

(Aus der „Abtheilung für allgem. u. vergleichende Physiologie“ am deutschen physiol. Institut in Prag.)

Echte Contractilität und motorische Innervation der Blutcapillaren.

Von

E. Steinach,

Professor an der deutschen Universität in Prag,
und

R. H. Kahn,

Assistent am physiolog. Institut.

(Hierzu Tafel II.)

I n h a l t:

	Seite
I. Ueber die Entwicklung und den gegenwärtigen Stand der Lehre von der sogen. Capillarcontraction	105
II. Ueber die echte Contractilität der Blutcapillaren	112
III. Ueber die motorische Innervation der Blutcapillaren.	124

I. Ueber die Entwicklung und den gegenwärtigen Stand der Lehre von der sogen. Capillarcontraction.

I.

Die Erkenntniss, dass die feinsten Verzweigungen der Blutbahn nicht Gefässröhrchen von constantem Lumen darstellen, dass die Blutcapillaren vielmehr ihre Weite verändern können, und dass diese Erscheinung nicht bloss auf mechanischen Bedingungen des Blutdrucks, sondern wesentlich auf vitalen Vorgängen beruhe, ist den grundlegenden Arbeiten Stricker's zu verdanken. Derselbe fand zunächst¹⁾ bei der mikroskopischen Untersuchung der frisch abgeschnittenen Froschnickhaut, dass die Capillaren an manchen Orten bis zur Unwegsamkeit für die rothen Blutkörperchen verengt waren, und er sah auch einmal eine derartige Abschnürung

1) S. Stricker, Untersuchungen über die capillaren Blutgefässe der Nickhaut des Frosches. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wissensch., math.-naturw. Classe Bd. 51 Abth. 2 S. 16. Jahrg. 1865.

unter seinen Augen spontan eintreten. Stricker vermuthete schon damals, dass die Capillarwand selbst es sei, welche hierbei eine Rolle spiele, und es drängte sich ihm die Frage auf, ob die ermittelten Befunde auf Schrumpfungen oder auf physiologische Veränderungen zurückzuführen wären. Fortgesetzte Studien¹⁾ entschieden in letzterem Sinne. Es gelang ihm, die Nickhautcapillaren stellenweise durch chemische und insbesondere durch tetanisirende Reize zur Verengerung zu bringen und hernach die Wiedererweiterung zu beobachten. Hier und da liess sich der Versuch mehrmals hinter einander wiederholen; aber die Zahl der positiven Resultate war spärlich. Bei der Mehrheit der Präparate versagte der Reizerfolg. Deshalb suchte Stricker nach günstigeren Objecten und fand sie in den Gefässverzweigungen der Batrachierlarven. Die diesbezüglichen Wahrnehmungen bestärkten ihn in der Auffassung, dass es sich sowohl bei den spontan als auch nach Reizung auftretenden Veränderungen der Capillarweite um vitale Erscheinungen handle, welchen, wenigstens betreffs der jugendlichen Capillaren, eine allgemeine Bedeutung beizumessen sei. Ueber den eigentlichen Vorgang der Einschnürung machte Stricker nur eine kurze Bemerkung. Er beobachtete wellige Krümmung der ursprünglich glatten Contour der Capillare und ein Dickerwerden der Wandung. Hierdurch schien ihm die Verengerung bezw. selbst die Aufhebung des Lumens aufgeklärt zu sein.

Stricker's Arbeiten erregten lebhaftes Interesse, aber auch entschiedenen Widerspruch. Zu den Autoren, welche seine Angaben nachdrücklich bestritten haben, gehörte unter Anderen Cohnheim²⁾. Hingegen förderten die Untersuchungen von Golubew³⁾ und von Tarchanoff⁴⁾ Ergebnisse zu Tage, welche der Stricker'schen Lehre — wenn auch bei einiger Einschränkung und Modification — eine Stütze gewährten. Golubew constatirte einen Einfluss der

1) S. Stricker, Studien über den Bau und das Leben der capillaren Blutgefässe. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wissensch., math.-naturw. Classe Bd. 52 Abth. 2 S. 379. Jahrg. 1865.

2) Cohnheim, Archiv f. pathol. Anatomie Bd. 40. 1867.

3) Golubew, Beiträge zur Kenntniss des Baues und der Entwicklungsgeschichte der Capillargefässe des Frosches. Arch. f. mikroskop. Anatomie Bd. 5. 1869.

4) Tarchanoff, Beobachtungen über contractile Elemente in den Blut- und Lymphcapillaren. Dieses Archiv Bd. 9 S. 407. 1874.

elektrischen Reizung auf die Weite der Capillaren, verlegte aber den Sitz des Vorgangs nicht in die Capillarwand als solche, sondern nur in die derselben eingelagerten spindelförmigen Kerne, in die sog. Spindel-elemente, welche — während der Reizung anschwellend und in das Lumen vorspringend — die Durchgängigkeit des Gefäßes an einzelnen Stellen zu beeinträchtigen oder aufzuheben vermöchten. Golubew hielt den ganzen Process für eine Absterbeerscheinung jener Gebilde. Gegen diese Deutung erhob Tarchanoff Einspruch, nachdem er das Dickerwerden und Vorrücken der Spindel-elemente auch an lebenden, narkotisirten Kaulquappen bei erhaltenem Kreislauf bestätigt und nach der Reizung die Rückkehr zur ursprünglichen Form und Lage verfolgt hatte; er gab seinen Studien auch Abbildungen bei, welche die Ausbauchungen der Spindel-elemente und die hierdurch erzeugte Unwegsamkeit der Capillaren veranschaulichen sollten.

Nun griff Stricker¹⁾ noch einmal in die Controverse ein. Er controlirte die Befunde Golubew's und Tarchanoff's am gleichen Object und fand dieselben insofern zutreffend, als die spindeligen Anschwellungen der Capillarwand bei dem Phänomen der Gefäßverengerung theilhaftig waren; aber er gewann gleichzeitig den bestimmten Eindruck, dass jener Umstand nur untergeordneten Rang besitze. Die Weite der Capillaren verringerte sich unter der Einwirkung der Ströme auch an Stellen, wo keine Spindel-elemente lagen, und dort, wo solche zu wachsen und in die Lichtung sich vorzuwölben schienen, wurden auch die Wände der Capillaren dicker und zwängten, derart an einander rückend, die Blutbahn ein, — oft bis zur völligen Vernichtung.

Diese Thatsachen bezeichneten Stricker und seine Nachfolger als „Contractilität der Capillaren“. Damit war auch im Wesentlichen der Standpunkt gegeben, welcher in die physiologische Literatur Aufnahme gefunden hat und bisher festgehalten wurde. Die späteren Arbeiten brachten werthvolle Bestätigungen, ergänzende Versuche und methodische Winke, aber keine neuen Perspektiven für die Aufhellung des höchst interessanten, wenn auch noch räthselhaften Vorgangs. So zeigte Severini²⁾ an Froschlarven sowie am

1) S. Stricker, Untersuchungen über die Contractilität der Capillaren. Sitzungsber. der Wiener Akad. d. Wissensch., mathem.-naturw. Classe Bd. 74 Abth. 3. S. 313. Jahrg. 1876.

2) L. Severini, Ricerche sulla innervazione dei vasi sanguinei. Perugia 1878. (Cit. nach Aubert, Innervation der Kreislaufsorgane in Hermann's

Mesenterium von Meerschweinchen, dass sich die Capillarweite auch unter der Einwirkung von Sauerstoff und Kohlensäure verändert. Durch Sauerstoff würden die Spindelelemente verkürzt und angeschwollen, und in Folge dessen die Lichtung der Capillaren verkleinert, während der Einfluss der Kohlensäure in einer Verschmälerung und Verlängerung der Wandkerne und immer in einer Erweiterung des Lumens bestünde. Ferner haben Roy und Brown¹⁾ durch Blutdruckversuche an der Schwimmhaut des Frosches dargethan, dass bei Verminderung des Blutdrucks die Weite der Capillaren wenig abnimmt, und dass unter demselben Druck die Capillaren theils eng, theils weit angetroffen werden. Daraus ginge hervor, dass die Elasticität nicht genüge, um die vorkommenden starken Caliberschwankungen zu erklären, und dass auf eine vitale Thätigkeit der Capillarwand im Sinne Stricker's geschlossen werden müsse. Endlich hat in neuerer Zeit Biedl²⁾ einen schönen Versuch am Froschmesenterium angestellt, an welchem bisher alle Bemühungen, die Capillaren zu beeinflussen, gescheitert waren. Durch Erwärmung des ausgespannten Mesenteriums am lebenden Thier mittelst physiologischer Kochsalzlösung von 45° C. gelang es, die Gefässe zur Zusammenziehung zu bringen, und zwar erstreckte sich das Phänomen auf die kleinen Arterien und ebenso — wenn auch nicht so regelmässig — auf die Capillaren und Venen. Dass man es hierbei nicht mit einer Schrumpfung des Gewebes zu thun hatte, war dadurch erwiesen, dass die auf Kosten des Strombettes breit gewordenen Gefäss- bzw. Capillarenwände nach der Bepflügelung sich wieder verdünnten und die Blutbahn ihre anfängliche Weite wieder annahm.

Den Vorgang der Capillarbewegung beschreibt Biedl ganz in Uebereinstimmung mit den Ausführungen seines Lehrers Stricker: „Durch die Verbreiterung der Wand wird das Lumen verengt, durch das Dünnerwerden der Wand wird das Lumen erweitert, ohne dass sich der Gesamtquerschnitt des Gefässes hierbei auffällig verändert.“

Handbuch der Physiologie Bd. 4 S. 1.) — L. Severini, La contrattilità dei vasi capillari in relazione ai due gas dello scambio materiale. Perugia 1881.

1) Roy and Brown, The blood pressure and its variations in the arterioles, capillaries and smaller veins. Journal of Physiology vol. 2. 1879/1880.

2) A. Biedl, Ueber experimentell erzeugte Aenderungen der Gefässweite. S. Stricker's Fragmente aus dem Gebiete der experimentellen Pathologie Heft 1. Wien 1894.

Stricker war sich wohl bewusst, dass die von ihm und seiner Schule erhobenen Befunde sich durchaus nicht mit dem decken, was unter „Contraction“ verstanden wird; und er hat dies noch mit besonderem Nachdruck in seinen Vorlesungen¹⁾ hervorgehoben, in welchen seine Anschauungen wesentlich klarer als in den Monographien über die Capillaren zur Darstellung gelangen, wesshalb einige Sätze hieraus wörtlich vermerkt seien: „Ich muss hier zunächst betonen, dass die Contractilität der Capillaren auf einer Zellvergrößerung beruht: Wenn man die Capillaren in dem Schwanze sehr junger Larven durch tetanisierende Ströme reizt, so verengern sich, wie ich schon berichtet habe, die Lumina. Ich habe diese Verengung der herrschenden Lehre zu Folge Contractilität genannt. Aber dieser Terminus entspricht der Sachlage schlecht. Denn die Gefässwände verkürzen sich nicht und können sich nicht verkürzen. Die Verengung des Lumens erfolgt nur durch eine Verdickung der Wände. Wir haben also in den Drüsen und in den Capillaren analoge Vorgänge. Da wie dort werden die Lumina durch Verdickung (Vergrößerung) der Formelemente verengt.“

2.

Es nimmt sich aus wie Fügung des Schicksals, dass die hier erörterte Lehre sich unter dem Namen „active Contraction der Capillaren“ in der physiologischen und medicinischen Literatur eingebürgert und unter diesem Schlagwort meist ohne weitere Motivierung und ohne Vorbehalt Verwertung gefunden hat. Die Literatur sollte Recht behalten. Es gibt eine echte Contraction der Capillaren, so echt wie die der grösseren Blutgefässe! Dies nachzuweisen wird die Aufgabe der vorliegenden Arbeit sein.

Die Wendung in unserer Frage hat sich ganz im Stillen vorbereitet. Schon im Jahre 1873 hat Rouget²⁾ in einer sehr gründlichen embryologisch-histologischen Untersuchung an den Capillaren

1) Vorlesungen über die allgemeine und experimentelle Pathologie S. 675. Verlag Braumüller, Wien 1877.

2) Ch. Rouget, Mémoire sur le développement, la structure et les propriétés physiologiques des capillaires sanguins et lymphatiques. Arch. d. Physiol. normale et patholog. t. 5 p. 656 etc. 1873. — Ch. Rouget, Sur la contractilité des capillaires sanguins. Compt. rendus de l'Académie des sciences t. 88 p. 916. 1879.

der Frosch-Hyaloidea verästigte Zellen nachgewiesen, welche der Grundhaut aufliegen, und welche er folgendermaassen beschreibt: „des noyaux vésiculeux, ovoïdes, dirigés suivant l'axe du vaisseau, entourés d'une zone de protoplasma, d'où partent des prolongements ramifiés; se portent transversalement vers le bord du vaisseau, qu'ils contournent, pour s'unir à des ramifications semblables du coté opposé et former des anneaux complets du tube vasculaire; . . . du sommet de l'extrémité ovoïde de chaque noyau, part un prolongement plus long, dirigé suivant l'axe du vaisseau et d'où se détachent successivement comme le barbe d'une plume, des filaments à direction transversale; ceux-ci, comme les précédents forment avec leur congénérés des anneaux perivasculaires . . .“ (Vgl. die Tafelerklärung.) Diesen fein verzweigten Elementen, nicht den Endothelzellen, hat Rouget die Fähigkeit der Contractilität zugesprochen. Aber seine Mittheilungen blieben unbeachtet und haben daher keinerlei Einfluss auf die Entwicklung der Lehre genommen. Sigmund Mayer's¹⁾ grosses Verdienst ist es, die Angaben Rouget's gewissermaassen ausgegraben und kürzlich auf Grund eigener, sorgfältiger Untersuchungen bestätigt und nach verschiedener Richtung hin erweitert zu haben.

S. Mayer fand die verästigten Zellen nicht allein in den Capillaren der Membrana hyaloidea, sondern auch in den Capillaren des Darmes und der Harnblase (Salamander, Frosch) und entwirft von ihnen die nachstehende Schilderung: „Bei dem Uebergange der echten Capillaren nach den grösseren Gefässen der arteriellen und venösen Seite zu, an denen glatte Muskelfasern in mehr oder minder von der Spindelform abweichenden Formationen schon lange bekannt sind, schwinden an der Wandung der echten Capillaren, an welchen wir auf Grund eigener Untersuchungen und in Uebereinstimmung mit früheren Angaben eine Endothelhaut und eine structurlose Grundhaut als Bestandtheile annehmen, die Muskelfasern durchaus nicht, wie bis jetzt als Dogma aufgestellt wurde. Es liegen vielmehr discontinuirlich der Grundhaut aussen Gebilde aufgelagert, deren Kerne parallel der Längsachse der Capillare an-

1) Sigmund Mayer, Die Muskularisirung der capillaren Blutgefässe. Nachweis d. anat. Substrats ihrer Contractilität. *Anatom. Anzeiger* Bd. 21 S. 442. 1902. (Hier auch die Literatur.) — Vgl. ferner: S. Mayer, Studien zur Histologie und Physiologie des Blutgefässsystems. *Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wissensch., math.-naturw. Cl.* Bd. 93 Abth. 3. Jahrg. 1886. — S. Mayer, Die Membrana peri-oesophagealis. *Anatom. Anzeiger* Bd. 7. Jahrg. 1892.

geordnet sind, und deren zugehörige Zellsubstanz sozusagen ausgeflossen ist derart, dass sie mit feinen, senkrecht vom Kern ausstrahlenden und sich öfters teilenden Fädchen das Gefässröhrchen wie Fassreifen umspannt.“ Dieses Verhalten ist eine weit verbreitete Erscheinung an den Capillaren des Wirbelthierkörpers, wenn auch die Darstellung jener Gebilde noch grösseren technischen Schwierigkeiten begegnet. Von histologischen Gesichtspunkten aus glaubt sich Mayer für vollkommen berechtigt, jene verästigten Zellen der Capillarwand als glatte Muskelfasern zu bezeichnen, und vertritt trotz des absolut negativen Ausfalles der bisherigen Experimente die Ansicht, dass nun der Annahme nichts im Wege stehe, wenigstens einem Theile der Nervenfasern, welche bekanntlich die Capillaren in reicher Menge umspinnen, motorische Functionen beizulegen wie den Nerven der grösseren Blutgefässe.

Die letzterörterten histologischen Untersuchungen haben den unmittelbaren Anstoss zu unserer Arbeit gegeben. Nachdem einerseits die Experimentalforscher den Vorgang bei der Verengung des Capillarlumens auf Grund der von ihnen einstimmig gedeuteten Befunde der Wandverdickung als eine Art Turgescenzererscheinung aufgefasst und die Möglichkeit einer im Sinne einer echten Contraction — von aussen wirkenden — die Capillare zusammenschnürenden Kraft nie in Betracht gezogen, eine solche sogar direct gelehnet haben, und nachdem andererseits die von Rouget und S. Mayer dargestellten ästigen Zellen von anderen Autoren für Bindegewebelemente¹⁾ erklärt worden sind, so schien es geboten, die Frage einer erneuten physiologischen Durcharbeitung zu unterwerfen: Zunächst waren die an Capillaren wahrnehmbaren Phänomene bei verschiedenen Objecten nochmals zu studiren; es war ferner zu ermitteln, ob sich nicht doch physiologische Zeichen erkennen lassen, welche auf eine contractile, die Capillarwand umgürtende Scheide hinweisen und den ganzen Ablauf der Erscheinungen mit der Reactionsweise muskulösen Ge-

1) Vergl. Koelliker's Handbuch der Gewebelehre Bd. 3, von Ebner S. 669. 1902. Ferner: L. Ranvier, Des vaisseaux et des clasmatoocytes de Phyaloidea de la grenouille. Compt. rend. de l'academ. de sciences t. 115. 1892. (Cit. nach S. Mayer, Die Blutgefässe in der Membrana hyaloidea des Froschauges. „Lotos“. Neue Folge Bd. 14. 1894.

webes vergleichbar machen könnten; in letzterem Falle musste weiterhin eruiert werden, was es für eine Bewandtniss hätte mit der angeblichen „Verdickung der Capillarwand“, und es musste nun auch versucht werden, den Vorgang der Capillarcontraction vom Nerven aus auszulösen, um schliesslich zu entscheiden, ob derselbe übereinstimme mit dem Vorgang bei directer Einwirkung der Reize und bei spontaner Zusammenziehung, oder ob es verschiedene Vorgänge seien, welche zur Verkleinerung der Capillarweite und zur gänzlichen Aufhebung des Lumens führen könnten.

II. Ueber die echte Contractilität der Blutcapillaren.

Sobald wir einige Orientirung über das Verhalten und über die Erscheinungen der Capillaren an verschiedenen Organen gewonnen hatten, war es uns klar, dass Beobachtungen am Blutkreislauf, wie sie den früheren Forschern zur Grundlage dienten, keinen befriedigenden Aufschluss geben können über das, was innerhalb der Capillaren während der Contraction geschieht, weil das strömende Blut die eigentlichen Vorgänge verdeckt und nur das Endresultat einer wirk-samen Reizung, das ist die Verschmälerung bzw. Wiedererweiterung des Strombettes, zum Ausdruck kommen lässt. Wir haben deshalb zunächst an ausgeschnittenen durchsichtigen Geweben gearbeitet, und zwar an der Nickhaut und der Membrana perioesophagealis von *Rana temporaria* (*fusca*) und *esculenta*, ferner am Omentum junger Katzen und Meerschweinchen.

Die meisten und ausschlaggebenden Versuche haben wir an der Nickhaut angestellt, welche, abgesehen von der leichten Beschaffung des Materials, der raschen Herrichtung des Präparats und der völlig hinreichenden Durchsichtigkeit, noch besondere Vorzüge für unsere Zwecke vereinigt. Erstens erhält sich die Erregbarkeit der Gefässe — vielleicht durch die günstige Art der Einbettung im Gewebe — wesentlich länger als in dünnen Membranen (z. B. Membrana perioesophagealis, Mesenterium), so dass man an geeigneten Objecten einen Reizerfolg oft hinter einander hervorrufen und controliren kann und auch Gelegenheit hat, genauere Messungen vorzunehmen. Zweitens ist die Anordnung der Gefässverästigung eine sehr übersichtliche. Durch eine noch näher zu beschreibende Präparation lässt sich der Blutkreislauf in klarer Weise zur Anschauung bringen. Auf der einen Seite steigt gegen den freien

pigmentirten Rand der Nickhaut eine kleine Arterie empor, welche sich in eine spärliche Zahl sich gabelnder und verjüngender Capillaren auflöst; aus diesen feinen Verzweigungen sammelt sich alsbald, ohne dass sich vielfache Schlingen bilden, ein Venenast, welcher am entgegengesetzten Winkel in der Tiefe verschwindet. Es gibt kaum ein schöneres Object zur Demonstration des Capillarkreislaufes. Wer das fesselnde Bild am lebenden Thiere — namentlich bei der *Temporaria* — einmal überblickt hat, der orientirt sich auch leicht an der ausgeschnittenen Nickhaut und ist im Stande, die arteriellen und venösen Antheile des Capillarsystems zu unterscheiden und für die Beobachtung herauszusuchen (Tafel II Fig. 3).

Wir haben selbstverständlich nur Gefäße von unzweifelhaftem, capillarem Typus in den Kreis unserer Betrachtung gezogen, also Gefäße, deren Wandungen am lebenden Gewebe keine anderen Structuren erkennen lassen als die bereits erwähnten, in Abständen wahrnehmbaren spindeligen Kerne, welche in der Richtung der Längsachse gelegen sind und knotenartige Verdickungen der Wände darzustellen scheinen. Bekanntlich zeichnen sich die Blutcapillaren der Amphibien gegenüber denen der Säugethiere durch ein erheblich grösseres Caliber aus. Es finden sich bei *Rana temporaria*, namentlich aber bei der *Esculenta*, echte Capillaren mit einem Durchmesser von $40\ \mu$ und darüber. Wir haben jedoch nur Capillaren kleinerer Kategorie, deren Weite im Zustande der Dilatation etwa zwischen $8\text{--}26\ \mu$ schwankt, bei der Untersuchung berücksichtigt.

Zur Reizung bedienten wir uns der Elektrizität, und zwar gelangten Inductionsströme und intermittirende Kettenströme zur Anwendung. Eine Wippe ohne Kreuz war einerseits verbunden mit der secundären Spirale (6000 W.) eines von zwei Leclanché-Elementen gespeisten Inductoriums, andererseits mit einer sechszelligen Accumulatorenatterie (12,6 V.), deren Strom durch einen von einem Motor betriebenen, mit zehn Contacten versehenen rotirenden Stromwender unterbrochen wurde (70—90 Mal in der Secunde). Die ganze Anlage war so eingerichtet, dass der am Mikroskope Beobachtende durch Handhabung einiger Schlüssel die verschiedenen Apparate in Gang setzen und je nach der Stellung der Wippe bald faradische, bald Kettenströme verabreichen konnte. Die letzteren zeigten oft eine überlegene Wirksamkeit; beim Studium

der motorischen Innervation gewannen sie noch besondere Verwerthung, wenn es galt, die Erfolge der Inductionsschläge zu überprüfen und unipolare Stromausbreitung mit Sicherheit auszuschliessen.

Die von uns benützten Reizobjectträger weichen etwas von der üblichen Form ab. Es sind gewöhnliche mit breiten Stanniolstreifen beklebte Objectträger ohne fix angebrachte Polklemmen. Die Ströme werden durch die Objectträgerklemmen zugeführt, in welchen die zuleitenden feinen Drahtspiralen einschraubbar, — und deren in den Objecttisch passende Zapfen behufs Isolirung aus Ebonit verfertigt sind. Durch diese Vorrichtung steht eine beliebige Zahl von Reizobjectträgern zur Verfügung; die Auswechslung derselben sowie die ganze Handhabung ist wesentlich vereinfacht.

Bei der Untersuchung von Säugerorganen hat uns der Pfeiffer'sche Heizschrank, welcher für die grossen Zeiss'schen Mikroskope adaptirt ist und das ganze Stativ umgibt, gute Dienste geleistet. Warmblüter, welchen längere Zeit hindurch Präparate entnommen werden sollten, wurden mit Aether narkotisirt und zur Verhinderung der Abkühlung in einem auf Bluttemperatur erwärmten Thermostaten gehalten.

Wir wenden uns nun zu unserem bevorzugten Versuchsobject, zur Nickhaut. Es bedarf wohl kaum des besonderen Hinweises, dass nicht jedes beliebige Präparat sich zur Erkennung der fraglichen Erscheinungen eignet, dass diese vielmehr zu den nicht ganz leicht darstellbaren Lebensvorgängen gehören. Es muss eine richtige Auslese stattfinden; doch ist dies bei der mühelosen Präparation kein störender Umstand. Thiere mit schon makroskopisch sichtbarer Trübung der Nickhaut sind von vornherein zu eliminiren. Zartere Trübungen und krankhafte Processe kommen meist erst bei mikroskopischer Betrachtung zum Vorschein. Die Nickhaut ist dann fleckig, entweder ganz oder theilweise undurchsichtig; die Gefässe sind stark verändert, streckenweise verengt und mit Schollen geronnenen Blutes erfüllt.

Bei normalen Nickhäuten begegnet man nicht selten dem Uebelstande, dass sich das Blut in den Gefässen staut und die Capillaren demgemäss mit Blutkörperchen vollgepfropft sind. Auch von solchen Objecten ist nichts zu erwarten. Günstige Auspicien weist ein Präparat nur dann auf, wenn das Gewebe vollkommen durchsichtig ist, wenn die feinen Gefässverzweigungen scharf

hervortreten, wenn die Capillaren die dem veränderten Drucke und Blutgehalte entsprechende normale Weite besitzen, und wenn sich die Entleerung der Gefäße und die hierdurch bedingte Blutvertheilung derart vollzogen hat, dass die in den Capillaren ruhende oder träge hinströmende Flüssigkeit arm, an vielen Punkten sogar frei von Blutkörperchen ist und dass in Folge dessen an einzelnen Capillaren der scharfen Durchsicht und genauen Durchmusterung des Lumens nichts im Wege steht.

Am häufigsten treffen alle diese Bedingungen zusammen an der Nickhaut von *Rana temporaria*. Man durchtrennt die Wirbelsäule und lässt das Thier verbluten. Dann schneidet man bei möglichster Vermeidung starker Zerrung die Nickhaut heraus und breitet sie zwischen den Stanniolstreifen des Objectträgers in einem Tropfen physiologischer Kochsalzlösung (0,7 %) glatt aus, und zwar in der Weise, dass ihre Innenfläche nach oben gerichtet ist. Die Gefäße verlaufen unter dem Epithel der inneren Nickhautfläche; bei umgekehrter Lagerung erscheint daher das Bild der Gefäßverzweigung wesentlich unschärfer. Nun wird das Präparat nochmals befeuchtet und das Deckglas aufgelegt, welches eben noch über die breiten Pole der Stanniolleitung hinüberreicht.

Wenn das Präparat den oben verzeichneten Bedingungen entspricht, wird eine Probereizung mit dem Inductionsstrome vorgenommen (R.-A. ca. 30 bis 60 mm). Tritt eine kräftige Strömung der Blutflüssigkeit in den Gefäßen ein, so ist Aussicht vorhanden, contractilen Capillaren zu begegnen; tritt gar keine Strömung ein, so ist dies ein Zeichen für die Unerregbarkeit der kleinen Arterien; unter solchen Umständen ist auch nichts im Capillargebiete zu erhoffen. Man verfolgt bei fortwährender Correctur der Einstellung die Richtung der Blutströmung in den Capillaren nach verschiedenen Seiten und trifft nun bei wiederholter Reizung auf sich verengende Strecken oder auf bereits verengte, welche sich nach Sistirung der Reizung wieder erweitern. Das rasche Herausfinden contractiler Capillaren ist Sache der Uebung; bei längerer Beschäftigung mit diesen Objecten schärft sich der Blick derart, dass man schon nach dem Aussehen gewisser Capillarzweige die Wahrscheinlichkeit eines Reizerfolges prognosticiren kann. Das Bild, welches sich bei der Contraction der Capillaren entwickelt, ist höchst mannigfach. Man kann sagen, jeder Fall bringt seine Variation:

Man sieht beispielsweise eine Capillare mit glatten, nahezu parallelen Contouren sich so zusammenziehen, dass die Wände — das aussen angrenzende Gewebe mitschleppend — einander gleichmässig näher rücken, das Lumen immer mehr einengen, bis schliesslich bei fortwährender Reizung die Lichtung völlig verschwunden und aus dem weiten Gefäss ein dünner, längsgestreifter, compacter Strang entstanden ist. Die Blutkörperchen weichen während der Contraction fluchtartig nach einer oder nach beiden Seiten aus, oder sie werden, wenn das nicht geschieht, durch die einzwängende Kraft der vordringenden Wandung bis zur Unkenntlichkeit zusammengequetscht. Sobald die Reizung aufhört, lockert sich der Strang, da und dort wird eine sich zur Lichtung ausdehnende Spalte sichtbar, die eingedrückten Blutkörperchen wachsen unter den Augen zur normalen Form heran, die Wände treten immer mehr zurück, und nach einiger Zeit ist die ursprüngliche Weite und glatte Contourirung der Capillare wiederhergestellt. Während die Contraction bis zur Aufhebung der Lichtung nur wenige Secunden in Anspruch nimmt, dauert die vollständige Dilatation wesentlich länger, trotzdem die nach Eröffnung des Lumens wieder einströmende Blutflüssigkeit den Process beschleunigt, etwa so, wie die Erschlaffung des tetanisirten Muskels durch seine Belastung unterstützt wird.

In anderen Fällen entwickelt sich die Contractionserscheinung nicht so gleichmässig und nicht so gleichzeitig am ganzen Verlauf des Gefässrohres. Es entstehen an gewissen Punkten Einschnürungen, so dass sich an der Capillare knotige Anschwellungen oder rosenkranzartige Figuren ausbilden. Von diesen Schnürringen, welche meist durch zwei gegenüberliegende spindelförmige Kerne in der Capillarwand markirt sind, schreitet die Zusammenziehung nach beiden Seiten fort, ergreift auch fernere Stellen und führt schliesslich wieder zur Vernichtung des Lumens und zur Erzeugung des soliden Stranges, welcher, abgesehen vom Verlaufe, nichts Typisches mehr von einem Gefässe ver-räth (Tafel II, Fig. 4 bis 7).

Nicht immer ist die Contraction eine so vollständige, dass das Lumen zur Gänze verschwindet, und nicht immer pflanzt sie sich über eine grosse Strecke fort. Hier und da kommt es bloss zu einer streng localen Einkerbung, welche sich ähnlich wie ein Schnürring am Darmtrakt mehr oder weniger scharf von den unveränderten

Partien der Capillare abgrenzt. Letzteres gehört aber zu den Ausnahmen. Als Regel gilt, dass die Zusammenziehung sich nicht örtlich beschränkt, sondern sich über kürzere oder längere Stücke erstreckt, so dass die Verengung der eingestellten Capillare oft weit über das Gesichtsfeld hinausreicht.

Wenn man ein taugliches Präparat vor sich hat, welches die eine oder andere der angedeuteten Eventualitäten verwirklicht, kann man in entsprechenden Pausen die Reizung öfter wiederholen und eine Reihe von Beobachtungen und Controlen ausführen. Unter glücklichen Umständen haben wir Capillaren der Nickhaut 10 bis 20 Mal hinter einander, sei es mit Inductions- oder Kettenströmen, zur maximalen Contraction bringen können. Bei andauernder Reizung bleibt die Verengung bestehen. Man kann also die genaue Messung einer bestimmten Stelle vornehmen, an welcher dies unmittelbar zuvor im Dilatationszustand geschehen war. Es gelingt ferner, durch Abstufung der Stromesintensität verschiedene Stadien des Contractionsablaufes hervorzurufen, diese Stadien durch vorsichtige Weiterreizung festzuhalten und mittelst des Abbe'schen Zeichenapparates zur Darstellung zu bringen (Tafel II, Fig. 4 bis 7). Solche Beobachtungen bieten auch die beste Gelegenheit, die während der Contraction im Innern der Capillare sich abspielenden Vorgänge zu verfolgen und bei Anwendung starker Vergrößerung gründlich zu untersuchen.

Die Erschöpfung des Präparats thut sich kund durch allmählich abnehmende Contractilität. Capillaren, welche sich anfänglich zu einem kompakten Strang verwandelten, zeigen nur mehr eine Verschmälerung des Calibers, welche immer unbedeutender wird. Schliesslich erlischt jede Spur von Erregbarkeit.

Wenn wir aus der Masse der Beobachtungen das Gemeinsame und Wesentliche herauschälen, so sind es folgende Befunde, welche in den Vordergrund des Interesses treten:

1. Bei jeder Contraction einer Capillare kommt eine auffällige Verkleinerung nicht bloss der Lichtung, sondern des Gesamtquerschnittes zu Stande. Diese Reduction erreicht bei maximaler Contraction d. i. bei Aufhebung des Lumens und Strangbildung einen sehr hohen Grad.

2. Bei der Zusammenziehung der Capillare entstehen — der Längsachse entsprechend — feine Falten

oder Runzeln der Zellhaut, welche beim Aneinanderücken der Capillarwandung an Zahl, Deutlichkeit und Extension zunehmen und auch bei maximaler Contraction noch Ausdruck finden in einer Längsstreifung des compacten Stranges, um hernach bei Dilatation des Gefässes wieder vollkommen zu verstreichen.

3. Bei Einwirkung der Ströme auf ein Capillargebiet macht sich eine eigenthümliche Disposition zur Erregung geltend, welche darin besteht, dass einzelne Capillaren oder gewisse Strecken einer Capillare von der Contraction ergriffen werden und bei Wiederholung der Reizung fast immer in gleichem Maasse und Umfange reagiren, während andere Capillaren oder Capillarstrecken, welche in Weite, Beschaffenheit und Verlauf mit jenen völlig übereinstimmen, von der Contraction gänzlich verschont bleiben.

Wir haben die Querschnittsmessungen mittelst des Zeisschen Ocularschraubenmikrometers ausgeführt und sind dabei so vorgegangen, dass wir zuerst die Distanz der optischen Durchschnitte der Wandung an der dilatirten Capillare bestimmten und dann bei andauernder Reizung am contrahirten Gefässe, und zwar annähernd an derselben Stelle, welche durch ihre Orientirung zum Fadenkreuz, durch die Lage der spindeligen Wandkerne oder durch andere Merkmale der Wand sicher gekennzeichnet war. Hier und da kommt es auch vor, dass die Abgrenzung der Capillare vom umgebenden Gewebe bei maximaler Contraction und Umformung des Gefässes in einen Strang sich verwischt; solche Fälle können nicht verwerthet werden. In folgender Tabelle (S. 119) sind einige Beispiele exacter Messungen zusammengestellt.

Aus dieser Uebersicht geht zur Evidenz hervor, dass die Einbusse, welche der Gesamtquerschnitt der Capillare bei der Zusammenziehung erleidet, eine gewaltige ist. Bei No. 6 z. B. beträgt der Durchmesser nur mehr den sechsten Theil der Capillarweite. Dazu muss bemerkt werden, dass wir, wie einleitend bereits erwähnt, lediglich Capillaren kleinerer Kategorie bei der genaueren Untersuchung berücksichtigt haben. Bei grösseren Capillaren wird der Unterschied noch ausgeprägter.

Weist schon die sich über ganze Abschnitte der Capillare erstreckende Reduction des Gesamtquerschnittes auf eine von aussen wirkende, das Gefässrohr zusammen-

Nr.	Wanddistanz im Dilatations- zustand μ	Wanddistanz im Contractions- zustand μ	Verhalten des Lumens	Object
1	26	12	noch offen	Nickhaut R. tempor.
2	24	7	verschwunden	" " escul.
3	23	15	eingengt	Membrana peri-oesoph. R. tempor.
4	22	6	sehr verengt	Nickhaut R. escul.
5	21	4	verschwunden	" " tempor.
6	19	3	verschwunden	" " "
7	18	8	eingengt	" " escul.
8	18	10	verschwunden	" " tempor.
9	18	14	eingekerbt	" " "
10	14	6	verschwunden	" " "
11	10,5	3	verschwunden	" " "
12	8,4	6	sehr eingengt	" " "

schnürende Kraft hin, so bietet der Befund der während der Contraction auftretenden Längsfaltung bzw. Runzelung der Zellhaut den eigentlichen Schlüssel zur Aufklärung des Vorganges. Die Faltung ist nicht überall deutlich ausgesprochen, am wenigsten bei den kleinsten Capillaren. Am schönsten ist sie an den mittelgrossen Capillaren der Temporaria-Nickhaut zu beobachten, namentlich an Stellen, wo sich die Gefässe gabeln. Da diese nicht in einer Ebene des Gewebes ziehen, sondern einen gewundenen Verlauf nehmen, so wird es begreiflich, dass die Falten bei fortschreitender Contraction an verschiedenen Punkten des Lumens nicht gleichmässig in die Erscheinung treten können. Zuerst werden die Falten in der Einstellungsebene sichtbar, also dicht neben und in der Nähe der optischen Durchschnitte der Wandung (Tafel II Fig. 5). Wenn man die feine Längsfaltung an gegenüberliegenden Stellen in demselben Moment entstehen sieht, und die Zusammenziehung schon in diesem Stadium abschliesst, so kann das vielleicht bei nicht genauer Betrachtung zu der Täuschung Anlass geben, dass die Wand sich verdickt, und dass auf Kosten dieser Wandverbreiterung das Lumen eingengt wird. Bei genügend starker Vergrösserung und Beleuchtung kann man sich aber leicht davon überzeugen, dass die Wand dünn bleibt, und dass der verbreiterte optische Durchschnitt aus einer Reihe von einander scharf getrennter, den zarten Falten entsprechender Linien zusammengesetzt ist. In allen Fällen von maximaler Contraction lässt sich aber der Vorgang weiter verfolgen. Man sieht, wie von allen Seiten

Falten in die Einstellungsebene vorspringen, wie dieselben nach und nach das ganze Lumen ausfüllen, wie sie dann durch das kräftige Vorrücken der Gefässwand immer mehr zusammengepresst werden, bis schliesslich Wandung und Faltung vereint den bereits beschriebenen, feinstreifenartigen schmalen Strang gebildet haben.

Bei der Raschheit des sich in wenigen Sekunden abspielenden Vorganges ereignet es sich oft, dass das an verschiedenen Stellen ungleichzeitige Auftauchen der Faltung nicht mit der gewünschten Präcision überblickt werden kann. Mit um so grösserer Ruhe und Gründlichkeit lässt sich hingegen das Verstreichen der Falten und die Glättung der inneren Wandfläche studiren bei der sich langsam vollziehenden Dilatation der Capillaren und während des Wiedereinströmens der verdrängten Blutflüssigkeit. Wer sich einen besonderen Genuss vergönnen will, der betrachte das Contractionsphänomen an einem günstigen und widerstandsfähigen Präparate mit dem Abbe'schen stereoskopischen Ocular, welches den ganzen Vorgang mit allen körperlichen Einzelheiten zur Anschauung bringt.

Beide Hauptthatsachen — die Reduction des Gesamtquerschnittes der Capillare und die Faltung der Zellhaut — stehen in Widerspruch mit der Lehre Stricker's und der übrigen Autoren, welche die Verengerung des Capillarlumens, wie eingangs dargelegt, passiv — durch das Grösserwerden und Anschwellen, also durch eine Art Turgescenz der Endothelzellen — zu Stande kommen lassen. Biedl¹⁾ hebt in Bestätigung der Stricker'schen Ansicht eigens hervor, dass bei der Verengerung der Gesamtquerschnitt des Gefässes sich nicht auffällig verändert und fügt dann dazu: „Niemals konnte ich unter dem Mikroskope solche Erscheinungen wahrnehmen, wie man sie durch Einschnürung von umspinnenden Muskelfasern erwarten kann; niemals eine Faltung der Intima.“ Ob Reizung der Capillaren eine Vergrösserung der Endothelzellen mitbedingen kann, lässt sich nicht absolut in Abrede stellen. Wir können nur sagen, dass wir keinen für diese Annahme verwertbaren Befund zu erheben vermochten. Wenn überhaupt eine Vergrösserung der Endothelzellen stattfände, so wäre dieser Theilerscheinung gegenüber dem fundamentalen Vorgange der echten

1) Cit. ob.

Contraction des Gefässrohres nur eine ganz untergeordnete Bedeutung zuzuschreiben.

Die Verkleinerung des Gesamtquerschnittes der Capillare und die Faltung der Zellhaut kann nur durch eine von aussen wirkende, das Gefäss umschnürende Kraft hervorgebracht werden. Unsere Versuchsergebnisse führen also zum Nachweis einer echten Contractilität der Capillarwand. Diese Contractilität muss ihren Sitz haben in Gebilden, welche — analog der Anordnung der glatten Muskelfasern bei den grossen Gefässen — die Capillarwand ringförmig umgeben. Solche Gebilde existiren; es sind das die in der Einleitung besprochenen von Rouget und S. Mayer an den Capillaren verschiedener Gewebe dargestellten verästigten Zellen, deren Körper zwar parallel zur Längsachse des Gefässes stehen, deren feine Ausläufer aber senkrecht davon ausstrahlen und nach den völlig übereinstimmenden Schilderungen der genannten Autoren die Gefässröhrchen umgürten bezw. „fasserifenartig“ (Mayer) umklammern. Auf Grund unserer Versuche scheint es gerechtfertigt, diesen verästigten Capillarwandzellen das Vermögen beizumessen, sich bei Reizung zusammenzuziehen und bei maximaler Thätigkeit die Capillare bis zur gänzlichen Aufhebung des Lumens zu verengern. Hieraus ergibt sich die principielle Gleichheit des Vorganges bei der Capillarcontraction und des Vorganges bei der Contraction der grossen Blutgefässe.

Mit dieser Deutung unserer Ergebnisse sind auch noch folgende physiologische Erscheinungen in Einklang zu bringen:

Die Latenzzeit beträgt für die Capillarcontraction (bei directer Erregung) in günstigen Fällen — das sind jene, bei welchen das der Verengerung entgegenwirkende, durch die Reizung hervorgerufene Einströmen von Blutflüssigkeit in die Capillaren aus den grösseren Gefässen von kurzer Dauer und geringem Ausmaasse ist — ungefähr ein bis drei Secunden.

Die Dilatation nimmt eine wesentlich längere Zeit in Anspruch als die in wenigen Secunden ablaufende Contraction.

Nur summirte Reizungen haben Erfolg; Einzelreize, wenn auch hoher Intensität, bleiben unwirksam.

Das sind alles Umstände, welche auf die enge Verwandtschaft mit der Reactionsweise der typischen Muskel-

zellen der grossen Gefässe wie überhaupt der sogen. glatten Muskulatur hinweisen. Dazu kommen noch zwei Momente von besonderer Wichtigkeit: eine gewisse Neigung der Capillaren zu rhythmischer Contraction und das Vorhandensein einer den Arterien entsprechenden motorischen Innervation, worüber im nächsten Capitel berichtet werden soll.

Durch die bereits erwähnte Uebersichtlichkeit der Gefässverästigung in der Nickhaut gelingt es leicht, Capillaren von ähnlichem Caliber aus der Endverzweigung der kleinen Arterie, sowie aus dem Quellgebiet der Vene herauszufinden (Tafel II Fig. 3). Diese venösen Antheile des Capillarsystems zeigen gleichfalls echte Contractilität. Der Contractionsvorgang stimmt in allen wesentlichen Punkten mit den Erscheinungen der aus der Arterie entspringenden Capillaren überein. Nur graduelle Unterschiede lassen sich feststellen. Die Contraction ist weniger energisch, verläuft langsamer und gedeiht selten bis zum völligen Verschwinden des Lumens, bis zur Strangbildung; immerhin wird die Einschnürung so stark, dass keine Blutkörperchen mehr passiren können. Hingegen geht die Dilatation rascher vor sich als bei den Capillaren des arteriellen Gebietes. Diese Besonderheiten der venösen Capillaren sprechen für eine grössere Armuth an verästigten Elementen.

Von dem Reichthum bzw. der dichteren Besetzung der Wand mit contractilen Zellen hängt zweifellos auch jene eigenthümliche Disposition gewisser Capillarstrecken zur Zusammenziehung ab, während die Unwirksamkeit der Reizung an anderen Abschnitten durch das Fehlen oder sporadische Vorkommen der contractilen Elemente erklärt wird. Auf die discontinuirliche Anordnung derselben hat S. Mayer eigens aufmerksam gemacht. Allerdings kann bei dem verschiedenen Verhalten der einzelnen Capillaren auch eine sehr ungleichmässige Erregbarkeit der contractilen Zellen eine Rolle spielen.

Nun erübrigt es noch mit einigen Worten auf unsere Versuche an anderen Geweben einzugehen. Die Membrana peri-oesophagealis ist ein klares Object mit schöner Gefässverzweigung; sie zeigt die Vorgänge der Capillarcontraction in überzeugender Weise, aber sie theilt mit allen ganz dünnen, rasch absterbenden Membranen den Uebelstand, dass die Reizbarkeit der zarten, contractilen Zellen bald schwindet und die Capillarverengerung und Wiedererweiterung nur wenige Mal hinter einander hervorgerufen

werden kann. Auf der günstigen Einbettung der Capillaren in einem durchsichtigen Gewebe, wie es bei der Nickhaut realisirt ist, beruht eben der Hauptvorzug für die Untersuchung; liegt davon ein gut erregbares Präparat vor, so hat man die Gewähr, längere Zeit und mit aller Genauigkeit beobachten zu können.

Um die Verhältnisse der Capillarbewegung auch an Säugthierorganen zu verfolgen, haben wir am Mesenterium und Omentum von Meerschweinchen und Katzen gearbeitet (vgl. S. 114). Am besten eignet sich nach unserer Erfahrung das Omentum von jungen Katzen, bei welchen die Gewebe noch nicht zu sehr von Fett durchwachsen sind. Zu unserer Befriedigung ist es gelungen, auch hier die Erscheinungen der echten Contractilität nachzuweisen und die wesentlichen Merkmale derselben — die Verkleinerung des Gesamtquerschnittes der Capillare und die Faltung der Zellhaut — in vollem Einklang mit den Vorgängen bei den Kaltblütercapillaren vorzufinden.

In Folge der geringeren Weite des Calibers der Säugercapillaren und wegen der Hinfälligkeit der Gewebe ist die Beobachtung etwas schwieriger. Wir müssen auch hervorheben, dass wir am Omentum durch elektrische Reizung nicht bei allen Categorien der Capillaren Wirkung erzielt haben. Die kleinsten Gefäße zeigten entweder keine Verengerung oder nur Andeutungen einer solchen. Erst bei Capillaren von etwa $10\ \mu$ — Gefäßen von unzweifelhaftem capillarem Typus — trat augenfällige Contraction ein. Dieselbe manifestirt sich bald in einer streckenweisen Verengerung (z. B. von $10\ \mu$ auf $4\text{--}3\ \mu$) und Aufhebung des Lumens, bald in mehr localen Einschnürungen. Die verschiedene Disposition der einzelnen Capillaren zur Erregung ist auch hier sehr ausgesprochen. Man begegnet ferner ganz ähnlichen Bildungen und Uebergängen wie beim Contractionsablauf der Capillaren in der Nickhaut und in der Membrana perioesophagealis. Sogar in gewissen Begleiterscheinungen gelangt die Analogie des ganzen Vorganges zum Ausdruck, z. B. in dem oft wahrnehmbaren Ausweichen bezw. Vorwölben der Wandkerne gegen das Lumen, ferner in dem scheinbaren Dickerwerden der Wand an einzelnen Punkten in Folge der Faltenbildung oder der sich völlig ändernden Configuration der Wandoberfläche während der Contraction.

Die Fähigkeit der Capillaren, sich bei Reizung nach Art der Arterien zusammenzuziehen, bezw. sich

zu verengern, ist somit an Geweben niederer und höherer Wirbelthiere nachgewiesen. Dieser verbreitete Vorgang stempelt die echte Contractilität der Capillaren zu einer Erscheinung von allgemeiner Bedeutung.

III. Ueber die motorische Innervation der Blutcapillaren.

Nachdem wir die Contractilität der Capillaren auf die Thätigkeit der verästigten, die Capillarwand umschnürenden Zellen zurückgeführt hatten, lag die Vermuthung nahe, dass der Contractionszustand der Capillaren in ähnlichem Sinne wie der der grösseren Gefässe unter der Herrschaft des Nervensystems stehe. Es galt daher festzustellen, ob die Weite der Capillaren auch durch Reizung isolirter Nerven beeinflusst werden kann. Solche Versuche sind schon früher ausgeführt worden, aber durchwegs mit negativem Ergebniss. Tarchanoff hat gelegentlich seiner oben erwähnten Arbeit Reizungen am Nervus ischiadicus vorgenommen, ohne dass es ihm gelang, irgend welche Veränderung an den Capillaren der Schwimmhaut wahrzunehmen. Hierzu muss bemerkt werden, dass die Schwimmhaut schon wegen ihrer Dicke und dann besonders wegen der von Pigmentzellenausläufern durchwachsenen Gefässwandungen ein höchst ungeeignetes Organ zur Erforschung der Capillarbewegung darbietet. Ein einwandfreieres Präparat — das Mesenterium des Frosches — hat Biedl¹⁾ benützt; er reizte den Ischiadicus mit Inductionsströmen, vermochte aber keinerlei Wirkung an den Gefässen zu erkennen.

Wir haben das von uns am genauesten studirte Objekt — die Nickhautcapillaren — der Untersuchung zu Grunde gelegt. Durch Reizung des isolirten Grenzstranges des Sympathicus, welcher die Gefässnerven für die Nickhaut führt, glückte es uns, echte Capillaren zur Contraction zu bringen und somit die constrictorischen Fasern der Blutcapillaren zu ermitteln. Wegen der Durchsichtigkeit der Nickhaut und des besonders klaren Bildes der Capillarverzweigung haben wir an *Rana temporaria* (*fusca*) gearbeitet.

Die Herrichtung des Präparates (Taf. II Fig. 8) geschieht in folgender Weise: Die Wirbelsäule wird in der Gegend des siebenten

1) Cit. ob.

Wirbels mit starker Schere durchschnitten und das Rückenmark, sowie das Gehirn zerstört; nun durchschneidet man das Kiefergelenk, den Schultergürtel und die seitlichen Körperwände auf beiden Seiten bis zum Oberschenkel und führt den queren Schnitt der Wirbelsäule auch durch die Weichtheile weiter. Auf diese Weise erhält man ein Präparat, welches aus dem des Unterkiefers beraubten Kopfe, der oberen Hälfte der Wirbelsäule mit dem dorsalen Theile des Schultergürtels, sowie aus einem Teile der Eingeweide besteht. Nun werden Lunge, Herz und Oesophagus vorsichtig abpräparirt, bis die Aorten zum Vorschein kommen. Man lässt die letzteren zunächst in situ liegen. Der oberste Theil des Oesophagus wird mit der Pincette gefasst und die Rachen- und Gaumenschleimhaut durch sanften Zug unter Durchschneidung der einzelnen kleinen Gefässe von ihrer dorsalen Ansatzfläche abgehoben. Mit feiner Schere schneidet man jetzt die Ränder derselben vom Os pterygoideum¹⁾ und vom Os palatinum beiderseits, sowie den medialen Ansatz vom Os parabasale ab, so dass die beiden Bulbi frei liegen. Die weitere Präparation erstreckt sich nun zweckmässiger Weise auf die linke Seite des Thieres, weil in diesem Falle die Lagerung des Präparates unter dem Mikroskope die elektrische Reizung des Sympathicus in bequemerer Art gestattet. Der Grenzstrang liegt von seinem dritten Ganglion caudalwärts der linken Aorta an, mit welcher er durch zartes Bindegewebe verbunden ist. Er wird also zunächst von ihr getrennt, in der Höhe seines vierten Ganglions durchschnitten und mit einem feinen Seidenfaden versehen. Nun kann die linke Aorta durch leichten Zug von ihrer Unterlage abgehoben und entfernt werden. Es liegt der Grenzstrang bis zu seinem zweiten Ganglion frei, während sein oberster Theil mit dem ersten Ganglion vom Musculus levator scapulae inferior bedeckt ist. Der Nerv ist, zumal bei kleineren Thieren, so fein, dass die weitere Isolirung, vor Allem die Lösung desselben von den Rückenmarksnerven, unter der Lupe vorgenommen werden muss. Es wird also der Ram. commun., welcher den vierten Spinalnerven mit dem dritten Ganglion verbindet, durchtrennt, was bei der relativen Länge dieses Astes ohne Schwierigkeit gelingt. Dagegen ist das zweite Ganglion mit dem starken dritten Spinalnerven fest verlötet, und

1) Bezüglich der Nomenclatur vgl. E. Gaupp, Anatomie des Frosches. 1901/1902.

der Versuch einer Trennung beider Gebilde endet gewöhnlich mit einer Zerreiſſung des Grenzstranges an dieser Stelle. Daher erscheint es vortheilhafter, den dritten Spinalnerven zu beiden Seiten des Ganglions abzuschneiden und das excidirte Stück am Sympathicus hängen zu lassen. Nun wird zur weiteren Freilegung des Grenzstranges der *M. lev. scap. inf.* durchschnitten, sein lateraler Theil nach aussen geklappt und sein medialer Rest am besten mit einem feinen Raspatorium von seiner Ansatzfläche abgehoben und entfernt. Es zeigt sich eine Nische zwischen der Wirbelsäule und dem *M. intertransvers. capit. sup.*, in welcher das erste Ganglion des Grenzstranges auf dem zweiten Spinalnerven liegt. Dieser wird gleich dem dritten Nerven durchschnitten, worauf der Sympathicus leicht bis zum Ggl. jugulare n. vagi, an dessen medialer Fläche er verläuft, isolirt werden kann. Schliesslich wird der ganze Grenzstrang in die eben erwähnte Nische gelegt und mit einem Tropfen physiologischer Kochsalzlösung befeuchtet.

Zur Präparation der Nickhaut wird der Bulbus extirpirt. Man fasst also die Augenmuskeln in die Pincette und schneidet mit einer kleinen Schere die Ansätze derselben sowie den *N. opticus* und die Gefässe hart am Knochenrande ab. Es werden die *Conjunctiva*, ferner die übrigen Augenmuskeln durchtrennt und der Rand des oberen Augenlides vom Bulbus abgelöst. Dabei ist es nothwendig, genau darauf zu achten, dass die Nickhaut, welche letzterem anliegt, nicht verletzt wird. Endlich wird der Augapfel vom lateralen Rande der Orbita abgelöst und entfernt. Das obere Augenlid wird abgeschnitten, das Blut sorgfältig abgetupft und das entstandene Loch mit einem mit physiologischer Kochsalzlösung getränkten Pinsel ausgewaschen. Nun fasst man ein vorher vorbereitetes Glasplättchen von etwa 3 mm Breite, 18 mm Länge und 0,1—0,2 mm Dicke (Abschnitt von Deckgläschen) mit der Pincette und bringt es vorsichtig in die in Tafel II Fig. 8 angedeutete Lage. Durch leichte schiebende Bewegungen und zarte Nachhilfe mit einem feinen Pinsel wird die Nickhaut auf dem Glasplättchen ausgebreitet, befeuchtet und etwas angespannt. Das ganze Präparat wird nun auf einem Objectträger von geeigneter Grösse auf den Objecttisch des Mikroskopes gebracht.

Man beobachtet die innere — nach oben gerichtete — unbedeckte Fläche der Nickhaut. Da der Oberkiefertrand die Ebene der ausgebreiteten Nickhaut um 3—4 mm überragt, ist es nothwendig, ein Objectiv zu wählen, welches bei grossem, freiem Objectabstand eine

verhältnissmässig starke Ocularvergrößerung gestattet. In dieser Beziehung leistete uns Zeiss' Apochrom. Obj. von 16 mm Brennweite vorzügliche Dienste, da seine Combination auch mit dem Compensationocular Nr. 18 bei einer für unsere Zwecke ausreichenden (281fachen) Vergrößerung noch völlig genügende Schärfe und Helligkeit des Bildes bietet.

Das Arbeiten an diesem Präparate ist mühsam, nicht wegen der Herrichtung, sondern in Folge des Umstandes, dass man erst nach Fertigstellung und mikroskopischer Betrachtung erkennt, ob die Nickhaut klar oder trübe, ob die grösseren und kleinen Gefässe normal oder verändert, erregbar oder unerregbar sind. Zur Richtschnur für etwaige Nachuntersuchung müssen wir erwähnen, dass es uns zwischendurch auch vorgekommen ist, eine Reihe von Präparaten verfertigen zu müssen, bis wir wieder eines erhielten, welches alle Bedingungen zur Demonstration der neuen Erscheinung vereinigte. Diese Bedingungen sind dieselben wie bei directer Reizung der Nickhaut. Auch das Aufsuchen contractiler Capillaren geschieht in gleicher Weise. Das charakteristische Zeichen für die Tauglichkeit des Präparates ist die bei Reizung des Sympathicus entstehende Blutströmung (vgl. S. 115).

Der isolirte Nerv wird etwa in der Höhe, welche den Austrittsstellen des dritten und vierten N. spinalis (Gaupp) entspricht, über die Platinelektroden gebrückt. Auch die Gegend des N. spinalis V haben wir noch wirksam gefunden. Hingegen nicht mehr die weiter caudwärts gelegenen Stellen, da hier offenbar keine Gefässnerven mehr für die Nickhaut in den Grenzstrang eintreten. Um die Erregbarkeit des Sympathicus länger zu erhalten und wiederholte Versuche an einem günstigen Präparate anstellen zu können, empfiehlt es sich, den Nerven nach jeder Reizung von den Elektroden abzuheben und zu befeuchten.

Bei einem Rollenabstand von 130—120 mm haben wir einzelne Capillaren sich contrahiren und nach der Reizung sich wieder erweitern gesehen — unter genau übereinstimmenden Umständen wie bei directer Einwirkung der Ströme auf die Nickhaut. Vor einer Täuschung durch Stromschleifen oder unipolare Ableitungen schützte uns schon das nicht curarisirte Präparat, dessen quergestreifte Muskulatur bei starker Annäherung der Rollen jede Spur von Stromausbreitung durch Bewegung verrieth. Aber mit absoluter Sicherheit haben wir solche

Fehlerquellen dadurch ausgeschlossen, dass wir zur Reizung des Sympathicus auch intermittirende Kettenströme¹⁾ verwendeten, mit welchen wir sogar noch bessere Resultate erzielten als durch Inductionsströme.

Bezüglich der Erscheinungen der Capillarcontraction bei Nervenreizung wollen wir uns, um Wiederholungen zu vermeiden, ganz kurz fassen. Alle wesentlichen Momente, wie die auffällige Verkleinerung des Gesamtquerschnittes der sich zusammenziehenden Capillare, die ausgeprägte Längsfaltung der Zellhaut namentlich bei den mittelgrossen Capillaren, die Disposition einzelner Capillaren oder Capillarabschnitte zur Erregung, — ferner alle die verschiedenen Contractionsformen von der localen Einkerbung bis zur streckenweisen Aufhebung des Lumens und bis zur Verwandlung der Capillare in einen compacten, längsgestreiften Strang — gelangen auch bei der Reizung des isolirten Sympathicus zur Wahrnehmung. Es handelt sich also bei den Ergebnissen der Nervenreizung um denselben Vorgang echter Contractilität wie bei directer Reizung der Capillaren.

Nur einen — sehr beachtenswerthen, aber für das Wesen der Contractionserscheinung selbst nicht in Betracht kommenden — Unterschied bei indirecter Reizung der Capillaren haben wir feststellen können: Die Latenzzeit ist erheblich grösser als bei directer Reizung, sie beträgt im günstigen Falle 4 bis 5 Secunden. Manchmal ereignet es sich, dass die Contraction der Capillaren sehr verspätet, erst nach 20 oder mehr Secunden eintritt. Hierfür können folgende Gründe maassgebend sein: Bei Reizung des Nerven entsteht zunächst eine kräftige Contraction der kleinen Arterien und dadurch ein Abströmen der Blutflüssigkeit in's Capillarsystem. Je ergiebiger und anhaltender die Strömung, desto länger wirkt die Anfüllung und die Drucksteigerung der umschnürenden Kraft der verästigten Capillarwandzellen entgegen. Ferner könnte man vielleicht daran denken, dass sich hier und da dilatatorische Einflüsse geltend machten und erst bei fortgesetzter Reizung die Wirkung der constrictorischen Fasern zum Durchbruch käme.

Aber auch unter gewöhnlichen Umständen, auch wenn die Blutströmung nur wenige Augenblicke andauert, erfolgt die Con-

1) Sechszelliger Accumulator (12,6 V.) oder Batterie von 12 Daniell'schen Elementen (vgl. S. 113).

traction der Capillaren später als die der kleinen Arterien. Man muss daher wohl annehmen, dass es eine physiologische Eigenthümlichkeit der contractilen Capillarwandzellen ist, bei indirecter Reizung träger anzusprechen als die Muskelfasern der grösseren Gefässe.

Ausserdem haben wir in einzelnen Versuchen die interessante Beobachtung gemacht, dass unmittelbar nach der Nervenreizung und zwar nach Ablauf der Contraction und Wiedererweiterung der Capillare spontan eine oder mehrere Contractionen derselben Capillare hintereinander auftraten. Besonders auffallend kam diese Erscheinung auch an einem curarisirten Präparate zur Geltung, an welchem wir statt des Sympathicus das durch Eröffnung des Wirbelkanals freigelegte Rückenmark gereizt hatten. Diese Neigung zu rhythmischer Erregung deutet wie die übrigen physiologischen Eigenschaften der Capillarwandzellen auf eine Reactionsweise hin, wie sie für die typische glatte Muskulatur bekannt ist.

Schliesslich haben wir uns bemüht, die bei Nervenreizung und bei directer Erregung ermittelten Vorgänge der echten Capillarcontraction auch bei reflectorischer Reizung zur Anschauung zu bringen, ohne bisher ein positives Resultat zu erzielen. Für die erfolgreiche Ausführung der reflectorischen Reizung an unserem Objecte glaubten wir einen Anhaltspunkt zu finden in einem Versuche, welchen M. Sergejew¹⁾ beschrieben hat. Derselbe hat den Nickhautkreislauf nach einem von Drasch²⁾ angegebenen Verfahren der mikroskopischen Betrachtung zugänglich gemacht und gibt an, nach faradischer Reizung des Plexus ischiadicus einen Gefässkrampf in der Nickhaut beobachtet zu haben. Sergejew hat sein Augen-

1) M. Sergejew, Das Verhalten einiger Rückenmarksnerven zum Blutkreislauf in der Membrana nictitans des Frosches (*Rana esculenta*). Centralblatt f. d. medic. Wissensch. S. 145 etc. 1894.

2) O. Drasch, Beobachtungen an lebenden Drüsen u. s. w. Du Bois' Arch. f. Physiol. S. 96. Jahrg. 1889. Diese zur mikroskop. Untersuchung der Nickhautdrüsen sehr zweckmässige Methode ist für die Erforschung der feineren Vorgänge am Gefässsystem insofern ungünstig, als bei derselben die äussere Nickhautfläche zugänglich wird und in Folge dessen das Bild der an der Innenfläche verlaufenden Gefässe weit weniger klar erscheint als bei dem von uns eingeschlagenen Verfahren, welches die innere Nickhautfläche zur Anschauung bringt.

merk hauptsächlich darauf gerichtet, einerseits die Betheiligung der einzelnen Aeste des Plexus ischiadicus am Reflexbogen zu bestimmen, andererseits durch Reiz- und Durchschneidungsversuche genau die Bahn zu verfolgen, in welcher der Reiz durchs Rückenmark zum Sympathicus und weiter zur Nickhaut geleitet wird. An einer Stelle erwähnt er, dass der Gefässkrampf sich auf die kleinen Arterien und Capillaren erstreckt. Da Sergejew aber nicht näher präcisirt, was er unter Gefässkrampf verstanden wissen will, und auch kein Wort über die sich hierbei an den Gefässen abspielenden Vorgänge verliert, haben wir zunächst den Versuch nach seiner Vorschrift bei erhaltenem Kreislauf wiederholt. Die Freilegung der Nickhaut am curarisirten Frosch geschah in ähnlicher Weise wie bei Anfertigung unseres Sympathicus-Präparates (Tafel II, Fig. 8). Besondere Sorgfalt erfordert dabei die Blutstillung, bei welcher uns feine galvanokaustische Brenner gute Dienste leisteten. Bei starker Reizung des gleichseitigen Plexus ischiadicus sahen wir kräftige Contraction der kleinen Arterien eintreten fast bis zur Vernichtung des Lumens, in Folge dessen der Blutstrom in einem Theile der echten Capillaren stagnirte, aber eine Zusammenziehung derselben haben wir nicht beobachten können; und selbst wenn wir unter diesen Bedingungen eine mässige Verengerung einer oder mehrerer Capillaren wahrgenommen hätten, — der Schluss auf nervöse Beeinflussung der Capillaren wäre nicht stichhaltig gewesen. Davon überzeugten uns folgende Controllversuche: Wir haben bei Temporarien sowie bei Esculenten den Nickhautkreislauf in obiger Art dargestellt und in jedem einzelnen Falle eine Skizze der Capillarverzweigung entworfen. Nun wurde die Weite einer Reihe von Capillaren mittelst Ocularschraubenmikrometers bestimmt und der Ort und Werth der Messung genau in der Skizze verzeichnet. Nach einiger Zeit, während welcher sich keine spontanen Schwankungen zeigten, wurde der Kreislauf durch Ausschneiden des Herzens aufgehoben. An der Hand der Skizze konnten wir trotz des sehr veränderten Bildes wieder die Stellen eruiren, wo die Messungen stattgefunden hatten. An diesen Stellen wurde nun die Messung der Capillaren wiederholt und die ermittelten Werthe wieder in die Skizze eingetragen. Der Vergleich der Werthe ergab bei den verschiedenen Versuchen ein ähnliches Resultat. Einzelne Capillaren verharreten in demselben Zustande, andere Capillaren waren mit Blut angeschoppt und erweitert, eine dritte Reihe von Capillaren

endlich hatte sich nach der Aufhebung des Kreislaufs um 4 bis 8 μ verengt.

Eine mässige Verengung der Capillaren bei Contraction bezw. Verschluss der kleinen Arterien kann demnach schon durch das mechanische Moment der Blutdrucksenkung bedingt sein, und es wäre daher nicht gerechtfertigt, hieraus eine physiologische Reizwirkung auf die Capillaren ableiten zu wollen. Wir haben übrigens den Reflexversuch auch an Präparaten von Temporarien und Esculenten vorgenommen, bei welchen der Kreislauf schon von vorne her ausgeschaltet war, haben aber auch unter diesen Umständen keine Zusammenziehung von Capillaren bemerken können, während die Controllirung der abgeschnittenen und direct gereizten Nickhäute uns wieder die charakteristischen Erscheinungen der Capillarcontraction vor Augen führte.

So instructiv also der schöne Versuch Sergejew's zur Demonstration der reflectorischen Erregung der Arterien ist, für das Vorhandensein einer motorischen Innervation der echten Capillaren hat er keine Anhaltspunkte geliefert, und noch weniger vermochte er etwas zur Aufklärung der bisher dunklen Vorgänge der Capillarcontraction beizutragen. Nach den Ergebnissen unserer Nerven- und Rückenmarksreizungen unterliegt es allerdings keinem Zweifel, dass die Capillaren auch auf reflectorischem Wege zur Contraction gebracht werden können, jedoch wird zur Demonstration derselben ein anderes Object gefunden werden müssen.

Wir sind uns überhaupt voll bewusst, dass unsere Untersuchung die vorliegende Frage nicht erschöpft, sondern in Verfolgung des von S. Mayer und Rouget hervorgehobenen histologischen Gesichtspunktes nur eine neue physiologische Grundlage für weitere Durchforschung dieses dankbaren Gebietes geschaffen hat. Derselben bleibt es auch vorbehalten, sichere Aufschlüsse zu geben über die functionelle Bedeutung der Capillarcontractionen. Vor der Hand lassen sich über diesen Punkt nur Hypothesen aufstellen.

Man wird in der Annahme nicht fehlgehen, dass die durch nervöse Einflüsse bestimmbaren Contractionszustände der Capillaren in hohem Grade geeignet sind, bei Regulirung der Blutzufuhr nach den verschiedenen Organen oder Organteilen wesentlich mitzuwirken, sei es, dass die Capillaren die kleinen Arterien unterstützen, sei es, dass

sie unabhängig von diesen durch alleinige Thätigkeit die Regulirung beherrschen. — Ferner muss man daran denken, dass durch jeweilige Verengerung bezw. Unwegsamkeit von Capillaren grosse Widerstände gesetzt werden und dass in Folge dessen der Druck in den zwischen den verengten Stellen und den kleinen Arterien befindlichen Capillarstrecken erheblich ansteigt. Insofern nun der Filtrationsdruck bei der Bildung von Gewebsflüssigkeit eine Rolle spielt, dürfte der Contractilität der Capillaren auch die wichtige Function zufallen, die Lymphabsonderung je nach Umständen zu fördern bezw. zu regeln. Die Intensität des Lymphstromes kann wiederum auf die Thätigkeit verschiedener Drüsenzellen einen Einfluss gewinnen, da rasch strömende Lymphe in den Drüsenzellen, welche nicht mit dem Blut sondern nur mit der Lymphe in directen Stoffaustausch treten, andere chemische Vorgänge anregen und unterhalten wird als stagnierende, — ohne dass man genöthigt wäre, für derlei Aenderungen der Secretion specifische Drüsenerven anzunehmen¹⁾. — Auch für die Absonderung des Harnwassers und für andere Processe, bei welchen Schwankungen des Filtrationsdrucks mit in Betracht kommen, kann die Capillarcontraction von Bedeutung sein.

Erklärung der Tafel.

Fig. 1 und 2. Um den Fachgenossen ausser der Beschreibung noch eine bildliche Vorstellung zu geben von der Anordnung der verästigten, die Capillarwand umklammernden contractilen Zellen, reproduciren wir hier, da uns eigene Präparate nicht zur Verfügung stehen, zwei Figuren aus der Abhandlung Rouget's im Archiv d. Physiologie normale et pathol. Bd. 5. Tafel XXV. 1873. (Fig. 8 und 9. Membrana hyaloidea. Rana esculenta, Macerationspräparate. Methode vide p. 656 d. cit. Abhandlung.) Wie schon im Text hervorgehoben, hat S. Mayer auf die Befunde Rouget's neuerdings aufmerksam gemacht und hat dieselben durch ausführliche Untersuchungen ergänzt und bestätigt.

Fig. 3. Capillarverzweigung am freien Rande der Nickhaut. Die kleine, gegen den freien pigmentirten Rand verlaufende Arterie spaltet sich in eine spärliche Zahl sich gabelnder Capillaren, aus welchen ohne weitere Schlingenbildung ein kleiner Venenast entspringt. Die arteriellen und venösen Abschnitte des Capillarsystems finden sich hier auf einen kleinen Bezirk zusammengedrängt und sind daher leicht aufzufinden und zu unterscheiden. Rana temporaria (fusca).

1) Vgl. J. Gad, Kurzes Lehrbuch d. Physiologie d. Menschen S. 433.

Fig. 4—7. Der Ablauf der Contractionerscheinungen einer Capillare in verschiedenen Stadien, welche durch abgestufte elektrische Reizung hervorgerufen und festgehalten wurden. (Zeiss, apochrom. Obj. von 3,0 mm Brennweite. Compens.-Ocul. 4. 160 mm Tubuslänge. Skizzirt mittelst Abbe'schen Zeichenapparates in der Höhe des Objecttisches):

Fig. 4. Nicht gereizte, weite, sich gabelnde Capillare. **Querschnitt** 21μ (mittelst Ocularschraubenmikrometers gemessen).

Fig. 5. Beginn der Zusammenziehung, von gewissen Einkerbungen aus weiterschreitend. Durch die Einschnürungen der Capillarwand entstehen stellenweise buckelartige Vorsprünge und knotige Anschwellungen. Die Faltung der Zellhaut wird hauptsächlich an den Rändern sichtbar und scheint die Wand da und dort zu verdicken. Durch das Zusammenrücken der Wandung und durch die Faltenbildung ist das Lumen schon an manchen Orten stark eingeengt.

Fig. 6. Fortgeschrittenes Stadium der Contraction. Alle Partien, auch die von Wandkernen freien, sind bereits von der Umschnürung ergriffen. In allen Teilen des Lumens tritt Faltung der Zellhaut auf. Der Gesamtquerschnitt des Gefässes hat schon sehr stark abgenommen; nur die Fortsetzung des rechten Capillarzweiges zeigt keine Disposition zur Verengung.

Fig. 7. Maximale Contraction. Lumen vollständig aufgehoben. Die Capillare ist zu einem gleichmässig verengten, compacten Strang umgewandelt, welcher aus der Wandung und den zusammengepressten Falten der Zellhaut besteht und in Folge dessen ein fein längsgestreiftes Aussehen zeigt. **Querschnitt** — an derselben Stelle gemessen wie bei Fig. 4 — 4μ . (Nach Aufhören der Reizung nimmt die Capillare wieder die Weite und Form von Fig. 4 an.)

Fig. 8. Präparat zur Ermittlung der motorischen Innervation der Nickhautcapillaren. (*Rana temporaria*; etwas vergrössert.)

S: Der präparirte Grenzstrang des Sympathicus.

N. III: Nervus spinalis III. (Nach Gaupp.)

l: Musc. levator scapulae inferior — durchschnitten.

g: Glasplättchen.

n: Nickhaut auf g ausgebreitet.