichnen. Statt dieses Verfahrens kann man auch gleichmäßig und stetig wachsende Belastung anbringen, wozu verschiedene Apparate angegeben worden sind, und erhält dann eine in einem Zuge geschriebene Kurve, für die, weil sie in verhältnismäßig kurzer Zeit aufgenommen werden kann, die Nachdehnung kaum in Betracht kommt. Ihr Einfluß ist indessen daran deutlich erkennbar, daß man bei langsamer Zunahme der Belastung nahezu ebenso steile Kurven bekommt wie bei schneller, indem die geringere

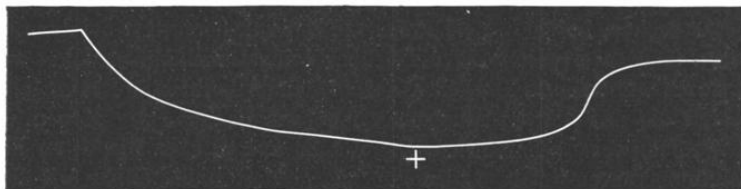
Zunahme der Last durch die Dauer der Einwirkung ausgeglichen wird. Bei allen diesen Kurven nimmt die Verlängerung mit wachsender Belastung immer mehr ab.

Die Entlastungskurve verläuft erst flach, dann plötzlich ansteigend, darauf wieder flacher. Daß dies mit der Nachwirkung der Dehnung in Zusammenhang steht, ist daran zu erkennen, daß bei schnellerem Ablauf des ganzen Vorganges diese Eigentümlichkeit nicht auftritt.

Die Dehnungskurve des Muskels in tätigem Zustande läßt sich auf die Weise konstruieren, daß man bei verschiedener Belastung reizt und jedesmal die Höhe verzeichnet, bis zu der die Last gehoben wird. Oder man kann auf das tetanisierte Präparat eine stetig zunehmende Last wirken lassen. In beiden Fällen ergibt sich, daß für die kleineren Lasten die Dehnbarkeit des

tätigen Muskels geringer, für die größeren größer ist als für den untätigen. Die Entlastungskurve entspricht der des ruhenden Muskels, indem erst nach beträchtlicher Verminderung der Last Verkürzung eintritt, die übrigens den Anfangszustand bei weitem nicht wieder herstellt.

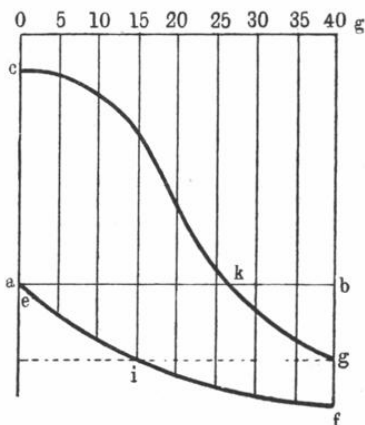
Fig. 70.



Dehnungs- und Entlastungskurve des Muskelpräparates bei gleichmäßiger Veränderung der Last.
Nach Schultz.

Bei allen diesen Beobachtungen über die Dehnung von Präparaten aus Muskelgewebe darf nicht außer acht gelassen werden, daß neben den Muskelfasern selbst auch das im Muskelgewebe enthaltene Bindegewebe gedehnt wird. Das Bindegewebe stellt nach M. Heidenhain¹⁾ Längshüllen für die Fasern dar, die durch Quermembranellen miteinander verbunden sind. P. Schultz hat die Bedeutung dieser Struktur für die Mechanik der Kontraktion ausführlich erörtert, aber nur von dem Gesichtspunkte aus, ob die Elastizität des Bindegewebes die Kontraktion oder die Wiederausdehnung des Muskelgewebes unterstützen könne. Im Gegensatz zu M. Heidenhain kommt Schultz zu der Anschauung, daß das Bindegewebegerüst im erschlafften Muskel am stärksten gespannt sein muß und folglich die Kontraktion fördern wird. Diese Anschauung ist theoretisch überzeugend begründet und überdies durch Beobachtungen am gereizten und wieder erschlaffenden Muskel bestätigt. Nirgends läßt sich eine auf Wiederausdehnung gerichtete Wirksamkeit des Bindegewebes erkennen. Im Gegenteil verharret ein gereiztes und sich selbst überlassenes Stück Froschmagen auch nach Ablauf der Kontraktion in der einmal angenommenen Verkürzungsstellung. Es lassen sich an den einzelnen Muskelfasern Querfältelungen unter dem Mikroskop zeigen, die beweisen, daß das Bindegewebe die Fasern im erschlafften Zustande zusammenhält und eine glatte Ausdehnung hindert. Demnach kann nur im verkürzten Muskel das Bindegewebe seine Ruhelage haben,

Fig. 71.



Graphische Darstellung der Dehnungsgrößen des ruhenden und tätigen Muskelpräparates bei gleichmäßig zunehmender Belastung.
Nach Schultz.

¹⁾ M. Heidenhain, Struktur der kontraktiven Materie. Merkel und Bonnets Ergebnisse der Anat. u. Entwicklungsgesch. 10 (1901).

es muß schon bei der Erschlaffung gespannt werden und mithin die Kontraktion unterstützen.

In noch viel höherem Maße muß die elastische Spannung des Bindegewebes bei den Versuchen über Dehnung des Muskelgewebes mitwirken. Während die Versuche über Dehnung quergestreifter Muskeln größtenteils unter Bedingungen arbeiten, die den physiologischen Verhältnissen durchaus nicht entsprechen, indem beispielsweise ein Muskel, der selbst bei den größten möglichen Gliederverrenkungen nicht über seine Ruhelänge gedehnt werden kann, durch angehängte Gewichte auf die anderthalbfache Länge gebracht wird, sind die mit glatten Muskeln versehenen Organe, wie Magen, Darm, Blase, normalerweise sehr starken Dehnungen ausgesetzt. Die Untersuchung der Dehnungskurven hat also hier eine viel größere, unmittelbar auf die normale Funktion zu beziehende Bedeutung. Nun ist kein Zweifel, daß bei der Dehnung die Elastizität des Bindegewebes stark beansprucht wird, und es ist die Frage, wie weit die Eigentümlichkeiten der Dehnungskurven aus diesem Gesichtspunkte zu erklären sind.

Es sei in diesem Zusammenhange nochmals auf die oben erwähnte Bemerkung Grützners verwiesen, die möglicherweise den Schlüssel zu manchen Fragen enthält, deren Lösung bisher nur in der Erforschung der Muskelfasern selbst gesucht worden ist. In der Physiologie der glatten Muskelfasern muß man stets im Gedächtnis behalten, daß Organstücke, nicht Elementargebilde wie die Primitivbündel der gestreiften Muskeln untersucht werden.

3. Reizung und Erregung des glatten Muskels.

Ebenso wie am lebenden oder überlebenden Tiere die träge Bewegung der glatten Muskeln viel weniger augenfällig ist als die rasche Zusammenziehung der Skelettmuskeln, schien auch lange Zeit hindurch deren Erregbarkeit eine viel geringere. Insbesondere nahm man an, daß die langsam arbeitenden glatten Muskeln nur auf lange dauernde Reizung reagierten. Dies mag zum Teil daran gelegen haben, daß die Reizung überhaupt in vielen Fällen unwirksam zu sein scheint, weil sie unter ungeeigneten Bedingungen vorgenommen wird. Wenn man beispielsweise einen Winterfrosch aus dem kalten Behälter in das geheizte Laboratorium oder Auditorium bringt und möglichst schnell ein Magenpräparat zur Demonstration anfertigt, so bewirkt die Temperaturänderung, daß das Präparat sich schon im kontrahierten Zustande befindet, so daß nur die stärksten Reizwirkungen daran noch eine weitere Wirkung hervorbringen können. Ferner aber ist allerdings ein großer Unterschied zwischen den Stromstärken, die bei kurz dauernder Reizung zur Erregung gestreifter und glatter Muskeln erforderlich sind.

Entgegen zahlreichen älteren Angaben ist in neueren Arbeiten unzweifelhaft festgestellt, daß die Erregbarkeit der glatten Muskeln sich nicht wesentlich von der der gestreiften unterscheidet, nur daß im allgemeinen stärkere Reize erforderlich sind.

Man muß unterscheiden zwischen der Reizung normaler Präparate, deren nervöse Elemente die Erregung vermitteln können, und der Reizung der Muskelfasern an sich. Welcher von beiden Fällen vorliegt, läßt sich nicht leicht mit Sicherheit unterscheiden. Es kommt auf die für die Untersuchung der

glatten Muskeln überhaupt sehr wesentliche Frage an, ob man annehmen darf, daß Mittel wie Atropin oder Curare die Nervenwirkungen aufzuheben vermögen, ohne die Leistungsfähigkeit der Muskelfasern zu beeinträchtigen. Diese Frage muß als unentschieden bezeichnet werden. In der vorliegenden Darstellung soll nach Paul Schultz angenommen werden, daß die mit einprozentiger Atropinlösung behandelten Präparate als entnervte normale Muskelfasergruppen anzusehen sind.

a) Mechanische Reizung.

Gegen mechanische Reize scheint die glatte Muskulatur ungemein empfindlich zu sein, da selbst leise Berührungen, wie Streichen mit einem Pinsel, an glattemuskelligen Organen Kontraktionen und selbst fortlaufende peristaltische Bewegung auszulösen vermögen. Diese Erscheinung ist aber nicht auf Erregung der Muskelfasern zurückzuführen, sondern auf Erregung der in ihnen enthaltenen Nerven, denn sie fällt fort, wenn die betreffenden Präparate mit Atropin behandelt sind. Stärkere mechanische Reize, Stoß, Quetschung, Schnitt, wirken dagegen auch auf das atropinisierte Präparat. Besonders wichtig ist für die Funktion der glatten Muskulatur in vielen Fällen, daß auch eine kurze, nicht zu starke Dehnung als mechanischer Reiz wirkt. Durch wiederholte Reize, wie sie durch den mechanischen Tetanomotor von Heidenhain hervorgerufen werden, wird eine Verstärkung und Verlängerung der Zusammenziehung bewirkt, ohne daß es zu einem eigentlichen Tetanus kommt.

b) Thermische Reizung.

Das Verhalten der glatten Muskeln gegen thermische Reize ist, wie oben angedeutet, für die Technik der Versuche von Bedeutung. In älteren Lehrbüchern findet sich die Angabe, daß die glatten Muskeln in dieser Beziehung besonders empfindlich sind, doch stellen sich in bezug auf die Wirkungsweise der Temperatur Widersprüche heraus, indem bald die Abkühlung, bald die Erwärmung als kontraktionserregend bezeichnet wird. Sertoli¹⁾ fand dann am *Retractor penis* des Hundes, daß eben die Änderung der Temperatur den Reiz bildet, und daß es also auf dasselbe hinauskommt, ob ein abgekühlter Muskel erwärmt oder ein warmer Muskel abgekühlt wird. Die Zusammenziehungen, die durch thermische Reizung hervorgebracht werden, sind außerordentlich stark und nachhaltig. Die Präparate reagieren noch auf Temperaturreize, wenn sie gegen elektrische Reizung schon unempfindlich geworden sind. Auch diese Vorgänge sind aber nicht auf die bloße Muskeleirregung für sich allein zu beziehen. Mit Atropin oder Cocaïn behandelte Präparate verhalten sich vielmehr gegen die Temperaturänderungen ganz anders als solche, deren Nerven noch leistungsfähig sind. Atropinisierte glatte Muskeln verlängern sich bei Erwärmung ganz allmählich und verkürzen sich bei Abkühlung. Dies gilt für Warmblüter wie für Kaltblüter, nur daß die Warmblütermuskeln gegen Abkühlung empfindlicher sind.

¹⁾ Sertoli, Contributions à la physiologie générale des muscles lisses. Arch. ital. de biol. III, p. 16.

c) Chemische Reizung.

In bezug auf die chemische Reizung macht Paul Schultz darauf aufmerksam, daß bei dem Erfolge der Behandlung des Präparates mit verschiedenen chemischen Agenzien zwischen der aktiven Kontraktion des Muskels und der bloßen Zusammenziehung, die etwa auch durch Quellung oder Schrumpfung bewirkt sein könnte, unterschieden werden muß. Nach Schultz weicht das Verhalten der glatten Muskeln gegenüber chemischer Reizung in vielen Punkten erheblich von dem der gestreiften ab.

So sind eine Reihe von Säuren beim glatten Muskel unwirksam, während sie den gestreiften Muskel erregen. Als solche werden angegeben: Schwefelsäure, Salpetersäure, Salzsäure, Milchsäure. Diese Säuren töten selbst in stark verdünntem Zustande den glatten Muskel ab, ohne daß er in Erregung gerät. Salzsäure in Gasform wirkt stark reizend. Während Eintrocknen einen starken Reiz abgibt, ist Glycerin selbst in konzentriertem Zustande wirkungslos. Dagegen wirken die Alkalien, auch Ammoniakgas, stark erregend, die Kaliverbindungen zugleich stark schädigend auf die glatte Muskulatur. Kupfersulfat, Eisenchlorid, Bleiacetat, Silbernitrat erregen nicht. Bei Silbernitrat ebenso wie bei Alkohol kann eine Verkürzung auftreten, die aber als Schrumpfung zu deuten ist. Chloroform bringt bei lange dauernder Einwirkung ebenfalls eine Verkürzung hervor, bei der der Muskel in Starre verfällt und sich als abgestorben erweist.

In allen diesen Fällen ist vom Verhalten der Muskelfasern die Rede gewesen. Untersucht man nervenhaltiges Gewebe, so ergeben sich manche Ausnahmen, die auf der Beeinflussung der Nerven durch die betreffenden Substanzen beruhen. Paul Schultz hat ferner auch die Wirkung der als spezifisch geltenden Mittel, wie Secale, Koloquinten, Ricinus, Crotonöl, Physostigmin untersucht und kommt zu dem Ergebnis, daß sie nicht auf die Muskelsubstanz als solche wirken.

Vom Atropin und vom Nicotin nimmt Paul Schultz an, daß sie die Nerven lähmen, ohne die Muskelfasern zu schädigen.

Im Anschluß an die Angaben über chemische Reizung des Muskels mögen hier noch die Bemerkungen über die Einwirkung der chemischen Agenzien auf die Tätigkeit der glatten Muskeln angeführt werden. Winkler¹⁾ kommt zu dem allgemeinen Ergebnis, daß die glatten Muskeln in bezug auf die Verstärkung oder Abschwächung der Erregung durch chemische Mittel den gestreiften sich ähnlich verhalten. Bemerkenswert ist die Beobachtung von Paul Schultz²⁾, daß Veratrinlösung weder die elektrische Erregbarkeit noch den Kontraktionsverlauf beeinflusst.

d) Lichtreiz.

Endlich ist zu erwähnen, daß man eine unmittelbare Erregbarkeit glatter Muskelfasern durch Lichtreiz, wenigstens für die Muskelfasern des *Sphincter iridis* vom Froschauge annehmen muß. An herauspräparierten kleinsten Irisstückchen, die aus nur 10 bis 15 Muskelfasern ohne erkennbare nervöse

¹⁾ H. Winkler, Ein Beitrag zur Physiologie der glatten Muskeln. Pflügers Arch. 71, 398, 1898. — ²⁾ P. Schultz, Die längsgestreifte Muskulatur der Wirbeltiere II. Arch. f. Physiol. 1897, S. 314.

Bestandteile zusammengesetzt waren, wurde, wenn sie in physiologischer Kochsalzlösung im Dunkeln gehalten worden waren, bei nachfolgender Belichtung mit direktem Sonnenlicht eine Kontraktionserscheinung wahrnehmbar. Diese Beobachtung von Guth¹⁾ widerlegt die Ansicht, daß die Lichtreaktion der abgetrennten Iris als eine Reflexfähigkeit aufzufassen ist, und läßt sie als eine unmittelbare Lichtreaktion der glatten Muskeln erscheinen.

e) Elektrische Reizung.

Der Unterschied zwischen der Erregbarkeit der gestreiften und glatten Muskeln kommt natürlich am deutlichsten zum Ausdruck bei derjenigen Form der Reizung, die den Grad der Einwirkung am genauesten abschätzen läßt, nämlich bei der elektrischen Reizung.

Ältere Forscher glaubten, gegen kurz dauernde Stromstöße müßten sich die trägen glatten Fasern überhaupt unerregbar erweisen, und A. Fick²⁾ durfte die von ihm zuerst beobachtete Tatsache, daß der glatte Schließmuskel von Anodonta auf denselben tetanischen Reiz, der den Frosch-Gastrocnemius in den heftigsten Starrkrampf versetzt, völlig unerregt blieb, ohne Bedenken in den heftigsten Starrkrampf versetzt, völlig unerregt blieb, ohne Bedenken der kurzen Dauer der einzelnen Stromstöße zuschreiben.

Auch spätere Beobachter fanden Induktionsschläge gegenüber der glatten Muskulatur der Säugetiere unwirksam.

Tatsächlich zeigt sich, daß verhältnismäßig sehr große Stromintensitäten erforderlich sind, um die glatte Muskulatur mit Einzelschlägen zu erregen. Das Schlitteninduktorium, mit einer Akkumulatorzelle von 2 Volt betrieben, muß auf wenige Centimeter Rollenabstand gebracht werden. Es läßt sich aber bei solchen Intensitäten mit Sicherheit zeigen, daß auch das atropinisierte Präparat auf Momenteize reagiert.

Dabei ist, wie Paul Schultz gefunden hat, das Präparat, trotz des langsamen Verlaufes seiner Reaktion, gegen die feinsten Unterschiede in der Dauer der Reizung außerordentlich empfindlich. Schließungsschläge, die bekanntlich etwas längere Dauer haben als Öffnungsschläge, erweisen sich unwirksam, selbst wenn beim Rollenabstande Null zwei Akkumulatorzellen im primären Kreise sind. Bei wirksamen Öffnungsschlägen ist die Stärke der Zusammenziehung deutlich abgestuft, je nachdem die Schließung oder Öffnung des primären Kreises mit größerer oder geringerer Geschwindigkeit bewerkstelligt wird. Wurde der gleiche Kontakt durch einen Stift des Pantokymographions geöffnet, der sich mit 75 cm Geschwindigkeit bewegte, so fiel die Kontraktion um 20 Proz. niedriger aus, als wenn der Stift mit 130 cm Geschwindigkeit bewegt wurde. Auch die Verzögerung des Induktionsschlages durch Einschieben von Eisen in die primäre Rolle machte sich sogleich in der Reizwirkung bemerkbar. Gegen Stromstöße von gleicher Stärke, deren Dauer sich im ganzen nach Tausendstel Sekunden bemißt, verhalten sich also die glatten Muskeln deutlich verschieden, je nachdem sie unmerklich steiler oder flacher ansteigen. In dieser Beziehung übertreffen sie ein empfindliches

¹⁾ E. Guth, Untersuchungen über die direkte motorische Wirkung des Lichtes auf den *Sphincter pupillae* des Aal- und Froschauges, Pflügers Arch. 85, 118, 1901. —

²⁾ A. Fick, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der irritablen Substanzen, 1863, S. 23.

Galvanometer und ebenso das Nervmuskelpreparat bei weitem an Empfindlichkeit.

Zu diesen Angaben scheint die Bemerkung Grützners zu passen, daß der glatte Muskel sich gegen allmählich ansteigende oder abfallende Ströme empfindlicher erweist als gestreifte Muskeln oder deren Nerven, und daß infolgedessen ein sogenanntes „Einschleichen“ des Stromes ohne Erregung beim glatten Muskel nicht vorkommt. Die Auffassung, zu der Grützner durch diese und andere Beobachtungen geführt wird, daß nämlich der Zeitdauer des Reizes ein besonderer Einfluß auf die Stärke der Erregung zukomme, steht dagegen zu der von Schultz im Widerspruch.

Im Anschluß an die Untersuchung der Erregung durch Induktionsströme hat Paul Schultz den Erregungsvorgang der glatten Muskeln bei Reizung durch Kondensatorentladungen untersucht und gefunden, daß sich die von Hoorweg für den gestreiften Muskel aufgestellten Sätze auch beim glatten Muskel bestätigen.

Bei abnehmender Kapazität des Kondensators muß, um eine minimale Erregung hervorzurufen, die Spannung immer höher genommen werden. Dabei ist dann eine immer geringere Elektrizitätsmenge im Spiel, die Summe der aufgewendeten elektrischen Energie hat aber für ein bestimmtes Verhältnis von Kapazität und Spannung ein Minimum. Vergleicht man nun dies Minimum seinem absoluten Werte nach mit den bei Versuchen an gestreiften Muskeln gefundenen Werten, so erhält man den genauen zahlenmäßigen Ausdruck für die oben angeführte Tatsache, daß viel stärkere Reize nötig sind, um glatte, als um gestreifte Muskeln zu erregen. Paul Schultz berechnet, daß für Minimalreizung seiner Froschmagenpräparate Energiemengen von rund 2000 Erg aufgewendet werden mußten, während für den Gastrocnemius Cybulski und Zanietowski¹⁾ 0,5 Erg als Minimum gefunden hatten. Dieser große Aufwand an Energie für die Reizung ist um so auffälliger, wenn man den Wert der in Gestalt von äußerer Arbeit daraus gewonnenen Energie damit vergleicht. Die Leistung des mit 2000 Erg gereizten Muskelstreifs betrug nicht einmal 100 Erg. Noch ungünstiger wird das Verhältnis bei stärkeren Reizen, indem für einen Aufwand von 25 502 Erg nur 638 Erg Arbeit geleistet wurden. Es zeigt sich also hier im umgekehrten Sinne wie bei der gestreiften Muskulatur die Unabhängigkeit der Leistung von der Reizenergie.

Diese Beobachtungen legen, wie Schultz bemerkt, den Schluß nahe, daß die elektrische Reizung, zum mindesten die Momentanreize, vom adäquaten Reiz für glatte Muskeln erheblich abweichen müsse. Bei der Reizung mit dem konstanten Strom gilt zunächst wie beim gestreiften Muskel, daß nur Schließung und Öffnung, jede als ein einzelner Reiz, wirksam sind, während die Durchströmung an sich keinen Reiz bildet. Ferner gilt, wie Engelmann zuerst für den Ureter und später eine Reihe anderer Forscher auch für andere Arten glatter Muskeln nachgewiesen haben, das Gesetz der polaren Erregung, demzufolge bei der Schließung des Stromes die Erregung von der Kathode, bei der Öffnung von der Anode ausgeht.

¹⁾ Cybulski und Zanietowski, Über Anwendung des Kondensators zur Reizung des Nerven. Pflügers Arch. 56 (1894).

4. Die mechanische Leistung des glatten Muskels.

a) Die Zuckungskurve.

Ähnliche Schwierigkeiten wie bei der Untersuchung der Dehnbarkeit stehen der Untersuchung der Kontraktion der glatten Muskeln entgegen. Es ist eine noch umstrittene Frage, inwieweit die beobachteten Erscheinungen auf Nerveneinfluß bezogen werden sollen, oder inwieweit, wenn ein Mittel wie Atropin zur Ausschaltung der Nerventätigkeit benutzt wird, die Muskelfasern selbst dadurch beeinflußt werden. Außerdem ist der wechselnde Zustand der Muskelfasern durch sogenannte spontane Kontraktion, Spannung und Temperatur zu berücksichtigen, der eine große Mannigfaltigkeit der Versuchsergebnisse hervorbringen kann.

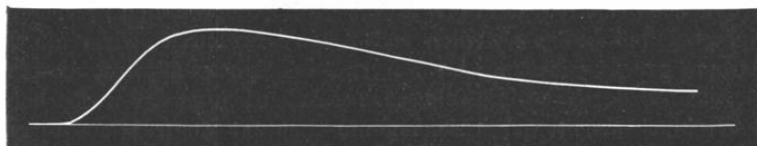
Als wesentlichste Eigentümlichkeit der Kontraktionen des glatten Muskels gegenüber denen des quergestreiften muß ihr verhältnismäßig langsamer Verlauf gelten. Der Vorgang, der bei gestreiften Muskeln nach Zehntelsekunden zu bemessen ist, nimmt bei den glatten Muskeln Minuten in Anspruch. Weder die Dauer noch die Form der Kontraktionskurve läßt sich aber genau bestimmen. Die Zusammenziehung bleibt nämlich oft ziemlich lange auf der erreichten Höhe stehen und fällt so langsam ab, daß der Endpunkt, bei dem die Ruhelänge wieder erreicht ist, nicht zu unterscheiden ist. Man kann deshalb bezweifeln, ob es überhaupt einen der Zuckung quergestreifter Muskulatur vergleichbaren Vorgang in den glatten Muskeln gibt, und ob nicht alle überhaupt beobachteten Zusammenziehungen vielmehr den Charakter der dauernden tetanischen Verkürzung oder gar der Kontraktur hätten. Es hängt natürlich mehr oder weniger von der Form des Reizes ab, ob man die eine oder die andere Anschauung für zutreffend halten wird. Zunächst wird man geneigt sein anzunehmen, daß diejenige Form der Zusammenziehung, die bei ganz kurz dauernder Reizung, am besten durch einen einzigen Öffnungsschlag auftritt, am ehesten mit der Zuckung des quergestreiften Muskels zu vergleichen ist. Die so erhaltenen Zuckungskurven zeigen zwar einen verhältnismäßig steilen Anstieg, der nur etwa 10 bis 15 Sekunden dauert, und einen ausgesprochenen Gipfel, der sich nur über wenige Sekunden erstreckt, aber ihr Abfall ist so langsam, daß er erst ganz allmählich im Laufe mehrerer Minuten in die Abszisse übergeht. Man kann deshalb die Vorstellung nicht von der Hand weisen, daß die recht starken Ströme, die bei kurz dauernder Reizung nötig sind, um überhaupt eine Zusammenziehung auszulösen, möglicherweise den Muskel so angreifen, daß eine Dauerkontraktion anstatt der eigentlichen Zuckung entsteht¹⁾.

Diese Auffassung kann dadurch gestützt werden, daß man durch andere besondere Reizarten imstande ist, einen Kontraktionsverlauf zu erzielen, der dem des quergestreiften Muskels durchaus ähnlich ist. Solche Kurven ergeben sich nach Winkler bei Reizung des Magenpräparates mit der Stöhrerschen Induktionsmaschine, wenn nur ein Teil des Stromes von „etwa $\frac{1}{4}$ Sekunde“ Dauer zur Reizung benutzt wird. P. Schultz scheint anzunehmen, daß bei diesem Versuch eine doppelte Reizung durch zwei entgegen-

¹⁾ Vgl. Winkler, Ein Beitrag zur Physiologie der glatten Muskeln. Pflügers Arch. 71, 386 (1898).

gesetzte unmittelbar aufeinanderfolgende Ströme stattfindet. Sollte aber auch nur ein jäh eintretender und schnell abfallender Strom im Spiele sein, so würde sich aus dem oben über die Empfindlichkeit der glatten Muskeln gegen schnellen Wechsel der Stromstärke Gesagten die überraschend große

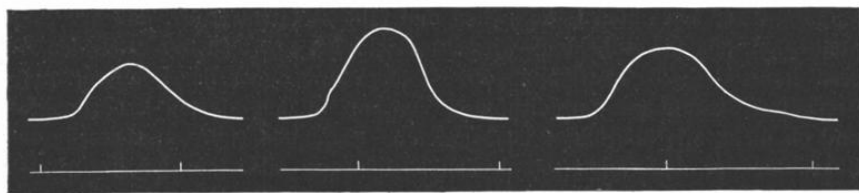
Fig. 72.



Zuckung bei einzeitigem Öffnungsschlag. — Nach Schultz.

Wirkung der Stöhrerschen Maschine erklären, und eben aus der Stärke der Reizung auch die Steilheit der Kurven. Schultz sieht deshalb in der Ähnlichkeit des Kurvenbildes, das bei der Reizung glatter Muskeln mit der Stöhrerschen Maschine entsteht, und der gewöhnlichen Zuckungskurve des

Fig. 73.



Kontraktionsverlauf bei Reizung mit der Stöhrerschen Maschine. — Nach Winkler.

gestreiften Muskels keinen Beweis, daß der Erregungsvorgang in beiden Fällen der nämliche sei, sondern hält daran fest, daß diejenige Kurve, die durch die einmalige kurze Reizung eines Öffnungsschlages entsteht, als Zuckungskurve angesehen werden muß. Für diese Anschauung macht Paul Schultz folgende Gründe geltend:

1. Auf einen einzelnen Induktionsschlag gibt das Magenpräparat eine Kurve mit steilem Aufstieg und ganz allmählichem Abfall. Diese ist die normale Reaktion auf einen Momentanreiz und muß deshalb als die normale Zuckungskurve bezeichnet werden.
2. Die Zuckung einzelner Fasern, unter dem Mikroskop beobachtet, zeigt, soweit sich urteilen läßt, denselben Verlauf.
3. Die Reizung vom Nerven aus mit Einzelschlägen ergibt am *Detrusor* und an der *Membrana nictitans* der Säugetiere¹⁾ denselben Kurventypus.
4. Auch bei mechanischen Einzelreizen ergibt sich dieselbe Kurvenform.
5. Schließung und Öffnung des konstanten Stromes gibt ebenfalls dieselbe Kurvenform.
6. Die Kurven, die man bei Summation und Tetanus erhält, sind mit der angegebenen Form der Einzelzuckung in Einklang zu bringen.

¹⁾ Arch. f. Physiol. 1899, S. 352.

Nach alledem dürfte es vorläufig als das Richtigere erscheinen, mit Paul Schultz die durch den einzelnen Öffnungsschlag erzielte Kurve als die „Zuckungskurve“ des glatten Muskels anzusprechen und anzunehmen, daß der Verlauf der einmaligen momentanen Erregung eben die Form dieser Kurve hat.

Die Kurve beginnt mit einem Latenzstadium von mehreren Sekunden Dauer. Die wesentliche Eigentümlichkeit der Kurvenform ist, daß der Anstieg ziemlich steil, der Abfall äußerst langsam ist. Über die Form läßt sich nichts Näheres mit Bestimmtheit sagen, weil zu große Unterschiede in den verschiedenen Versuchen hervortreten. Im allgemeinen ist die Kurve des Anstiegs konkav, die des Abstiegs konvex gegen die Abszisse. Hier ist einzuschalten, daß die Zusammenziehung glatter Muskeln beim lebenden Warmblüter, wie sie von Lewandowsky an der *Membrana nictitans* des Kaninchens untersucht worden ist, einen viel kürzeren Verlauf zeigen kann. Die ganze „Zuckung“ kann hier in 5 Sekunden abgelaufen sein. Dabei ist aber das Verhältnis der Dauer des Anstiegs der Zuckungskurve zur Dauer des Abstiegs dasselbe wie beim Froschmagenpräparat, nämlich etwa 1:5. Dasselbe gilt von der Zusammenziehung des *Retractor penis* des Hundes mit 90 bis 20 Sekunden Dauer und dem *Detrusor vesicae* der Katze mit 45 Sekunden Dauer.

b) Die Hubhöhe.

Die Höhe der Kurve ergibt das Maß der Verkürzung des Muskelpräparates. Da natürlich ein längerer Muskelstreifen eine größere Verkürzung zeigt als ein kürzerer, muß die Verkürzung im Verhältnis zur Länge angegeben werden. Sie beträgt nach Paul Schultz bei geringer Belastung (1 g) und Reizung mit einzelnen Öffnungsschlägen im Mittel 45 Proz. der Ruhelänge des Präparates. Bei maximaler tetanischer Reizung steigt sie auf 60 Proz. im Mittel. Die maximale beobachtete Verkürzung beträgt 73 Proz.

c) Die Kraft und Arbeit bei der Zusammenziehung.

Die Kraft, mit der die Verkürzung vor sich geht, kann gemessen werden, indem man an das Präparat Gewichte hängt und ausprobt, welches Gewicht eben noch gehoben wird. Das gefundene Gewicht muß dann, weil ein dickerer Muskelstreif natürlich ein größeres Gewicht hebt, auf die Einheit des Querschnitts, nämlich 1 qcm, umgerechnet werden, um die absolute Kraft des Muskels zu erhalten. Man findet, daß die Kraft abnimmt, wenn der Muskel durch die angehängte Belastung gedehnt worden ist. Arbeitet man mit Überlastung, das heißt, ist die Last, solange der Muskel sie nicht anhebt, unterstützt, so daß keine Dehnung stattfinden kann, so erhält man höhere Werte für die Muskelkraft. Paul Schultz leitet hieraus den Satz ab, daß andauernde Dehnung die Kraft des Muskels beeinträchtigt. Es dürfte hier einzuwenden sein, daß Versuche am Froschmagen einen so allgemeinen Schluß auf die Eigenschaften des glatten Muskels nicht zulassen. Vielmehr könnte die von Grützner hervorgehobene Verschiebung der einzelnen Muskelfasern im Gewebe den gefundenen Unterschied erklären. Viel höhere Zahlen ergeben sich überdies aus Versuchen, in denen das Froschpräparat seine isometrische Kurve verzeichnete. Hier ist das Präparat nicht instande, seine Länge merklich zu ändern, sondern es wird die bei fast völlig verhinderter

Zusammenziehung entstehende Spannung gemessen. Aus solchen Versuchen berechnet Paul Schultz die absolute Kraft des glatten Froschmuskels zu über 1 kg.

Von der Verkürzungsgröße und der Verkürzungskraft des Muskels hängt seine Arbeitsleistung ab. Für die glatte Muskulatur gilt wie für die gestreifte, daß bei konstanter Belastung die größte Arbeit bei einem mittleren Werte der Last geleistet wird, und daß, um das Maximum von Arbeit zu erreichen, die Belastung mit zunehmender Verkürzung abnehmen muß.

d) Einfluß der Spannung.

Bei der Schwierigkeit, schon die einfache Kontraktionskurve zu deuten, ist auch die Untersuchung der verschiedenen Veränderungen, die an der Kurve unter verschiedenen Bedingungen auftreten, Einwendungen ausgesetzt, so daß nur gewisse allgemeine Ergebnisse als feststehend angenommen werden können.

Die Belastung übt einen sehr merklichen Einfluß auf die Kurve aus, indem ihre wesentliche Eigenschaft, nämlich der langsame Abstieg, verschwindet. Zwar ist der absteigende Schenkel noch immer länger als der aufsteigende, aber der Abfall ist doch weit steiler als bei dem unbelasteten Muskel. Ferner läßt sich zeigen, daß ebenso wie beim quergestreiften Muskel die Leistung durch vorausgehende Dehnung erhöht wird. Dasselbe zeigt sich bei der isometrischen Zuckung.

e) Einfluß der Reizstärke.

Die Höhe der Zuckung ist von der Reizstärke in hohem Grade abhängig, und zugleich ändert sich die Schnelligkeit und Dauer der Bewegung. Die Kurve wird also bei zunehmender Reizstärke zugleich höher und steiler, und insbesondere wird der abfallende Schenkel kürzer und steiler. Bei Versuchsreihen dieser Art treten zwei Erscheinungen störend ein, die die angegebenen Veränderungen verdecken können: erstens nehmen bei wiederholten Reizungen die Zuckungen mitunter „Treppenform“ an, so daß auch bei gleicher Reizstärke die Höhe und Steilheit zunimmt, zweitens wird mitunter die Zunahme durch Ermüdung des Präparates verhindert. Das wesentliche Ergebnis gelungener Versuchsreihen ist, daß die Größe der Zusammenziehung mit der Reizstärke fortdauernd zunimmt, aber in absteigendem Maße. Man kann also nicht wie beim quergestreiften Muskel eine bestimmte Grenze der „maximalen“ Erregung finden, bei der weitere Verstärkung des Reizes unwirksam ist, sondern jede weitere Erhöhung der Reizstärke bringt auch eine, wenn auch noch so geringe Steigerung der Zuckungshöhe hervor. Die Kurve der zunehmenden Zuckungshöhen schließt sich also asymptotisch einer der Abszisse parallelen Linie an, deren Ordinaten der Höhe der Zuckung bei unendlich starkem Reiz entsprechen.

Ein zweiter wesentlicher Punkt ist die Verkürzung der Gesamtdauer des Kontraktionsvorganges, die hauptsächlich auf der schnelleren Wiederausdehnung beruht. Bei starken Reizen tritt auch hier ein störender Nebenumstand ein, der eine genauere Messung der Zeitverhältnisse unmöglich macht, daß nämlich nach nahezu maximalen Verkürzungen das Präparat seine Anfangslänge

nicht wieder annimmt, sondern einen „Verkürzungsrückstand“ beibehält. Der schnellere Ablauf der Zusammenziehung spricht sich auch darin aus, daß bei stärkerer Reizung das Latenzstadium kürzer wird.

f) Reizsummation.

Die Höhe und Stärke der Zusammenziehung kann ferner, wie bei der gestreiften Muskulatur, durch Summation der Reizung vermehrt werden. Wenn vor Ablauf einer nahezu maximalen Einzelzuckung ein zweiter Reiz von gleicher Stärke einwirkt, so superponiert sich die zum zweiten Reiz gehörende Kurve auf die des ersten, und die Gesamthöhe fällt größer aus als die der maximalen Einzelzuckung. Weitere Reize können weitere Summation verursachen, bis die maximale Verkürzung im Tetanus erreicht ist, die, wie oben erwähnt, nach den Beobachtungen von Schultz 73 Proz. der Ruhelänge des Präparates betragen kann.

Beschränkt man die Untersuchung der Summationserscheinungen zunächst auf den Fall zweimaliger Reizung, so entsteht die Frage, in welchem Abstände die beiden Reize die größte Wirkung haben, und in welchem Abstände die kleinste. Paul Schultz hat gefunden, daß die Hubhöhe am größten ist, wenn die zweite Reizkurve vor dem Gipfel der ersten einsetzt. Beginnt die zweite Kurve dicht am Gipfel oder auf dem Gipfel selbst, so ist die erreichte Gesamthöhe niedriger. Beginnt die zweite Kurve im aufsteigenden Schenkel der ersten, so ist ebenfalls die Gesamthöhe nicht die größte mögliche, und sie ist um so kleiner, je früher die zweite Kurve einsetzt. Läßt man die zweite Reizung der ersten unmittelbar folgen, so erhält man demnach nur eine sehr geringe Steigerung der Hubhöhe. Selbst für Zeitabstände, die sich nach Zehntausendstel Sekunde bemessen, ist aber noch eine Steigerung der Hubhöhe durch den zweiten Reiz nachzuweisen. Ein Stadium, in dem sich der Muskel gegen den zweiten Reiz refraktär zeigte, existiert also nicht. Ebensowenig kommt der Fall vor, daß die summierte Zuckung geringer ausfiele als die Einzelzuckungen für sich.

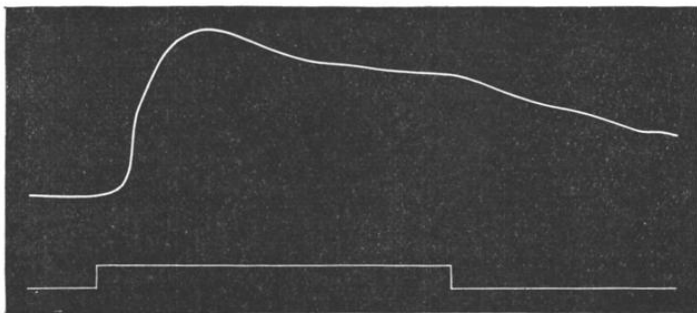
Es ist nun weiter zu untersuchen, wie sich das Muskelpräparat bei dauernd wiederholten Reizungen bei verschiedener Frequenz und Stärke der Reizung verhält. Beim Reizabstand 15 Sekunden steigt die Kurve in einer deutlich gezahnten Linie auf, es sind also noch alle Einzelzuckungen einzeln wahrnehmbar. Geht man zu 10 Sekunden Reizabstand oder weniger über, so erhält man eine glatte Kurve, bei der die Einzelreizungen verschwinden und ein Zustand besteht, der dem der tetanischen Zusammenziehung der gestreiften Muskeln zu vergleichen ist. Die Tetanuskurve der glatten Muskeln zeigt aber gegenüber der der gestreiften den großen Unterschied, daß sie mit einem breiten Gipfel unmittelbar in einen ziemlich steil abfallenden Schenkel übergeht. Dies gilt insbesondere für frequentere Reizung bei frischem Präparat. Bei Reizung mit 10 Sekunden Abstand am ermüdeten Präparat kann sich die Kurve, an der die Einzelerhebungen eben unmerklich geworden sind, längere Zeit auf der Gipfelhöhe halten.

Vergleicht man, ob Erhöhung der Frequenz oder Erhöhung der Reizstärke größeren Einfluß auf die Verkürzung hat, so kommt man je nach der anfänglich gewählten Frequenz und Reizstärke zu verschiedenen

Ergebnissen, die sich mit den beim quergestreiften Muskel gefundenen Verhältnissen in Einklang bringen lassen.

Der Unterschied, der zwischen der tetanischen Kurve beim glatten und gestreiften Muskel hervortritt, wird noch bemerkbarer, wenn statt der Verkürzungskurve die Spannungskurve aufgenommen wird. Es bedarf dann einer höheren Frequenz, um eine glatte Kurve zu bekommen, und diese fällt, nachdem sie einen runden Gipfel gebildet hat, alsbald ab, um dann in ein Stadium ganz geringer, annähernd gleichförmiger Spannung überzugehen.

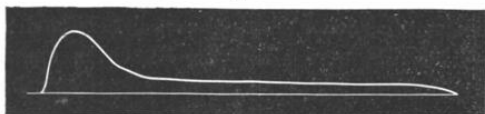
Fig. 74.



Tetanische Kontraktion. — Nach Schultz.

Bei der Ermüdung nehmen Hubhöhe und Kontraktionsdauer der Einzelschließungskurve gleichzeitig ab. Das ermüdete Muskelpräparat verhält sich gerade so, als werde es von immer schwächeren Reizen getroffen. Zugleich tritt, auch wenn die Last nur während der Kontraktion vom Muskel gehoben wird, Dehnung ein. Bei tetanisierendem Reiz ist die Wirkung der Ermüdung verschieden, je nachdem es sich um frequente Reize, oder um solche Reizfolgen handelt, die eben nur eine glatte Tetanuskurve hervorrufen. Im ersten

Fig. 75.

Isometrische Kurve bei tetanischer Reizung.
Nach Schultz.

Falle erhält man nur die Anfangskontraktion, und der abfallende Endteil verschwindet, im zweiten erhält man nur den gleichförmigen Endteil der normalen Tetanuskurve, und der Anfangsgipfel fällt fort.

Diese Erscheinungen deutet

Paul Schultz so, daß an-

fänglich sämtliche Fasern des Präparates erregt werden, und daß bei der wiederholten Reizung ein Zustand eintritt, bei dem sich einzelne Fasergruppen gegenseitig ablösen, so daß ein äußerlich gleichförmiger, eigentlich aber durch dauernden Wechsel unterhaltener Zustand niedriger Spannung entsteht.

Diese Deutung ist ganz im Sinne der Anschauungen Grützners, der betont, daß man bei der Untersuchung der glatten Muskeln nicht wie bei den gestreiften die qualitativen Verhältnisse der Tätigkeit, sondern vielmehr die quantitativen in erster Linie berücksichtigen müsse.

5. Die elektromotorische Leistung des glatten Muskels.

Über das elektromotorische Verhalten der glatten Muskulatur fehlt merkwürdigerweise fast jede Angabe. Noch im Jahre 1904 erklärt Grützner, daß ihm keine Untersuchung über die elektromotorische Wirkung des tätigen glatten Muskels bekannt sei. Nur Adolf Fick¹⁾ hat bei seiner Untersuchung des Muschelschließmuskels auch diesen Punkt aufzuklären gesucht. Er fand, daß die glatte Muskulatur wie die gestreifte einen Ruhestrom vom Längsschnitt zum Querschnitt zeigt. Eine negative Schwankung bei Reizung vermochte er aber nicht nachzuweisen, und er schließt deshalb seine Mitteilung mit den Worten, „daß man sich darauf gefaßt zu machen hat, in dem Muschelmuskel ein irritables Gebilde kennen zu lernen, dessen Zusammenziehung ohne Verminderung seiner elektromotorischen Wirksamkeit verläuft“.

6. Spontane Kontraktion und Tonus.

a) Spontane Kontraktion. Reizleitung.

Außer den Zusammenziehungen auf nachweisbaren äußeren Reiz beobachtet man bei der Untersuchung der glatten Muskeln nicht selten sogenannte spontane Kontraktionen, die auch in rhythmischer Folge längere Zeit hindurch anhalten können. Es ist eine umstrittene Frage, ob die Erregung zu diesen Kontraktionen in den Muskelfasern selbst oder in nervösen Elementen ihren Ursprung hat. Da man die Kontraktionen häufig an Präparaten wahrnimmt, in denen sich bei mikroskopischer Untersuchung keine Spur von Nervenfasern oder Ganglienzellen nachweisen läßt, hat man vielfach die erste Meinung angenommen und damit der Muskelzelle die Fähigkeit zu selbstständiger rhythmischer Bewegung zugeschrieben. Die selbständige Bewegung, die ja vielen Elementarorganismen gemeinsam ist, sollte in den glatten Muskelfasern erhalten sein, während sie in den gestreiften durch die vorgeschrittene Differenzierung zu bestimmter Funktion geschwunden wäre. Selbst in der Tätigkeit der gestreiften Faser hat man dann noch Spuren dieses autogenen Rhythmus nachweisen können. Demgegenüber hat Schultz mit dem größten Nachdruck betont, daß die „spontane“ Tätigkeit der glatten Muskelfasern unter allen Umständen auf Nerventätigkeit zurückzuführen sei, und daß sie als eine Art Reflex erklärt werden müsse. Er stützt sich auf die Erfahrung, daß die spontane Bewegung durch Behandlung des Präparates mit Atropin aufgehoben werde. Diese Behandlung bewirkt aber zugleich eine merkliche Herabsetzung des „Tonus“ der Präparate, und man kann deshalb einwenden, daß die Muskelfasern durch die Vergiftung ihrer Fähigkeit zu spontaner Bewegung beraubt würden. Schultz glaubt aber, wie oben erwähnt, daß das Atropin ausschließlich die nervösen Elemente angriffe und die Muskeln in völlig normalem Zustand lasse, und wenn man ihm in diesem Punkte folgt, muß man die spontane Bewegung als eine Äußerung der Nerventätigkeit ansehen. Aus diesem Gesichtspunkte ist die Erörterung der spontanen Kontraktionen aus der vorliegenden Schrift auszuschließen.

¹⁾ A. Fick, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der irritablen Substanzen. Ges. Schriften III, Würzburg 1904, S. 101.

Dasselbe gilt von der Fortleitung des Reizes durch das Gewebe der glatten Muskeln. Obschon auch hier vielfach angenommen wird, daß die Übertragung des Reizes von Faser zu Faser, also auf rein muskularem Wege stattfindet, ist doch die Grenze noch nicht sicher gezogen, bei der die Beteiligung der nervösen Verbindungen mitzuwirken beginnt. Vorgänge wie die Herzkontraktion, die Peristaltik des Darmes, die Ortsbewegung der Würmer werden von manchen Autoren als Beispiele von Reizleitung im Muskel angesehen, während andere die Koordination der Tätigkeit den im Gewebe enthaltenen Nervenzellen zuschreiben. Überdies würde die Erörterung dieser verwickelteren Bewegungsvorgänge über das Gebiet der allgemeinen Muskelphysiologie hinausgehen, und es müßten die speziellen Bedingungen der Bewegung für jeden einzelnen Fall erst entwickelt werden. Dieser letzte Punkt ist in manchen Darstellungen der Wirkungsweise der glatten Muskulatur nicht genügend berücksichtigt worden.

b) Tonus.

Dagegen ist noch eine Eigentümlichkeit der glatten Muskeln zu besprechen, die die ganzen bisher behandelten Vorgänge beherrscht, das ist ihr „Tonus“. Paul Schultz unterscheidet zwei Arten des Tonus, die er als den „neurogenen Tonus“ und den „Substanztonus“ bezeichnet. Der neurogene Tonus ist eine Dauererregung, die auf äußeren Reiz durch Vermittelung der Nerven zustande kommt. Er entspricht also dem, was bei den quergestreiften Muskeln als Tonus bezeichnet wird. Die spontanen Kontraktionen sind im Grunde nur Schwankungen des neurogenen Tonus. Durch Behandlung mit Atropin wird der neurogene Tonus und zugleich mit ihm die spontane Kontraktion ausgeschaltet. Es bleibt aber eine andere Art Tonus übrig, der „Substanztonus“, der demnach eine den Muskelfasern selbst zukommende Erscheinung ist. Dieser Tonus ist die Grundlage für eine Reihe von Einzelercheinungen, die im vorstehenden an verschiedenen Stellen erwähnt worden sind. Die Haupteigenschaft dieses Tonus, die durch die Bezeichnung „Substanztonus“ angedeutet werden soll, ist, daß er anscheinend in einer Veränderung der Ruhelänge der Muskelsubstanz selbst besteht. Diese Änderung tritt nach starker Kontraktion als „Verkürzungsrückstand“ hervor, nach lange dauernder Dehnung als „Dehnungsrückstand“. Besonders auffällig ist die Veränderung des Tonus durch Arbeit beim Überlastungsverfahren, wobei der Muskel eine Dehnung zu erleiden scheint, ohne daß er überhaupt über die Ruhelänge hinaus verlängert wird. Der Tonus wird in diesem Falle verringert durch die Last, die nur auf den kontrahierten Muskel wirkt, indem sie durch ihn gehoben wird.

Dieser Tonus ist eine Erscheinung des lebenden Gewebes, er verschwindet nach dem Tode. Er wird durch Erwärmung vermindert, und die Veränderungen der Muskelkurve durch die Temperatur lassen sich hierauf zurückführen.

Alle diese Angaben von Schultz lassen keinen Zweifel darüber, daß er sich auch den Substanztonus als eine Eigenschaft der Muskelfasern, also der eigentlich kontraktile Substanz denkt. Da die anderen Autoren den Unterschied zwischen neurogenem Tonus und Substanztonus nicht machen und somit die sämtlichen Erscheinungen des Tonus der Muskelsubstanz zuschreiben, muß nach diesen Autoren die Erklärung des Tonus überhaupt, nach Schultz

die Erklärung des Substanztonus auf die Erklärung des Kontraktionsvorganges zurückgeführt werden. Auf diese soll indessen hier nicht eingegangen werden, da sie dem Wesen der Sache nach im Zusammenhang mit der Theorie der Kontraktion des gestreiften Muskels erörtert werden muß. Es scheint aber, als sei wenigstens für einen Teil der unter der Bezeichnung Tonus einbegriffenen Vorgänge und vielleicht sogar für das ganze von Schultz als „Substanztonus“ abgetrennte Erscheinungsgebiet noch eine andere Erklärung möglich, indem man nämlich auf die schon oben mehrfach erwähnten Beobachtungen Grützners, betreffend die Verschiebung der Muskelzellen innerhalb des Gewebes, zurückgreift. Es bleibt späteren Untersuchern vorbehalten, zu entscheiden, wieviel von den bisher der Muskelsubstanz selbst zugeschriebenen Vorgängen auf diesen Umstand zurückgeführt werden kann und welcher Teil als eigentliche Eigenschaft der kontraktilen Faserzelle betrachtet werden muß.
