HANDBUCH DER MIKROSKOPISCHEN ANATOMIE DES MENSCHEN

BEGRÜNDET VON

WILHELM v. MÖLLENDORFF

FORTGEFÜHRT VON

WOLFGANG BARGMANN

ZWEITER BAND

DIE GEWEBE

VIERTER TEIL

GEWEBE UND SYSTEME DER MUSKULATUR

ERGÄNZUNG ZU BAND II/3

BEARBEITET VON

GÖSTA HÄGGQVIST

MIT 40 ABBILDUNGEN

SPRINGER-VERLAG

BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

1956

DIE GEWEBE

VIERTER TEIL

GEWEBE UND SYSTEME DER MUSKULATUR

ERGÄNZUNG ZU BAND II/3

BEARBEITET VON

DR. GÖSTA HÄGGQVIST

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT STOCKHOLM

MIT 40 ABBILDUNGEN

SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
1956

ALLE RECHTE,
INSBESONDERE DAS DER ÜBERSETZUNG IN FREMDE SPRACHEN,
VORBEHALTEN

OHNE AUSDRÜCKLICHE GENEHMIGUNG DES VERLAGES
IST ES AUCH NICHT GESTATTET, DIESES BUCH ODER TEILE DARAUS
AUF PHOTOMECHANISCHEM WEGE (PHOTOKOPIE, MIKROKOPIE) ZU VERVIELFÄLTIGEN

© BY SPRINGER-VERLAG OHG. BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG 1956

PRINTED IN GERMANY

DRUCK DER UNIVERSITÄTSDRUCKEREI H. STÜRTZ AG., WÜRZBURG

HANDBUCH DER MIKROSKOPISCHEN ANATOMIE DES MENSCHEN

BEGRÜNDET VON

WILHELM v. MÖLLENDORFF

FORTGEFÜHRT VON

WOLFGANG BARGMANN

KIEL

ZWEITER BAND

DIE GEWEBE

VIERTER TEIL

GEWEBE UND SYSTEME DER MUSKULATUR

ERGÄNZUNG ZU BAND II/3

SPRINGER-VERLAG

BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

1956

Inhaltsverzeichnis.

Seite

A. Glattes Muskelgewebe 1

I. Bau des glatten Muskelgewebes 1

1. Struktur im Ruhezustand 1

a) Das epitheliale Muskelgewebe 1

b) Das mesenchymale glatte Muskelgewebe 1

Das Endoplasma und der Kern S. 5. — Das Mesoplasma S. 6. — Das Exoplasma S. 9.

c) Epitheloide Muskelzellen 11

2. Veränderungen bei der Kontraktion 12

II. Beziehungen zum Bindegewebe 13

III. Entwicklung des mesenchymalen glatten Muskelgewebes 13

IV. Rückbildung des glatten Muskelgewebes 14

V. Explantation von glattem Muskelgewebe 14

Literatur 15

B. Herzmuskelgewebe 18

I. Der Bau der Herzmuskulatur 18

1. Struktur im Ruhezustand 18

a) Die Kerne 20

b) Endoplasma 21

c) Mesoplasma 22

Querstrukturen S. 24. — Die Grundmembranen S. 24. — Die Mittelmembranen S. 25. — Die Querscheiben S. 25. — Der HENSENsche Streifen S. 26. — Disci intercalares S. 26.

d) Exoplasma oder Sarkolemma 30

2. Veränderungen bei der Kontraktion 30

II. Entwicklung des Herzmuskelgewebes 31

III. Altersveränderungen des Herzmuskelgewebes 32

IV. PURKINJEsche Fasern 33

V. Herzmuskelgewebe und Kehlkopfmuskulatur 36

VI. Explantation von Herzmuskelgewebe 36

Literatur 38

C. Skeletmuskelgewebe 41

I. Bau des Skeletmuskelgewebes 41

1. Struktur im Ruhezustand 41

a) Die Kerne 43

b) Das Cytoplasma 44

α) Das Endoplasma 44

β) Das Mesoplasma 44

Die Fibrillen S. 44. — Das Sarkoplasma S. 52. — Die Sarkosomen S. 57.

γ) Das Exoplasma oder Sarkolemma 58

Helicoidale Anordnung der Querstreifung? S. 60. — Rote und weiße Fasern S. 63. — Spiralmuskelfasern S. 64. — Verästelte Muskelfasern S. 65.

2. Veränderungen bei der Kontraktion 66

a) Physiologische Bemerkungen 66

b) Morphologie 67

此为试读，需要完整PDF请访问：www.ertongbook.com

Seite

II. Entwicklung 70
III. Altersveränderungen 72
IV. Regeneration 73
V. Explantation von Skeletmuskelgewebe 73
Literatur 74

D. Organe des aktiven Bewegungsapparates 82
I. System der glatten Muskulatur 82
1. Anordnung der glatten Muskulatur zu Muskelmembranen 82
2. Das Bindegewebe und die Sehnen glatter Muskeln 82
II. Das Gesamtgefüge und das kollagen-elastisch-muskulöse System der Herzmuskulatur 86
III. System des willkürlichen Bewegungsapparates 87
1. Muskeln 87
a) Zusammenfügung der Muskelfasern zu Muskeln 87
b) Das intramuskuläre Bindegewebe 90
c) Die Blutgefäße der Muskeln 91
d) Altersveränderungen der Muskeln 91
2. Der Bau der Sehnen 92
3. Verbindung von Muskeln und Sehnen 93
4. Verbindung von Sehnen und Skeletteilen 97
5. Muskelspindeln 97
Literatur 98

Namenverzeichnis 101

Sachverzeichnis 106

A. Glattes Muskelgewebe*.

I. Bau des glatten Muskelgewebes.

1. Struktur im Ruhezustand.

a) Das epitheliale Muskelgewebe.

Auf dem Gebiet der Histologie und Cytologie des epithelialen Muskelgewebes sind kaum Fortschritte während der vergangenen 25 Jahre zu verzeichnen. AKIYA (1931) befaßt sich mit positivem Resultat mit der Existenz des *M. dilatator pupillae* und KOLMER (1930) beschrieb äußerst kurz das Aussehen des letztgenannten Muskels und des entsprechenden *Sphincter* bei einigen *Affen*arten. Die *syncytiale Anordnung* der Irismuskulatur, deren Nervenversorgung BOEKE (1933) schildert, ist von ROHEN (1951, 1953) genauer geschildert und zur funktionellen Beanspruchung in Beziehung gesetzt worden; „überall dort, wo ursprünglich parallelfaserige Muskulatur quer zur Faserrichtung beansprucht wird, entstehen Syncytien" (ROHEN 1953, S. 140). Die Frage, ob bei den *Vögeln*, deren Irismuskulatur ein quergestreiftes, an Herzmuskulatur erinnerndes Syncytium darstellt, ein glattmuskeliger Dilatator vorkommt, scheint nach ROHEN verneint werden zu müssen.

MAGNUSSEN (1945) konnte zeigen, daß bei *Kaninchen* die *Pigmentierung* des M. sphincter pupillae in bezug auf die Vererbung den ektodermalen Pigmentverhältnissen parallel geht, was einen weiteren Beweis für die ektodermale Genese dieses Muskels darstellt.

Die *myoepithelialen Elemente* der Drüsen, deren Behandlung an anderer Stelle in diesem Handbuch erfolgt, lassen sich nach neueren Untersuchungen nicht nur färberisch, sondern vor allem durch Silberimprägnation mit ihren Ausläufern ausgezeichnet darstellen (RICHARDSON 1949, LINRELL 1952). Ihre Fibrillen können mit Eisenhämatoxylin gut sichtbar gemacht werden (STÖHR 1951).

b) Das mesenchymale glatte Muskelgewebe.

In bezug auf dieses Gewebe kamen zu Ende der zwanziger Jahre bedeutsame Arbeiten zur Veröffentlichung, die zu einer Revision der vorher allgemein anerkannten Auffassung über den cellulären Bau der glatten Muskulatur führten. In Übereinstimmung mit MCGILLS (1907/08) früheren Befunden vertrat BENNINGHOFF (1927) die Ansicht, daß die glatten Muskelzellen in der Regel *Anastomosen* bilden, wodurch ein netzförmiger Zusammenschluß zustande kommt. Zu einem ähnlichen Resultat gelangte STIEVE (1929) in einer eingehenden Untersuchung der Uterusmuskulatur beim *Menschen* unter normalen Verhältnissen und während der Gravidität. Da ich in meiner Darstellung in Band II/3 dieses Handbuches diese beachtliche Arbeit nicht erwähnt habe, gestatte ich mir nun, folgendes zu zitieren (S. 389):

* Die vorliegende Wiedergabe unserer Kenntnisse und Vorstellungen über die Morphologie der Gewebe und Systeme der Muskulatur schließt an meine morphologische Abhandlung dieses Themas in diesem Handbuch (Band II/3) vom Jahre 1931 an. Der Nachtrag ist daher in Verbindung mit dieser Darstellung zu benutzen; sein Aufbau entspricht im wesentlichen dem der ersten Schilderung.

„In den oberflächlichen, tadellos erhaltenen Schichten der Gebärmutter liegen die Muskelzellen ganz dicht aneinander, so daß es schwer ist, ihr Verhalten genau zu erkennen. Die Kerne sind hier 20—28 μ lang und stellenweise bis zu

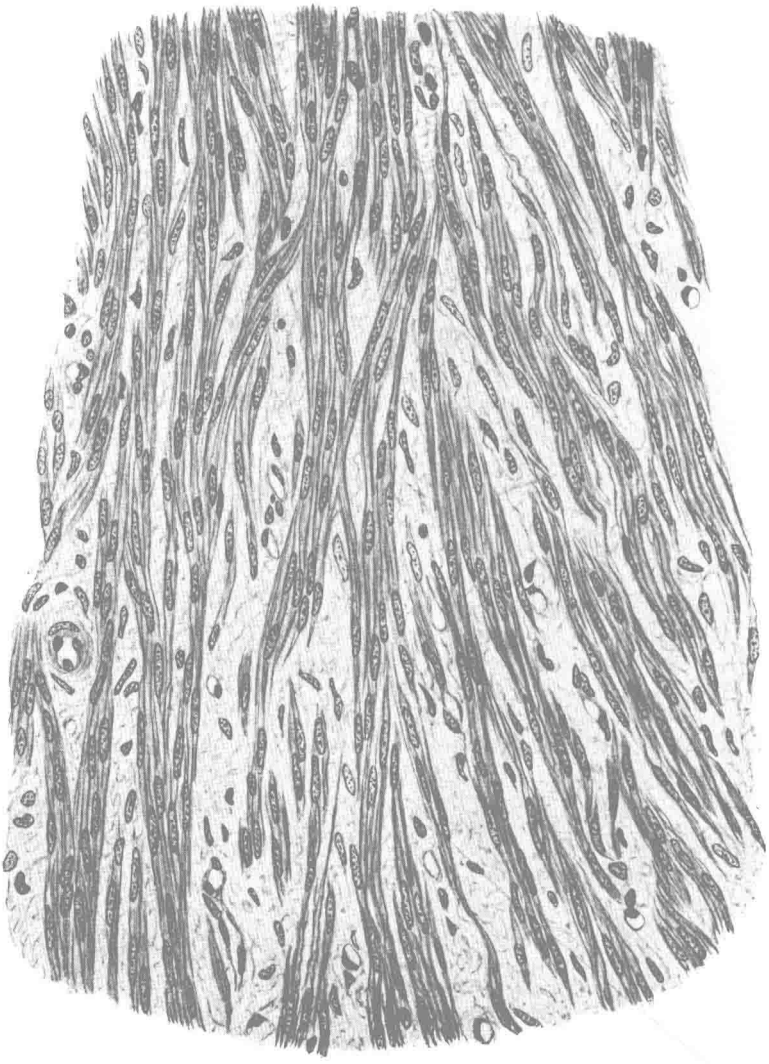

Abb. 1. Muskelzellen aus der mittleren Lage der Gebärmutter einer 43jährigen Frau, die 8mal entbunden hat, am 7. Tage nach Beginn der letzten Regel entnommen. Schnitt gleichsinnig zur Oberfläche. Vergr. 400fach. (Nach STIEVE 1929.)

3μ breit. In den tieferen Schichten, 5—8 mm von der Oberfläche entfernt, sind die Zellen etwas geschrumpft; das sie trennende Bindegewebe ist hier an und für sich lockerer, die Lücken zwischen den einzelnen Zellen größer, infolgedessen ist das ganze Verhalten hier deutlicher zu erkennen, wie aus Abb. 1[1], einem Flachschnitt gleichsinnig zur Oberfläche deutlich zu ersehen ist. Die Mehrzahl der 60—80 μ langen Zellen zeigt die bekannte spindelförmige Gestalt. An der

[1] Hier wird statt STIEVES Abb. 1 seine gleichsinnige Abb. 5 wiedergegeben.

Stelle der dicksten Auftreibung liegt der Kern in einem etwas helleren, von Fibrillen freien Bezirk. Versucht man die einzelnen Zellen gegeneinander abzugrenzen, so stößt man immer wieder auf die nämlichen Schwierigkeiten. Man erkennt nämlich, besonders an sehr dünnen Schnitten, daß nur diejenigen Zellen deutlich begrenzt sind, die etwas schräg, also in der Richtung vom Tragglas zum Deckglas ziehen. Sie sind an beiden Enden durch das Mikrotommesser abgeschnitten. An den Stellen aber, an denen die Zellen mit der Längsachse genau in der Schnittrichtung liegen, *erkennt man ganz deutlich, daß die einzelnen Muskelzellen zusammenhängen*. Ihre Gesamtmasse bildet Netzwerke, die sich in der Hauptsache gleichsinnig zur Oberfläche der Gebärmutter ausbreiten, aber auch untereinander in Verbindung stehen. Es handelt sich also um dreidimensionale Netze. Die Fasern, welche die Maschen dieses Netzes bilden, bestehen aus den Muskelzellen. Sie sind überall da, wo in den Plasmamassen ein Kern gelegen ist, dicker, an den Stellen zwischen 2 Kernen aber im allgemeinen ganz dünn ausgezogen. Die dünnsten Stellen sind die Grenzen zwischen zwei zu je einem Kern gehörenden Plasmabezirken. Man kann aber an geeigneten Stellen ganz gut erkennen, daß die feinen Muskelfibrillen ohne Unterbrechung von einer Muskelzelle in die andere ziehen. Häufig findet man auch 2 Kerne nicht allzu weit voneinander entfernt in einer ganz gleichmäßig dicken Muskelfaser. Mit anderen Worten, *alle Muskelzellen in der Wand der Gebärmutter stellen eine einzige große Protoplasmamasse dar, die ähnlich wie der Herzmuskel als dreidimensionales Netz bezeichnet werden muß*[1]. Zum Unterschied von dem Herzmuskel sind die Fasern dieses Netzes aber nicht gleichmäßig stark, sondern in der Umgebung der Kerne spindelförmig aufgetrieben und zwischen 2 Kernen im allgemeinen nur sehr dünn."

Ich selbst kam beim Studium der glatten Muskulatur und deren Entwicklung zu einer ähnlichen Auffassung. Froböse (1932) findet, daß die Muskulatur in dem Fruchthalter des *Kaninchens* ein Netz bildet, das der Herzmuskulatur ähnlich ist und in dem sich Zellindividuen nur schwer und ungenau trennen lassen. Kraucher (1931) fand bei einer Untersuchung über die Entwicklung der Scrotalhaut bei einem $32^1/_2$ Wochen alten *menschlichen Fetus* Bündel glatter Muskulatur, in denen keine Membranen zwischen den Zellterritorien beobachtet werden konnten. Boeke (1932) fand die syncytiale Anordnung der glatten Muskulatur in den Wänden von Blutgefäßen, Eingeweiden und Ureter sehr deutlich. Ferner beschrieb Aunap (1936) in den Darm- und Magenwandungen von *Katze*, *Meerschweinchen*, *Ratte* und *Mensch* zahlreiche Anastomosen zwischen den glatten Muskelzellterritorien (Abb. 2). Diese Verbindungen entsprechen vollkommen den von mir 1931 in Abb. 23 nach einer Mikrophotographie von Holmgren wiedergegebenen. Auch Revoutskaia (1939) sah im Amnion von *Hühner*embryonen glatte Muskelzellen in netzförmiger Ausbreitung und mit syncytialem Bau; die verwickelte Muskelarchitektur des Amnions und ihre Entstehung behandeln Bautzmann und Schröder (1953). Über ähnliche Beobachtungen in der Nabelschnur vom *Menschen* berichtet Andreassi (1953).

Eine abweichende Meinung vertritt Roskin (1936), indem er hervorhebt, daß die glatte Muskulatur „weder in der Sprache der Zellentheorie noch von der Vorstellung seines syncytialen Baues ausgehend erfaßt werden kann". Er will

[1] „Auch an anderen Stellen des Körpers, so z. B. in der Wand des Magen-Darmkanals oder der Blase bilden die glatten Muskelzellen zusammenhängende Netze. Herr Schaffer war so liebenswürdig, mich darauf aufmerksam zu machen, daß man dies auch beim Zerzupfen der glatten Muskelzellen sehr gut erkennen könne, denn es gelingt niemals, die einzelnen Muskelzellen zu trennen, wenn man in der Längsrichtung die Fasern zerzupft. Nur wenn die Zellen senkrecht zur Längsrichtung auseinandergezogen werden, gelingt es, die einzelnen zu den Kernen gehörenden Plasmabezirke zu trennen. Dann bricht man die Zellen an den dünnsten, zwischen 2 Kernen gelegenen Verbindungsstellen durch."

an Stelle dessen den Begriff „Myon" — nicht identisch mit KÖRNERS Myonbegriff (s. S. 87) — einführen, der nicht nur die glatte Muskelzelle, sondern auch Bindegewebe und periphere Fibrillen in sich einschließt. Die „Myone" machen in einem gewissen Sinne selbständige Einheiten aus, sind jedoch gleichzeitig „*eng und untrennbar* zu Komplexen — den Myonen höherer Ordnung — miteinander verknüpft". ROSKIN versucht seine Ansicht, daß sich die glatte Muskulatur nicht als Syncytium deuten läßt, folgendermaßen ursächlich zu begründen: man „müßte hier von einem eigenartigen, heterogenen Syncytium — einem muskulär-bindegewebigen Komplex — sprechen". Wir kommen hier zu dem schon von HEIDENHAIN (1911) geäußerten Gedanken zurück, daß unsere Vorstellung über den Bau der glatten Muskulatur als „untrennbar verquickt mit der Frage nach der Natur des interstitiellen Bindegewebes" angesehen werden muß.

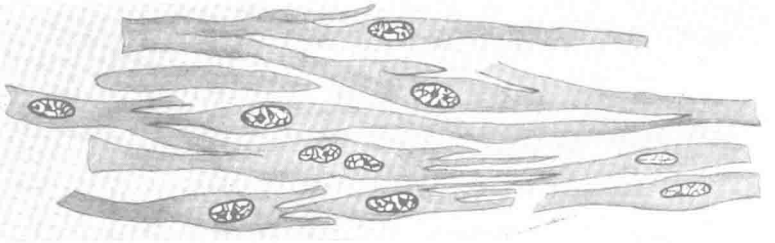

Abb. 2. Magenmuskulatur der *Ratte*. Anastomosierende Zellen aus der mittleren Muskelschicht. Vergrößerung ungefähr 1500fach. (Nach AUNAP 1936.)

Wie ich schon 1931 unterstrich, vermag ich die in der glatten Muskulatur ausgebildeten kollagenen Netzstrukturen nicht als Bindegewebe im eigentlichen Sinne anzusprechen. Sie machen einen integrierenden Teil des glatten Muskelgewebes aus. ROSKIN leugnet nicht deren Ursprung aus dem glatten Muskelgewebe und betont, daß die Membranen in der Regel zellfrei sind, womit wohl gemeint ist, daß sie sich nicht aus spezifischen Bindegewebszellen herausdifferenziert haben. Ich komme später noch im Rahmen meiner Darstellung auf diese Frage zurück. Von Interesse ist in diesem Zusammenhang nur, daß auch ROSKIN der glatten Muskulatur keinen cellulären Aufbau zuerkennt.

Während sich also viele moderne Untersucher der Vorstellung über eine syncytiale Natur des glatten Muskelgewebes angeschlossen haben, konnte ich keine neuere Arbeit finden, die an der alten Auffassung des cellulären Aufbaus festhält. Damit leugnen diese Verfasser natürlich nicht das Vorkommen von isoliert auftretenden glatten Muskelzellen.

Die meisten der genannten Verfasser betonen auch einen nahen genetischen und morphologischen Zusammenhang zwischen der glatten Muskulatur und den Zellelementen des Bindegewebes. Auf STIEVES diesbezügliche Beobachtungen werde ich bei der Besprechung über die Histogenese der glatten Muskulatur noch zurückkommen. AUNAP findet in der Darmwand Elemente, die seiner Meinung nach Übergangsformen zwischen Bindegewebs- und glatten Muskelzellen darstellen.

Die vergangenen Jahre haben mir also keinerlei Anlaß gegeben, meine 1931 ausgesprochene Auffassung über den Bau des mesenchymalen glatten Muskelgewebes fallen zu lassen: „Fasse ich demnach den Bau der glatten, mesenchymalen Muskulatur zusammen, so kann ich sie nur als ein *zusammenhängendes Syncytium* auffassen. Ich meine damit nicht schmale Zellenbrücken, ähnlich denjenigen im Epithel (KULSCHITZKY u. a.), auch nicht die von MCGILL beschriebenen

groben Verbindungen, über welche bereits oben berichtet wurde, sondern das Ganze bildet eine einzige zusammenhängende Protoplasmamasse, wo sich das Protoplasma über die ganze Fläche der sog. contractilen Faserzellen hin in angrenzende Zellen fortsetzt. In dieser Protoplasmamasse können wir Zonen verschiedener Struktur unterscheiden: 1. eine Zone, die den Kern und granulaführendes Cytoplasma enthält, 2. eine Zone mit Fibrillenstrukturen (Myofibrillen) und 3. eine Zone mit kollagenen, elastischen und präkollagenen Strukturen. Die zwei erstgenannten Zonen bilden die sog. kontraktilen Faserzellen, während die letztgenannte dem sog. ‚interstitiellen Bindegewebe' (DE BRUYNE, SCHAFFER) entspricht. Die letztere möchte ich unter Verwendung der Nomenklatur von HANSEN und STUDNIČKA als *Exoplasma* bezeichnen, das körnige, kernführende Protoplasma als *Endoplasma* und das dazwischenliegende fibrillierte als *Mesoplasma*".

Diese Beschreibung bezieht sich natürlich in erster Linie auf die Fälle, in denen die glatte Muskulatur gröbere Balken bildet, wie z. B. in der Darmwand und teilweise im Urogenitalapparat. An anderen Stellen bildet sie ein lockeres Netzwerk, in dem die sog. contractilen Faserzellen mit langen Fortsätzen miteinander anastomosieren. In solchen Fällen geht das Exoplasma der glatten Muskulatur ohne Grenze in das umgebende Bindegewebe über und die in dem Exoplasma ausgebildeten kollagenen bzw. elastischen Fasernetze setzen sich in entsprechende Strukturen des Bindegewebes fort. In gleicher Weise verhält es sich mit den isoliert auftretenden glatten Muskelzellen z. B. an den präcapillären Gefäßen.

STIEVE gibt als *Maße* für die glatten Muskelzellen in einer nichtgraviden Gebärmutter 60—80 μ für die Länge und in einer anderen 40—60 μ an. Zu Ende der Gravidität hatten sich die zu einem Kern gehörigen Cytoplasmaabschnitte im Stratum supravasculare unerhört vergrößert. Sie waren nun 600—800 μ lang, 8—10 μ breit und 4—6 μ dick. In der Gebärmutter eines nichtgraviden erwachsenen *Kaninchens* fand FRÖBÖSE (1932) isoliert liegende Muskelzellen, die allgemein 62—63 μ lang und 4 μ breit waren. Die kleinste beobachtbare Zelle wies 27 bzw. 3—4 μ auf. Nach einer Trächtigkeitsperiode von 26 Tagen waren die Maße auf 136 μ in der Länge und 15—16 μ in der Breite angewachsen. Daneben konnten jedoch auch Zellen angetroffen werden, die nur 8—10 μ breit waren.

Eine erhebliche Größenzunahme der glatten Muskelzellen tritt nicht nur unter physiologischen, sondern auch pathologischen und experimentellen Bedingungen als Ausdruck eines Anpassungsvorganges in Erscheinung. Es sei nur an die wohlbekannte *Hypertrophie* der glatten Muskulatur bei Hypertension erinnert. LANGE (1940) fand im normalen *Ureter* der *Ratte* Muskelzellen von 65 μ Länge und 3 μ Breite mit einem berechneten Volumen von 149 μ^3. Bei experimentell hervorgerufener Hypertrophie konnte die Länge auf 120 μ und die Breite auf 6 μ anwachsen, das berechnete Volumen war in diesem Falle 1130 μ^3. Bezüglich des Verhaltens der *Lungenmuskulatur* vgl. ENGEL (1949) und v. HAYEK (1953, Literatur). Über *Riesenmuskelzellen* bei *Cleodora pyramidata* von 2,5—3 mm Länge und 50 μ Breite berichtet ROSKIN (1935).

Das Endoplasma und der Kern. Über die *Kerngröße* in der Uterusmuskulatur des *Menschen* gibt STIEVE (1929) einige wertvolle Aufschlüsse. Vor dem Eintritt der Gravidität waren bei einer jüngeren Frau die Kerne 20—28 μ lang und stellenweise 3 μ breit, und bei einer 43jährigen, die 8 Schwangerschaften hinter sich hatte, 12—16 μ bzw. 2—3,5 μ. In den stark hypertrophierten Zellterritorien erwiesen sich die Kerne zu Ende der Gravidität breiter, aber nicht länger als am Anfang. Zwei bis drei Kerne konnten im gleichen Endoplasmagebiet angetroffen

此为试读,需要完整PDF请访问: www.ertongbook.com

werden. Beim *Kaninchen* waren die Kerne nach FROBÖSE (1932) im Uterus außerhalb der Trächtigkeitsperioden 4—8 μ lang und 2—3 μ breit. Am 30. Tage der Gravidität maßen sie im Durchschnitt in der Länge 12—23 μ und 2—5 μ in der Breite. Bei der Hypertrophie in Ureter, Darm und gravidem Uterus war nach LANGE (1940) die Kernplasmarelation klar beibehalten. Die Kernmaße betrugen für das erstgenannte Organ unter normalen Verhältnissen im Durchschnitt 11 μ in der Länge und 2 μ in der Breite, für den Darm 15 bzw. 2 μ und den Uterus 11 bzw. 2,5 μ. Bei Hypertrophie fand LANGE in Übereinstimmung mit STIEVES Resultaten bei *Homo*, daß sich die Länge der Kerne kaum änderte, wohl aber deren Breite zunahm. In den von ROSKIN beschriebenen Riesenzellen waren die Kerne nur 50—60 μ lang, aber 25—30 μ breit. ARBOGAST (1944) sieht in der Volumenzunahme der Kerne der Uterusmuskelzellen des *Menschen* während der Gravidität das *Ergebnis einer lokalen Hormonwirkung* der Placenta. Während der Schwangerschaft steigt das Volumen der Kerne um das 2—3fache; die Verschiebung der Kern-Plasmarelation erfolgt zugunsten des Cytoplasmas. Zunächst spielt sich die Kernvergrößerung im Bereich der Implantationsstelle ab, um sich im 5. Monat auf die gesamte Gebärmuttermuskulatur auszudehnen.

Gemäß STIEVE haben die Kerne „ein feines Häutchen, zartes Gerüst, dem das Chromatin im allgemeinen staubförmig angelagert ist, daneben finden sich 1—3 größere Chromatinbrocken". FROBÖSE betont, daß die Kerne durch ein deutliches zartes Liningerüst ausgezeichnet sind, dem das Chromatin in Form feinster Körnchen angefügt ist. ROSKIN (1930, 1935) findet bei der *Katze* den Kern arm an Strukturen, die durch Eisenhämatoxylin färbbar sind. Dicht unter der Membran soll nach diesem Verfasser ein feines Faserwerk von dünnen, spiralförmig verlaufenden Lininfasern vorhanden sein. Ähnliche Spiralstrukturen, denen sich mit der FEULGEN-Methode nachweisbares Chromatin angelagert hatte, beobachtete er auch beim *Axolotl* (1938).

Das *Endoplasma* der Gebärmuttermuskulatur des *Menschen*, das den Kern umgibt und an dessen Polen besonders stark angereichert ist, enthält gemäß STIEVE (1929) *Fetttropfen*, die während und nach der Menstruation besonders reichlich auftreten. Beim *Axolotl* fand ROSKIN (1938) dagegen wenig Fett. *Glykogen* kommt jedoch auch bei diesen Tieren sehr reichlich im Endoplasma vor. Nach diesem Forscher läßt sich auch ein GOLGI-Apparat beobachten, der meistens an den beiden Polen des Kernes gelegen ist, jedoch manchmal auch nur an einem gefunden wird. In gewissen Zellen hat er ein kompaktes, in anderen ein spongiöses Aussehen. Bei der *Ratte* fand BEAMS (1930) nach Vitalfärbung das *Vacuom* als Kügelchen und Ringe an den Polen des Kernes. Im Elektronenmikroskop sieht man tatsächlich an den Polen der Kerne netzartige oder tropfige Strukturen (Abb. 3). Ob ein Vacuom oder Fetttröpfchen vorliegen, ist unmöglich zu sagen.

Das Mesoplasma ist der spezifisch differenzierte Teil der Muskelterritorien. In ihm unterscheidet man Fibrillen und interfibrilläres Sarkoplasma. Den Fibrillen kommt *Doppelbrechung* zu, während das Sarkoplasma isotrop ist. Hiervon kann man sich bei der polarisationsoptischen Untersuchung sarkoplasmareicher Fasern und isolierter Fibrillen überzeugen. W. J. SCHMIDT (1937), der das polarisationsoptische Verhalten der glatten Muskelzellen eingehend unter Stellungnahme zu den im Schrifttum niedergelegten Angaben geprüft hat, bildet z. B. einen Teil einer *lebenden* Muskelzelle von *Oxyuris vermicularis* ab, an dem man die Fibrillen hell, das Sarkoplasma dunkel zwischen gekreuzten Nicols erkennen kann.

Wie ich schon 1931 erwähnte, vertraten mehrere Untersucher die Meinung, daß es 2 verschiedene Typen von Fibrillen gäbe, sowohl feine als auch gröbere. Die feinen Fibrillen, deren Existenz nun von allen Forschern anerkannt wird,

Vacuom oder Fetttröpfchen.

Abb. 3. Glatte Muskelzelle aus der Harnblase einer *Ratte*. Osmiumtetroxyd. Elektronenbild von G. BLOOM. Vergr. 10350fach.

machen zusammen mit dem dazwischenliegenden Sarkoplasma die Hauptmasse des Mesoplasmas aus. Sie wurden von HEIDENHAIN als *Binnenfibrillen* bezeichnet. Dieser bedeutende Muskelhistologe glaubte außerdem in der Peripherie der Muskelzellen gelegene gröbere Fibrillen nachweisen zu können, denen er den Namen „*Grenzfibrillen*" gab. Ferner meinte BENDA, daß im Inneren der Muskelzellen noch eine Art grober Fibrillen vorkäme, die er *Myogliafibrillen* nannte. Diese sollten nicht contractil sein, sondern eine Stützfunktion besitzen.

Im Jahre 1931 sprach ich meine Zweifel an der Existenz sowohl der „Grenz"- als auch „Myogliafibrillen" aus und betonte, wie sich ein solches Bild auf die angewandte histologische Technik und die Eigenschaft der feinen Fibrillen, sich zu Bündeln zusammenzulegen, zurückführen läßt. BOEKE (1932) gab auf Grund von Studien an der glatten Muskulatur, die sich den Stacheln des *Igels* anheftet, auch der Überzeugung Ausdruck, daß solche Fibrillen nicht existieren. Die mit Hilfe von Silberimprägnierung im Querschnitt nachweisbaren Fibrillen konnte er als Kornbildungen entschleiern. Dagegen glaubt ROSKIN in einer Anzahl Arbeiten über glatte Muskulatur verschiedener Tiere das ständige Vorkommen von 2 Fibrillensorten konstatieren zu können, von denen die eine HEIDENHAINs „Grenzfibrillen" zu entsprechen scheint. Seiner Ansicht nach hätten letztere eine andere chemische Zusammensetzung als die übrigen Fibrillen und besäßen ferner eine Stützfunktion. Da ich mich schon 1931 ausführlich der Besprechung dieser Frage gewidmet habe und nicht einsehen kann, welche Bedeutung eine solche Stützfunktion neben dem kollagenen Netz einnehmen sollte, will ich mich hier nicht mit einer weiteren Diskussion aufhalten, zumal ROSKINs Bilder meiner Meinung nach nichts Neues bieten, das über den Rahmen dessen hinausgeht, was schon durch HEIDENHAINs Arbeiten bekannt war. In der glatten Muskulatur des *menschlichen* Nabelstranges fand ANDREASSI (1953) auch „Grenzfibrillen", betrachtet sie jedoch als Bündel der gewöhnlichen Fibrillen.

In bezug auf die Fibrillen der Skeletmuskulatur haben die physiologischen Chemiker in Zusammenarbeit mit morphologischen Forschern, die sich des Elektronenmikroskopes bedienen, bedeutsame Fortschritte erzielt, von denen später noch die Rede sein soll. Sie vermochten wahrscheinlich zu machen, daß die Myofibrillen der quergestreiften Muskulatur aus doppelbrechenden *Actomyosinfäden* mit einem Diameter von etwa 100 Å bestehen.

Leider scheinen bisher nur wenige elektronenmikroskopischen Untersuchungen über glatte Muskeln entsprechend denen auf dem Gebiete der Skeletmuskulatur, die wesentlich zu unserer Kenntnis über die hierbei vorliegenden submikroskopischen Strukturen beigetragen haben (s. S. 44 u. f.), durchgeführt worden zu sein. Man darf jedoch annehmen, daß auch die Myofibrillen der glatten Muskeln aus Actomyosin aufgebaut sind. CSAPO, ERDÖS, NAESLUND und SNELLMAN (1950) haben nämlich aus Uterusmuskulatur *Myosin* und *Actomyosin* hergestellt. Gewisse Unterschiede gegenüber den Skeletmuskeln bestehen jedoch. So gelang es nicht, Uterusmyosin auszukristallisieren, da es zu leicht löslich war und sich nicht vollständig von Actin befreien ließ. Die Verfasser nehmen daher an, daß das Actin der Uterusmuskulatur fester an Myosin gebunden ist als im Herz- und Skeletmuskel. Da also die Stoffe, welche in den Actomyosinfäden der glatten Muskulatur enthalten sind, sich chemisch gesehen nicht mit den entsprechenden Bestandteilen der Skeletmuskeln als identisch erweisen, ist es unmöglich, irgendwelche Schlüsse auf das Kaliber der Elementarfibrillen zu ziehen. Wahrscheinlich sind sie jedoch von der gleichen Größenordnung wie in der Skeletmuskulatur, nämlich etwa 100 Å.

Im interfibrillären Sarkoplasma fand ROSKIN (1938) beim *Axolotl* eine wechselnde Menge *Glykogen*. In der Peripherie der „Zellen" trat regelmäßig eine Schicht

mit Kornbildungen verschiedener Größe auf. Ähnliche Beobachtungen waren schon von KALBERMATTEN (1913) gemacht worden. Unter Anwendung der FEULGENschen Plasmalreaktion erhielt ROSKIN eine diffuse Färbung in einem violetten Farbton. Seiner Auffassung nach kann man ein trophisches Sarkoplasma — womit er wohl das Endoplasma meiner Nomenklatur meint — von einem interfibrillären Sarkoplasma unterscheiden, dem er den Namen *Kinoplasma* gibt. Dieses soll das wichtigste Strukturelement der glatten Muskulatur sein. Er betrachtet „die spezifisch differenzierte plasmatische Schicht interfibrillären Plasmas als das aktive Element des contractilen Apparates im Myon". Bei der Behandlung mit destilliertem Wasser fand ROSKIN (1945) eine Vergrößerung der Muskelzellen um das Doppelte auf Grund von Quellungseffekten am interfibrillären Protoplasma. Dazu ist zu bemerken, daß wohl kein Forscher auf diesem Gebiete gemeint hat, daß das interfibrilläre Sarkoplasma für den Kontraktionsprozeß bedeutungslos sei. Das aktive Element dürften jedoch die Fibrillen sein. Zwischen diesen befinden sich vermutlich gelöste Eiweißstoffe, Wasser und Salze — darunter die für die Kontraktion wichtigen Kalium- und Magnesiumsalze (SCOTT 1940) —, vielleicht auch Adenosintriphosphorsäure (ATP), deren Anwesenheit als Energiespender bei der Kontraktion notwendig ist. Mit Rücksicht auf unsere geringen Kenntnisse über die physiologische Chemie der glatten Muskulatur ist dies jedoch nur eine Annahme, die sich auf unsere gegenwärtigen Vorstellungen vom Kontraktionsprozeß in der Skeletmuskulatur gründet.

Im interfibrillären Sarkoplasma kommen auch spärlich *Mitochondrien* vor (Abb. 4).

Die Elementarfibrillen scheinen im Mesoplasma nicht gleichmäßig verteilt zu sein, sondern sind zu Bündeln vereinigt, deren Diameter an der Grenze des mit Hilfe des gewöhnlichen Mikroskopes Beobachtbaren liegt. Diese Bündel wurden von früheren Verfassern als Myofibrillen bezeichnet. HODGE, HUXLEY und SPIRO haben 1954 Myofibrillen von einem glatten Adductormuskel von *Venus anodonta* abgebildet. Sie sind im Querschnitt rund oder oval und messen 500—1000 Å. Wahrscheinlich sind sie Bündel von Myofilamenten, wie die Elementarfibrillen oft genannt werden.

STIEVE (1929) vertrat in Übereinstimmung mit BENNINGHOFFS früheren Untersuchungen die Auffassung, daß die Fibrillen *kontinuierlich* von einem Zellterritorium zum anderen verlaufen, eine Ansicht, die ich 1931 auch geteilt habe. Der gleichen Meinung sind ferner FROBÖSE (1932), AUNAP (1936), REVOUTSKAIA (1939) und ANDREASSI (1953). Von den Untersuchern der letzten Zeit scheint nur ROSKIN (1936) betont zu haben, daß der contractile Teil des „Myons" von einem „*Myolemma*" begrenzt wird. Dieses Myolemma fand er 1945 in Form einer festen Struktur, die jedoch bei Behandlung mit schwacher Essigsäure oder destilliertem Wasser ihre feste Konsistenz einbüßt. Er beschreibt es weiter als eine „überaus dünne Membran", welche die contractile Zone des Myons von den anliegenden Kollagennetzen abgrenzt. Dem Einwand, daß diese Membran ein durch die Fixierung hervorgerufenes Kunstprodukt ist, begegnet er mit folgender Bemerkung: „In Versuchen mit chemischen Reagentien kann, falls sie durch den Einfluß dieser Reagentien gestört wurde, keine Membran in den fixierten Präparaten entdeckt werden."

Das Exoplasma. Bei der Behandlung der Histologie des glatten Muskelgewebes stellt die Frage nach dem „membranösen Bindegewebe" der alten Histologen eines der wichtigsten Probleme dar, wie schon HEIDENHAIN betonte. Geht man der Sache ganz bis auf den Grund, so hängt eigentlich alles von der Frage ab, was man unter einem *Gewebe* versteht. In Teil I/1 (S. 554ff.) dieses Handbuches hat sich STUDNIČKA eingehend mit dem Thema „Der Begriff eines Gewebes"

beschäftigt. Er erwähnt dabei unter anderem die Definition von VIRCHOW: „Ein Gewebe ist ein Komplex von in gleicher Richtung differenzierten Zellen und ihren Abkömmlingen." Nach STUDNIČKA ist dies ein Standpunkt, der durch die Entwicklung der Histologie überwunden wurde. Zum Beweis dafür zitiert er einige Beispiele. So ist das quergestreifte Muskelgewebe kein Komplex von Zellen,

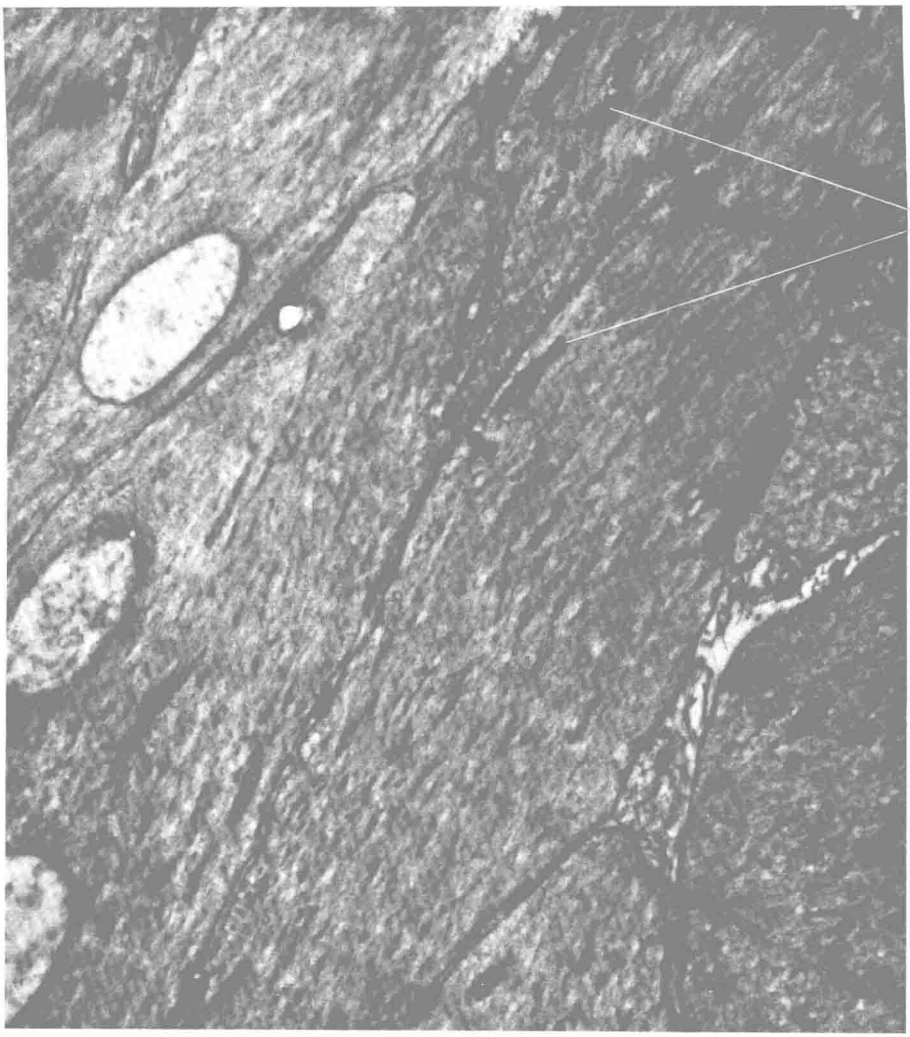

Abb. 4. Glatte Muskelzellen aus der Harnblase einer *Ratte*. Elektronenbild von G. BLOOM. Vergr. 10350fach.

sondern besteht aus „Syncytien, den Muskelfasern und dem solche untereinander verbindenden Bindegewebe". Wenn ich vom Bindegewebe absehe, das ich in der Skeletmuskulatur nicht zum Muskelgewebe rechne, so sind doch die Muskelfasern „Abkömmlinge" spezifisch differenzierter Myoblasten. Dies gilt meiner Meinung nach auch in gleicher Weise für die übrigen Beispiele, die STUDNIČKA anführt. Deshalb scheint meines Erachtens VIRCHOWS Definition, die nur in der Formulierung von den Aussagen KÖLLIKERS und HENLES abweicht, noch immer ihre Gültigkeit zu besitzen.

In bezug auf „das membranöse Bindegewebe" ist zu sagen, daß es in der glatten Muskulatur weder aus spezifischen Bindegewebszellen aufgebaut ist noch aus Abkömmlingen solcher besteht. Es hat sich vielmehr in einem schon vorliegenden Muskelsyncytium entwickelt, wie McGill zuerst zeigte und ich später bestätigen konnte. Gemäß meiner Abb. 113, die in der ersten Darstellung (1931) zur Veröffentlichung gelangte, werden die verschiedenen Zellterritorien durch ein helles, strukturloses Protoplasma, das sich mit Prikrinsäure gelb färbt, voneinander getrennt. In diesem kommen hier und da einige kollagene Fasern vor. Ich erachte es deshalb als richtiger, das kollagene Netz als einen integrierenden Bestandteil des glatten Muskelsyncytiums anzusprechen und in ähnlicher Weise auch die strukturlose Substanz, in die es eingebettet ist. Da die letztgenannte ja ein spezifisch differenzierter Teil des Syncytiums ist, bin ich der Meinung, daß sie eine eigene Bezeichnung verdient und gab ihr den Namen *Exoplasma*. Bezüglich dieses Begriffes vertrete ich die gleichen Ansichten wie F. C. C. Hanssen und Studnicka.

Von den Untersuchern der letzten Jahrzehnte haben nur sehr wenige dieser Frage etwas Interesse geschenkt. Stieve (1929) äußert sich in bezug auf die Uterusmuskulatur in folgender Weise: „Die einzelnen Zellbezirke dieses Syncytiums sind von feinsten Bindegewebsfibrillen umsponnen". Mit Bindegewebsfibrillen meint er ohne Zweifel die kollagenen und elastischen Fibrillen. Bindegewebe findet sich nach dieser Beschreibung erst „zwischen den gröberen Zügen der Muskulatur". Roskin (1936) scheint sich meiner Auffassung anzuschließen, indem er betont, daß die glatten Muskelzellen und die kollagenen Netze im *Katzen*darm nicht nur in nahem funktionellem und territorialem Verhältnis zueinander stehen, sondern wahrscheinlich auch eine histogenetische Einheit bilden. Ge (1929) weist darauf hin, daß die glatten Muskelfasern von einem Netz von Bindegewebsfibrillen mit hauptsächlich zirkulärem Verlauf umsponnen werden. Ein Teil der Fasern verläuft jedoch auch in der Längsrichtung der Zellen.

c) Epitheloide Muskelzellen.

Der Begriff epitheloide Muskelzellen wurde von v. Schuhmacher (1934) geprägt. Dieser Forscher hatte schon 1908 in Übereinstimmung mit den noch früheren Beobachtungen von Stoerck (1906) gefunden, daß die Zellen, welche die spezifischen Elemente des *Glomus coccygicum* ausmachen, nicht — wie man früher annahm — aus Paraganglienzellen in Verbindung mit dem sympatischen Nervensystem bestehen. sondern umgewandelte glatte Muskelzellen sind. Er fand ähnliche Gebilde in gewissen arteriovenösen Anastomosen. Die glatten Muskelzellen der Gefäßmedia arterieller Verzweigungen, die jene Anastomosen aufbauen, werden in der Richtung auf die Venen immer kürzer und dicker und gleichzeitig immer ärmer an Fibrillen. Schließlich stellen sie nur noch polygonale, aneinander gelagerte Elemente dar, die an Epithelzellen erinnern. Parallel dazu werden auch die Kerne immer mehr abgerundet und ärmer an Chromatin. v. Schuhmacher (1938) meint, daß diesen Zellen eine doppelte Aufgabe zukäme, indem sie teilweise, wie schon Benninghoff (1930) vermutete, durch Wasseraufnahme anschwellen können, wodurch das Gefäßlumen eingeengt wird, andererseits aber auch Acetylcholin oder eine damit verwandte Verbindung sezernieren. Die in einem Teil der Paraganglienbildungen vorkommenden nicht phäochromen Zellen, die unter anderem von Watzka studiert wurden, betrachtet er ebenfalls als epitheloide Muskelzellen und weist dabei auch auf die besonders von Becher (1936) und Goormaghtigh (1937—1942) untersuchten Zellen in der *Arteriolae afferentes* der Nieren hin.

此为试读，需要完整PDF请访问：www.ertongbook.com