

UNTERSUCHUNGEN
ÜBER
CONTRACTION UND DOPPELBRUCHUNG
DER
QUERGESTREIFTEN MUSKELFASERN

VON
ALEXANDER ROLLETT,
W. M. K. AKAD.

(Mit 4 Tafeln)

(VORGELEGT IN DER SITZUNG AM 20. NOVEMBER 1890.)

Einleitung und Kritisches.

Am Schlusse des zweiten Theiles meiner „Untersuchungen über den Bau der quergestreiften Muskelfasern“¹ habe ich auch Untersuchungen über die Contraction und Doppelbrechung der quergestreiften Muskelfasern angekündigt. Diese schlossen sich den Untersuchungen über den Bau der ruhenden Muskelfasern unmittelbar an.

Dass ich nun erst nach Jahren zur Veröffentlichung derselben schreiten kann, hat, abgesehen von einer schweren Erkrankung, die mich fast ein Jahr lang aufhielt, einen doppelten Grund.

Erstens sah ich mich veranlasst, inzwischen einige andere Arbeiten² zu beendigen, die sich ebenfalls jenen Untersuchungen anschlossen, und auf welche ich hier des Folgenden wegen auch verweisen will. Zweitens gehören aber die Untersuchungen über Contraction und Doppelbrechung der quergestreiften Muskelfasern gerade zu den mühevollsten, schwierigsten und zeitraubendsten.

Dieselben Versuche und Beobachtungen müssen oft und oft wiederholt werden, wenn man sich der richtigen Deutung der Thatsachen versichern will.

Dieser Wiederholung setzen aber, wie sich später von selbst ergeben wird, die Beschaffung der Objecte sowohl, als auch die für die Untersuchung derselben verwendeten Methoden sehr erhebliche Schwierigkeiten

¹ Denkschriften der kais. Akademie der Wissenschaften in Wien, Bd. XLIX, 1885, S. 81 (I. Theil) und Bd. LI, 1886, S. 23 (II. Theil).

² Beiträge zur Physiologie der Muskeln. Denkschr. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien, Bd. LIII, 1887, S. 193. — Über die Flossenmuskeln des Seeperldchens (*Hippocampus antiquorum*) und über Muskelstructur im Allgemeinen. Archiv für mikrosk. Anat. Bd. XXXII, 1888, S. 233. — Anatomische und physiologische Bemerkungen über die Muskeln der Fledermäuse. Sitzungsab. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien, Abth. III, Bd. XCVIII, 1889, S. 169. — Siehe auch den Artikel: Muskel (histologisch und physiologisch). Real-Encyclopädie der gesammten Heilkunde, 2. Aufl. 1888, S. 521.

entgegen, und so versteht es sich, dass sie über einen längeren Zeitraum sich erstrecken müssen. Ich führe das hier an, um daran die Bemerkung zu knüpfen, dass auch die Kritik der von mir mitzutheilenden Befunde kein müheloses und rasch zu beendigendes Unternehmen sein dürfte. In Bezug auf die Literatur, welche über die behandelten Gegenstände vorliegt, werde ich mich ähnlich verhalten, wie in den vorausgegangenen Untersuchungen. Ich werde sie nicht erschöpfend kritisch darstellen, sondern nur gelegentlich dasjenige anführen, was zu den Anschauungen, zu welchen ich gelangt bin, in näherer Beziehung steht.

Leider sehe ich mich aber veranlasst, mit einer neueren Publication über die quergestreiften Muskelfasern eine Ausnahme zu machen und bei derselben etwas zu verweilen.

Ich muss mit der Kritik derselben den Krieg fortsetzen, welchen ich in einer der angeführten Arbeiten¹ gegen die den Muskelfasern angegedichteten Fasernetze angefangen habe.

Es hat sich nämlich C. F. Marshall² neuerdings in diese phantastischen Fadennetze verstrickt. Allerdings in einer so leichtfertigen Weise, dass ich mich vielleicht gar nicht veranlasst gesehen hätte, viel darüber zu sagen, wenn nicht ein Berichterstatter im „Centralblatte für Physiologie“³ versucht hätte, den unwillkürlich komischen Anlassungen des englischen Autors eine ernste Maske vorzuhalten.

Ich kann und will natürlich nicht den Anspruch erheben, dass dieser oder jener die von mir publicirten Abhandlungen liest. Aber wer lacht nicht, wenn er erfährt, dass C. F. Marshall meine Anschauungen über den Bau der quergestreiften Muskelfasern einer Kritik unterwirft, ohne dass er die Arbeiten,⁴ in welchen ich dieselben begründet habe, zu lesen für nöthig hält.

C. F. Marshall kennt einzig und allein meine Abhandlung⁵ über die Flossenmuskeln des Scepferdehens und die daran geknüpfte Kritik einiger Muskelarbeiten.

Aber auch von dieser Abhandlung scheint er nur die angeknüpfte Kritik gelesen zu haben.

In dem Centralblatte für Physiologie heisst es zwar: „Gegen die Existenz dieses Netzwerkes und die daraus gezogenen physiologischen Consequenzen hat Rollett in seiner letzten Publication auf Grund neuer Untersuchungen an den Muskeln des Scepferdehens gewichtige Einwendungen erhoben, welche Verfasser vorerst zu entkräften versucht, um sich dann zur Mittheilung seiner neuen Befunde zu wenden.“

Allein das ist nur ein Traum des Herrn Berichterstatters.

In der Abhandlung von C. F. Marshall ist an keiner Stelle, in keiner Zeile auch nur mit einem Worte meiner Befunde an den Flossenmuskeln von *Hippocampus* gedacht. Wer das nicht glaubt und meiner Behauptung misstraut, der überzeuge sich nur selbst.

In C. F. Marshall's Publication ist nur Einiges angezogen aus der meiner angeführten Abhandlung angehängten Kritik der Fasernetze, und in diese habe ich nur Auszüge und Resultate aus meinen eifrigen Untersuchungen über den Bau der Muskelfasern aufgenommen, die F. C. Marshall zu lesen nicht für nöthig gefunden hat, und auf welche ich auch den Herrn Berichterstatter im physiologischen Centralblatte aufmerksam machen möchte, weil sich meine Kritik der Fadennetze in erster Linie auf jene Untersuchungen über den Muskelbau, nicht aber auf die Abhandlung über die Flossenmuskeln des Scepferdehens stützt. Da ich nun schon gezwungen war, diese literarhistorischen Bemerkungen zu machen, möchte ich bei dieser Gelegenheit auch noch bemerken, dass F. C. Marshall anführt, dass Klein und Foster sich meinen Anschauungen über den Muskelbau angeschlossen haben und das hat, wie ich hinzufüge, bekanntlich auch Kölliker⁶ in ausführlicher begründeter Weise gethan.

¹ Archiv f. mikrosk. Anat. I. c.

² C. F. Marshall, Further observations on the histology of striped muscle. Quaterly Journal of microscop. science. Vol. XXXI, Part. 1. 1890, p. 65.

³ Bd. IV, Nr. 13, 27. Sept. 1890, S. 385.

⁴ Denkschr. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien, Bd. XLIX u. LI, I. c.

⁵ I. c.

⁶ Kölliker, Zur Kenntniss der quergestreiften Muskelfasern. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, XLVII, 1888, S. 689. — Handbuch der Gewebelehre, 6. Aufl., Bd. I, Leipzig 1889, S. 356 u. d. f.

Über Retzius kommt aber in Kölliker's Abhandlung¹ die folgende Bemerkung vor: „Wie ich aus seinem (Retzius) Munde weiss, betrachtet auch er jetzt diese Bildungen, die er anfangs anders (als Fadennetze) deuten zu müssen glaubte, mit A. Rollett als dem Sarkoplasma angehörend und hat er ja auch die feinen Häutchen gesehen, die die Netze untereinander verbinden und die Muskelsäulchen einschneiden.“

Es stellt sich also den Fadennetzvertheidigern, welche Marshall mit Recht anführt, nämlich Bremer, Melland, Carnoy, van Gehuchten, Macallum und Marshall und welchen in Centralblatte nachdrücklich mein Name allein entgegengestellt wird, nicht mein Name allein, sondern die Reihe Kölliker, Retzius, Klein, Foster, Rollett entgegen.

Der geehrten Redaction des Centralblattes für Physiologie möchte ich aber die Bitte vorbringen, sie möge den Kreis hervorragender Mitarbeiter, deren sie sich erfreut, nicht durch schlechte Berichterstatter vermindern. Wer von der Histologie der Muskeln nichts weiss, sollte nicht über Arbeiten, die den Muskelbau betreffen, Berichte machen. Berichte, wie der, welchen ich hier angreifen musste, kann man weder objectiv, noch kritisch nennen. Sie sind vielmehr gefährliche Irrlichteleien. In der Histologie der Muskeln, die einer Klärung so dringend bedarf, doppelt gefährlich.

Und nun wollen wir noch etwas Genaueres vernehmen über den Inhalt der Abhandlung Marshall's welche meine Anschauungen über den Bau der Muskelfasern, die auch in der ganzen hier folgenden Abhandlung zu Grunde gelegt und überall festgehalten erscheinen, nicht im Geringsten zu erschüttern vermochte.

In Beantwortung meiner Kritik der Fasernetze bringt Marshall das Folgende vor: „Wäre das Ansehen eines Netzwerkes im frischen Muskel, wie Rollett meint, bedingt durch die optische Erscheinung des Sarkoplasmas bei hoher Einstellung, dann müsste eine doppelte Reihe von Körnern zu beiden Seiten der Krause'schen Membran auftreten.“ — Dagegen kann ich nur sagen, dass sich Marshall über die verschiedenen Erscheinungen, welche das Sarkoplasma bei hoher und tiefer Einstellung frischer Muskelfasern bieten kann, des Genaueren in meinen Untersuchungen² belehren möge. — Ferner meint Marshall: „Wenn die Körner, welche bei hoher Einstellung in Goldpräparaten gesehen werden, durch Gold gefärbte Verdickungen des Sarkoplasmas wären, wie Rollett glaubt, dann müsste an Goldpräparaten eine doppelte Reihe von Körnern gesehen werden eine auf jeder Seite der wahren Reihe von Körnern, welche bei tiefer Einstellung erscheinen, und die Körner in den ersteren müssten mit den Körnern der letzteren abwechselnd liegen.“

Diese Voraussetzungen Marshall's sind ein Unsinn, wie er sich in der histologischen Literatur vielleicht nicht wieder findet. Wer sich davon überzeugen will, lese meine ausführliche Darstellung³ der Säure- und Goldsäurebilder der Muskelfasern nach.

Wenn Marshall ferner sagt, dass, wenn das Sarkoplasma wabenartig angeordnet sei, wie Rollett behauptet, nicht zu verstehen sei das Ansehen isolirter Theile des Netzwerkes; dann möge er sich darüber belehren in den Abschnitten meiner Untersuchungen,⁴ welche über den Scheibenzerfall der Muskelfasern in Säuren handeln.

Wenn Marshall weiter sagt, dass nach Rollett's Anschauung die Muskelsäulchen der essentielle Theil der Faser seien, das Sarkoplasma aber einfach interfibrilläres Material und dass man darum vermuthen sollte, dass das letztere am wenigsten reichlich vorhanden sei in den vollkommenst entwickelten Muskelfasern und wenn er daran die Behauptung fügt, dass dagegen bei den Insecten, welche die kräftigsten und sich am raschesten contrahirenden Muskeln besitzen, der durch Gold gefärbte Theil stärker hervortritt, als bei anderen Thieren, woraus gerade gefolgert werden müsste, dass die goldgefärbte Substanz der meist essentielle Theil der Muskelfaser sein müsste, nicht aber bloß interfibrilläres Material; so sind das ebenso viele Phrasen als Unrichtigkeiten.

¹ L. c. p. 689.

² II. Theil, Bd. II, S. 54 u. d. f.

³ Untersuchungen, I. Theil, Bd. XLIX, S. 110 u. d. f.

⁴ I. Theil, l. c. S. 116.

Das Sarkoplasma ist in den Muskeln bei vielen anderen Thieren viel stärker entwickelt als in den Muskeln der Insecten oder ebenso stark. Man erinnere sich doch an die Flossenmuskeln des Seeperdchens,¹ an bestimmte Muskeln anderer Fische,² an die Muskeln der Krebse,³ an die Muskeln der Fledermäuse.⁴ In Bezug auf seine gewagten Behauptungen über die physiologischen Eigenschaften der Muskelfasern der Insecten kann ich aber Marshall nur den Rath geben, dass er sich in meinen Beiträgen⁵ zur Physiologie der Muskeln darüber belehren möge, was die experimentelle Untersuchung der Insectenmuskeln über deren physiologische Eigenschaften ergibt. Einiges darüber wird er ferner auch in der folgenden Abhandlung finden.

Die Einwürfe gegen meine Darstellung des Muskelbanes und die Gründe für die Fadennetze, welche Marshall, fassend auf seinen neuen Untersuchungen über die Entwicklung der Fadennetze, über die Verbindung derselben mit den sogenannten Muskelkörperchen und den motorischen Nerven ferner noch in Thesenform anfügt, werden wir bei Besprechung dieser neuen Untersuchungen in ihrer Nichtigkeit kennen lernen.

So also schaut der Versuch Marshall's aus, durch welchen nach dem Berichte im Centralblatte für Physiologie meine auf Grund neuer Untersuchungen an den Muskeln des Seeperdchens gegen die Fadennetze in den Muskelfasern erhobenen gewichtigen Einwürfe entkräftet werden sollen. Habe ich zu viel gesagt, wenn ich früher anführte, dass der Herr Berichterstatter geträumt zu haben scheint?

Die Punkte, welche nun Marshall in seiner Schrift weiter ausführt, sind:

1. Die Verbindung des Netzwerkes mit den Muskelkörperchen. Er beruft sich in dieser Beziehung fälschlich auf Retzius (siehe oben S. 3). Die Bilder von Muskelfasern des *Dyticus*, einer Libelle und vom Krebs, welche nach Marshall den Zusammenhang des Balkenwerkes des Sarkoplasmas mit einem intranucleären Netzwerk der Muskelkerne beweisen sollen und die Beschreibung derselben, sind aber das Naivste, was man in Bezug auf Continuitätsbeweise sehen und hören kann. Dabei passirt es auch, dass Marshall in seiner Ahnungslosigkeit behauptet, das Vorkommen der Kerne bei der Wasserjungfrau dichte unter dem Sarkolemma sei gegen die allgemeine Regel⁶ bei den Insecten.

Bei dem Bilde, welches Marshall vom Flusskrebs bringt, liegt ein Stückchen Querschnitt eines vergoldeten Muskels zufällig über einem frei gewordenen, der Länge nach darunter liegenden Kerne. Darüber sagt Marshall: „In this case it was somewhat difficult to tell whether the effect was not due to the network lying over the muscle corpuscle.“ Er kommt aber über diesen Einwurf leichten Herzens hinweg, indem er sagt: „But by careful focussing I think the connection could be made out.“

2. Die Entwicklung des angeblichen Netzwerkes bei der Forelle und der Ratte. Was Marshall darüber mittheilt, sind völlig nichtssagende Dinge.

3. Der Zusammenhang der Nervenendigung mit dem vermeintlichen Netzwerk in der Muskelfaser. In diesem Theil leistet Marshall das Unglaublichste. Es scheint ihm nicht bekannt zu sein, dass bei den Muskelfasern der Arthropoden die Goldmethode bisher immer vergebens für die Darstellung der Nervenendigungen versucht wurde.

Und so nimmt er denn an vergoldeten Muskeln vom *Dyticus* und vom Krebs Bilder für Nervenendigungen, in welchen gewiss sonst niemand solche erkennen wird. Das, was er bei dem *Dyticus*-Muskel für eine Nervenendigung ausgibt, ist gewiss nichts Anderes als ein Kerne enthaltender Sarkoplasmastrang aus dem Längsverlauf einer Muskelfaser, an welchen sich, weiss Gott, in welcher Weise, verzerrt und verworfen noch andere Stückchen vergoldeter Muskelsubstanz angelagert haben, und ebenso ist die angebliche Nervenendigung vom Krebsmuskel nichts als ein Stück einer der stärkeren längslaufenden Sarkoplasma wände dieser Muskeln.

¹ Archiv f. mikrosk. Anat. I. c.

² Kölliker, I. c.

³ Untersuchungen (II. Theil), Bd. LI, S. 42.

⁴ Sitzungsber. d. Wiener Akad. I. c.

⁵ L. c.

⁶ Siehe dagegen meine Angaben über Kernstellung bei den Coleopteren etc. (Untersuchungen, II. Th., Bd. LI, S. 23.)

Habe ich früher zu viel gesagt, als ich anführte, dass der Herr Berichterstatter im Centralblatte für Physiologie den unwillkürlich komischen Anlassungen des englischen Autors eine ernsthafte Maske vorzuhalten sich bemühte?

Wie viele werden aber Marshall's Publication nicht, wohl aber das ernsthafte Referat über seine Arbeit im Centralblatte für Physiologie gelesen haben.

Sie sind dann die Opfer der Irrthümer geworden, die der Herr Berichterstatter fördert, verbreitet und vermehrt. Dazu sollten aber berichtende Zeitschriften doch wahrlich nicht da sein. Was ich erreichen wollte mit dem langen Verweilen bei der leeren Publication Marshall's wird jetzt klar sein.

Ich wollte nicht bloß gegen Marshall polemisieren, sondern damit auch Übelstände aufdecken, gegen welche ich schon einmal, leider vergebens, meine warnende Stimme erhoben habe. Sie sollen und müssen immer und immer wieder bekämpft werden.

I. Über die verschiedenen Arten der mikroskopischen Untersuchung der Muskelcontraction.

Bekanntlich hat man mehrere Wege betreten, um über die Veränderungen ins Klare zu kommen, welche das mikroskopische Bild der Muskelfaser bei der Contraction erleidet.

Vor Allem suchte man noch lebende Muskelfasern, während sie sich abwechselnd contrahirten und wieder erschlafften, unter dem Mikroskope zu beobachten.

Dazu dienten künstlich erregte ausgeschnittene Vertebratenmuskeln (Prevost und Dumas,¹ Bowman,² E. Weber,³ Brücke⁴); die noch in situ befindlichen Muskeln durchsichtiger lebender Thiere, z. B. *Corethra*-Larven, *Cyclops*, *Asellus* und andere (Wagner,⁵ Laulanié,⁶ Engelmann⁷) und die langandauernden und verhältnissmässig träge verlaufenden, freiwilligen Contractionen überlebender Muskeln von Arthropoden (Bowman,⁸ Brücke,⁹ Kühne,¹⁰ Aeby,¹¹ Engelmann¹² und Andere).

Allein in allen diesen Fällen, auch in dem zuletzt angeführten, erfolgen die Contractionen zu rasch, als dass sich die Uebergänge von Erschlaffung zur Contraction und umgekehrt gut mit den Augen verfolgen liessen.

Nur ausnahmsweise ist, worauf später zurückzukommen ist, bei der freiwilligen Contraction ausgeschnittener Arthropodenmuskeln ein besonderer Vorgang zu beobachten, der mehr als gewöhnlich zu sehen erlaubt.

Hensen,¹³ Engelmann¹⁴ und Andere haben die durch die Geschwindigkeit der Contractionen bedingten Schwierigkeiten der Beobachtung schon hervorgehoben, und es wurden mancherlei Vorschläge gemacht, hier auf stroboskopischem Wege etwas auszurichten, aber keiner derselben noch ausgeführt.

Und man ist, so lange man sich nur an die Beobachtung des Ablaufes lebendiger Contractionen unter dem Mikroskope hielt, fast nicht hinausgekommen über die Thatsache, dass bei der Contraction die Fasern, während sie sich verkürzen und verdicken, gerade bleiben und die Querstreifen näher aneinander rücken.

¹ Magendie, Journal d. physiol. expér. et pathol. III, 1823, p. 301.

² Bowman, Philosoph. Transact. of the roy. Soc. of Lond. For the year 1840. Part. II, p. 457.

³ E. Weber, Artikel: Muskelbewegung. Handwörterbuch d. Physiol. Bd. III, 2. Abth. Braunschweig 1840, S. 66.

⁴ Brücke, Denkschriften d. math.-naturw. Cl. d. kais. Akad. in Wien, Bd. XV, 1858, S. 69.

⁵ Wagner, Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. X, 1874, S. 293.

⁶ Laulanié, Compt. rend. Tom. CI. Paris 1885, p. 669.

⁷ Engelmann, Pflüger's Archiv, Bd. VII. Bonn 1873, S. 155.

⁸ Bowman l. c.

⁹ Brücke l. c.

¹⁰ Kühne, Archiv f. Anat. u. Physiol. 1859, S. 810.

¹¹ Aeby, Untersuchungen über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizung in der quergestreiften Muskelfaser. Braunschweig 1862, S. 62.

¹² Engelmann l. c.

¹³ Hensen, Arbeiten aus dem Kieler physiol. Institut. 1868, S. 1.

¹⁴ Engelmann l. c.

Eine Thatsache, welche schon E. Weber gegenüber den Angaben von Prevost und Dumas über die Zickzackbiegung der Fasern bei der Contraction geltend machte.

Viel reichere, aber allerdings von vielen Seiten mit nicht verhehltem Misstrauen aufgenommene Erfahrungen wurden dagegen gemacht, als man anfing, sich dem Studium eines Befundes an Fasern zuzuwenden, welche während der Contraction abgestorben waren.

Bowman hat denselben zuerst ausführlich beschrieben, namentlich in einem Nachtrage zu seinen berühmten Untersuchungen¹ über die feinere Structur und die Bewegungen der willkürlichen Muskeln. Er fand in einem Falle von Tetanus beim Menschen Muskelfasern, welche an einer Stelle einen Bauch zeigten, welcher von seinem dicksten Theile allmählig zu beiden Seiten hin gegen viel dünnere Querschnitte abfiel. Im Bauche traf er scharf hervortretende Querstreifung, darauf Strecken, wo die Querstreifung verwischt erschien und durch dieses „desorganized stadium“ fand der Übergang in die erschlaffte Faser statt.

Alle späteren Beobachter haben sich bei der Beobachtung solcher Contractionswellen an die, durch die bekannte Höhe der einzelnen Glieder der Fibrillen ausgezeichneten Insectenmuskeln gehalten, welche auch solche Contractionswellen als einen besonders häufigen Befund darbieten. So lassen sich nach einer bestimmten Art der Einwirkung von Alkohol oder von verdünnter Überosmiumsäure auf lebende Insectenmuskeln solche festgelegte oder fixirte Contractionswellen, wie man sie genannt hat, immer leicht auffinden. Ich habe sie aber auch, was ich gleich hier besonders hervorheben muss, an Insectenmuskeln beobachtet, die, während sie vorher die sogenannten freiwilligen Contraktionen zeigten, ganz ohne Zusatz von irgend welchem Reagens abgestorben waren. Diese Wellen umfassen erkenntlich den ganzen Querschnitt der Muskelfaser oder nur einen Theil desselben (seitliche Contractionswellen, *ondes laterales*) und sind durch die Untersuchungen von Hensen,² Flögel,³ Merkel,⁴ Ranvier,⁵ Engelmann⁶ und Anderen ganz allgemein bekannte Objecte geworden.

Die genauesten Untersuchungen derselben hat Engelmann angestellt und er hat sich, was nicht übersehen werden darf, bemüht, die Anwendbarkeit der Erfahrungen, welche er an den sogenannten fixirten Contractionswellen machte, für die Beurtheilung der Vorgänge an der lebenden Muskelfaser durch vergleichende Beobachtungen an der letzteren zu erweisen. Auch die nachfolgenden Mittheilungen werden sich auf zahlreiche eigene Untersuchungen an sich contrahirenden lebenden Insectenmuskeln sowohl, wie auch an sogenannten fixirten Contractionswellen dieser Muskeln gründen.

Selbstverständlich werden die ersteren als entscheidend angesehen werden müssen.

In Bezug auf die fixirten Contractionswellen bin ich zu einer ganz anderen Auffassung derselben geführt worden, als sie von Engelmann und anderen Autoren denselben zu Theil wird.

Aber meine Beobachtungen lassen mich doch nicht daran zweifeln, dass wir den Bildern, welche die sogenannten fixirten Contractionswellen darbieten, einen hohen Werth für die Beurtheilung der Vorgänge während der Contraction der lebenden Muskelfasern zugestehen müssen, da sie uns hiebei theils unterstützend, theils leitend zur Seite stehen können.

II. Die Bewegungsvorgänge, welche sich an Insectenmuskeln beobachten lassen.

Die Richtigkeit der am Ende des vorigen Abschnittes ausgesprochenen Behauptung wird sich als Consequenz einer Reihe von Untersuchungen über die an Insectenmuskeln zu beobachtenden Bewegungsvorgänge ergeben, welche auch ein selbstständiges Interesse für sich beanspruchen, und welche wir jetzt den mikro-

¹ Siehe diese l. c. und Philosoph. Transact. of the Roy. Soc. of Lond. for the year 1841. Part. 1, p. 69.

² Hensen l. c.

³ Flögel, Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. VIII, 1872, S. 60.

⁴ Merkel, Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. VIII, S. 244; Bd. IX, 1873, S. 293.

⁵ Ranvier, Leçons d'anatomie générale sur le système musculaire. Paris 1880.

⁶ Engelmann l. c. und Pflüger's Archiv, Bd. XVIII, S. 1.

skopischen Untersuchungen über die feinere Structur der contrahirten Muskelfasern vorausschieken wollen. Wir werden vorerst die Bewegungsvorgänge, welche sich an lebenden Insectenmuskeln beobachten lassen, in zwei Kategorien scheiden. In die eine Kategorie gehören jene Bewegungen, welche als prompte Beantwortung von Einzelreizen auftreten. In die zweite jene Bewegungen, welche periodisch oder rhythmisch ablaufen, sei es, dass die Muskeln bestimmte und bekannte Reize also beantworten, sei es, dass uns unbekannte Reize die Veranlassung jener Bewegungen sind. In Bewegungen der letzteren Art verfallen Insectenmuskeln und die Muskeln anderer Evertebraten bekauntlich sehr leicht, während bei Vertebraten ihr Auftreten nur selten und unter ganz besonderen Bedingungen beobachtet wird.

Ich habe diesen beiden Formen von Bewegungen in meinen „Beiträgen zur Physiologie der Muskeln“¹ mit Bezug auf ihre Bedeutung für den lokomotorischen Apparat der Insecten eine Betrachtung gewidmet.

Hier muss ich das Folgende in Erinnerung bringen.

Am angeführten Orte wurde durch Versuche gezeigt, dass man überlebende Insectenmuskeln so isoliren kann, dass man von denselben ganz ebenso, wie von ausgeschnittenen Froשמuskeln oder den Muskeln anderer Vertebraten mittelst einzelner Inductionsschläge Einzelzuckungen auslösen kann, die als präcise Beantwortung des angewendeten Reizes auftreten. Die Dauer dieser Einzelzuckungen lag bei den Muskeln verschiedener Thiere (Käfer) zwischen 0·112—0·527 Secunden, also innerhalb der Grenzen, zwischen welchen sich die bei verschiedenen Muskeln verschiedener Vertebraten nach der Wirkung von Inductionsschlägen beobachtete Zuckungsdauer (0·104—1·800 Sec.) bewegt.

Ich habe ferner gezeigt, dass es ebenso, wie bei den Muskeln der Vertebraten auch bei den Insectenmuskeln gelingt, mittelst Inductionsschlägen aus Einzelzuckungen zusammengesetzte glatte und clonische künstliche Tetani hervorzurufen, die genaue Abbilder der Reize sind, welche den Muskel getroffen haben.

Wir werden also auch die natürlichen Bewegungen der Insecten als einen ähnlichen Tetanus, wie den natürlichen Tetanus der Vertebratenmuskeln aufzufassen haben, und uns als Element derselben die Einzelzuckungen vorzustellen haben, wenn auch, wie zu vermuthen ist, eine Einzelzuckung von trägerem Verlaufe, als die in Folge von Momentanreizen, wie sie die Inductionsschläge sind, auftretende Einzelzuckung.

Das entspricht aber, wie ich bemerkte, auch der Vorstellung, die man sich über die Bewegungsacte der Insecten von vorneherein machen muss, nämlich der Vorstellung, dass ebenso wie bei den Wirbelthieren, so auch bei den Insecten nur solche Muskelbewegungen, welche von den Willensorganen oder den Reflexcentren zeitlich genau beherrscht werden, einen Nutzen für die während des Lebens zu Tage tretenden Willens- und Reflexacte dieser Thiere haben können.

Anders die Bewegungen, welche wir oben in die zweite Kategorie verwiesen haben. Ein Wellenspiel, wie es an überlebenden Insectenmuskeln zu beobachten ist, wäre nur geeignet, den Ablauf der Willens- und Reflexacte des Thieres zu stören. In diesen tritt uns eine abnorme, von ganz bestimmten, aber aussergewöhnlichen Bedingungen abhängige Leistung lebender Muskeln entgegen.

III. Beobachtungen an Larven von *Corethra plumicornis*.

Es ist wichtig und soll hier gleich bemerkt werden, dass man bei der Beobachtung ganzer lebender Insecten, die man während der Untersuchung allmählig absterben lässt, Erscheinungen wahrnimmt, welche sich den im vorigen Abschnitte vorgebrachten Anschauungen vollkommen fügen; ja, welche an sich schon zu den Folgerungen führen, deren experimentelle Grundlage ganz wesentlich unsere Untersuchungen über die elektrische Reizung von Insectenmuskeln gebildet haben.

Ich habe hier ein Object im Auge, auf welches ich schon in meinen Beiträgen vorläufig verwiesen habe und welches ich oft eingehend zu beobachten Gelegenheit hatte. Es ist die wegen ihrer Durchsichtigkeit berühmte Larve von *Corethra plumicornis*.

¹ L. c. Bd. LIII, 1887, S. 193.

An den Muskeln von *Corethra*-Larven, die man, ohne sie zu zerquetschen, auf einen Objectträger unter Wasser mittelst eines Deckgläschens von eben hinreichendem Gewichte fixirt, lassen sich, wenn man dasselbe Thier stundenlang beobachtet, zwei Formen von Bewegungen hauptsächlich unterscheiden.

So finden wir es schon bei G. R. Wagener¹ und bei Laulanié.² Wagener unterscheidet bei den Muskeln der *Corethra*-Larven die totale Zusammenziehung des Muskelbündels, die sich blitzähnlich und energisch bei lebenskräftigen Thieren vollzieht, von der Bildung langsam über die Muskelfasern ablaufender Knoten (Wellen). Die letztere fehlt bei noch ganz lebenskräftigen Thieren. Erst nach einiger Zeit fängt die Bildung der Knoten an. Wagener führt aber ganz richtig an, dass der Ablauf solcher Knoten anfänglich nicht bedeutet, dass die Muskelfasern, an welchen sie beobachtet werden, die totale Contraction, welche sich mit einem Male über die ganze Faser verbreitet, nicht mehr ausführen können. Er sah vielmehr beide Formen von Bewegungen an derselben Faser mit einander abwechseln. Das ist sehr wichtig, und wir müssen später noch darauf zurückkommen. Grosse Ermattung des Thieres, gibt Wagener weiter an, lasse den Ablauf von Knoten fast nur allein zu und er erinnert sich bei dieser Erscheinung an das Schenkhüpfen Sterbender, weil das dem so arbeitenden Muskel anvertraute Organ nur geringe Ortsveränderungen mache. Laulanié, welcher *Corethra*-Larven sehr lange vom vollkommen lebenskräftigen Zustande an durch alle Stadien des Absterbens hindurch untersuchte, unterscheidet scharf die Muskelbewegungen des lebenskräftigen Thieres von den Bewegungen, welche an den überlebenden Muskeln des absterbenden Thieres auftreten. Die ersteren, secousses, contractions totales et simultanées, sieht er als den Ausdruck der normalen Muskelthätigkeit an. Die letzteren, ondes musculaires, als den Ausdruck der eigenen Thätigkeit überlebender Muskeln. Die Erscheinungen an den Muskeln der *Corethra*-Larven bedürfen einer über die Darlegungen Wagener's und Laulanié's hinausgehenden genaueren Analyse.

Fassen wir absichtlich zuerst das Wellenspiel ins Auge.

Die anfänglich nur an einzelnen Muskelfasern in geringer Zahl auftretenden Wellen treten allmählig an immer zahlreicheren Fasern der Muskeln des Thieres zu Tage und wiederholen sich an derselben Faser in immer kürzeren Perioden, so dass sich ein lebhaftes Wellenspiel einstellt, welches erst nach geraumer Zeit so wie es gekommen ist auch wieder vergeht. Es wiederholen sich nämlich die Wellen an den einzelnen Fasern nur mehr in längeren Perioden und es bleiben nur immer weniger und weniger Fasern übrig, an welchen noch Wellen ablaufen, so dass nach einiger Zeit nur mehr sehr wenige Fasern noch in langen Perioden aufeinander folgende, ablaufende Wellen zeigen, bis endlich nur noch einzelne Fasern Wellen in so langen Perioden zeigen, dass man, nachdem man eben eine solche Welle über eine Faser ablaufen sah, eine geraume Zeit warten muss, bis wieder eine solche kommt, schliesslich hört auch diese Form der Bewegung an den letzten Fasern, welche dieselbe noch zeigten, ganz auf. Sehr häufig, aber nicht immer, findet sich der Ausgangspunkt dieser Wellen an einem Nervenbügel, die an den Fasern der einzelnen Muskeln, namentlich an den Kopfmuskeln, gut zu beobachten sind.

Es ist aber ausser dem eben beschriebenen Verlaufe des Wellenspieles noch eine Thatsache von der grössten Wichtigkeit und diese betrifft die Länge der über die Muskelfasern ablaufenden Wellen.

Ich kann mich hier freilich nur auf Schätzungen berufen, und auch diese sind mit Schwierigkeiten verbunden.

Wir können aber dabei, und das ist das Allerwichtigste, von einer sehr augenfälligen Thatsache ausgehen, und diese ist, dass die Welle immer nur eine kurze Strecke einer Muskelfaser einnimmt, so dass höchstens 18—20 Querstreifen, oft aber auch nur 8—10 Querstreifen des Muskels in einer solchen Welle liegen. Die über die Fasern hinlaufenden Wellen präsentiren sich dabei als verhältnissmässig steil ansteigende und abfallende Knoten der Fasern.

Solche kurze Wellen, zwischen den erwähnten Grenzen schwankend, treten vereinzelt und sich langsam wiederholend auf, wenn das Wellenspiel in der beschriebenen Weise beginnt, und es ändert sich das Aus-

¹ Wagener l. c.

² Laulanié l. c.

sehen der Wellen nicht besonders, wenn das Wellenspiel am lebhaftesten wird, und wenn es in der erwähnten Weise wieder aufhört. Damit hängt es auch zusammen, dass die immer geringe Geschwindigkeit, mit welcher die einzelnen Wellen über die Fasern ablaufen, keine grossen Variationen erkennen lässt. Und man muss sich sehr hüten, in der während einer bestimmten Zeit vorhandenen Lebhaftigkeit des Wellenspiels, welche durch das rasche Aufeinanderfolgen einzelner Wellen an derselben Faser bedingt ist, etwa einen Ausdruck für eine grössere Fortpflanzungsgeschwindigkeit der einzelnen Wellen zu sehen.

Wenden wir uns nun auch den früher erwähnten totalen Contractionen der Muskeln des noch lebenskräftigen Thieres zu. Diese vollziehen sich sehr rasch und sind offenbar kürzer oder länger dauernde natürliche Tetani, möglicher Weise auch gelegentlich Einzelzuckungen. Das lässt sich bei der blossen Beobachtung mit dem Auge nicht entscheiden. Nur wenn der verkürzte Muskel merklich länger im Zustande der Contraction verharrt, um erst darnach wieder zu erschlaffen, ist die Annahme einer tetanischen Contraction wohl die allein zulässige. Solche länger andauernde Tetani sind nicht selten zu beobachten und geben, was hier bemerkt werden soll, Gelegenheit, das Bild des contrahirten Muskels mit jenem des erschlafften gut zu vergleichen. Die Verkürzung und Wiedererschaffung erfolgt aber in allen diesen Fällen so rasch, dass die Art und Weise, wie aus dem Bilde des erschlafften Muskels das des contrahirten oder umgekehrt aus dem letzteren das erstere hervorgeht, nicht zu verfolgen ist.

Wir werden später auf diese Beobachtung verweisen.

Es ist für unser Object wohl keine andere Annahme zu machen, als dass, so lange die beschriebenen totalen Contractionen an den Muskeln erfolgen, die Centralorgane des Nervensystemes ihren Einfluss auf die Muskeln noch behalten haben.

Zu einer Zeit, wo das noch der Fall ist, können aber auch schon vereinzelt die kurzen, sich langsam fortplanzenden Wellen an solchen Muskeln auftreten, und diese müssen offenbar durch eine andere Art von Reizung veranlasst sein, als die totalen Contractionen.

Trifft während des Ablaufes einer solchen Welle ein von den Centralorganen des Nervensystems ausgehender Reiz am Muskel ein, welcher eine totale Contraction zur Folge hat, so wird die Welle in der totalen Contraction zum Verschwinden gebracht, und erst nach der Erschlaffung tritt in kürzeren oder längeren Perioden wieder der Ablauf der — sei es durch Reizung der Muskeln selbst, sei es durch Reizung der peripheren Nerven bedingten — Wellen in sichtbarer Weise auf. Und das Wellenspiel bleibt vorhanden, ja wird, wie wir gesehen haben, noch lebhafter, wenn einmal keine totalen Contractionen mehr erfolgen. Die Reize, von welchen das Wellenspiel abhängig ist, entwickeln sich also mit dem Absterben der Centralorgane des Nervensystems in grösserer Zahl und rascherer Folge.

Der Ablauf der totalen Contractionen lässt eine normale Beschaffenheit der Substanz der Muskelfasern voraussetzen. Da nun aber die ersten kurzen, langsam verlaufenden Wellen sich schon einstellen, während die Muskelfasern noch totale Contractionen ausführen können, so müssen wir auch die Wellen nur als durch die Besonderheit der Reizung bedingte eigenthümlich ablaufende Bewegungsvorgänge normal beschaffener Muskelsubstanz ansehen.

Diese Folgerung legt uns aber auch noch die Discussion einer anderen Frage nahe. Aeby¹ hat im Jahre 1862, theilweise füssend auf Bowman's² Anschauungen, die Hypothese aufgestellt, dass die in Folge einer localen directen Reizung eines Muskels und die in Folge der Reizung des Muskels vom Nerven aus auftretende totale Contraction des Muskels bedingt sei durch eine Summirung von sehr rasch an den Orten der Reizung immer neu entstehenden Wellen von der Art, wie man sie im Wellenspiele überlebender Insectenmuskeln beobachten kann, welches Wellenspiel nur zu Stande komme, weil sich zwischen den einzelnen Wellen Ruhepunkte von kürzerer und längerer Dauer einschalten.

¹ Aeby l. c. p. 61.

² Bowman l. c. For the year 1840, Part I, p. 488.

Nach dieser Darstellung müsste man fast glauben, dass Aeby in den unter dem Mikroskope sichtbaren Wellen überlebender Insectenmuskeln die den totalen Contractionen dieser Muskeln zu Grunde liegenden Elementarwellen erblickt.

Wir werden aber später darthun, dass einer solchen Anschauung die Länge und Fortpflanzungsgeschwindigkeit dieser Wellen nicht das Wort redet, und dass man für die totale Contraction viel längere Wellen von viel grösserer Fortpflanzungsgeschwindigkeit, wie sie in der That nachgewiesen sind, voraussetzen müsste.

Hier wollen wir aber der Hypothese Aeby's auch die Art des Eintrittes des Wellenspieles, seine Entwicklung und sein Aufhören an den Muskeln der *Corethra*-Larven entgegen halten, weil auch die dabei zu machenden Beobachtungen nicht zu Gunsten dieser Hypothese sprechen.

Der Eintritt des Wellenspieles erfolgt in der Weise, dass an den Muskeln des lebenskräftigen Thieres, an Muskeln, welche noch totaler Contraction fähig sind, vereinzelt Wellen ablaufen, von der Art wie sie bald darauf an einer immer grösseren Anzahl von Muskelfasern des absterbenden Thieres in kürzeren Perioden sich wiederholend auftreten und wie das Wellenspiel sich zu immer grösserer Lebhaftigkeit entwickelt hat, so nimmt, wie wir das früher ausführlich beschrieben haben, diese Lebhaftigkeit auch wieder allmählig ab, so dass an den im letzten Stadium des Überlebens befindlichen Muskeln ganz ähnliche Bewegungsvorgänge beobachtet werden, wie beim Eintritte des Wellenspieles an den Muskeln des noch lebenskräftigen Thieres.

Nach Aeby's Hypothese sollte man an ganz frischen lebenskräftigen Thieren einzelne Wellen nicht beobachten. Erst mit der Ermüdung und dem Absterben sollte die Entstehung der Wellen eine weniger rasche und darum endlich die einzelnen Wellen sichtbar werden. Mit anderen Worten, es sollte nur das beschriebene — ich möchte fast sagen — Abklingen, nicht aber das beschriebene Anklingen des Wellenspieles zu beobachten sein.

Das Auftreten der beschriebenen kurzen in langen Perioden mit geringer Geschwindigkeit ablaufenden Wellen an vollkommen lebenskräftigen Muskeln, welche gleichzeitig noch totale Contractionen auszuführen im Stande sind, muss man aber dann als Ausdrück für die merkwürdige Thatsache ansehen, dass die Muskelsubstanz den Contractionsvorgang je nach der Art wie sie erregt wird, in Form von langen und in Form von kurzen Wellen fortzupflanzen vermag.

So viel über unsere Untersuchungen an *Corethra*-Larven. Wir haben die Schlüsse, welche wir daraus ziehen möchten, mit Vorbehalt mancher nachträglichen Begründung im Zusammenhange darzulegen gesucht.

IV. Das Wellenspiel ausgeschnittener Insectenmuskeln.

Mit den im vorigen Abschnitte beschriebenen wellenförmig ablaufenden Contractionen der Muskeln der absterbenden *Corethra*-Larven haben wir eine Erscheinung kennen gelernt, welche die grössten Übereinstimmungen zeigt mit den seit Bowman oft untersuchten Bewegungen frisch ausgeschnittener Insectenmuskeln, welche, da wir die Natur der Reize, durch welche sie hervorgerufen werden, nicht kennen, gewöhnlich als freiwillige Bewegungen der ausgeschnittenen Muskeln bezeichnet werden.

Wir müssen diese wellenförmigen Bewegungen an den *Corethra*-Muskeln analogen Bewegungen, hier noch ausführlicher untersuchen, um erstens die behauptete Analogie näher zu erweisen; zweitens, weil wir in Fragen der Muskelstructur uns lieber an die neu anzuführenden Objecte, als an die viel weniger geeigneten Muskeln der *Corethra*-Larven halten werden und endlich, weil wir an ausgeschnittenen, überlebenden Käfermuskeln die Beziehung der Wellen der lebendigen Muskelsubstanz zu den sogenannten fixirten Contractionswellen werden kennen lernen.

Ich habe die wellenförmigen Contractionen an den frisch ausgeschnittenen Muskeln aller Käfer, die ich darauf untersuchte und ebenso an den Muskeln vieler Hymenopteren und Fliegen unter dem Mikroskope beobachtet.

Von den Käfern habe ich besondere Aufzeichnungen über diese Bewegungen bei *Cicindela hybrida*, *Megadontus violaceus*, *Orinocarabus hortensis*, *Carabus cancellatus*, *Pseudophonus ruficornis*, *Zabrus gibbus*, *Nebria picipicornis*, *Pterostichus transversalis*, *Platynus angusticollis*, *Dyticus marginalis*, *Cybisteter Roeseli*, *Hydrophilus*

piceus, *Staphylinus caesareus*, *Phosphuga atrata*, *Silpha nigrita*, *Necrophorus vespillo*, *Byrrhus gigas*, *Hister quadrimaculatus* und *quadrinotatus*, *Lucanus cervus*, *Onthophagus taurus* und *austriacus*, *Aphodius rufipes*, *fossor* und *erraticus*, *Geotrupes stereorarius* und *sylvaticus*, *Melolontha vulgaris* und *fulva*, *Agriotes pilosus*, *Laeon murinus*, *Corymbites aeneus*, *Ragonycha melanura*, *Opatrum sabulosum*, *Stenomax laevis*, *Lagria hirta*, *Otiorrhynchus planatus*, *mastic* und *gemmatus*, *Liparus germanus*, *Hylobius abietis*, *Leptura armata* und *bifasciata*, *Prionus coriaceus*, *Lamia textor*, *Cryptocephalus sericeus*, *Chrysomela graminis*, *Melasma populi* und *Cassida equestris*.

Von den Muskeln dieser Thiere brachte ich möglichst lange und schmale Streifen, wie das schon Kühné empfohlen hat, ganz ohne irgend welchen Zusatz auf den Objectträger und bedeckte sie rasch und vorsichtig mit einem dünnen Deckgläschen, dessen Gewicht durch kleine, auf die seitlichen Ränder der oberen Fläche gekittete Bleiklötzchen so vermehrt war, dass das Muskelstückchen zwischen Objectträger und Deckgläschen flach ausgebreitet wurde.

Die Stückchen entnahm ich am häufigsten den Muskeln, welche den Femur des hintersten Beinpaars bewegen und deren Blosslegung ich bei *Dyticus* und *Hydrophilus* ausführlich beschrieben¹ habe. Mittelst analoger Präparationen gelangt man auch bei den anderen Thieren zu diesen Muskeln. Oder es wurden auch die entsprechenden Muskeln der zwei anderen Beinpaare verwendet, indem ich dieselben, noch an den sorgfältig enucleirten Beinen hängend, aus Prothorax oder Flügelbrust herauspräpariren suchte.

Es muss dabei aber jede gewaltsame Dehnung und Zerreissung möglichst vermieden werden. An solchen Stückchen sieht man nun namentlich in den rasch und frisch aufpräparirten Muskeln gelegentlich auch vorübergehend Bewegungen auftreten, welche als totale Contractionen der Muskelfasern aufgefasst werden müssen, aber die am häufigsten und in der Regel zu beobachtende und oft stundenlang andauernde Bewegungsform an den ausgeschnittenen Muskeln ist das bekannte Wellenspiel, mit dem wir uns allein näher befassen wollen.

Gewöhnlich ist dasselbe, wenn man die Stückchen der Muskeln recht rasch unter das Mikroskop bringt beim ersten Anblicke so lebhaft entwickelt, als es überhaupt beobachtet werden kann. Es darf aber nicht übersehen werden, dass es oft auch erst, wenn das Präparat schon einige Zeit liegt, zur grössten Lebhaftigkeit gelangt. Zu der Zeit, wo die Wellen an sehr zahlreichen Fasern sich in kurzen Perioden wiederholen, treten die Wellen, wie immer leicht wahrzunehmen ist, als verhältnissmässig kurze, steil ansteigende und abfallende Knoten der Fasern auf und es herrscht in Bezug auf die Länge dieser Wellen eine grosse Übereinstimmung. Zur Orientirung verweise ich auf Fig. 2 und 3, welche den Eindruck wiedergeben sollen, den diese Wellen machen und die uns erst später auch dienen werden, die Veränderungen zu erläutern, welche die feinere Structur der Muskelfaser bei der Contraction erleidet. Es ist in diesen Figuren versucht worden, den momentanen Eindruck zu hinterlegen, welchen man von der Länge und der Form der Wellen, von der Zahl der Querstreifen in denselben und der Lichtvertheilung an den letzteren gewinnt, wenn man das alles abzuschätzen versucht. Nach meinen zahlreichen Bemühungen dieser Art glaube ich, dass man sich von der Richtigkeit nicht wesentlich entfernen wird, wenn man annimmt, dass die Zahl der Querstreifen in diesen Knoten für gewöhnlich innerhalb der Grenzen von 12—24 sich bewegt.

Eine solche Übereinstimmung der gleichzeitig ablaufenden Wellen in Bezug auf die engen Grenzen, innerhalb welcher ihre Länge eingeschlossen ist, bleibt auch erhalten, wenn das Wellenspiel, während das Präparat auf dem Objectträger liegt, an Lebhaftigkeit immer mehr verliert.

Auch hier hat man es mit kurzen und sich verhältnissmässig langsam fortpflanzenden Wellen unter allen Umständen zu thun.

Wenn man sich aber Rechenschaft zu geben sucht darüber, welche Veränderung der Erscheinungen eigentlich platzgreift, wenn das Wellenspiel, während die ausgeschnittenen Muskeln unter dem Mikroskope liegen, allmählig erlischt, so wird man auch hier darauf geführt, dass sich das Folgende ereignet.

¹ Beiträge zur Physiologie der Muskeln, I. c. Bd. LIII, S. 201.

Die Wellen wiederholen sich an den einzelnen Fasern nur mehr in längeren Perioden und bleiben bald an vielen Fasern ganz aus, so dass immer weniger Fasern übrig bleiben, an welchen noch Wellen ablaufen. Nach einiger Zeit zeigen nur mehr sehr wenige Fasern noch in langen Perioden aufeinanderfolgende Wellen, bis endlich nur noch einzelne Fasern Wellen in so langen Perioden zeigen, dass man, nachdem eine solche Welle über eine Faser abgelaufen ist, geraume Zeit warten muss, bis wieder eine Welle kommt. Endlich hört auch diese Bewegung an den wenigen Fasern, welche sie noch zeigten, auf. Auch hier muss man sich in Acht nehmen, dass man nicht der Täuschung verfallt, dass die Lebhaftigkeit des Wellenspieles, welche durch einige Zeit vorhanden ist, durch eine anfallend grössere Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Wellen bedingt ist. In der That ist sie ganz vorzugsweise nur bedingt durch das rasche Aufeinanderfolgen einzelner Wellen an zahlreichen Fasern.

Kurz, das Wellenspiel verhält sich ganz analog jenem, welches wir an den überlebenden Muskeln der Larven von *Corethra* beobachtet haben.

Ehe wir dasselbe verlassen, haben wir aber jetzt noch einen sehr wichtigen Punkt hervorzuheben.

Wenn man ganz frisch ausgeschnittene Käfermuskeln rasch zwischen Objectträger und Deckgläschen unter das Mikroskop bringt und ein lebhaftes Wellenspiel an denselben ablaufen sieht, so bleibt man häufig ganz im Unklaren über den Ausgangspunkt der Wellen. Die Wellen laufen über die Fasern hin und man sieht sie nur immer aus derselben Richtung her ankommen und in derselben Richtung hin fortlaufen. Das ist aber nicht immer der Fall. Man ist gelegentlich auch im Stande an einzelnen Fasern bestimmte Ausgangspunkte der fortschreitenden Wellen aufzufinden, die in Mitten einer Faser liegen.

Diese Erscheinung wurde von Bowman¹ und später von Aeby,² welcher „die durchsichtigen Beine gewisser kleiner Spinnenarten“ für die Beobachtung benützte, schon beschrieben.

An der betreffenden Stelle bildet sich ein Wulst, der, wie Aeby schon treffend angibt, auf dem Höhepunkte seiner Bildung einen Augenblick stehen zu bleiben scheint, dann sich plötzlich in der Weise theilt, dass die ausgebuchtetste Stelle in die frühere Gleichgewichtslage rasch zurücksinkt, die beiden Wulsthälften aber auseinandertreten und in entgegengesetzter Richtung gegen beide Faserenden hingleiten; hat man eine solche Stelle einmal aufgefunden, dann überzeugt man sich bald, dass dieselbe einen stehenden Ausgangspunkt immer neuer, periodisch aufeinanderfolgender und in ähnlicher Weise ablaufender Wellen durch geraume Zeit bildet.

V. Die fixirten Contractionswellen und ihr Verhältniss zu den Wellen der lebenden Muskelfasern.

Von den Muskeln aller im vorigen Abschnitte erwähnten Käfer und von vielen anderen, ebenso von Hymenopteren, Fliegen und Krebsen liegen mir auch fixirte Contractionswellen vor, die ich bei der Präparation von in 93% tigem Alkohol ertränkten Thieren auffand. Die Muskeln wurden in verdünntem Glycerin anpräparirt und in diesem eingeschlossen. Für die lebendigen Wellen der ausgeschnittenen Muskeln haben wir eine gewisse Übereinstimmung in Bezug auf ihre Länge hervorgehoben und in Erfahrung gebracht, dass sie im Allgemeinen kurz sind und zwischen verhältnissmässig engen Grenzen liegen.

Wir nehmen nun zunächst Veranlassung, mit diesen Wellen die fixirten Contractionswellen zu vergleichen.

Dabei bemerken wir, dass die fixirten Contractionswellen, welche man aus den Muskeln desselben Thieres, ja aus einzelnen Stückehen von Muskeln desselben Thieres isoliren kann, in Bezug auf ihre Länge, dem allergrössten Wechsel unterworfen sind. Die fixirten Contractionswellen sind meist länger als die Wellen, welche man an den frisch ausgeschnittenen überlebenden Muskeln beobachten kann. Sie übertreffen die Länge der letzteren bald nur um Weniges, bald aber um ein grosses Vielfache. Zwar beruhen alle diese Vergleichen nur auf Schätzungen mit dem Auge, aber Niemand, der solche Vergleiche anstellt, wird

¹ L. c. pag. 490.

² L. c. pag. 62.

im Zweifel sein, dass wir das Richtige angegeben haben. Die langen fixirten Wellen stellen meist sehr allmählig ansteigende und abfallende Verdickungen der Faser dar.

Viel seltener findet man fixirte Contractionswellen, deren Länge mit der Länge der an ausgeschnittenen überlebenden Muskeln ablaufenden Wellen übereinstimmt. Was aber schliesslich noch ganz besonders hervor gehoben werden muss, ist, dass man, wenn man nur ein sehr grosses Materiale untersucht, auch gelegentlich fixirte Contractionswellen von solcher Kürze findet, wie man sie an überlebenden Fasern nie beobachten kann.

Offenbar hat Exner¹ den ersten von uns angeführten Fall im Auge gehabt, als er die Angabe machte, dass die fixirten Contractionswellen der Autoren viel zu lang seien, als dass man sie als fixirte, lebende Wellen betrachten könnte.

Aber Exner macht keine Andeutung darüber, dass er dabei nur die Wellen, welche an überlebenden ausgeschnittenen Muskeln beobachtet werden, im Sinne habe, und er lässt uns ganz im Unklaren darüber, warum er die fixirten Contractionswellen gerade nur mit diesen kurzen Wellen überlebender Muskeln vergleicht.

Ganz im Allgemeinen nur von kurzen, lebenden Wellen zu reden, wäre aber völlig ungerechtfertigt.

Das ergibt sich am besten, wenn wir hier der Meinung Exner's eine Angabe von Engelmann² entgegenstellen, welche dahingeht, dass, je länger die fixirten Wellen sind, ihre Zustände um so mehr den normalen Verhältnissen entsprechen, weil dann die Wellen fixirt wurden, während noch ihre Fortpflanzungsgeschwindigkeit bedeutend war.

In der That könnte man sich aber auch so lange, lebende Wellen, wie sie Engelmann vorschweben, als den fixirten Wellen zu Grunde liegend vorstellen.

Gerechtfertigt erscheint uns aber eine solche Vorstellung nicht.

Wir werden vielmehr zur Anschauung gelangen, dass die fixirten Wellen auf die kurzen Wellen überlebender Muskeln zurückzuführen sind.

Diese letzteren sollen uns jetzt zunächst zu einigen Versuchen dienen.

Ich habe mich oft bemüht, indem ich ausgeschnittene Muskeln, welche ein lebhaftes Wellenspiel unter dem Mikroskope darboten, rasch mit Alkohol oder mit verdünnter Osmiumsäure überströmte, ablaufende Wellen unter den Augen zu fixiren. Es ist mir das aber niemals gelungen.

Ich sah in solchen Fällen die Muskelfasern namentlich an den Enden in eigenthümlich fortsehreitender Weise schrumpfend sich verkürzen.

An anderen Wellen, wo die Wirkung der Reagentien sich allmählig entwickelte, dauerte anfänglich das Wellenspiel fort, endlich hörte es auf, die Muskeln starben im erschlafften Zustande ab, oder es setzte sich die eigenthümliche Schrumpfung, auf welche wir noch später zurückkommen werden, auf dieselben fort. Aber niemals entstand ein Bild, welches einer fixirten Contractionswelle ähnlich gesehen hätte.

Bei genauerer Überlegung wird man aber auch zugeben müssen, dass die Fixirung eines Vorganges von der Dauer, die eine Welle an einer bestimmten Stelle der Muskelfaser hat, eine Leistung wäre, welche von einem von aussen her auf ein Bündel von Muskelfasern wirkenden Reagens kaum erwartet werden kann. Ich halte eine Fixation von der geforderten Schnelligkeit für nicht gut möglich, schon bei den kurzen, verhältnissmässig langsam fortschreitenden Wellen, wie sie an den ausgeschnittenen überlebenden Insectenmuskeln vorkommen, geschweige bei längeren, rascher sich fortpflanzenden Wellen.

Die sogenannten fixirten Contractionswellen, welche man gelegentlich auch an Muskeln beobachten kann, die ohne irgend welchen Zusatz abgestorben sind, die man an Muskeln von in Alkohol ertränkten Thieren, wie oben angeführt wurde, immer in grosser Zahl auffinden kann und die sich, wie ich jetzt hinzufüge, auch in ganz ähnlichen Formen vorfinden in Muskelmassen, die man in verdünnter Osmiumsäure absterben lässt,

¹ Exner, Pflüger's Archiv, Bd. XXXX, 1887, S. 360.

² Engelmann, Pflüger's Archiv Bd. XVIII, 1878, S. 17.

indem man zerschnittene Thiere, ausgerissene Beine oder exstirpirte ganze Muskeln in die Osmiumsäure für einige Zeit eintaucht, erfordern also eine besondere Erklärung.

Wie ich auf eine solche geführt wurde, die für gewisse Fälle ganz sicher, für andere Fälle aber sehr wahrscheinlich die richtige ist, will ich auseinandersetzen. Aber vorerst will ich gleich anführen, dass nach dieser Erklärung die fixirten Contractionswellen nicht auf einmal entstehen, sondern dass ihre Bildung eine grössere oder geringere Zeit erfordert.

Die sogenannten fixirten Contractionswellen werden angelegt dadurch, dass eine ganze Reihe aufeinanderfolgender kurzer lebender Wellen successive partiell fixirt werden.

Da sie aber nun zwar keine einheitliche Bildung, wohl aber eine Summe von festgelegten Theilen zeitlich aufeinander gefolger Contractionswellen sind, so will ich ihnen auch ihren hergebrachten Namen belassen.

Ich habe in vorigen Abschnitte (S. 12[52]) angeführt, dass man bei der Beobachtung des Wellenspieles ausgeschnittener Muskeln gelegentlich auch im Stande ist, an einzelnen Fasern bestimmte Ausgangspunkte der fortschreitenden Wellen anzufinden, und dass man dann sieht, dass von diesem Punkte aus immer neue, periodisch aufeinander folgende Wellen anlaufen.

Nach einer bald grösseren, bald kleineren Zahl von Wiederholungen der beschriebenen Erscheinungen an solchen Stellen, beobachtete ich nun zum erstenmale an Muskelfasern von *Prionus coriaceus* und dann wiederholt an Muskelfasern dieses Thieres, später aber auch bei *Chrysomela graminis*, *Agriotes pilosus*, *Hydrophilus piceus*, *Megadontus violaceus* und *Pterostichus transversalis* Vorgänge, für welche die rein schematischen Bilder der Fig. 1 ein Beispiel abgeben sollen. Die einzelnen Bilder stellen dieselbe Muskelfaser in einzelnen aufeinanderfolgenden Bewegungsmomenten dar, welche schliesslich zu dem Bilde Fig. 1, XX, dem einer längeren fixirten Contractionswelle führten.

Die Bilder mussten aus der Erinnerung, nach den Eindrücken, welche man bei der Beobachtung empfing, gezeichnet werden und sollen eben nur dazu dienen, die beobachteten Erscheinungen besser, als das mit Worten allein geschehen könnte, darzulegen. Nachdem vorerst die früher beschriebenen Erscheinungen durch längere Zeit sich in unregelmässigen Intervallen wiederholt hatten, blieben an der Stelle, an welchen der Contractionswulst sich immer zuerst gebildet hatte Fig. 1, I, von den contrahirten Muskelabschnitten einige im contrahirten Zustande liegen Fig. 1, I', während die beiderseits nebenliegenden Muskelabschnitte wieder in den erschlafften Zustand zurückkehrten.

Es hat sich eine wenige Muskelabschnitte umfassende beharrliche Contraction ausgebildet, von der vorerst in keiner Weise zu entscheiden ist, ob sie an noch lebender Muskelsubstanz existirt und einen stehenden Contractionswulst darstellt, oder ob der Muskel dort schon während der Contraction abgestorben und starr geworden ist. Sicher ist nur, dass die Faser an der betreffenden Stelle ihr Aussehen nicht mehr ändert, bis sie, wie wir sehen werden, wirklich abgestorben ist.

Ist das beschriebene Ereigniss einmal eingetreten, dann laufen die weiteren Wellen, immer von den contrahirt gebliebenen Abschnitten aus, entweder nach beiden Seiten hin ab, oder es geschieht auch, dass die Faser an der einen Seite im erschlafften Zustande zur Ruhe gelangt und der Ablauf von Wellen nur an der anderen Seite der contrahirt gebliebenen Abschnitte fort dauert.

Dabei bemerkt man aber, dass jede neue Welle, die an den contrahirt gebliebenen Abschnitten entsteht, mit der grössten Regelmässigkeit an die vorher contrahirt gebliebenen Abschnitte wieder einen neuen solchen Abschnitt, selten zwei solche — mehr habe ich nie beobachtet — anlegt, während die anderen wieder erschlaffen; auf diese Weise bildet sich eine immer längere fixirte, contrahirt gebliebene Strecke aus: Fig. 1, II' nach II und Fig. 1, III' nach III. Während diese Anlage erfolgt, ist in der ersten Zeit keine auffallende Verlangsamung im Ablauf der Wellen zu beobachten. Und ich sah den Vorgang oft plötzlich abbrechen dadurch, dass an den contrahirt gebliebenen Abschnitten keine neue Welle mehr entstand, nachdem die vorausgehende gegen das Ende der Muskelfaser hin abgelaufen war.

Andererseits geschieht aber auch häufig das Folgende.

Wenn sich der geschilderte Vorgang einigemale, oder aber sehr oft mit derselben Lebhaftigkeit wiederholt hat, tritt sehr rasch eine beträchtliche Verlangsamung auf, und die letzten Wellen nehmen in geringer Entfernung von ihrem Ausgangspunkte sehr beträchtlich an Höhe ab, bis schliesslich die ganze Bewegung mit einer gegen das erschläft bleibende Faserende hin gleichsam verrinnenden Welle aufhört.

Einen nach dem Ablaufe vieler solcher einzelnen Wellen schliesslich angelegten, contrahirten Bauch einer Muskelfaser, eine lange angelegte oder fixirte Contractionswelle stellt Fig. 1, XX dar.

Den geschilderten Vorgang bei der Anlegung einer Contractionswelle habe ich, wie gesagt, an Muskelfasern beobachtet, die ganz frisch ohne irgend welchen Zusatz aufpräparirt wurden. Das erstemal schon vor drei Jahren und seither wiederholt, aber immer gelegentlich, und ich bin nicht im Stande irgend ein Thier anzugeben, an dessen Muskeln die Erscheinung in bevorzugter Weise auftreten würde, oder Umstände anzugeben, welche den Eintritt derselben begünstigen würden.

Man ist hier ganz auf den glücklichen Zufall angewiesen, und das Einzige, was man zu seiner Herbeiführung thun kann, ist, dass man durch möglichst zahlreiche Einzelbeobachtungen die Wahrscheinlichkeit seines Eintrittes steigert.

Ich habe aber die Erscheinung im Laufe der Jahre oft und deutlich in allen ihren Stadien beobachtet. Die so unter meinen Augen angelegten Contractionswellen stimmen aber nun auch in ihren verschiedenen Formen und Längen sehr genau mit den fixirten Contractionswellen, welche man in den Muskeln von in Alkohol ertränkten Käfern vorfindet, überein. Ich halte es darum für im höchsten Grade wahrscheinlich, dass auch die letzteren also angelegte Wellen sind.

Wollte man eine Reihe verschiedener Typen von fixirten Contractionswellen, wie man sie in den Muskeln von in Alkohol ertränkten Käfern auffindet, zeichnen, so würde man zu Bildern gelangen, wie sie der Reihe nach in Fig. 1 dargestellt sind, und wie sie die zwischen Fig. 1, III und Fig. 1, XX gelassene Lücke ausfüllen würden.

Fragen wir uns aber, wie beim Absterben der Thiere in Alkohol solche verschieden lange contrahirte Strecken in den Muskeln entstanden sein könnten?

Dann ist nach den Erfahrungen über die Contractionsweisen der Insectenmuskeln, die wir oben mitgetheilt haben, die Zeit ihres Entstehens wohl kaum früher anzunehmen, als bis einmal während des Absterbens des Thieres das Wellenspiel in den Muskeln begonnen hat.

Dafür spricht auch, dass wir fixirte Contractionswellen immer in so grosser Zahl und Mannigfaltigkeit an den Muskeln von Insecten auffinden, die in Alkohol ertränkt wurden, während an den Muskeln von Vertebraten, an welchen Contractionswellen zwar auch beobachtet wurden, die aber nicht das lebhafte und lange dauernde Wellenspiel zeigen, welche fixirte Wellen auch nur als seltener Befund beobachtet sind (Bowman,¹ Nasse²). Auch in dem Falle, wo lebende Thiere, z. B. Frösche, Tritonen, so getödtet wurden, wie das oben für die Insecten angeführt wurde. Ist aber die Voraussetzung über die Zeit des Entstehens der fixirten Contractionswellen von in Alkohol ertränkten Insecten richtig, dann können diese Wellen nicht einheitlich fixirte lebende Wellen sein, sondern sie müssen dann wahrscheinlich in ganz ähnlicher Weise zeitlich angelegt werden, wie wir das an der frisch ausgeschnittenen Muskelfaser bei der Entstehung der angelegten Wellen direct beobachten konnten.

Ich muss jetzt noch einer Erscheinung gedenken, auf welche Exner³ die Aufmerksamkeit gelenkt hat, und die er in seine Arbeit: „Über optische Eigenschaften lebender Muskelfasern“ so eingeflochten hat, dass die fixirten Contractionswellen der Autoren dabei sehr schlecht wegkommen.

Exner beschreibt die Entstehung eigenthümlicher Dauerecontraction an absterbenden Muskelfasern und meint, dass die sogenannten fixirten Contractionswellen mit diesen grösstentheils identisch seien.

¹ L. e.

² Archiv f. d. ges. Physiologie, Bd. XVII, S. 282.

³ Exner, l. e.

Dieser Ansicht kann ich nach dem, was ich über die angelegten Wellen vorgebracht habe, nicht beistimmen. Und ich glaube, dass man schon von vornherein unter der Voraussetzung, dass Exner seine Dauercontractionen und Heusen, Flögel und Engelmann ihre sogenannten fixirten Contractionswellen richtig beschrieben haben, nur zu dem Schlusse gelangen kann, dass es sich dabei um zwei wesentlich verschiedene Dinge handelt.

Exner hat die Mittel angeführt, welche man auf lebende Muskelfasern wirken lassen muss, um die Erscheinungen hervorzurufen, die er beschreibt. Er benützt Eiweisslösung oder ausgepresste Linsenflüssigkeit, in welche man lebende Muskelfasern bringt, oder das Überströmen von ohne Zusatz aufpräparirten Muskelfasern mit Osmiumsäure oder Alkohol von bestimmter Concentration.

Es ist nicht schwer unter den von Exner angegebenen Bedingungen die Entstehung der Dauercontractionen zu verfolgen, und ich habe dieselben schon oben berührt, als ich von dem Überströmen frischer Muskelfasern mit Osmiumsäure und verdünntem Alkohol gesprochen habe.

Mir hat die Entstehung jener Dauercontractionen immer den Eindruck gemacht, dass es sich dabei um ein unter Schrumpfung erfolgendes fortschreitendes Absterben der Faser handelt, und das stimmt ja auch mit der Auffassung Exner's überein. In dem geschrumpften Theile ist die Querstreifung immer sehr enge und man kann in der That sehen, wie an den bereits geschrumpften Theil von der Seite her, wo die Faser noch ihre Lebenseigenschaften bewahrt hat, ein Muskelsegment nach dem andern sich neu im geschrumpften Zustande anlegt, und dass an der Grenze des lebenden und geschrumpften Theiles ein eigenthümliches Zucken und Flimmern zu beobachten ist.

So wie Exner habe auch ich diese Schrumpfung nur an Muskelfasern auftreten gesehen, welche ihre Lebenseigenschaften noch bewahrt haben, und dieselben erst mit dem Eintritt und dem Fortschreiten der Schrumpfung verlieren. Niemals sah ich, dass eine tote Faser noch diese Veränderung erlitten hätte.

Dass man in dem Vorgange nichtsdestoweniger keinen normalen Contractionsvorgang erblicken kann, hat Exner auseinandergesetzt.

Aber ebensowenig können die so entstandenen Dauer-, besser Schrumpfcontractionen mit den angelegten Wellen, den sogenannten fixirten Contractionswellen, wie sie besonders von Heusen, Flögel und Engelmann beschrieben wurden, identificirt werden.

Ich habe früher angeführt, wie ich angelegte Wellen ohne jeglichen Zusatz zu frischen Muskelfasern an diesen entstehen sah und wie man verdünnte Osmiumsäure und Alkohol einwirken lassen muss, um solche angelegte Wellen immer in grosser Anzahl zu erhalten. Ihre feineren mikroskopischen Eigenschaften werden uns erst in einem der nächsten Abschnitte weiter beschäftigen.

VI. Vergleichung der Wellen überlebender Insectenmuskeln mit den über Contractionswellen der Muskelfasern vorliegenden Angaben.

Man wird gewiss zugeben, dass die Beziehung der Contractionswellen zu den bei den verschiedenen Formen der Contraction in die Erscheinung tretenden Gestaltveränderungen des Muskels noch zu den leidigsten Capiteln der Physiologie gehört.

Wir sehen hier nur Aufgaben vor uns, die noch ihrer Lösung harren.

Dabei dürfte nach einigen Erfahrungen, welche ich gemacht habe, den Muskeln der Insecten eine sehr wesentliche Rolle zufallen.

Das wird Sache späterer Mittheilungen sein. Hier will ich vorläufig nur einige vergleichende Angaben machen, um für unsere Untersuchungsobjecte einige Folgerungen zu ziehen.

Bekanntlich hat Aeby¹ zuerst versucht, die Secundengeschwindigkeit der Contractionswellen bei Frosmuskeln zu bestimmen. Er schrieb mittelst zweier auf verschiedene Querschnitte eines horizontal aus-

¹ L. c. S. 16.

gespannten entnervten Muskels aufgelegter Hebel die Verdickungscurven dieser Querschnitte myographisch auf. Bei Application eines Reizes an dem einen Ende zeigen die auf derselben Abscisse stehenden Curven einen Abstand, der grösser ist als der Abstand beider Querschnitte. Die Differenz entspricht der Zeit, die nothwendig war für die Fortpflanzung der Contraction von einem zum anderen Querschnitte. Die Berechnung der Secundengeschwindigkeit für kräftige Muskeln ergab diese im Mittel zu etwa 1 Meter. Sie nahm mit dem Absterben der Muskeln sehr rasch ab, betrug aber auch in sehr herabgekommenen Muskeln noch über 0.2 Meter.

Früher erhielt Bezold¹ und später erhielten Place und Engelmann² und Marey,³ der letztere nach einer der Methode Aeby's ähnlichen Methode, die ersteren nach einer etwas anderen Methode für die Secundengeschwindigkeit der Contractionswelle Werthe, welche dem von Aeby für kräftige Frostmuskeln gefundenen maximalen Werthe nahe kamen (bis zu 1.7 Meter).

Es folgte Bernstein.⁴ Er mass die Secundengeschwindigkeit (G) der Contractionswelle nach einer verbesserten, der Methode Aeby's nachgebildeten Methode, welche ihm auch die Dauer (t) der Ausweichung eines Querschnittelementes des Muskels aus der Gleichgewichtslage zu bestimmen erlaubte und berechnete aus $l = G \cdot t$ auch die Länge l der Contractionswelle. Er gibt als Mittelwerth für G an 3.869 Meter. Die Wellenlänge lag zwischen 0.198—0.380 Meter.

Nach ganz ähnlichen Methoden erhielten Bernstein und Steiner⁵ für die Muskeln warmblütiger Thiere (Hunde) als Werth für G das gemeinsame Mittel von 3.509 Meter. Die Länge der Wellen bestimmten sie zu 1.928—1.571—1.080—1.050 Meter.

L. Hermann⁶ endlich, der die Zeitdifferenz zwischen der Verdickung entlegener Querschnitte nach localer Reizung mittelst der zeitmessenden Methode von Pouillet bestimmte, berechnet, dass die Fortpflanzungsgeschwindigkeit für den Frostmuskel etwa bei 3 Meter liege. Er bemerkt aber später, dass die Fortpflanzungsgeschwindigkeit in nicht ausgeschnittenen Muskeln wahrscheinlich viel grösser gefunden würde. Und für den Menschen ist ihm nach den Versuchen, welche er gelegentlich der Untersuchung des phasischen Actionsstromes an den Vorderarmmuskeln des Lebenden machte, eine Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im lebenden Muskel von 10—13 Meter wahrscheinlich.

Es sind aber an den Muskeln von Wirbeltieren und des Menschen auch viel langsamer ablaufende Contractionswellen bekannt geworden. Dahin gehören die von Schiff⁷ zuerst beobachteten sichtbaren Contractionswellen, welche er in Folge topischer, mechanischer Reizung der Muskeln auftreten sah, an deren weiterer Untersuchung Kühne⁸ in hervorragender Weise und später Auerbach⁹ theilhaftig waren. Der letztere beobachtete solche Wellen auch an den Muskeln lebender Menschen, wenn er die Muskeln percütirte.

Es ist keinem Zweifel unterworfen, dass diese Wellen schon auftreten, während die Muskeln noch durch Reize aller Art zu gewöhnlichen Contractionen veranlasst werden können, ob nun diese Reize direct oder vom Nerven aus applicirt werden. Insbesondere ist es wichtig, was zuerst mit aller Schärfe von Auerbach hervorgehoben wurde, dass bei Muskeln von möglichst hoher Erregbarkeit der topische, mechanische Reiz zuerst eine schnell vorübergehende Zuckung des ganzen Muskels, dann Erhebung des sogenannten idiomus-

¹ Bezold, Monatsber. d. Berlin. Akad. 1861, S. 371. Untersuch. üb. d. elektr. Erreg. d. Nerv. u. Musk. Leipzig 1861, S. 156.

² Place, Nederl. Arch. v. Genees- en Naturk. III. 1867, p. 177 — und Engelmann, Jenaische Zeitsch. f. Natur- u. Heilk. IV. 1868, p. 305.

³ Marey, Du mouvement d. l. fonct. d. l. vie. Paris 1868, p. 280.

⁴ Bernstein, Untersuchungen über den Erregungsvorgang im Nerven- u. Muskelsysteme. Heidelberg 1871, S. 76.

⁵ Bernstein u. Steiner, Archiv f. Anat. u. Physiol. 1875, S. 526.

⁶ Hermann, Pflüg. Arch. Bd. X. 1874, S. 48 u. Bd. XVI. 1878, S. 410. Handb. d. Physiol. I, 1. Leipzig 1879, S. 55.

⁷ Schiff, Untersuch. z. Naturl. d. Mensch. u. d. Thiere. v. Moleschott, Bd. I. 1876, S. 84 — und Lehrbuch der Muskel- und Nervenphysiologie. Laar 1858—1859, S. 17.

⁸ Kühne, Archiv f. Anat. u. Physiol. 1859, S. 564.

⁹ Auerbach, Abhandl. d. schles. Gesellsch. f. vaterl. Cultur. Abth. f. Med. u. Naturw. 1861, Heft III, S. 291. Zeitschr. f. ration. Mediz. 1862, S. 215.

eulären Wulstes und die von der Reizstelle nach beiden Enden hin ablaufenden Wellen zur Folge hat. Die Secundengeschwindigkeit dieser Wellen schätzt Auerbach beim Menschen auf 314—471 Millimeter und die Basis der über den Muskel hinlaufenden Wülste in der Längsrichtung des Muskels zu 6·5—13 Millimeter.

Wir stossen auch hier auf die Thatsache, dass die Muskelfasern den Contractionsvorgang je nach der Art, wie sie erregt werden, in Form von langen und in Form von kurzen Wellen fortzupflanzen vermögen.

Gehen wir nach diesen Erinnerungen über zu den Wellen überlebender Insectenmuskeln, dann treten uns in denselben wahre Miniaturwellen mit äusserst geringer Fortpflanzungsgeschwindigkeit entgegen.

Man darf sich darüber nicht täuschen lassen durch die scheinbare Grösse und Geschwindigkeit, welche die Wellen bei der Untersuchung mittelst stärkerer Vergrösserungen unter dem Mikroskope zeigen.

Dieser Eindruck weicht sofort, wenn man das Wellenspiel einmal bei schwacher Vergrösserung, etwa Reichert, Object. A, Ocular 2, betrachtet. Man hat dann sofort den Eindruck, dass man es mit sehr kurzen und langsam fortschreitenden Wellen zu thun hat.

Und es ist eine naheliegende Idee, zu versuchen, ob sich nicht die Fortpflanzungsgeschwindigkeit dieser Wellen in ähnlicher Weise bestimmen lasse, wie zuerst E. H. Weber¹ die Geschwindigkeit des Capillarkreislaufes unter dem Mikroskope bestimmt hat.

An den Muskeln grösserer Käfer, *Hydrophilus piceus*, *Dytiscus marginalis*, *Procerus gigas*, *Lucanus cervus*, *Melolontha fullo*, *Prionus coriaceus*, aus deren Schenkelstreckern und Beugern des hintersten Beinpaars etwa 3 Millimeter lange und längere Streifen leicht herauszuschneiden sind, gelingt das in der That, wenigstens mit solcher Annäherung, dass wir von den Resultaten für die vergleichenden Betrachtungen dieses Abschnittes sicher Gebrauch machen können, und mehr wollen wir vorläufig nicht.

Ich verwendete für die Messungen ein Ocularmikrometer, dessen Theilung nahezu durch das ganze Sehfeld reichte und in der gewöhnlichen Weise Zehner-, Fünfer- und Einertheilstriche von verschiedenen Längen enthielt; bezeichnet waren die Zehnerstriche, und zwar mit 0—10. Das ganze Mikrometer enthielt also 100 Theile und der Werth eines Theiles betrug, nach genauen Ermittlungen, bei Reichert, Obj. A, Oc. 2 und ganz ausgezogenem Tubus 0·032 Millimeter. Neben dem Mikroskope wurde ein Metronom aufgestellt, welches Secunden oder halbe Secunden schlug. Nachdem das Mikrometer mit einer möglichst günstig gelagerten Muskelfaser, an welcher Wellen ablieten, in parallele Richtung gebracht war, wurden nun in der Regel 6mal nacheinander die Anzahl Metronomschläge gezählt, welche zwischen die Coincidenz des Maximums eines Knotens mit einem bestimmten Theilstriche am Anfange der Theilung und die Coincidenz des Maximums eines Knotens mit einem bestimmten Theilstriche am Ende der Theilung fielen. Dabei darf aber niemals unter 80 Theilstriche heruntergegangen werden, am besten ist es, wenn die Anzahl der passirten 100 so nahe als möglich bleibt. Anfangs stösst man dabei auf nicht geringe Schwierigkeiten, allein solche gewahrt man auch, wenn man nach derselben Methode die Geschwindigkeit des Capillarkreislaufes zu bestimmen sucht.

Man bringt es aber bald durch fortgesetzte Übung so weit, dass in den aus sechs aufeinanderfolgenden Bestimmungen berechneten Werthen für die Secundengeschwindigkeit Differenzen gefunden werden, welche 2 in der zweiten Decimale nicht überschreiten, sondern in der Regel weit hinter diesem Werthe zurückbleiben. Eine grössere Genauigkeit lässt das Verfahren nicht zu.

Nur solche Werthe habe ich dann zur Berechnung des Mittelwerthes verwendet. Bei den angeführten Käfern fand ich für die Secundengeschwindigkeit der Wellen auf diese Weise Werthe zwischen 0·080 und 0·670 Millimeter und als gemeinsames Mittel 0·169 Millimeter.

Die Länge dieser Wellen habe ich öfter am Mikrometer zu schätzen versucht und bewegten sich die so ermittelten Werthe für die Wellenlänge zwischen 0·080—0·115 Millimeter.

Wenn wir nun auch allen diesen Zahlen wegen der Schwierigkeiten, mit welchen ihre Feststellung zu kämpfen hat, keinen grossen Werth beilegen wollen, sondern annehmen, dass sie mit beträchtlichen Fehlern

¹ E. H. Weber, Archiv f. Anat. u. Physiol. 1838, S. 465.

behaftet sein können, so ist doch das eine klar, dass die Wellen der ausgeschnittenen Insectenmuskeln ganz auffallend kurz und langsam ablaufend sind. Das ist aber eine Thatsache, welche auf besondere physiologische Eigenschaften des Insectenmuskels hinzuweisen scheint, welche bisher nicht in der verdienten Weise beachtet wurden.

Nehmen wir der früher besprochenen Darstellung Acby's entsprechend an, dass die totale Contraction einer 5 Millimeter langen Muskelfaser auf die Hälfte ihrer ursprünglichen Länge nach der Erregung des einen Endes der Faser bedingt wäre durch Wellen, welche einem wirklichen Falle entsprechend mit 0·230 Millimeter Geschwindigkeit in der Secunde fortschreiten und immer neu an der Erregungsstelle entstehen, etwa so, dass sie in Abständen von einer halben Wellenlänge $\frac{0\cdot115}{2} = 0\cdot0575$ Millimeter aufeinanderfolgen, dann würde erst nach circa 10·8 Secunden die totale Contraction auftreten und dabei müssten circa 44 Wellen, die sich in Intervallen von 0·25 Secunden folgen, längs der Faser liegen.

Würden wir aber annehmen, dass die totale Contraction der Faser bedingt wäre durch eben solche Wellen, die von einer in Mitte der Faser liegenden Eintrittsstelle eines motorischen Nerven in der gleichen Folge ausgehen und gegen die Enden hin ablaufen, dann würde nach circa 5·4 Secunden die totale Contraction auftreten.

Wir würden also bei der Annahme der kurzen und langsam fortschreitenden Wellen auf einen zeitlichen Verlauf der Totalcontractionen geführt, welchem die im Abschnitte III über totale Contractionen mitgetheilten Thatsachen ebenso widersprechen, wie die im Abschnitte II mitgetheilten Zeiten für die mittelst eines Inductionsschlages von nicht entnervten Käfermuskeln ausgelösten Einzelzuckungen, welche zwischen 0·112—0·527 Secunden lagen. Für diese Vorgänge muss eine viel raschere Fortpflanzung der Contraction und müssen viel längere Wellen angenommen werden. Man ist aber vorläufig nicht im Stande, etwas Genaueres über diese Vorgänge zu erfahren. Immerhin ist es aber wahrscheinlich, dass bei den Insectenmuskeln auch die längsten Wellen weit hinter jenen der Muskeln der Vertebraten zurückbleiben.

Es ist darum noch einer Einrichtung zu gedenken, welche geeignet sein würde, bei der Erregung vom Nerven aus, auch bei verhältnissmässig kurzen Wellen von geringer Fortpflanzungsgeschwindigkeit, doch eine rasche Summirung derselben zur Contraction zu bewirken. Es wäre das eine möglichst vielfache Verknüpfung der Muskelfaser mit dem Nerven, so dass an der Faser in Folge eines Nervenreizes möglichst viele Knoten gleichzeitig sich erheben würden. So würden uns auch die zahlreichen Nervenbügel verständlich, welche sich an derselben Muskelfaser bei den Insecten vorfinden. Ich erinnere hier beispielsweise an die von Föttinger¹ und von mir² in dieser Beziehung genauer untersuchten Muskelfasern der Chrysomeliden.

Föttinger fand zuerst, und ich konnte das bestätigen, dass bei den Insecten häufig die Nervenbügel dadurch an Weingeistmuskeln leicht auffindbar werden, dass sich, denselben entsprechend, seitliche Contractionswellen an den Muskelfasern der in Alkohol ertränkten Thiere entwickeln.

Über die Zahl der Nervenbügel bei verschiedenen Käfern macht Föttinger die folgenden Angaben: „Chez la *Chrysomela caerulea* on compte jusque neuf cônes nerveux sur une longueur de 1 millimètre. Ce nombre n'est pas toujours aussi considérable. Chez un autre coléoptère, le *Passalus glaberrimus* on trouve quatre ou cinq plaques sur des portions de fibres de 1½ millimètre de long. L'*Hydrophilus piceus* montre jusque six plaques sur une même fibre.“ Und an einer späteren Stelle bemerkt er: De l'abondance de ces ondes latérales chez les insectes, l'on pourrait conclure que chez ces animaux la contraction se propage avec lenteur. Ce qui tend encore à établir ce fait, c'est le grand nombre de plaques terminales, qui se trouvent sur une même fibre musculaire: j'en ai compté jusque neuf sur une portion de fibre d'un millimètre de longueur.“

¹ Föttinger, Onderzoeking. Ged. in het physiol. Laborat. der Utrecht. Hoogeschool. A. d. F. C. Donders en Th. W. Engelmann. Derde Reeks. V. 1880, pag. 293.

² L. c. Bd. XLIX. 1885, S. 106 u. 107.

In dem folgenden Abschnitte sollen uns die Wellen überlebender Insectenmuskeln, die wir nun genauer kennen gelernt haben, und die mit denselben in Beziehung stehenden fixirten Wellen zu Studien über die Structur der contrahirten Faser dienen.

VII. Über die Querstreifung und den Bau der contrahirten quergestreiften Muskelfasern der Insecten.

Wir werden uns bei der Untersuchung der Querstreifung und des Baues der contrahirten Muskelfaser, wie schon gesagt, sowohl an lebende, als an fixirte Contractionswellen halten.

In der Darstellung werde ich immer auf das Sorgfältigste das, was ich an den lebenden Muskelfasern zu sehen vermochte, auseinanderhalten von dem, was ich nur an todtten und in verschiedener Weise behandelten contrahirten Muskelfasern festzustellen vermochte. Erst eine vergleichende, kritische Betrachtung der auf jedem dieser Wege gemachten Erfahrungen soll dann zeigen, welche Schlüsse wir von der Untersuchung der todtten Muskelfaser auf das Verhalten der lebenden machen dürfen.

Ich füge aber hinzu, dass ich in dieser Einschränkung eine gründliche Untersuchung von nach verschiedenen Methoden präparirten contrahirten Muskelfasern für ebenso berechtigt halten muss, wie jede andere methodisch durchgeführte histologische Untersuchung.

Es gilt hier meiner Ansicht nach dasselbe, was ich früher¹ schon über die Untersuchung lebender Gewebe und den Werth histologischer Methoden ganz im Allgemeinen entwickelt habe.

1. Die Querstreifung der contrahirten Muskelfaser.

Wir werden diese Querstreifung vor Allem an der lebenden Muskelfaser betrachten. Wie für die Bezeichnung der Querstreifen der erschlafften Muskelfaser werde ich auch für die Bezeichnung der Querstreifen der contrahirten Faser bestimmte Buchstaben verwenden.²

Für die erschlaffte Faser hat diese Bezeichnungsweise auch Kölliker in der so überaus werthvollen 6. Auflage seines Handbuches der Gewebelehre³ gut geheissen. Ich muss aber nun zunächst kurz an das erinnern, was die Untersuchung der Querstreifung der lebenden erschlafften Muskelfaser ergibt.

Im 2. Theile meiner Untersuchungen⁴ ist gezeigt worden, dass lebende erschlaffte Muskelfasern unter dem Mikroskope sehr mannigfaltige Bilder darbieten und wurden die letzteren an einer Reihe gewählter Beispiele erläutert.

In Bezug auf die Querstreifung ergab sich dabei, dass an denselben entweder die Streifen *Q* und diese verbindend die Streifen *J+Z+J* oder eine reichere Streifung, nämlich die Streifen *Q* und diese verbindend die Streifen *J+N+E+Z+E+N+J* vorhanden sind.

Beispiele dafür sind zur Orientirung an den erschlafften Theilen der Muskelfaser entsprechenden Abschnitten der Figuren 2 und 3 zu sehen, welche dieser Abhandlung beigegeben sind.

Ich habe am angeführten Orte auch auseinandergesetzt,⁵ dass das Vorhandensein oder Fehlen der Streifen *N* (der Nebenscheiben Engelmann's) und mit denselben das Vorhandensein und Fehlen der Streifen *E* einem sehr grossen und anscheinend ganz regellosen Wechsel unterworfen ist, und dass man an Muskelfasern, denen die Streifen *N* fehlen, durch lange Zeit ganz energisch Contraction und Erschlaffung mit einander abwechseln sehen kann, und dass ganz dasselbe der Fall ist an Muskelfasern, welche, sobald sie in den erschlafften Zustand gelangen, die Streifen *N* immer ganz deutlich erkennen lassen. Diese Beobachtungen erschweren nun zwar sehr das Verständniss der Streifen *N*, andererseits weisen sie aber auch darauf hin, dass die Streifen *N* keine cardinale Bedeutung für die Contractionsfähigkeit einer Muskelfaser und für den Contractionsvorgang selbst nicht haben können.

¹ L. e. Bd. XLIV, 1885, S. 81.

² Vergl. l. e. Bd. XLIX, 1885, S. 93—95.

³ I. Band, Leipzig 1889, S. 364.

⁴ l. e. Bd. LI, 1886, S. 53—61.

⁵ L. e. Bd. XLIX, 1885, S. 102 u. Bd. LI, 1886, S. 59.

Wir wollen darum hier zuerst den einfacheren Fall betrachten, in welchem die Streifen *N* fehlen. Wenn wir von der Längsstreifung, auf welche erst später eingegangen werden soll, vorläufig absehen, so ist das Folgende anzuführen.

Bei tiefer Einstellung erscheinen an solchen Muskelfasern die Streifen *Z* als feine Streifen, die sich so deutlich hervorheben, dass sie dem Beobachter vor Allem in die Augen fallen.

Will man das angeführte Bild, wofür die schmalen Theile der Fig. 2 ein Beispiel abgeben, genau sehen, dann muss man Muskelfasern aufsuchen, welche am Rande eines aus dem Verlaufe eines lebenden Muskels herangeschnittenen, ohne allen Zusatz zwischen Objectträger und Deckgläschen gebrachten Stückchens möglichst isolirt liegen. Es bedarf darum bei jedem neuen Präparate vorerst des Aufsuchens solcher passend gelegener Fasern.

Welchen Muskeln ich die Stückchen in der Regel entnahm, habe ich in dem Abschnitte IV bereits angeführt.

Die Streifen *Q* erscheinen heller als die Streifen *Z*. Am hellsten erscheinen immer die die Streifen *Q* und *Z* trennenden Streifen *J*.

Hat man geeignete Fasern solcher Präparate gefunden, dann merke man wohl auf die Einstellung des Mikroskopes. Hohe Einstellung des Mikroskopes gibt ein wesentlich anderes Bild der Querstreifung als das früher beschriebene, denn bei dieser Einstellung erscheinen die Streifen *Z* am hellsten, die Streifen *J* am dunkelsten, die Streifen *Q* in einer mittleren Helligkeit. Es ist das in Fig. 2 neben der Faser in *h* angedeutet worden. Hält man bei dieser Einstellung die dunklen *J* für die Contouren von *Q*, dann deutet man *Z* als hellen zwischen den Streifen *Q* gelegenen Streifen. So sind die Muskelfasern oft abgebildet worden, und man hat dann von einer abwechselnden Folge von nur zwei Substanzen, einer stark lichtbrechenden, den *Q* entsprechend, und einer schwach lichtbrechenden zwischen den *Q* gesprochen. Das ist unrichtig, der Streifen *Z* fehlt an der erschlafften Muskelfaser nie.

Es ist nothwendig, dass man sich durch Anwendung der geeigneten Vergrößerungen der besten Mikroskope, bis zu den stärksten derselben vorsehreitend, von dieser Thatsache überzeugt. Dass wir hierbei ausreichende Mittel an der Hand haben, um alles Misstrauen gegen die Realität der mittelst des Mikroskopes wahrgenommenen Structur, welches aus theoretischen Erwägungen über die Grenzen der Leistungsfähigkeit unserer Mikroskope fliessen könnte, zu bannen, soll später dargestellt werden.

Bekanntlich sieht man auch an den entsprechenden Muskeln von in Alkohol ertränkten Thieren die Querstreifen, welche wir soeben für die lebenden erschlafften Fasern beschrieben haben. Nichtsdestoweniger ist zwischen dem Bilde, welches die überlebende Muskelfaser darbietet, und dem einem Alkoholpräparate entnommenen doch ein sehr gewaltiger Unterschied.

An den Muskelfasern der Alkoholpräparate tritt der Streifen *Z* nicht nur durch seine besondere Dunkelheit immer sehr auffallend hervor, sondern es wird seine Deutlichkeit auch noch wesentlich dadurch erhöht, dass die hellen Streifen *J* an diesen Muskelfasern immer viel breiter und darum auch ihrerseits deutlicher hervortretend erscheinen, als an der lebenden Faser, wo sie viel dünner erscheinen, so dass es Mühe macht, die Trennung der Streifen *Z* von den Streifen *Q* zu sehen, während das an Alkoholpräparaten immer sehr leicht ist. An den frischen Muskelfasern ist es gerade für den Nachweis der Streifen *J* nothwendig, in dem Muskelstückchen, welches man unter das Mikroskop gebracht hat, solche Fasern aufzusuchen, die möglichst isolirt und in einfacher Lage auf dem Objectträger sich befinden. Nur wenn eine Faser bei der Präparation stark gedehnt wurde, oder wenn man Fasern absichtlich zu dehnen sucht, treten die Streifen *J* deutlicher hervor.

Dass bei der Dehnung der Muskelfasern gerade die Streifen *J* besonders verlängert werden, ist schon früher beobachtet worden. Ich möchte aber hier eine Beobachtung einschalten, welche diese Thatsache besonders schön veranschaulicht. Sie bezieht sich auf Muskelfasern von Vertebraten, bei denen bekanntlich die Demonstration der Streifen *Z* und *J* auf grössere Schwierigkeiten stösst, als bei den Muskeln der Insecten. Überraschend schön und leicht sind aber diese beiden Schichten an den quergestreiften Muskelfasern der Speiseröhre von Kaninchen und Meerschweinchen zu sehen, wenn man die frisch ausgeschnittenen

Speiseröhren nach einseitiger Unterbindung prall mit Alkohol oder Müller'scher Flüssigkeit injicirt, dann völlig zusehnt und so in Alkohol oder Müller'sche Flüssigkeit einsenkt. Ich mache von diesem Kunstgriffe schon durch längere Zeit Gebrauch, um die Querstreifung der Vertebratenmuskeln zu demonstrieren.

Kehren wir zurück zu unserer unterbrochenen Vergleichung, so ist noch anzuführen, dass die Streifen Q an den frischen Fasern heller und weniger scharf begrenzt erscheinen, als an den Alkoholpräparaten.

Die letzteren zeigen die Streifen Q sehr scharf begrenzt und dunkler, und in der Mitte der Q der Alkoholpräparate ist bekanntlich der Streifen h (Hensen'scher Streifen) als ein heller Streifen zu sehen, welcher an den Q ganz frisch aufpräparirter lebender Fasern fehlt.¹

Richtet man nun in dem Falle, wo an den Fasern des frisch ausgeschlittenen Muskelstückchens ein lebhaftes Wellenspiel abläuft, seine Aufmerksamkeit auf eine Welle, so ist man trotz der für die Auffassung von Einzelheiten noch immer grossen Geschwindigkeit, mit welcher die Welle entsteht und sich fortpflanzt, doch bald in der Lage, sich zu überzeugen, dass in der Welle sich zweierlei Querstreifen (Fig. 2) präsentiren, schmale, die immer sehr dunkel erscheinen und sich dem Beobachter als das Wesentlichste des ganzen Eindruckes aufdrängen, und diese dunklen Streifen erscheinen von einander getrennt durch helle Streifen. Die dunklen Streifen treten um Vieles deutlicher und schärfer hervor, als die Streifen Z der erschlafften Theile der Faser und man hat von denselben immer den Eindruck, dass sie etwas leicht und sicher zu Beobachtendes darstellen, immer sind sie durch die hellen Streifen scharf von einander geschieden.

Auch das ist trotz der Flucht der Erscheinungen doch bald sicher zu erkennen, dass die dunklen Streifen dort auftreten, wo im erschlafften Muskel sich die Streifen $J+Z+J$ befanden, und dass die hellen Streifen wesentlich verkürzten Streifen Q entsprechen.

Ich will die dunklen Streifen mit C bezeichnen. Sie entsprechen, wie wir sehen werden, den Streifen, welche Nasse² an festgelegten Contractionswellen als den Contractionsseiben entsprechend bezeichnet hat.

Die hellen Streifen sollen mit Q' bezeichnet werden, um anzuzeigen, dass dieselben wesentlich nur der Verkürzung von Q ihr Entstehen verdanken. Auch in dem contrahirten Theile der Faser erscheinen bei hoher Einstellung Hell und Dunkel anders vertheilt, als bei tiefer Einstellung. Bei hoher Einstellung erscheinen die Streifen C hell, dagegen die Streifen Q' dunkel, wie das in Fig. 2 h' angegeben ist.

Mit der beschriebenen Änderung der Querstreifung $Q+J+Z+J+Q$ u. s. f. der erschlafften Faser in die enge Querstreifung $Q'+C+Q'$ u. s. f. der contrahirten Faser sind die Erscheinungen erschöpft, welche man in Bezug auf die Änderung der Querstreifung während des Ablaufes lebendiger Contractionen gut beurtheilen kann.

Ich will jetzt an die Betrachtung des einfacheren Falles, in welchem die erschlaffte Faser die Streifen Q und die diese verbindenden Streifen $J+Z+J$ zeigte, die Betrachtung des complicirteren Falles anschliessen, in welchem die erschlaffte Faser eine reichere Streifung, nämlich die Streifen Q und die diese verbindenden Streifen $J+N+E+Z+E+N+J$ erkennen lässt.

Um über das Vorhandensein dieser reicheren Querstreifung an lebenden Muskelfasern ins Klare zu kommen, ist es nothwendig, dass man sich bei der Auswahl der Objecte streng an die Erfahrungen hält, die man an den Muskeln von in Alkohol ertränkten Thieren gesammelt hat.

An den Muskeln solcher Thiere ist die reichere Streifung immer viel leichter zu erkennen, als an lebenden Muskelfasern.

An den letzteren ist sie darum schwieriger zu erkennen, weil in der Regel sowohl der Streifen J , wie im früheren Falle, als auch der Streifen E , welcher N von Z trennt, viel schmaler erscheint, als an den Muskeln von in Alkohol ertränkten Thieren.

Für die Muskeln solcher Thiere habe ich darauf aufmerksam gemacht,³ dass häufig das Vorhandensein oder Fehlen der Streifen N an die Muskelfasern bestimmter Örtlichkeiten gebunden vorkommt und bei

¹ Vergl. l. c. Bd. LI, 1886, p. 53 u. d. f.

² L. c. p. 289.

³ L. c. Bd. XLIX, 1885, p. 102.

bestimmten Species das Fehlen der *N* die Regel, ihr Vorhandensein die Ausnahme ist, während bei anderen Species das Umgekehrte der Fall ist. Bei den *Dyticiden* z. B. ist das Fehlen der *N* die Regel, obwohl man immer auch Fasern findet, bei welchen *N* vorhanden ist, bei den *Aphodius*-Arten, bei *Scaphabaenus laticollis*, bei den *Geotrupes*-Arten, bei den *Hister*-Arten, bei *Lucanus*, bei *Stenomax lanipes* ist das Vorhandensein von *N* die Regel, während es nur an einzelnen Fasern fehlt.

Bei *Astacus fluviatilis* ist z. B. *N* immer schön zu sehen in den Muskeln, welche von den Coxopoditen der Scheeren und Gehfüsse in die Thoracalsomite hineinlaufen, während das in den Scheeren und Schwanzmuskeln nicht so der Fall ist.

Auf ganz ähnliche Verhältnisse in Bezug auf Species und Örtlichkeit stösst man aber auch bei der Untersuchung lebender Muskeln, und es ist gut, lebende Muskeln mit den Streifen *N* dort zu suchen, wo nach den Erfahrungen, die man an Alkoholpräparaten gemacht, solche vorzukommen pflegen.

Für den ersten Eindruck heben sich oft die Muskelfasern mit den Streifen *N* dadurch hervor, dass bei tiefer Einstellung bei denselben statt der zarten Streifen *Z* (Fig. 2) derbe, fast in die Augen fallende dunkle Bänder zwischen den Streifen *Q* auftreten (Fig. 3 in den schmalen Theilen), wodurch die Querstreifung dieser Fasern im Vergleiche mit der Querstreifung solcher Fasern, welchen die Streifen *N* fehlen, überhaupt eine sehr scharf hervortretende Erscheinung wird.

Es ist aber dann erst wieder Sache der genauesten Untersuchung möglichst isolirt liegender Fasern mit steigenden Vergrösserungen und bei genauer Einhaltung der Einstellung, sich von dem Vorhandensein der schmalen Streifen *J* zwischen *Q* und *N* und der ebenso schmalen Streifen *E* zwischen *N* und *Z* zu überzeugen. (Fig. 3 in den schmalen Theilen.) Nur an einzelnen Fasern hat man damit gelegentlich eine geringere Mühe, weil die hellen Streifen *J* und *E* etwas breiter erscheinen.

Solche Fasern hat Engelmann¹ in seinen Bildern frischer, ohne Zusatz beobachteter Muskelfasern vorzüglich abgebildet. Sie entsprechen — wie er das auch für einzelne angibt — gedehnten Fasern. Nimmt man aber auf die überwiegende Mehrzahl der Fasern in angeschnittenen Stückchen lebender Insectenmuskeln Rücksicht, dann wird man keine breiten *J* und *E* sondern immer nur sehr schmale vorfinden. In der Dehnung der Fasern ist aber allerdings ein Mittel gegeben, um diese Streifen um Vieles deutlicher hervortreten zu lassen.

Es kommt endlich in den Fasern frischer Muskelstückchen vor, dass man einzig und allein durch die auffallende Breite der Streifen, welche an der Stelle der *Z* vorhanden sind, zu der Vermuthung gedrängt wird, dass es sich dort nicht um *Z* allein, sondern um *N+Z+N* handelt, und die Streifen *N* nur bis zur Verschmelzung an *Z* herangertickt sind.

Warum man diese Vermuthung haben muss, soll erst gerechtfertigt werden, wenn wir auch von der Längsstreifung der frischen Muskelfasern und von den Bildern der fixirten Contractionswellen sprechen werden. Ein Grund für diese Vermuthung wird aber gleich jetzt folgen.

Die Streifen *N* erscheinen an frischen Muskelfasern nicht immer gleich dunkel, wie die Streifen *Z*. Es kommt auch vor, dass die Helligkeit der Streifen *N* zwischen jener von *Z* und *Q* liegt, oder zwischen jener der hellen Streifen *J* und *E* und jener von *Q*.

Diese Abweichungen in den relativen Helligkeiten der verschiedenen Querstreifen an frisch ohne Zusatz untersuchten Muskelfasern hat schon Engelmann² hervorgehoben.

Diese Abweichungen verursachen zum grossen Theile mit das früher erwähnte mannigfach verschiedene Aussehen der erschlafften Muskelfasern.

Ich muss ferner daran erinnern, dass ich nachgewiesen habe,³ dass die Helligkeitsverhältnisse der einzelnen Streifen sich ändern können mit der Zeit, während welcher eine lebende Muskelfaser unter dem

¹ Pflüger's Archiv, Bd. 7, p. 33, Taf. II, Fig. 4, 5, 6, 7.

² L. c.

³ L. c. Bd. LI, 1886, p. 54.

Mikroskope beobachtet wird, und dass solche Änderungen auftreten, ohne dass die Muskelfaser ihre Fähigkeit, sich lebhaft zu contrahiren, eingebüsst hätte.

Gerade in Bezug auf alle diese Verhältnisse ist eine reiche Erfahrung durch nichts zu ersetzen. Nur sie kann uns in die Lage bringen, das Bleibende aus dem Wechsel der Erscheinungen herauszufinden. Man muss frei von jedem Schemenzwange die Dinge im gegebenen Falle so nehmen, wie sie sind. Wer sich aber über die Verschiedenheiten, welche an lebenden Muskeln in Bezug auf die Streifen *N* vorkommen, belehren will, der nehme z. B. die Untersuchung frischer Fasern von *Hydrophilus piceus*, *Dyticus marginalis*, von *Aphodius*-Arten, von *Scarabaeus laticollis*, *Melolontha vulgaris*, *Opatrum sabulosum*, von *Musca vomitoria* und *Astacus fluviatilis* vor. Bei den letzteren Thieren insbesondere kommen neben sehr dunklen *Z* immer viel hellere *N* vor.

Und in diesem Falle sieht man häufig den von *Z* dann wohl zu unterscheidenden Streifen *N* auch an gedehnten Fasern ganz unmittelbar an *Z* ansitzen, ohne dass ein heller Streifen *E* zwischen beiden nachweisbar wäre.

Es ist schon angeführt worden, dass man an lebenden Muskelfasern mit deutlich erkennbaren Streifen *N* in allen ihren verschiedenen Erscheinungen ein eben so lebhaftes Wellenspiel ablaufen sehen kann, wie an solchen, welchen die Streifen *N* fehlen.

Auch an den Fasern mit der reicheren Streifung überzeugt man sich bald, dass in der Welle sich abwechselnd helle und dunkle Streifen präsentieren, von welchen sich die letzteren wieder dem Beobachter vor Allen aufdrängen. Auch hier kommt man bald zur Überzeugung, dass die dunklen Streifen dort entstehen, wo in der erschlafften Faser die Streifen *J+N+E+Z+E+N+J* liegen, während die hellen Streifen zwischen denselben den verkürzten *Q* entsprechen.

Die Querstreifung der contrahirten reich gestreiften Faser entspricht völlig der Querstreifung der contrahirten weniger reich gestreiften Faser, nur habe ich immer den Eindruck gehabt, als ob die dunklen Streifen, welche ich auch hier mit *C* bezeichnen will, auch auf der Höhe der Contraction immer etwas breiter bleiben, als die gleichnamigen Streifen in den Wellen der weniger reich gestreiften Muskelfasern desselben Thieres. Die hellen Streifen zwischen den *C* sollen wieder mit *Q'* bezeichnet werden. Wieder habe ich den momentanen Eindruck, welchen ich von Länge und Form der Welle, von der Zahl der Streifen und der Lichtvertheilung an denselben gewonnen habe zur Erläuterung des Gesagten in einem Bilde, Fig. 3, zu hinterlegen gesucht.

Was wir in unseren beiden Fällen über die Querstreifung der contrahirten Muskelfaser erfahren haben, möge nun auch bemerkt werden als Bestätigung eines schon früher² ausgesprochenen Satzes, dass das Bild der contrahirten Fasern ein sehr übereinstimmendes ist, während man an den erschlafften Fasern sehr verschiedene Bilder zu beobachten Gelegenheit hat.

Damit sei die Untersuchung lebender Muskelfasern vorerst ausgesetzt.

Wir wollen nun auf die Untersuchung der angelegten Contractionswellen näher eingehen.

Wir betrachten sie vorerst an sich als Objecte mikroskopischer Untersuchung, die wir zunächst ganz ohne Rücksicht auf die etwaigen Anwendungen der an denselben gemachten Erfahrungen histologisch genau verstehen wollen.

Die angelegten Wellen an Muskelfasern von in 93percentigem Alkohol ertränkten Käfern sollen uns vorzugsweise bei diesen Untersuchungen beschäftigen.

Die Muskelfasern wurden in verdünntem Glycerin (2 Theile Glycerin, 1 Theil Wasser) isolirt und im ungefärbten Zustande untersucht, oder ich tingirte dieselben unter Anwendung des Hämatoxylin-Glycerin von Renant in der auf S. 97 der 1. Abtheilung der Untersuchungen l. c. angegebenen Weise. Endlich zog ich für die Untersuchung auch die Vergoldung der mit Alkohol und Glycerin vorbehandelten Muskeln heran.

¹ L. c.

² L. c. Bd. XLIX, 1885, p. 102.

Diese Methode, welche in dem II. Theile der Untersuchungen l. c. S. 63 ausführlich beschrieben ist, liefert durch Differenzirung der Muskelsäulchen und des Sarkoplasmas und durch Differenzirung der den einzelnen Querstreifen entsprechenden Glieder der Muskelsäulchen ausgezeichnete Bilder.

An denselben erscheinen das Sarkoplasma ungefärbt, die einzelnen Querstreifen in verschiedenem Grade oder in verschiedenem Tone mit Gold gefärbt, und es lassen sich aus denselben durch Zerfasern leicht die Muskelsäulchen und die Fibrillen gewinnen.

Nach der Anschauung, die wir uns von der Entstehung der angelegten Wellen gebildet haben, sind dieselben nicht einheitliche, durch ein Fixationsmittel rasch erfasste Wellen, sondern durch eigenthümliche Bewegungsvorgänge an überlebenden Muskeln entstandene Bildungen, und man muss sich vorstellen, dass die Bedingungen, welche für das Zustandekommen jeder solchen bestimmten Bildung wirksam sind, Resultirende von sehr vielen variablen Grössen sind.

Die letzteren genau zu bestimmen, liegt ansser dem Bereiche der Möglichkeit. Wir müssen aber voraussetzen, dass die Anzahl der Einzelwellen, die zur Bildung beigetragen haben, die Höhe dieser Einzelwellen und das Decrement der zeitlich sich folgenden Einzelwellen ganz vorzugsweise das Aussehen der angelegten Welle beeinflussen werden. Dazu kommt für unseren Fall noch der Einfluss der allmählig sich entwickelnden Wirkung der Conservirflüssigkeit, welcher sich auf die einzelnen Muskelfasern, während dieselben sich in ganz verschiedenen ruhenden oder thätigen Zuständen des Überlebens oder in verschiedenen Zeiten nach dem Absterben befinden, bald etwas schneller, bald in protrahirter Weise geltend machen kann. Es wird also von vielen Zufälligkeiten abhängen, wie sich in der angelegten Welle die Übergänge von den contrahirten zu den erschlafften Muskelabschnitten gestalten.

Damit stimmen die Erfahrungen, welche wir bei der Durchsuehung unserer Käfermuskeln auf angelegte Wellen machen können, völlig überein. Die Übergänge von dem Bilde des contrahirten Muskels zu dem des erschlafften finden in diesen Wellen in der allerverschiedensten Weise bald sehr schroff, bald sehr allmählig und in vielen zwischenliegenden Formen statt.

Nach der Vorstellung, welche unsere angelegten Wellen als einheitlich und rasch fixirte Bildungen ansehen wollte, die, wie wir gesehen haben, aber schon durch die grossen Verschiedenheiten der Länge der angelegten Wellen sehr unwahrscheinlich wird, musste man annehmen, dass die Fixation nur bei jenen Wellen tadellos gelungen ist, bei welchen diese Übergänge von dem Bilde der contrahirten Faser zu dem Bilde der erschlafften Faser sich als sehr regelmässige präsentirten, während für alle Fälle, wo das nicht zutraf, Störungen der Fixation vorausgesetzt werden mussten.

Allein, wer nur alle die mannigfaltigen Bilder, welche angelegte Contractionswellen darbieten können, aufmerksam verfolgt, wird auch die Schwierigkeiten ermessen, welche eine Erklärung derselben aus solchen Störungen mit sich brächte.

Unsere Anschauung über die Natur der angelegten Wellen beschränkt naturgemäss die Folgerungen, welche wir aus der Beobachtung derselben auf die Veränderungen der Muskelsubstanz in den einheitlich gebildeten lebenden Contractionswellen werden ziehen können.

Für die Frage der Vergleichung der Querstreifen der erschlafften Faser mit der Querstreifung der contrahirten Faser an Alkoholpräparaten wird es aber gut und zweckmässig sein, dass wir uns zuerst an solche angelegte Wellen halten, in welchen die Übergänge von den im erschlafften Zustande conservirten Muskelabschnitten zu den im contrahirten Zustande fixirten Muskelabschnitten also stattfindet, dass die Bilder von den Vertretern der raschen einheitlichen Fixation lebender Wellen für tadellos fixirte Contractionswellen gehalten würden.

Ein solches Bild stellt die nach einer mit Hämatoxylin gefärbten Faser von *Otiorrhynchus mastix* halb-schematisch entworfene Fig. 4 dar.

Die Muskelfasern der Rüsselkäfer, besonders der grösseren, wie *Otiorrhynchus mastix*, *planatus* und *gemmatus*, *Liparus germanus*, *Hylobius abietis* zeichnen sich durch ihre Durchsichtigkeit und die feinen und dabei scharfen Grenzen ihrer Streifungen besonders aus.

Ich gehe zuerst auf die Beschreibung gelungener, mit Hämatoxylin gefärbter Präparate ein, weil an solchen Präparaten, namentlich wenn die Muskelfasern zugleich die später noch näher zu besprechende Längsstreifung deutlich erkennen lassen, die Veränderung der Querstreifung beim Übergange der Fasern aus dem erschlafften Zustande in den contrahirten Zustand am klarsten hervortritt.

Schematisch ist in unserer Figur hauptsächlich nur, dass die zwischen den hellen Längsstreifen liegenden Muskelsäulehen in gleicher Breite auf eine Ebene zurückführt sind. Alle übrigen Dimensionen, sowie die Lichtvertheilung und die Farbennuancen entsprechen sehr genau dem Originale.

Man kann in der Fig. 4 an der Muskelfaser eine Reihe von Abschnitten oder Segmenten (Fig. 4 I—X) unterscheiden, über deren Abgrenzung man sich zunächst am besten durch die am Rande der Faser sichtbaren Durchschnitte der Tonnengewölbe orientirt. Die Bogen der letzteren werden durch das von der Muskelfaser, zugleich mit einer ihm an der inneren Seite anhaftenden Schichte von Sarkoplasma, abgehobene Sarkolemma gebildet. Ich habe die Beschaffenheit dieser Gewölbebogen schon ausführlich beschrieben (Untersuchungen, I. Theil, l. c. S. 97—99) und verweise hier auf jene Beschreibung, welche sowie für die an den erschlafften Theilen der Faser sichtbaren Gewölbebogen, auch für die an den contrahirten Theilen sichtbaren Gewölbebogen gilt.

Der höchste Punkt der Bogen liegt immer der Mitte der Streifen Q der erschlafften, oder der der Erschlaffung nahen Theile der Muskelfaser gegenüber Fig. 4 I, II, III, IV, V, VI, und ebenso liegt der höchste Punkt der Bogen der Mitte der Streifen Q' der contrahirten Theile der Faser gegenüber Fig. 4 VII, VIII, IX, X.

Wenn ich hier von der Erschlaffung nahen Theilen der Muskelfaser gesprochen habe, so geschah das in Übereinstimmung mit der Darstellung, welche ich in dem Abschnitte II der ersten Abtheilung meiner Untersuchungen l. c. S. 83 von der „Querstreifung der Insectenmuskeln im erschlafften oder der Erschlaffung nahen Zustande“ gegeben habe.

Es ist aber selbstverständlich, dass das, was nicht ganz erschlafft ist, in einem mässigen Zustande der Contraction sich befindet, und man daher mit demselben Rechte jene Theile der Muskelfaser auch als dem contrahirten Zustande nahe bezeichnen könnte.

Und es wäre sogar ganz zweckmässig, für denselben Verkürzungszustand des Muskels einmal die eine und das andere Mal die andere Bezeichnung zu wählen, wenn wir den lebendigen Vorgang des Übergehens aus dem erschlafften Zustande in den contrahirten Zustand in dem einen Falle, dagegen den Vorgang des Übergehens aus dem contrahirten Zustande in den erschlafften Zustand im anderen Falle vor uns hätten, oder wenn wir bei den lebenden Contractionswellen die im Anfange der Welle befindlichen Theile der Faser das eine Mal und die im Ende der Welle befindlichen Theile der Faser das andere Mal im Auge hätten.

Um diese Unterscheidungen soll es sich aber bei unserer Darstellung der Querstreifung der Muskelfasern nicht handeln.

Die erschlaffte Muskelfaser zeigt eine ganz bestimmte Folge von bestimmten, von uns mit Buchstaben bezeichneten Streifen. In allen Fällen, in welchen, abgesehen von der verschiedenen Breite oder dem Fehlen einzelner dieser Streifen, die an der Faser vorhandenen Streifen wesentlich dieselbe mikroskopische Beschaffenheit aufweisen, wie sie den Streifen der erschlafften Muskelfaser zukommen, wollen wir aber allein aus diesem Grunde von der Querstreifung der Muskelfaser in dem der Erschlaffung nahen Zustande sprechen, wenn dagegen die mikroskopische Beschaffenheit der Querstreifen bei contrahirtem Muskel einmal wesentlich geändert erscheint, dann soll von der Querstreifung des Übergangsstadiums oder der contrahirten Faser die Rede sein.

Gehen wir nun in der Beschreibung der in Fig. 4 abgebildeten Muskelfaser weiter. Die Fusspunkte der Gewölbebogen fallen mit den Streifen Z in den erschlafften oder den der Erschlaffung nahen Theilen der Muskelfaser zusammen Fig. 4 I, II, III, IV, V, VI. In den contrahirten Theilen fallen sie mit den Streifen zusammen, welche später als Z' und C beschrieben werden sollen Fig. 4 VI, VII, VIII, IX, X. Es ist hier gleich noch eine Bemerkung einzufügen. Unsere Abschnitte oder Segmente I, II, III, IV, V, VI, VII, VIII, IX, X

entsprechen dem, was von Engelmann¹ als Muskelfach bezeichnet wird. Er geht dabei von dem von uns mit Z bezeichneten Streifen der erschlafften Muskelfaser aus. Dieser Streifen entspricht Engelmann's Zwischenscheibe, „welehe,“ wie er sagt, „die festeste ist und die quergestreifte Substanz gleichsam in natürliche Fächer oder Etagen abtheilt.“

Ich möchte aber die Bezeichnung „Muskelfach“ nicht gerne gebrauchen, weil sie ebenso wenig durch die Natur der Dinge gerechtfertigt ist, als wenn man von Scheiben als Bestandtheilen der quergestreiften Muskelfaser oder einer Grundmembran (Krause) spricht.

Die Bezeichnung „Abschnitt“ oder „Segment“ erscheint mir dagegen losgelöst von jeder bestimmten Vorstellung über den Muskelbau als reiner Ausdruck der Thatfachen.

Es entsprechen ferner in der erschlafften Faser unsere Streifen Q der anisotropen Schichte Engelmann's, dagegen unsere Streifen $J+N+E+Z+E+N+J$ der isotropen Schichte Engelmann's.

Es ist ein hoch zu schätzendes Verdienst Engelmann's, dass er, so wie er der erste war, der die reiche Streifung der Insektenmuskeln genau beschrieben hat, auch zuerst das verschiedene Verhalten der Schichten Q einerseits und der Schichten $J+N+E+Z+E+N+J$ bei der Contraction hervorgehoben hat.

Wir werden uns aber nichtsdestoweniger seiner Bezeichnung jener Schichten als anisotrope und isotrope nicht anschliessen, weil sich Engelmann mit der Bezeichnung der die Streifen $J+N+E+Z+E+N+J$ enthaltenden Schichte als isotrope Schichte eine seinen eigenen Beobachtungen nicht entsprechende Vereinfachung gestattet hat,² die wir nicht für zweckmässig halten.

Um aber für die den Streifen Q enthaltende Schichte und die die Streifen $J+N+E+Z+E+N+J$ enthaltende Schichte eine einheitliche, auf ihr verschiedenes Verhalten bei der Contraction hinweisende Benennung zu haben, werde ich die den Streifen Q enthaltende Schichte (Engelmann's anisotrope Schichte) die metabole Schichte nennen, sie ist in Fig. 4 mit μ bezeichnet, dagegen die die Streifen $J+N+E+Z+E+N+J$ enthaltende Schichte (Engelmann's isotrope Schichte) die arimetabole Schichte nennen, sie ist in Fig. 4 mit α bezeichnet.

Im Falle der weniger reichen Streifung wird wieder die den Streifen Q enthaltende Schichte die metabole Schichte, die die Streifen $J+Z+J$ enthaltende Schichte die arimetabole Schichte genannt werden.

Sowohl die Veränderungen, welche die arimetabolen Schichten als auch die Veränderungen, welche die metabolen Schichten in Bezug auf ihre Querstreifung beim Übergange aus dem erschlafften in den contrahirten Zustand erleiden, treten an gelungenen, mit Hämatoxylin gefärbten Präparaten sehr deutlich hervor. Das wollen wir jetzt an der Hand des Bildes Fig. 4 verfolgen.

In den erschlafften arimetabolen Schichten sind die Streifen Z , ferner die Streifen N immer stark mit Hämatoxylin gefärbt, während die Streifen E und die Streifen J nicht oder nur schwach mit Hämatoxylin gefärbt erscheinen. In den erschlafften metabolen Schichten erscheinen die Enden von Q immer intensiver mit Hämatoxylin gefärbt, als der in Mitte von Q liegende Streifen h .

Man sieht nun in den arimetabolen Schichten bei zunehmender Verkürzung der ganzen Schichte, die sich verschmälern den Streifen N immer näher an die Streifen Z heranrücken, bis endlich bei einer bestimmten Verkürzung der ganzen arimetabolen Schichten die Streifen E , welche früher zwischen N und Z vorhanden waren, nicht mehr zu sehen sind Fig. 4 α zwischen IV und V. Schliesslich vereinigen sich die Streifen N vollständig mit den Streifen Z und wird der aus der Vereinigung der Streifen hervorgegangene Streifen, welchem wir auch die Bezeichnung Z belassen wollen, immer schmaler und es besteht die arimetabole Schichte jetzt allein noch aus den Streifen $J+Z+J$ Fig. 4 α zwischen V und VI, ähnlich wie das bei den weniger reich gestreiften Muskeln von vorneherein der Fall ist.

Ganz entschieden in Abrede muss ich es stellen, dass es auch vorkommen kann,³ dass die Streifen N sich bei der Verkürzung der Fasern an Q anlegen können, indem zuerst die Schichte J verschwindet, und

¹ Pflüger's Archiv, Bd. VII, S. 37.

² Pflüger's Archiv, Bd. VII, S. 36.

³ Engelmann, Pflüger's Archiv, Bd. XVIII, S. 27.

dann die N mit Q zu einer Masse verschmelzen. Ich habe das bei den überaus zahlreichen, nach vielen Hunderten zählenden Präparaten der Muskeln der verschiedensten Käfer, die ich angefertigt habe, niemals gesehen.

Durch eine Reihe von Thatsachen, welche ich schon früher ermittelt habe, wird aber ein solches Verhalten des Streifens N auch im höchsten Grade unwahrscheinlich, während das, was wir über das Verhalten des Streifens N oben vorgebracht haben, dadurch an Wahrscheinlichkeit gewinnt.

Ich meine die parallel gehende Verschiedenheit der Schichten N und Z von den Schichten Q in ihrem Verhalten gegen Säuren,¹ ferner das ähnliche, von dem Verhalten von Q verschiedene Verhalten von Z und J bei der von mir empfohlenen Vergoldung der Muskelfasern nach Vorbehandlung derselben mit Alkohol und Glycerin.² Erfahrungen, welche die Zugehörigkeit der Streifen N zu den Streifen Q ausschliessen lassen, welche dagegen auf eine verwandtschaftliche Beziehung der Streifen N und Z entschieden hinweisen.

Eine sehr auffallende Veränderung tritt nun im nächstfolgenden Stadium in der arimeta-bolen Schichte auf. Man sieht an Stelle der hellen und wenig gefärbten J des früheren Stadiums zwei dunkle, stark mit Hämatoxylin gefärbte Streifen, und zwischen diesen einen hellen Streifen, der wenig gefärbt ist Fig. 4 α zwischen VI und VII. Ich bezeichne die dunklen Streifen mit J' , die hellen Streifen zwischen den beiden dunklen Streifen mit Z' .

Es wird sich nämlich herausstellen, dass man den Streifen J' als dunkel gewordene Schichte J , dagegen den Streifen Z' als ein heller gewordenes verändertes Z auffassen muss. Entscheidend für diese Auffassung ist für mich das Verhalten von J und J' und das Verhalten von Z und Z' im polarisirten Lichte gewesen, worauf wir erst im folgenden Abschnitte zurückkommen werden.

Das Stadium der Veränderung der arimeta-bolen Schichte, in welchem dieselbe aus den Streifen $J'+Z'+J'$ besteht, ist ein Übergangsstadium, welches nicht leicht zu entziffern war.

Wir werden sehen, dass es nicht immer so unvermittelt, wie das in Fig. 4 der Fall ist, auf das Vorausgehende folgt.

Es kann aber in einzelnen Fällen auch selbst fehlen und an seiner Stelle eine Veränderung der arimeta-bolen Schichte zu beobachten sein, welche in der Fig. 4 erst später folgt. Das letztere ist aber selten, und ich habe, nachdem ich einmal die Schichten $J'+Z'+J'$ richtig deuten gelernt hatte, diese Schichten als Übergang von den erschlafften Segmenten der Muskelfaser zu den contrahirten Segmenten in den meisten Fällen an den fixirten Contractionswellen gesehen.

Ehe ich in eine weitere Auseinandersetzung darüber eingehe, will ich aber noch auf Fig. 5 und Fig. 6 verweisen. Beide Muskelfasern, welche in den erschlafften, oder den der Erschlaffung nahen Theilen die leicht kenntliche Streifenfolge $Z+J+Q+J+Z+J+Q$ und so fort zeigen. Sie sind in Weingeist ertränkten Thieren entnommen und in Glycerin anpräparirt. Fig. 5 entstammt einem Muskel von *Elater nigrinus*, Fig. 6 einem Muskel von *Zabrus gibbus*. Beide zeigen am Übergange zwischen erschlafftem und contrahirtem Theile das Bild $J'+Z'+J'$, und zwar so, wie sich dasselbe an ungefärbten Muskeln präsentirt, wenn man dieselben bei tiefer Einstellung betrachtet.

Auf die Einstellung muss dabei mit grosser Sorgfalt geachtet werden, weil sonst eine Verwechslung gerade bei diesen Bilde sehr leicht möglich ist.

Es wird nämlich bei hoher Einstellung J' hell und Z' dunkel, und dann gleicht die Streifenfolge $J'+Z'+J'$ bei hoher Einstellung völlig der Streifenfolge $J+Z+J$ des erschlafften Muskels bei tiefer Einstellung, so wie umgekehrt die Streifenfolge $J+Z+J$ des erschlafften Muskels bei hoher Einstellung, bei welcher J dunkel und Z hell erscheint, der Streifenfolge $J'+Z'+J'$ bei tiefer Einstellung gleicht.

¹ L. c. Bd. XLIX, 1885, S. 110.

² L. c. Bd. LI, 1886, S. 61.

Die Fig. 7 gibt für beide Fälle ein Schema der Lichtvertheilung für beide Einstellungen, links $T T$ für die tiefe Einstellung, rechts $H H$ für die hohe Einstellung, oben 1, 2 für die Streifenfolge $Z+J+Q+J+Z$ des erschlafften Muskels, unten 3, 4 für die Streifenfolge $Z'+J'+Q'+J'+Z'$. Es gleicht das Bild 1 völlig dem Bilde 4, das Bild 3 völlig dem Bilde 2.

Ich habe es selbst erfahren, in welche peinlichen Verirrungen man hier gelangen kann, wenn man sich bei der Beurtheilung dessen, was man vor sich hat, von der Lichtvertheilung an den Streifen ohne genaue Rücksicht auf die Einstellung leiten lässt.

Und es ist vor Allen nothwendig, dass man sich hier durch fortgesetzte Handhabung der Stellschraube vollkommen klar macht, was man bei hoher und was man bei tiefer Einstellung zu sehen bekommt und was man also in Wirklichkeit vor sich hat. In den Zeichnungen, welche Engelmann in seinen Abhandlungen¹ beibringt, finde ich die beschriebene Streifenfolge $J'+Z'+J'$ nirgends scharf dargestellt. Es findet sich dort nur das sogenannte homogene Stadium am Übergange von den erschlafften zu den contrahirten Theilen der Fasern. Ein Stadium, welches in naher Beziehung zu der Streifenfolge $J'+Z'+J'$ steht, welches, wenn es vorhanden ist, vor der beschriebenen Streifenfolge liegt, und auf welches wir noch zurückkommen werden.

Dagegen findet sich die beschriebene Streifenfolge $J'+Z'+J'$ in dem schematischen Bilde von Nasse² an zwei Stellen und er gibt dazu an, dass die Endstreifen (entsprechend unseren J') der Querscheiben (unseren Q entsprechend) dabei nur mehr durch einen schmalen Spalt, erfüllt von isotroper Substanz (unserem hellen Z' entsprechend), von einander getrennt seien. Wir werden später erfahren, dass die dunklen J' einfach brechend sind, das helle Z' dagegen doppelt brechend ist, und damit hauptsächlich die unrichtige Auslegung des von Nasse richtig gesehenen Stadiums darthun. Ehe wir aber Nasse's Schema verlassen, wollen wir, da später darauf verwiesen werden soll, gleich erwähnen, dass Nasse im weiteren Verlaufe der Contraction den hellen Spalt zwischen den Endstreifen der Querscheiben immer enger werden und endlich verschwinden lässt, worauf die Endstreifen der Querscheiben zu dem von Nasse Contractionstreifen genannten Streifen verschmelzen sollen.

Nach unserer Darstellung würde das heissen, es verschwindet das helle Z' zwischen den dunklen J' und die letzteren verschmelzen zu dem Contractionstreifen. Bezeichnen wir den letzteren mit C , so liesse sich kurz sagen, an Stelle der Streifenfolge $J'+Z'+J'$ tritt der Streifen C .

Das ist nun in der That auch die Anschauung, zu welcher wir durch eine genaue Verfolgung der Übergänge an fixirten Contractionswellen geführt wurden. Die arimetalen Schichten bestehen dann aus den in den Figuren 4, 5 und 6 mit C bezeichneten sehr dunklen und stark lichtbrechenden Contractionstreifen.

An den Hämatoxylinpräparaten erscheinen diese Streifen intensiv dunkelblau gefärbt.

Betrachten wir nun die metabolen Schichten.

In den metabolen Schichten sieht man anfangs nur wenig Veränderung. Sie verkürzen sich, aber verhältnissmässig weniger, als die arimetalen Schichten. Das ist in Fig. 4 μI , μII , μIII , μIV , μV zu sehen. Endlich ändert sich aber mit zunehmender Verkürzung auch das Aussehen dieser Schichte, sie wird heller und die früher bestandene Differenzirung der Randpartien und der Mitte schwindet. Fig. 4 μVI . Bei noch weiterer Verkürzung entsteht aber in Mitte der metabolen Schichte gewöhnlich ein seiner Lage nach dem Streifen h (Hensen'scher Streifen) des erschlafften Muskels entsprechender, etwas dunklerer, an seinen Grenzen bald mehr, bald weniger verwaschener Streifen, welchen ich mit m bezeichnen will. Dieser Streifen hat mit dem Streifen h auch die Incoustanz seines Auftretens gemein. Er kann manchmal ganz fehlen wie jener. Darum und wegen seiner meist schlechten Begrenzung wurde er mit einem kleinen Buchstaben bezeichnet. Für die veränderte, gewöhnlich den Streifen m zeigende metabolische Schichte werde ich die Bezeichnung Q' gebrauchen. (Fig. 4, 5 und 6.)

¹ Pflüger's Archiv, Bd. VII, S. 155, Taf. III, Fig. 1 und Bd. XVIII, S. 1, Taf. I, Fig. 1, 2, 4 und 5.

² Pflüger's Archiv, Bd. XVII, S. 288.

An den mit Hämatoxylin gefärbten Präparaten erscheint der Streifen m etwas dunkler gefärbt als das übrige Q' , ohne dass durch die Färbung seine Begrenzung eine schärfere würde.

Ans den Figuren 5 und 6 ist noch zu ersehen, dass die Streifen Q' der contrahirten Theile der Faser heller erscheinen, als die Streifen Q der erschlafften Theile der Faser, ausgenommen in den letzteren der Streifen h , der eben so hell oder noch heller erscheint als der Streifen Q' . Es entspricht das durchaus den an Alkoholmuskeln wirklich zu beobachtenden Erscheinungen.

In Bezug auf den Übergang der Streifenfolge $J'+Z'+J'$ in den Streifen C muss ich noch anführen, dass dieser Übergang häufig in derselben arimetabolen Schichte beobachtet werden kann. Man findet nämlich häufig Fasern, welche auf der einen Seite schon den Streifen C erkennen lassen, während auf der anderen Seite an derselben Stelle die Streifenfolge $J'+Z'+J'$ zu beobachten ist und in der Mitte durch das Schwinden von Z' und das Zusammenfließen von $J'+J'$ der Übergang in C stattfindet.

Wir werden auf dieses Bild in einer später zu besprechenden Abbildung hinweisen.

Hier haben wir noch die Bemerkung einzuschalten, dass auch für die Streifenfolge $C+Q'$ mit m des contrahirten Muskels auf die Einstellung sehr sorgfältig zu achten ist. Bei hoher Einstellung erscheinen die Streifen C am hellsten, dagegen Q' dunkler mit einem dem m entsprechenden hellen, schlecht begrenzten Streifen in der Mitte.

Wir haben den vorausgehenden Betrachtungen Objecte zu Grunde gelegt, bei welchen am Übergange von erschlafften Muskelsegmenten zu contrahirten eine Umänderung der Streifenfolge $J+Z+J$ in die beschriebene Streifenfolge $J'+Z'+J'$ von einem Segment zum andern, also rasch stattfindet. Ich habe das an fixirten Contractionswellen in solcher Häufigkeit gesehen, dass ich die Beschreibung dieses Falles gerne vorausgeschickt habe. Es ist aber an den fixirten Contractionswellen auch eine andere Form des Überganges zu beobachten, wie mir aber scheint, weniger häufig als die erst beschriebene.

Ein Beispiel dieser zweiten Form des Überganges habe ich in Fig. 8 zur Darstellung gebracht. An dieser Muskelfaser von *Staphylinus caesareus* kehren die an den Figuren 4, 5 und 6 geschilderten Streifenfolgen wieder mit Ausnahme der in der Region H liegenden Streifen, die sich als etwas an den früheren Figuren nicht vorhandenes präsentiren und darum besonders besprochen werden müssen.

In der Region H ist die Querstreifung viel weniger deutlich als in den übrigen Theilen der Faser, sowohl den erschlafften als contrahirten. Sie entspricht offenbar dem sogenannten homogenen Stadium der Antoren.

Dieses Stadium kommt also, wie sich aus unseren früheren Auseinandersetzungen ergibt, als regelmässiges Stadium an fixirten Contractionswellen nicht vor.

Allein auch wo es vorhanden ist, verdient es den angeführten Namen nicht. Die Benennung als homogenes Stadium ist vielmehr eine Übertreibung. In Wirklichkeit kann man nur von einer relativen Undeutlichkeit der Querstreifen sprechen. So ist es auch trotz des Namens von den verschiedenen Untersuchern gehalten worden. Man vergleiche die Abbildungen Engelmann's¹ und man wird sehen, dass niemals in der Darstellung des sogenannten homogenen Stadiums die Querstreifung vollständig fehlt. Dasselbe gilt von den schematischen Bildern Fredericq's,² der selbst nur von einem „stade intermédiaire“ (nicht homogenem Stadium) spricht und dieses ebenso mit einer besonderen Querstreifung zeichnet, wie den erschlafften und den contrahirten Muskel.

Auch im Texte gibt Engelmann³ an, das im homogenen oder Übergangsstadium die Querstreifung für die Betrachtung im gewöhnlichen Lichte undeutlicher wird, allerdings fügt er hinzu „mitunter bis zum völligen Verschwinden“.

Nach meinen, in Glycerin aufpräparirten Muskelfasern, die ich mit gut definirenden Mikroskopen untersuchte, muss ich bezweifeln, dass an fixirten Contractionswellen die Querstreifung wirklich jemals unsichtbar

¹ Pflüger's Archiv, Bd. VII, S. 155, Taf. III, Fig. 1 und Bd. 18, S. 1, Taf. 1, Fig. 1, 2, 4, 5.

² Fredericq, Génération et structure du tissu musculaire. Bruxelles 1875, p. 49.

³ Pflüger's Archiv, Bd. XVIII, S. 4.

wird. Auf Balsampräparate darf man sich hier aber nicht stützen, denn bei diesen trägt der Balsam die Schuld an der Homogenisirung. Wie sich die Sache bei der lebendigen Contraction verhält, soll später in Frage kommen.

Da man sich aber hier wahrscheinlich daran erinnern dürfte, dass Ranvier die Existenz eines homogenen Stadiums auch für die lebendige Contraction bestritten hat, weil er bei der Erregung des Muskels die von der Querstreifung desselben abhängigen, mittelst seines Mysospektrokopes sichtbar gemachten Beugungsspectren immerfort bestehen sah, so sei gleich hier bemerkt, dass wir uns durch diese Versuche Ranvier's gar nicht haben beeinflussen lassen.

Engelmann, der das homogene Stadium für die lebendige Contraction vertheidigt, hat die Beweiskraft des Ranvier'schen Versuches bestritten, weil nicht entfernt daran zu denken sei, dass alle oder auch nur ein Theil der den Spalt verdeckenden Faserabschnitte sich gleichzeitig im nämlichen Stadium der Verkürzung befanden und weil bei Ranvier's Versuch die Verkürzung wahrscheinlich zu gering war für die volle Ausbildung des homogenen Stadiums. Bei genauerer Betrachtung¹ zeigt sich aber, dass Ranvier's Versuch überhaupt gar nichts entscheiden kann. Denn wenn die günstigsten Bedingungen der Orientirung des Muskels vor dem Spalte gegeben wären, und wenn wirklich ein homogenes Stadium vorhanden wäre, würde dieses bei dem Versuche Ranvier's nicht die Dauer haben, um dem durch dasselbe hervorgebrachten Lichteindruck auf das Auge jene Dauer zu verleihen, die er haben müsste, um gesondert von dem vorausgehenden und nachfolgenden Lichteindrucke der Beugungsercheinung des quergestreiften Muskels wahrgenommen zu werden.

Kehren wir zurück zu den fixirten Contractionswellen. Mit Bezug auf unsere Wahrnehmungen an denselben müssen wir die Bezeichnung „Übergangsstadium“ als diejenige hinstellen, welche allein gebraucht werden sollte.

Zu diesem Übergangsstadium rechnen wir aber dann auch dasjenige Stadium, in welchem die früher beschriebene Streifenfolge mit den zwei dunklen J' und dem hellen Z' vorhanden ist, siehe dasselbe unterhalb von H in Fig. 8. Eine frühere, aber an den fixirten Contractionswellen nicht immer vorhandene Stufe dieses Übergangsstadiums stellt dann das Bild dar, welches in der Region II der in Fig. 8 abgebildeten Muskelfaser vorhanden ist.

Wir sehen dort in der arimetabolen Schichte drei Streifen neben einander, welche von ziemlich gleicher Helligkeit sind und deren Helligkeit zugleich von der Helligkeit der metabolen Schichte Q in dieser Region nicht viel verschieden ist. Auch diese drei Streifen bezeichnen wir mit J' , Z' , J' , weil wir uns vorstellen, dass sie aus den Streifen J , Z , J des erschafften Muskels hervorgehen, und zwar dadurch, dass die J dunkler werden, das Z dagegen heller wird. Setzt sich diese Veränderung weiter fort, dann entstehen schliesslich die dunklen J' und das helle Z' , wie wir sie früher beschrieben haben. Diese Deutung der weniger deutlichen Querstreifen der arimetabolen Schichte der Region II stützt sich wieder hauptsächlich auf die Untersuchung im polarisirten Lichte, wie sich im folgenden Abschnitte ergeben wird.

Dass die Querstreifung im Stadium H , Fig. 8, viel weniger deutlich ist, hängt nicht allein von der Veränderung der arimetabolen Schichten ab, auch in den metabolen Schichten hat sich eine Veränderung vollzogen, welche dazu beiträgt. Es hat sich die Helligkeit der Randtheile des Q und des in der Mitte desselben gelegenen Streifens h ausgeglichen, darnach erscheint Q heller als die Randtheile der vorausgehenden Q und tritt endlich der Streifen m in der Mitte des Q auf, wodurch dieses in Q' übergeht, wie das auch in Fig. 8 zu sehen ist.

Ich will jetzt noch bemerken, dass ich, so wie ich den Ausdruck „homogenes Stadium“ für das Übergangsstadium, beziehungsweise dessen Anfang verworfen habe, so auch den von den Autoren gebrachten Ausdruck: „Umkehrungsstadium“ nicht empfehlen kann für den Zustand der Muskelfaser, in welchem die Streifen C an derselben zu sehen sind. Wodurch, so frage ich, ist er nach der obigen Darstellung gerechtfertigt?

¹ Vergl. darüber die später zu erwähnende Arbeit von Dr. O. Zoth.

Von einer Umkehrung wäre einzig und allein zu sprechen, wenn die Streifenfolge J, Z, J in die Streifenfolge J', Z', J' übergeht. Diese Umkehrung fällt in das Übergangsstadium. Von einer Umkehrung zu sprechen, wenn man den erschlafften Muskel mit dem contrahirten vergleicht, war so lange möglich, als man sich für den erschlafften Muskel die abwechselnde Folge einer stark und schwach lichtbrechenden Substanz als Ursache der Querstreifung vorstellte, weil dann in der That die stark lichtbrechenden Streifen des contrahirten Muskels, welche wir jetzt mit C bezeichnet haben, an Stelle der schwach lichtbrechenden Substanz des erschlafften Muskels getreten wären.

Wie man aber heute, wenn man an Stelle der Streifenfolge $J+N+E+Z+E+N+J$ oder der Streifenfolge $J+Z+J$ des erschlafften Muskels den Streifen C und an Stelle von Q des erschlafften Muskels den Streifen Q' des contrahirten Muskels beobachtet, von einer Umkehrung sprechen soll, ist nicht einzusehen, besonders wenn man bedenkt, dass der Streifen Z des erschlafften Muskels dunkel und stark lichtbrechend erscheint.

Mit Bezug auf das eben Gesagte und auf das, was ich schon auf S. 26[66] vorgebracht habe, möchte ich darnum vorschlagen, dass man mit Bezug auf das histologische Bild der Muskelfasern wie bisher drei Stadien unterscheiden möge, aber in der folgenden Weise:

1. Das Anfangs- oder Ruhestadium des erschlafften oder der Erschlaffung nahen Muskels mit der Streifenfolge $J+N+E+Z+E+N+J$ oder der Streifenfolge $J+Z+J$ in den arimetabolen Schichten und dem Streifen Q (mit h) in den metabolen Schichten.

2. Das Übergangsstadium in seinen verschiedenen Erscheinungsweisen mit der Streifenfolge $J'+Z'+J'$ in den arimetabolen Schichten und dem Streifen Q' (mit m) in den metabolen Schichten.

3. Das Contractionstadium mit den Streifen C in den arimetabolen Schichten und den Streifen Q' (mit m) in den metabolen Schichten.

Mit den Thatsachen, welche wir an den fixirten Contractionswellen bisher ermittelt haben, stimmen auch die Beobachtungen überein, welche man an einer besonderen Abart dieser Wellen, den seitlichen Contractionswellen machen kann. Ich habe schon früher¹ mitgetheilt, dass man solche seitliche Contractionswellen in zahlreicher Menge und — ich füge hinzu — in den mannigfachsten Formen und Grössen immer in den Muskeln von in Alkohol ertränkten Chrysomeliden findet. Es ist darum auch zweckmässig, solche seitliche Contractionswellen an den Muskeln dieser Thiere zu suchen.

Man muss eine grosse Auswahl unter den Präparaten treffen können, denn nicht jede solche aufgefundene Welle eignet sich auch, um die Übergänge von contrahirten und erschlafften Theilen in derselben Einstellenebene genau zu verfolgen. Im Gegentheil hat man hier mit vielen Schwierigkeiten zu kämpfen. Sehr zweckmässig ist es, die Fasern, an welchen man solche Untersuchungen anstellen will, mit Hämatoxylin zu färben, weil man dadurch oft Bilder von überraschender Schönheit und Deutlichkeit erhält. Eine also behandelte seitliche Contractionswelle von *Cryptocephalus sericeus*, einem Doyère'schen Hügel entsprechend, stellt die Fig. 9 dar, und zwar befindet sich die Welle an einer reich gestreiften Faser. Es sind von rechts nach links die Veränderungen, welche die arimetabolen und die metabolen Schichten bei der Contraction erleiden, immer in derselben Schichte zu verfolgen und unserer früheren Darstellung entsprechend. Hervorheben will ich die Gabelung, welche man beim Übergange der am Nerven hügel liegenden Contractionstreifen C in die Streifenfolge $J'+Z'+J'$ wahrnimmt, und welche genau so fein auslief, wie es in der Figur dargestellt ist, weil dieses Verhalten darauf hinweist, dass die Verdunklung der Streifen J an der Grenze derselben gegen Q beginnt und gegen die Grenze von J und Z hin fortschreitet. Diese fein auslaufende Gabelung ist auch von Föttinger² in einer seitlichen Contractionswelle von *Passalus glaberrimus* sehr gut dargestellt worden.

Wir werden später noch ein Bild kennen lernen, welches für die Anschauung spricht, die wir entwickelt haben.

¹ L. e. Bd. XLIX, 1885, S. 107.

² Föttinger, l. e. Planch. VII, Fig. 6.

Einen grossen Nutzen beim Studium der Querstreifung aller Stadien der Contraction der Muskelfaser gewährt die schon früher (S. 24 [64]) berührte Goldmethode.

Ich habe zweckmässig gefunden, dass man die mit Alkohol und Glycerin vorbehandelten Muskelfasern nur für sehr kurze Zeit (5—10 Minuten) in sehr verdünnte (0·025% tige) Goldbäder bringt und dann in 1% tiger Ameisensäure oder Bastian-Pritchard'schem Gemisch reducirt. Zu langes oder zu concentrirtes Goldbad bewirkt eine so dunkle Färbung der Muskelfasern, dass dieselben für unsere Zwecke unbrauchbar werden, während sie, wenn man mit kurzdanernden und verdünnten Goldbädern operirt, zu den schönsten Präparaten gehören, die man unter dem Mikroskope sehen kann. Das Aussehen der erschlafften Fasern nach dieser Behandlung habe ich schon ausführlich beschrieben und abgebildet.¹

Jetzt kam es mir vorzugsweise darauf an, Muskelfasern, an welchen fixirte Contractionswellen sich befanden, zu vergolden. Es gelingt das mit einiger Mühe.

Ich habe solche Präparate von einer grossen Anzahl von Käfern angefertigt. Fig. 10, eine also behandelte Muskelfaser mit fixirter Contractionswelle von *Prionus coriaceus* soll uns dienen, zu zeigen, wie vorzüglich diese Präparate zur Erläuterung der früher vorgebrachten Thatsachen benützt werden können.

Allein das ist nicht der einzige Gewinn, welchen uns das Präparat bringen soll. Es ist auch deswegen ausgewählt worden, weil an der mit aller Treue wiedergegebenen Muskelfaser Beobachtungen zu machen sind, welche für unsere Anschauung von den fixirten Contractionswellen und für die Deutung, welche wir den Streifen des contrahirten Muskels gegeben haben, besonders sprechen.

Wir bemerken zuerst in den erschlafften Theilen der Muskelfaser Fig. 10 die reiche Streifung mit der Streifenfolge $Z+E+N+J+Q+J+N+E+Z$ u. s. f.

Die Q erscheinen rein roth gefärbt, satter die Randpartien, heller der Streifen h , dagegen zeigen die Streifen Z und N einen ins Purpur- bis Dunkelblauroth abweichenden, aber beide den gleichen Farbenton, sehr blassroth, fast weiss erscheinen J und E . Es ist das das Bild der auf solche Weise vergoldeten erschlafften Muskelfaser, auf welches wir uns schon auf S. 25 [65], und 28 [68] berufen haben. Von unten nach aufwärts schliesst sich in schroffer Folge an die beschriebene Streifenfolge die Streifenfolge $J'+Z'+J'$ der arimetabolen Schichte an, in welcher die Z' beinahe ungefärbt, die J' dunkelblauroth gefärbt erscheinen; nach mehrmaliger Wiederholung dieser Streifenfolge treten im dicken Bauche der Muskelfaser die Contractionsstreifen C , durch ihre besonders dunkle röthlichblau Farbe gekennzeichnet, hervor. Die zwischen den arimetabolen Schichten $J'+Z'+J'$ und C vorhandenen Q' erscheinen dagegen wieder rein roth gefärbt. Der letzte Contractionsstreifen im Bauche, nach aufwärts gerechnet, zeigt an den beiden Rändern der Muskelfaser einen seitlichen Übergang in ein anderes Bild, nämlich in die Streifenfolge $J'+Z'+J'$. Es ist das der schon früher angeführte und, wie ich sagte, gar nicht selten vorkommende Fall, bei welchem sich in derselben arimetabolen Schichte das Entstehen von C durch Zusammenfliessen von J' und J' und Schwinden des früher zwischen denselben vorhandenen Z' beobachten lässt.

Ein sehr eigentümliches Aussehen bietet die über der eben beschriebenen arimetabolen Schichte zunächst nach oben folgende arimetabole Schichte. Sie ist mit den links gesetzten Buchstaben $J'+J+Z+J$ bezeichnet und liegt zwischen den gleichfalls dort bezeichneten metabolen Schichten Q' und Q . Ich weiss den zwei neben einander liegenden Streifen J' und J zwischen Q' einer- und Z andererseits keine andere Deutung zu geben, als dass die bei der Contraction auftretende Veränderung von J an der Grenze von J gegen Q beginnt, und in unserem Falle bis zur Hälfte von J gegen Z hin fortgeschritten ist; eine Deutung, welche, wie schon erwähnt wurde, auch die fein auslaufenden Spitzen der bei seitlichen Contractionswellen durch Gabelung der Streifen C entstehenden dunklen Streifen J' verlangen.

Wir müssen nun, ehe wir das Bild Fig. 10 verlassen, uns noch das Aussehen dieser fixirten Contractionswelle genauer ansehen. Dieselbe stellt einen Bauch oder Knoten der Faser dar, welcher in Bezug auf seine Länge in der Faserichtung etwa mit der Länge einer lebenden Welle übereinstimmt. Es liegen in dem

¹ L. e. Bd. LI, S. 61 u. d. folg. Taf. IV, Fig. 21—28.

Knoten 16 Contractionsstreifen. Sehen wir uns aber die Übergänge von den erschlafften Theilen der Faser in den contrahirten Theil der Faser an. Dieselben sind nur ein Beispiel für zahlreiche ähnliche und doch sehr mannigfaltige Bilder, auf welche man bei genauer Durchmusterung vieler fixirter Contractionswellen desselben oder verschiedener Thiere leicht stossen wird. Sie sind an der Faser Fig. 16 auf beiden Seiten anders beschaffen und eigenthümlich, und immer müssen wir sie mit Bezug auf die Übergänge, welche wir an anderen fixirten Contractionswellen früher beschrieben haben, als sehr scharfe bezeichnen. Auf der einen, unteren Seite folgt auf eine Streifenfolge $J+N+E+Z+E+N+J$ in der arimetabolen Schichte sogleich in der nächsten arimetabolen Schichte die Streifenfolge $J'+Z'+J'$, und nachdem sich das in drei weiter folgenden arimetabolen Schichten wiederholt hat, folgt als nächste arimetabole Schichte ein Streifen C . Auf der anderen Seite, der oberen, folgt wieder auf die letzte arimetabole Schichte des erschlafften Muskels, bestehend aus der Streifenfolge $J+N+E+Z+E+N+J$, in der nächsten arimetabolen Schichte die früher genauer gewürdigte Streifenfolge $J+Z+J+J'$ und in der darauffolgenden arimetabolen Schichte der an den Rändern in die Streifenfolge $J'+Z'+J'$ übergehende Streifen C .

Man wird zugeben, dass sich diese Thatsachen der Annahme einer einheitlich fixirten Contractionswelle nicht fügen, dass sie dagegen sehr wohl in Einklang gebracht werden können mit der Anschauung, welche wir oben von den fixirten Contractionswellen entwickelt haben.

Ich glaube, dass die vorausgehenden Mittheilungen genügen werden, um zu zeigen, welche Vorstellung wir uns von der Querstreifung der contrahirten Muskelfaser machen. Ich habe nur noch eindringlich zu wiederholen, dass sich dieselben nicht auf dieses oder jenes Präparat eines beliebigen Käfers, sondern auf viele Hunderte von Präparaten stützen. Für die erste Orientirung über die Streifenfolge $J'+Z'+J'$ im Übergangsstadium, welche für unsere Auffassung besonders entscheidend geworden ist, möchte ich aber die Muskeln von *Geotrupes*-Arten, die Muskeln von *Lucanus cervus*, *Hister*-Arten, *Zabrus gibbus*, *Onthophagus austriacus* und *Staphylinus caesareus* besonders empfehlen.

Ehe ich diesen Unterabschnitt über die Querstreifung der contrahirten Muskelfaser schliesse, muss ich mir noch einige kritische Bemerkungen erlauben.

Sie betreffen die Einwürfe, welche man gegen die Sicherheit unserer mikroskopischen Wahrnehmungen über die Querstreifung der Muskelfasern aus Erwägungen über die Leistungsfähigkeit unserer Mikroskope herleiten könnte. Exner glaubt in seiner wiederholt angeführten Abhandlung¹ über optische Eigenschaften lebender Muskelfasern die Mikroskopiker aufmerksam machen zu sollen, dass Abbe im Jahre 1873 eine Theorie der Bilderzeugung im Mikroskope aufgestellt habe, welche jeden, der ins Mikroskop schaut, mit „Ängstlichkeit“ und „Bangigkeit“ erfüllen müsse. Ich weiss nicht, ob Exner einen heilsamen Schrecken verbreitet hat.

Aber bis zum Jahre 1887 vermisst Exner jene „Ängstlichkeit“ in den neueren Untersuchungen über die Muskelfaser, weil in der betreffenden Literatur nirgends eine deutliche und klare Äusserung über die gefühlte „Bangigkeit“ zu finden ist. Nur mir macht Exner das freundliche Zugeständniss, dass ich „die Schlüpfrigkeit des Bodens, den die einfache mikroskopische Betrachtung bietet, wohl gefühlt zu haben“ — schein —, weil ich die einzelnen Schichten nicht bloss auf das optische Bild hin, sondern auch auf Grund von Macerations- und Färbungsexperimenten unterschieden habe.

Das Letztere ist für die Sicherheit der Ausdeutung des mikroskopischen Bildes der Muskelfasern freilich das Wichtigste.

Aus der Übereinstimmung der Ergebnisse der einfachen mikroskopischen Betrachtung der Querstreifung der Muskelfasern mit den Ergebnissen der Untersuchung der Querstreifung mittelst Macerations- und Färbungsmethoden muss man aber zurückschliessen, dass bei den Muskelfasern jene Schwierigkeiten noch keine sehr grossen sind, die aus Abbe's Theorie, dass die Abbildung feiner Structuren nicht auf dem Wege einfacher Strahlenbrechung, sondern durch Interferenz abgebeugter Lichtbüschel vermittelt wird, folgen.

¹ L. c.

Wird ein einfaches Gitter aus hellen und dunklen Streifen als Object vorausgesetzt, so ist für gerade Beleuchtung bekanntlich eine ganze mittlere Wellenlänge $= 0.5 \mu$ der Werth, unter welchen der Abstand der Streifen nicht sinken darf, wenn noch Beugungsbüschel von den Objectiven aufgenommen werden sollen.

Hören wir, wie sich dem gegenüber Dippel¹ über eine Beobachtung an einer leider nicht näher bezeichneten quergestreiften Muskelfaser äussert. Er sagt:

„Wäre die Structur der quergestreiften Muskeln in einem Zustande der Contraction zu beobachten, wo dieselbe in Gestalt einfacher Querstreifung mit 3.5μ Streifenabstand (einem mir vorliegenden Präparat entsprechend) erscheint, so würde sich der Ablenkungswinkel des ersten abgebeugten Lichtbüschels zu 9° und dessen Sinus zu 0.157 ergeben. Es könnten sohin bei centraler Beleuchtung unter Verwendung eines Lichtkegels von 0.16 Öffnung in einem Trockensystem mit einer numerischen Apertur von etwa 0.94 (140° Öffnungswinkel) noch sechs der abgebeugten Lichtbüschel jederseits von dem absoluten Maximum Eintritt erlangen, während in einem Wasserimmersionssystem mit 1.10 numerischer Apertur jederseits noch sieben, in einem System für homogene Immersion mit einer numerischen Apertur von 1.25 noch acht derselben Raum finden würden. Nehmen wir nun an, es sei die Lichtstärke des fünften abgebeugten Lichtbüschels schon so schwach, dass jedes noch weiter abgebeugte nicht wesentlich mehr zur Abbildung beitrage, so würden wir, da diese Lichtbüschel einen Winkelraum von 51° jederseits der Achse umfassen, mit einem Trockensystem, dessen numerische Apertur 0.80 bis 0.85 beträgt, schon eine objectähnliche Abbildung erreichen, welche durch Anwendung der Immersion immerhin noch um etwas an Verlässlichkeit gewinnen könnte. Dem gegenüber würde zur typischen Abbildung, d. h. zu dem eben hervortretenden Sichtbarwerden der Structurgliederung bei rein centraler Beleuchtung eine numerische Apertur von nur 0.16 , bei schiefer Beleuchtung von nur etwa 0.1 erforderlich werden.“

Die mikrometrischen Messungen an quergestreiften Muskelfasern von in Alkohol ertränkten Käfern ergeben für die Breite der hellen und dunklen Streifen, welche in denselben abwechseln, also für die Streifen $Z, E, N, J, Q, J, N, E, Z$ u. s. w. oder die Streifen Z, E, Q, J, Z u. s. w. der erschlafften Muskelfasern und für die Streifen C, Q', C u. s. w. der contrahirten Muskelfasern Werthe, welche bei den breiten Streifen weit über dem Werthe 0.5μ , bei den schmalen Streifen z. B. Z und C in der Regel grösser als jener Werth, in vielen Fällen doppelt so gross gefunden werden, und nur selten, dann aber in allmäligen Übergängen auf jenen Werth oder unter denselben herabsinken.

Man könnte daran denken, für die Zwecke von nach Dippel's Vorgange anzustellenden Rechnungen die Gitterwirkung der Insectenmuskeln heranzuziehen. Das misslingt. Ich sehe mich aber veranlasst, darüber Einiges zu bemerken. Losgelöst von Abbe's Untersuchungen über die durch beugende Objectstructuren hervorgebrachten Beugungserscheinungen banneln in der Literatur³ gewöhnlich die von Ranvier⁴ zuerst besprochenen Gitterspectren der quergestreiften Muskeln, weil sie Ranvier nach ganz anderen Methoden zur Anschauung brachte als diejenigen, welche Abbe benützt,⁵ um die von beugenden Objectstructuren bedingten Beugungserscheinungen sichtbar zu machen.

Es ist aber klar, dass Ranvier's Gitterspectren der Muskelfasern nichts Anderes sind, als die von der beugenden Structur der Muskelfasern abhängige Beugungserscheinung.

Bei den Methoden Ranvier's braucht man aber eine ganze Lage von Muskelfasern, um diese Beugungserscheinungen wahrzunehmen, während man sie nach Abbe's Methoden, was viel wichtiger ist, an einzelnen Muskelfasern wahrnehmen kann.

¹ Das Mikroskop. Zweite Aufl. 1883, I. Theil, 3. Abth., S. 841.

² Vergl. auch Engelmann, Pflüger's Archiv, Bd. XXIII, S. 571 — und „Über Bau, Contract. u. Innerv. d. quergestreiften Muskelfasern. Kopenhag. Congress 1884. Separatabdr. — und Zoth, Unters. üb. d. beugende Struct. d. quergestreiften Muskelfasern. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-naturw. Cl., Bd. XCIX, Abth. III, S. 421.

³ Vergl. auch Exner, l. c. S. 388.

⁴ Ranvier, Compt. rend. 1874. Archiv de la physiol. 1874, p. 774. Traité techn. d'histol. Paris 1875, p. 516 und l. c. p. 130.

⁵ Vergl. Dippel, Das Mikroskop, I, 1. Braunschweig 1882. Zweite Aufl., S. 144.

Mein Assistent, Herr Dr. O. Zoth, hat die Erscheinungen in dieser Weise auf meine Veranlassung näher untersucht.¹ Dabei wurde er bald auf eine Modification der Abbe'schen Methoden geführt, welche zu einer ganz ausgezeichneten Darstellung der Erscheinungen führt.

Als Lichtquelle benützt er eine Argand'sche Gaslampe mit einem undurchsichtigen Cylinder, in welchem sich ein feiner Spalt (eventuell ein feines rundes Loch) befindet; oder noch besser statt dessen einen glühenden Platindrath; oder einen mit Zirkon imprägnirten glühenden Faden aus dem als Glühkörper beim Aner'schen Gasglühlicht dienenden Gewebe. Diese Lichtquellen werden in einer Entfernung von etwa 30—40 cm von der Mitte des Beleuchtungsspiegels des Mikroskopes aufgestellt.

Als soleher Beleuchtungsspiegel muss aber ein ebener polirter Stahlspiegel verwendet werden. Die gewöhnlichen belegten Glasspiegel sind unbrauchbar, da sie wegen den wiederholten Reflexionen, welche an denselben stattfinden, störende Nebenbilder der Lichtquellen entwerfen.

An dem Mikroskope befindet sich der Abbe'sche Beleuchtungsapparat.

Das beugende Object wird auf den Objecttisch gelegt und das Mikroskop auf das vom Abbe entworfene Spaltbild eingestellt.

Bei dieser Anordnung sind die Beugungsercheinungen der Abbe'schen Diffractionsplatte ausgezeichnet zu sehen und ebenso die Gitterspectren der Muskelfasern, so es, dass man Präparate benützt, wie sie Ranvier für sein Myospectroskop anfertigt, sei es dass man einzelne Muskelfasern benützt.

Untersucht man nun nach der angeführten Methode einzeln die Streifenfolge *Q, J, Z, J, Q* u. s. w. oder die Streifenfolge *Q, J, N, E, Z, E, N, J, Q* u. s. w. zeigende Muskelfasern von Insecten, so wird man auf einen Abstand der Beugungsspectren vom ungebogenen Spaltbilde geführt, welcher einem verhältnissmässig groben Gitter mit äquidistanten dunklen Streifen entsprechen würde, bei weitem aber nicht einem Gitter mit äquidistanten Streifen, deren Zahl auf einer bestimmten Länge mit der Zahl der ungleich breiten und ungleich weit von einander abstehenden Querstreifen einer Muskelfaser auf derselben Länge übereinstimmen würde.

Es lässt sich aber auch zeigen, dass es falsch wäre, eine solche Übereinstimmung vorauszusetzen und darthun, dass aus den Beugungsercheinungen so complicirter Gitter, wie sie die Muskelfasern darstellen, nicht ohne Weiteres Schlüsse auf die Abbildung oder Nichtabbildung einzelner ihrer Streifen in dem mikroskopischen Bilde derselben im Sinne der Abbe'schen Theorie gemacht werden können.

Eine experimentelle Begründung dieser Angaben ist in Herrn Dr. O. Zoth's Abhandlung enthalten, auf welche ich hier verweise.

2. Über den Scheibenzerfall contrahirter Muskelfasern in Alkohol.

Es findet sich über den von Bowman ausführlicher beschriebenen Scheibenzerfall der Muskelfasern in Alkohol in meinen Untersuchungen² über den Bau der quergestreiften Muskelfasern die Angabe, dass sich derselbe an den Muskeln gewisser Käfer nach 24—48stündigem Verweilen derselben in 93% tigem Alkohol in ausgedehnter Weise beobachten lasse.

Ich habe dort auch ausführlich entwickelt, dass dieser Zerfall unsere Aufmerksamkeit und Beachtung verdiene, weil er für die Entscheidung allgemeiner Fragen der Muskelstructur herangezogen werden kann. Ich habe aber damals keine Bemerkung darüber gemacht, wie sich bei diesem Scheibenzerfalle Muskelfasern verhalten, welche fixirte Contractionswellen tragen, und muss das hier besprechen.

In sehr vielen Fällen, wo ein sehr ausgedehnter Scheibenzerfall der erschlafften Muskelfasern eingetreten ist, fällt an den betreffenden Präparaten sofort auf, dass die fixirten Contractionswellen erhalten sind und keinen Scheibenzerfall zeigen.

¹ L. c.

² L. c. Bd. XLIX, 1885, S. 83.

Wenn viele Contractionswellen in einem solchen Bilde vorhanden sind und dabei die erschlafften Fasern oder die erschlafften Theile der Fasern einen sehr vollkommenen Scheibenzerfall zeigen, tritt der Gegensatz in dem Verhalten von erschlafften und contrahirten Muskelfasern am auffallendsten und deutlichsten hervor. Ich habe solche Bilder von *Aphodius*-Arten, von *Hydrophilus piceus*, von *Onthophagus*-Arten, von *Hister*-Arten, von *Scarabaeus laticollis* und *Opatrum sabulosum* erhalten.

Wir haben aber früher gesehen, dass an Muskelfasern mit fixirten Contractionswellen das Contractionsstadium und das Übergangsstadium mit mehreren Abstufungen und vor diesen das Stadium der Erschlaffung zu unterscheiden sind.

Es ist nun nicht uninteressant, nachzusehen, wo der Scheibenzerfall, der sich in den erschlafften Theilen einer Muskelfaser vollzogen hat, gegen die Contractionswelle zu aufhört.

Häufig ist das noch innerhalb des der Erschlaffung nahen Theiles der Faser der Fall. Oder der Scheibenzerfall reicht bis in das Übergangsstadium hinein und werden in diesem dadurch die Schichten $J' + Q' + J'$ in Form von Scheiben isolirt. Die Trennungen finden in der Schichte Z' statt.

In seltenen Fällen reicht der Scheibenzerfall über eine beträchtliche Strecke der Contractionswelle, oder es scheint diese ebenso wie der erschlaffte Theil der Faser in Scheiben zerfallen.

In beiden Fällen erscheinen an den Rändern der isolirten Scheiben Q' dunkle Ränder, welche als jederseits an Q' haftende J' oder aber als die Hälften einer beim Scheibenzerfall halbirten Schichte C aufgefasst werden müssen. Siehe Fig. 11, eine in Scheiben zerfallene, mit Contractionswellen besetzte Muskelfaser von *Aphodius erraticus* darstellend. Oben sind die Schichten Q , unten die Schichten Q' mit den erwähnten dunklen Rändern als Scheiben isolirt.

Ist der Scheibenzerfall einmal aufgetreten, dann ist es natürlich nicht mehr anzumachen, ob vor dem Scheibenzerfalle die Schichten $J' + Z' + J'$ oder nur die Schichte C vorhanden war.

In den seltenen, von mir bei *Aphodius*-Arten, bei *Hydrophilus piceus* und bei *Opatrum sabulosum* verzeichneten Fällen, wo lange, fixirte Contractionswellen vollständig in Scheiben zerfallen waren, welche auch in der den dicksten Theilen der Welle entsprechenden Abschnitten der Faser durchwegs aus Schichten Q' mit dunklen Rändern an beiden Seiten bestehen, ist wohl die Annahme allein gerechtfertigt, dass die dunklen Ränder halbe Schichten C sind.

Das Verhalten der Schichten C beim Scheibenzerfalle weist aber auf die aus unseren früheren Beobachtungen folgende Entstehung der Schichte C aus zwei Schichten hin und auf die Thatsache, dass die Schichten C wahrscheinlich immer aus zwei nur scheinbar verschmolzenen Hälften bestehen, was wahrscheinlich für die Rückkehr der Muskelfaser aus dem Zustande der Contraction in den Zustand der Erschlaffung von Wichtigkeit ist.

Noch ist über die durch den Scheibenzerfall des contrahirten Muskels entstandenen Scheiben als bemerkenswerthe Thatsache hervorzuheben, dass man an denselben ebenso wie an den Scheiben des erschlafften Muskels, wenn sie vollkommen isolirt auf einer Grundfläche liegen, die den Cohnheim'schen Feldern und den Sarkoplasmabalken entsprechende Zeichnung wahrnehmen kann.

3. Über Säurebilder und Goldsäurebilder der contrahirten quergestreiften Muskelfaser.

Um die Wirkung von Säuren auf contrahirte Muskelfasern mit der Wirkung, welche Säuren auf erschlaffte Muskelfasern hervorbringen,¹ zu vergleichen, habe ich auf die Muskelfasern von Käfern, die 24 bis 48 Stunden zuvor in 93% tigen Alkohol gebracht worden waren, eine 1% tige Ameisensäure einwirken lassen.

Die Muskeln wurden in Glycerin (2 Theile auf 1 Theil Wasser) aufpräparirt und fixirte Contractionswellen an denselben aufgesucht.

¹ L. c. Bd. XLIX, 1885, S. 110 u. d. f.

War ein passendes Object aufgefunden, dann wurde durch rasche Drainage¹ das Glycerin durch 1% tige Ameisensäure verdrängt und die successiven Veränderungen der Faser beobachtet.

Die contrahierte Faser quillt in der Säure beträchtlich an, aber weit weniger als das an den erschlafften Fasern der Fall ist. Auch macht es immer den Eindruck, als ob das Aufquellen der erschlafften Theile einer Faser viel rascher erfolgen würde, als das Aufquellen der contrahierten Theile.

Es führt das stärkere und raschere Quellen der erschlafften Theile der Faser dazu, dass in einem bestimmten Stadium des Quellens die erschlafften Theile einen grösseren Durchmesser zeigen, als der vor dem Quellen an Querschnitt überwiegende contrahierte Theil, der letztere erscheint zugleich nicht so durchsichtig wie der gequollene, früher erschlaffte Theil.

Die Schichten Q' sind es, welche sich beim Quellen der contrahierten Faser vorzugsweise verändern, sie werden heller, höher und breiter, während die Schichten C anfangs ein ziemlich unverändertes dunkles Ansehen darbieten und an ihrer Stelle seitliche Einschnürungen antreffen.

Je weiter die Quellung fortschreitet, um so mehr verbreitern sich aber auch die Streifen C und man sieht endlich jeden solchen Streifen in eine Querreihe dunkler Knoten sich auflösen. Diese Querreihen von Knoten sind der Länge nach durch dunkle, die Schichten Q' durchsetzende Streifen verbunden, welche gewöhnlich in der Mitte von Q' noch eine kleine Anschwellung zeigen. Kurz, das Säurebild wird dem Säurebilde der erschlafften Muskelfaser völlig ähnlich.

Wie an dem letzteren kann man nun auch an dem Säurebilde des contrahierten Muskels die Knotenreihen (Körnerreihen [Retzius]) I. und II. Ordnung unterscheiden, wie dieselben zuerst von Retzius² an Goldbildern der Muskelfasern unterschieden wurden.

Sehr häufig kommt es auch bei den contrahierten Muskelfasern im Laufe des Quellens von Q' zu einer völligen Trennung des Zusammenhanges in den diesen Schichten entsprechenden Querschnitten, dann werden die den Streifen C entsprechenden Knotenreihen in Form von Scheiben isolirt, die, wenn sie auf die Fläche zu liegen kommen, eine den Cohnheim'schen Feldern der gerade untersuchten Muskeln entsprechende Zeichnung erkennen lassen, die zu Stande kommt durch ein dunkles, helle Maseheuräme umgebendes Geäder. (Retzius' Querfadennetze.)

Es ergibt sich aus diesen Beobachtungen, dass die Muskelsäulchen und das Sarkoplasma in der contrahierten Muskelfaser ein ganz ähnliches Verhalten zu Säuren zeigen, wie in der erschlafften. Die den Streifen Q' entsprechenden Glieder der Muskelsäulchen quellen viel stärker, als die den Streifen C entsprechenden Glieder der Muskelsäulchen.

Die eben angeführten Thatsachen erfahren ihre Bestätigung, wenn man sich die den Säurebildern entsprechenden Goldbilder von contrahierten Fasern verschafft.

Bei erschlafften Muskeln, welche frisch in $\frac{1}{2}$ % tige Goldchloridlösung gelegt werden, 20—25 Minuten im Goldbade verweilen und dann in 1% tige Ameisensäure oder Bastian-Pritchard'sche Reductionsflüssigkeit gebracht werden, erhält man bekanntlich Goldbilder, welche sich von den Säurebildern nur dadurch unterscheiden, dass die auch an den Säurebildern zu beobachtenden Knotenreihen und Balkennetze von Gold stark roth gefärbt erscheinen, die zwischen denselben vorhandene Substanz dagegen ungefärbt oder nur sehr schwach gefärbt erscheint.

Um mich nun in verlässlicher Weise davon zu überzeugen, dass es sich bei contrahierten Muskelfasern ganz ebenso verhält, habe ich fixirte Contractionswellen unter dem Mikroskope mit Goldchlorid imprägnirt und darauf mit Ameisensäure oder Bastian-Pritchard'schem Gemenge reducirt.

Um sich für solche Versuche passende Muskelfasern zu verschaffen, muss man die Käfer in Alkohol ertränken. Man muss die Thiere (grosse Käfer, z. B. *Hydrophilus piceus*, *Dyticus marginalis*, *Prionus coriaceus*, *Lamia textor*, *Procrustes coriaceus*, *Megadontus violaceus*) schon nach 6 Stunden wieder aus dem Alkohol nehmen, und Stücke ihrer Muskeln in verdünntes Glycerin bringen.

¹ L. c. S. 114.

² Retzius, Biologische Untersuchungen, 1881, S. 1.

In dem letzteren werden auch die Präparate auf den Objectträger gebracht und nun nach fixirten Contractionswellen an denselben gesucht. Hat man passende Objecte gefunden, dann wird alles Glycerin mit $\frac{1}{2}$ %iger Goldchloridlösung durch Drainage ersetzt und das Präparat schliesslich mit dem Goldchlorid unter einen mit Wasserdampf gesättigten Conservator gelegt.

Nach etwa 15—20 Minuten wird dann das Goldchlorid durch Reductionsflüssigkeit in ähnlicher Weise ersetzt und das Präparat wieder unter den Conservator gebracht und im Dunklen gelassen bis die Reduction eingetreten ist.

Solche Muskelfasern geben noch Goldpräparate, an welchen, wie an den frisch vergoldeten Muskeln, das Sarkoplasma roth gefärbt erscheint, die Muskelsäulechen dagegen ungefärbt geblieben sind. Man sieht dann auf Längs- und Querschnitten die an den Säurebildern der contrahirten Muskelfasern beschriebenen Bilder von der Anordnung des Sarkoplasmas.

Aber auch an diesen Präparaten erscheinen die dem erschlafften Zustande der Muskelfasern entsprechenden Theile stärker gequollen, als die dem contrahirten Zustande der Muskelfasern entsprechenden Theile. Es werden auch hier durch dieses Verhalten beim Quellen in Säuren die Dimensionsverhältnisse zwischen schmalen Theilen der Muskelfaser und Contractionsbauch umgekehrt. An den gequollenen Präparaten erscheint die Stelle, wo früher der Bauch war, verengt und kürzer, Fig. 12 oben. Die früher erschlafften Theile dagegen erscheinen breiter und länger, Fig. 12 unten. Auf dem Längsschnitte des contrahirten Theiles erscheinen die hellen Felder, welche zwischen den die scheinbaren Knotenreihen verbindenden Sarkoplasma-balken (Längsschnitten der Sarkoplasma-wände) liegen, kleiner (Fig. 12 oben), als die analogen Felder in dem erschlafften Theile (Fig. 12 unten). Auf Querschnitten des erschlafften Theiles sind die Maschen zwischen dem Sarkoplasma-geäder weiter, auf Querschnitten des contrahirten Theiles dagegen diese Maschen enger.

4. Über Muskelsäulechen und Fibrillen der contrahirten Muskelfaser.

Indem ich auf das verweise, was ich über Muskelsäulechen und Fibrillen im Allgemeinen an einem anderen Orte¹ entwickelt habe, will ich hier zunächst die Erscheinungsweise der Muskelsäulechen in situ auf der Längensicht der contrahirten Muskelfaser besprechen. Und zwar sollen uns vor Allem Muskelfasern dazu dienen, welche in Alkohol gehärtet und im ungefärbten Zustande in verdünntem Glycerin aufpräparirt sind.

An erschlafften Muskelfasern sieht man unter diesen Umständen bei tiefer Einstellung zwischen den Muskelsäulechen entsprechenden Stäben von *Q* (Fig. 5, 6, 8 und 11) und Körnern der Schichten *N* (Fig. 8) und *Z* (Fig. 5, 6 und 8) und in günstigen Fällen auch zwischen den die Stäbe von *Q* und die Körner von *N* und *Z* verbindenden Gliedern *J* und *E* der Muskelsäulechen helle Durchgänge (Fig. 5, 6, 8 und 11), welche dem die Muskelsäulechen von einander trennenden, ihre Sichtbarkeit in situ bedingenden schwächer lichtbrechenden Sarkoplasma entsprechen.

Hat man für unsere Zwecke Muskelfasern ausgewählt, wie die in den genannten Figuren dargestellten, an welchen sich fixirte Contractionswellen befinden, dann sieht man bei tiefer Einstellung die hellen Sarkoplasma-durchgänge auf den contrahirten Theil der Muskelfaser sich fortsetzen und zwar so, dass man sie in völliger Continuität über die contrahirte Faser verfolgen kann.

Das ist der Fall, wenn die Streifen *C* der contrahirten Muskelfaser die Längsstreifen deutlich erkennen lassen (Fig. 6, 8 und 11).

Dieses Vorkommen ist aber das seltenere, und man muss, da die helle Längsstreifung der Streifen *C* oft sehr fein ist, mit genauer Einhaltung der tiefen Einstellung und bei gut definirenden Vergrösserungen manchmal grosse Mühe aufwenden um dieselbe zu sehen.

Nur in einzelnen ganz besonderen Fällen ist es leicht, diese Längsstreifung der Schichten zu beobachten.

¹ L. c. Bd. LI, 1886, S. 42.

Es kommt nämlich vor, dass die Sarkoplasmadurchgänge zwischen den den Streifen *C* entsprechenden Gliedern der Muskelsäulchen so breit sind, dass die Glieder *C* der nebeneinander liegenden Muskelsäulchen wie eine Querreihe nebeneinander liegender dunkler Körner sich ausnehmen.

Eine Reihe von Carabiden: *Pterostichus transversalis*, *Zabrus gibbus*, *Pseudophonus ruficornis*, *Anchomenus angusticollis*, *Megadontus violaceus*, *Carabus cancellatus*, *Nebria picicornis*, *Chlaenius Schrankii*; ferner *Staphylinus caesareus*, *Hister quadrinotatus*, *Onthophagus austriacus* und einige *Aphodius*-Arten; *Phosphuga atrata* und die grossen *Otiorrhynchus*-Arten; ferner die zwei Fliegen: *Calliphora vomitoria* und *Sarcophaga carnaria* lieferten mir in der Regel Präparate, wo die beschriebene Anordnung in den Streifen *C* mit grosser Deutlichkeit zu sehen ist. Vergleiche die Streifen *C* in den Fig. 6, 8 und 11.

Ich habe aber schon gesagt, dass dieses Verhalten des Streifen *C*, wenn man nur eine sehr grosse Anzahl der verschiedensten Käfer in Bezug auf ihre fixirten Contractionswellen untersucht, doch weitaus das seltere ist.

In der Regel erscheinen die Streifen *C* als glatte, dunkle Streifen, an welchen auch mit den stärksten Vergrösserungen keine Längsstreifung zu entdecken ist (Fig. 5).

Diese Homogenisierung der Streifen *C* ist sehr schwer zu erklären. Ein Grund ist wohl gegeben in der grossen Dicke, welche die bei der Contraction sich bildenden dunklen und stark lichtbrechenden Glieder *C* der Muskelsäulchen erreichen, und welche die Ursache dafür ist, dass das Sarkoplasma aus den Zwischenräumen der *C* verdrängt, in den angrenzenden Schichten *Q'* sich ansammelt.

Bis zu einem gewissen Grade ist das auch der Fall, wenn die Streifen *C*, wie das früher beschrieben wurde, noch deutlich längsgestreift erscheinen.

Eine vollständige Homogenisierung, welche auf diese Art zu Stande kommen sollte, würde aber voraussetzen, dass das Sarkoplasma vollständig aus den Zwischenräumen der Glieder *C* der Muskelsäulchen geschwunden ist und sich die letzteren bis zur Berührung einander gedrängt haben. Eine solche Annahme zu machen, ist aber gewagt. Die Homogenisierung der Streifen *C* ist vielmehr eine nur scheinbare, denn wenn an contrahirten Muskeln die im Unterabschnitte 3 beschriebene Veränderung durch Säuren oder durch Goldchlorid und Säuren auftritt, erscheinen an Stelle der Streifen *C* die aus Sarkoplasmaabalken gebildeten Netze, deren Maschenräume ausgefüllt sind von den wenig gequollenen Gliedern *C* der Muskelsäulchen und in der Seitenansicht die Knotenreihen I. Ordnung (Retzius' Körnerreihen und Querfadennetze I. Ordnung); und diese Erscheinung, welche an keiner contrahirten Muskelfaser ausbleibt, spricht dafür, dass der Zusammenhang der Sarkoplasma-masse in allen Phasen der Contraction durch die arimetabolen Schichten hindurch in typischer Weise erhalten bleibt.

In den Streifen *Q'*, zu welchen wir jetzt übergehen, ist die den Sarkoplasmadurchgängen entsprechende Längsstreifung immer sehr deutlich zu sehen, ja sehr häufig erscheinen diese Durchgänge in Mitte von *Q'* erweitert und gewinnen dann das Ansehen von in der Mitte verbreiterten hellen Schlitzten. Verschiedene Erscheinungsweisen dieser hellen Durchgänge in *Q'* sind in den Fig. 5, 6, 8 und 11 dargestellt.

In dem Übergangsstadium, in welchem in den arimetabolen Schichten die Streifenfolge $J' + Z' + J'$ vorhanden ist, verhält sich die helle Längsstreifung bei tiefer Einstellung in den Streifen *J'* ganz ähnlich verschieden, wie das früher für *C* angegeben wurde, siehe die Fig. 5 im Vergleiche mit Fig. 6, 8 und 11; die Schichte *Z'* erscheint, wenn sie im Vergleiche mit *J'* sehr hell ist, ungestreift, offenbar weil das Brechungsvermögen der Glieder *Z'* der Muskelsäulchen dann von dem Brechungsvermögen des Sarkoplasmas nicht wesentlich verschieden ist, dagegen ist die helle Längsstreifung sowohl in den Streifen *J'* als *Z'* zu sehen, wenn, wie das im sogenannten homogenen Stadium der Fall ist, die Helligkeiten von *J'* und *Z'* nicht viel von einander abweichen. Häufig tritt in diesem Stadium gerade die Längsstreifung sehr auffallend hervor.

Wir haben bisher die Längsstreifung der contrahirten Muskelfaser bei tiefer Einstellung besprochen und müssen nun auch einige Bemerkungen über die hohe Einstellung anfügen. Wenn bei hoher Einstellung der Streifen *C* am hellsten, dagegen *Q'* dunkler mit einem helleren *m* in seiner Mitte erscheint, nehmen sich die dem Sarkoplasma entsprechenden Längsstreifen dunkler aus, als die Muskelsäulchen. Es ist auf diese

hohe Einstellung zu achten, damit man nicht Dinge, die man dabei zu sehen bekommt, auf die tiefe Einstellung beziehe. Dazu könnten vor Allem die früher erwähnten schlitzförmigen Durchgänge in den Schichten Q' , die bei hoher Einstellung als dunkle, knotenartige Gebilde sich präsentieren, Veranlassung geben.

Mit Haematoxylin färben sich am contrahirten Muskel vorzugsweise nur die Muskelsäulchen in der schon beschriebenen Weise, während das Sarkoplasma nicht oder sehr schwach gefärbt erscheint. Gelingene Hämatoxylintinctionen sind daher sehr geeignet, die von den Muskelsäulchen und den Sarkoplasmadurchgängen abhängige Längsstreifung zu demonstrieren. Vergleiche die schematische Fig. 4.

Übertroffen werden aber die mit Hämatoxylin gefärbten Präparate noch durch die früher besprochenen, nach der zweiten Goldmethode hergestellten Präparate, an welchen die verschiedenen Glieder der Muskelsäulchen in verschiedenen Tönen mit Gold gefärbt, das Sarkoplasma dagegen ungefärbt erscheinen (Fig. 10).

Für erschlaffte, nach der letzteren Methode präparirte Muskeln, habe ich schon früher hervorgehoben,¹ dass sich dieselben vortrefflich eignen, um durch Zerzupfen die Muskelsäulchen und Fibrillen zu isoliren. Das gilt auch von den auf dieselbe Weise behandelten contrahirten Muskeln. Es ist mir so gelungen, aus den verschiedensten Muskeln Fibrillen zu isoliren, die ebenso deutlich, wie die aus den erschlafften Muskeln isolirten Fibrillen² alle den einzelnen Querstreifen entsprechenden Glieder zeigten, nämlich $J'+Z'+J'+Q'$ (mit m) und $C+Q'$ (mit m). Auch für diese Versuche sind, wie für die analogen am erschlafften Muskel die Muskelfasern von *Astacus fluviatilis* und *Maja squinado* sehr zu empfehlen, da an den Fibrillen dieser Thiere, und zwar noch an den feinsten Fibrillen, die Streifenfolge $J'+Z'+J'+Q'$ (mit m) und $C+Q'$ (mit m) u. s. f. mit grösster Deutlichkeit zu sehen ist.

Es ist schliesslich hier über die Längsstreifung der Muskeln noch anzuführen, dass man dieselbe auch an den durch den Scheibenzerfall der Muskelfasern entstandenen Scheiben in der Seitenansicht der letzteren so wahrnehmen kann, wie an den entsprechenden Querstreifen der noch unzerfallenen Muskelfasern. Es gilt das wieder ebenso wie von den erschlafften Theilen der Faser,³ so auch von den contrahirten (Fig. 11).

5. Vergleich der Erscheinungen an lebenden und todtten Contractionswellen.

Werfen wir jetzt einen vergleichenden Blick auf unsere Erfahrungen an den lebenden Wellen und an den fixirten Contractionswellen, dann werden wir für das Contractionsstadium ganz ungezwungen annehmen können, dass die an der lebenden Muskelfaser in diesem Stadium vorhandenen abwechselnd dunklen und hellen Streifen (s. S. 22[62] bis 24[64] und Fig. 2 und 3) entsprechen den Streifen C und Q' der fixirten Wellen. An den Streifen C der lebenden Wellen ist ausser dem schon berührten dunklen und stark lichtbrechenden Ansehen nichts weiter zu bemerken. Eine Längsstreifung habe ich an den Streifen C der lebenden Muskelfasern nie beobachten können. An den Streifen Q' der lebenden Wellen tritt dagegen die früher erwähnte Längsstreifung in der Regel, und zwar oft mit einer geradezu auffallenden Deutlichkeit hervor. Oft stellt sie die schon erwähnten, in der Mitte verbreiterten Schlitze dar.

Die auffallende Deutlichkeit der Längsstreifung an den Schichten Q' des lebenden contrahirten Muskels ist schon von Anderen z. B. von Wagener an den Wellen der *Corethra*-Muskeln beobachtet worden.

Ob sich der in der Mitte von Q' der todtten Wellen befindliche dunkle Streifen m während der lebendigen Contraction ausbildet oder nicht, ist mir zweifelhaft geblieben. Manchmal schien es so; man hat aber hier mit grossen Schwierigkeiten in Bezug auf die Einstellung zu kämpfen und muss sich sehr in Acht nehmen, dass man nicht wegen der tiefen Einstellung dunkel erscheinende Sarkoplasmadurchgänge für den Streifen m halte, was sehr leicht geschehen kann, wenn die Sarkoplasmadurchgänge in der Mitte von Q' die schon öfter erwähnte Erweiterung zeigen.

¹ L. c. Bd. LI, 1886, S. 64.

² L. c. Taf. IV, Fig. 25, 26, 27.

³ Vergl. l. c. Bd. XLIX, S. 103 u. d. f.

So viel über die Streifen *C* und *Q'* im Contractionsstadium. Wie verhält es sich aber mit den im Übergangsstadium an fixirten Contractionswellen zu beobachtenden Streifen *J' + Z' + J'*?

Sind diese Streifen auch im Anfange und am Ende der lebenden Wellen zu sehen? Für die in dem früher beschriebenen Wellenspiele zu beobachtenden Wellen muss ich diese Frage verneinen.

Ich bin bei der mikroskopischen Beobachtung mit dem Auge zu keinem bestimmten Urtheile über die Streifenfolge im Anfange und im Ende lebender Wellen gekommen, nur den Eindruck hat man, dass dort weder das Bild des erschlafften, noch das des contrahirten Muskels zu sehen ist.

Eine sichere Entscheidung über die Art dieser Verschiedenheit wäre hier, wie ich glaube, nur durch photographische Momentaufnahmen zu erzielen.

Ein Verfahren für solche Aufnahmen lebender Contractionswellen liesse sich schon ersinnen. Allein es wären Einrichtungen und Apparate dazu nothwendig, welche meine Mittel übersteigen.

Ich will aber jetzt eine Erfahrung anführen, welche mich glauben lässt, dass die Streifenfolge *J' + Z' + J'* in den arimetabolen Schichten auch bei der lebenden Contraction auftritt.

Ich habe früher die wichtige Thatsache angeführt, dass man gelegentlich, während man ausgeschnittene überlebende Käfermuskeln ohne allen Zusatz unter dem Mikroskope beobachtet, auch die Anlegung sogenannter fixirter Contractionswellen verfolgen kann.

Dabei ereignet es sich aber, wie das auch früher beschrieben wurde, dass die letzten zur Anlegung einer fixirten Contractionswelle beitragenden lebenden Wellen sehr langsam sich fortpflanzen und schon in geringer Entfernung von ihrem Ausgangspunkte sehr beträchtlich an Höhe abnehmen.

Auch solche Wellen wiederholen sich bis zum Abbrechen des Vorganges noch einige Male und hier hat man Gelegenheit in dem Ende der Welle mit aller Deutlichkeit die Streifenfolge *J' + Z' + J'*, und zwar dunkle *J'* und helle *Z'* in den arimetabolen Schichten zu sehen, so wie dieselben Schichten gleich darauf, nachdem die Faser vollständig zur Ruhe gelangt ist, auch im Ende der fixirten Welle zu sehen sind.

VIII. Über die Erscheinungen der Doppelbrechung in quergestreiften Muskelfasern.

Wenn ich über die Erscheinungen der Doppelbrechung in quergestreiften Muskelfasern hier einiges Neue mittheilen kann, so ist das dem Umstande zuzuschreiben, dass ich erstens die Doppelbrechung nach einer neuen Methode untersuchte, und dass ich zweitens auch die gebräuchliche Methode der Untersuchung etwas modificirt habe.

1. Methoden.

Die neue Methode, deren ich mich bediente, beruht auf der Anwendung spectral zerlegten polarisirten Lichtes.

Ich habe zuerst eine für unsere Zwecke brauchbare Combination eines zusammengesetzten Mikroskopes mit einem Spectral- und einem Polarisationsapparate ausführen lassen und beschrieben.¹

Meine Anordnung wurde bald darauf von Abbe und Dippel modificirt,² und der Letztere hat der Vorrichtung, welche das spectral zerlegte polarisirte Licht liefert, den Namen: Spectropolarisator gegeben, welchen ich gerne acceptire.

Da, abgesehen von Dippel, welcher die Spectropolarisation in seinem Handbuche ausführlich behandelt³ und warm empfiehlt, bisher keine Untersuchung vorliegt, bei welcher die Methode gebraucht worden wäre, will ich bei derselben etwas verweilen.

Mein Spectropolarisator ist unter dem Objecttische des Mikroskopes angebracht und besteht, von unten nach oben gezählt, 1. aus dem polarisirenden Hartnack-Prazmowski'schen Prisma, 2. dem Spalte zwischen

¹ A. Rollett, Zeitschrift für Instrumentenkunde, 1881, S. 366.

² Dippel, Das Mikroskop, I. Theil, 2. Abth., S. 619. Zweite Aufl. Braunschweig 1882.

³ I. c. I. Theil, 3. Abth., S. 984. Zweite Aufl. Braunschweig 1883.

den s'Gravesand'schen Schneiden, mittelst einer Schraube stellbar, 3. der Collimatorlinse, 4. einem Prismensysteme für gerade Durchsicht, 5. der Projectionslinse mit kurzer Brennweite, dazu bestimmt, ein kleines Spectrum in die Ebene des auf dem Objecttische liegenden Objectes zu projectiren. Für die Einstellung auf verschiedene Objecte sind Prisma und Sammellinse vertical verschiebbar durch eine Einrichtung, welche mit den bei Immersionssystemen zur Veränderung des Abstandes der Linsen angebrachten übereinstimmt, 6. einem Gypsplättchen, am besten Roth I. Ordnung,¹ über der Projectionslinse. Als Analysator dient ein Hartnaek-Praxmowski'sches Prisma über dem Oculare.

Abbe und Dippel haben den Spectropolarisator mit Prismen für schiefe Durchsicht hergestellt. Er liegt horizontal unter dem Objecttische und besteht von links nach rechts gezählt: 1. aus dem Polarisator, 2. der Gypsplatte, 3. dem Spalte, 4. der Collimatorlinse, 5. den zwei aus vollständig weissem Flintglase hergestellten Prismen, 6. einem Scalenrohre zur Projection eines Angström'schen Massstabes über das Spectrum. In verticaler Richtung über dem zweiten Prisma befindet sich der in der Richtung der Axe des Mikroskopes liegende Ansatz für die Projectionslinsen (je nach Bedürfniss schwächere oder stärkere Mikroskopobjective). Der ganze Apparat ist vertical verschiebbar für die Einstellung des Spectrums in die Objectebene. Als Analysator dient das Analysatorocular von Abbe.

Wichtig ist für beide Apparate, dass sie horizontal verschiebbar sein müssen und zwar parallel dem in die Objectebene projectirten Spectrum, damit sich das letztere im Sehfelde innerhalb gewisser Grenzen hin und her schieben lässt. Bei Abbe-Dippel's Einrichtung wird diese Verschiebung besorgt durch eine gewöhnliche Mikrometerschraube. Bei meiner Einrichtung durch eine mit Trommeltheilung versehene Mikrometerschraube. Bei der Verschiebung müssen zuerst die Fraunhofer'schen Hauptlinien und durch Interpolation die übrigen Wellenlängen auf diese Trommeltheilung zurückgeführt werden.

Alle Versuche, welche man mit dem Spectropolarisator von Abbe und Dippel anstellen kann, lassen sich auch mit meinem Spectropolarisator ausführen.

Ich gebe aber gerne zu, dass die mechanisch complicirtere Einrichtung von Abbe und Dippel durch die auswechselbaren Projectionslinsen, den Angström'schen Massstab und das lichtstärkere Spectrum sehr grosse Vortheile bietet, so dass ich mich selbst jetzt meist nur des Abbe-Dippel'schen Spectropolarisators bediene.

Wer nicht die Lust verlieren will, mit diesen Instrumenten zu arbeiten, muss sich dieselben mit den entsprechenden Mikroskopen fix aufstellen und das Sonnenlicht mittelst eines Uhrwerksheliostaten² in das Instrument reflectiren.

Bei meiner Anordnung steht der Spiegel des Mikroskopes, unter einem Winkel von 45° geneigt, dem Spiegel des Heliostaten gegenüber.

Bei der Einrichtung von Abbe-Dippel lasse ich das Licht vom Heliostaten direct auf den Spalt fallen. Die Scale beleuchte ich mittelst einer kleinen Petroleumlampe.

Die grösste Sorgfalt hat man ferner darauf zu richten, dass alles Nebenlicht von den Instrumenten und dem auf dem Objecttische liegenden Objecte abgehalten wird, und ebenso muss das Auge des Beobachters gegen alles Nebenlicht sorgfältig geschützt werden.

Die beschriebenen Theile des Spectropolarisators und der Analysator müssen für unsere Versuche so zu einander orientirt werden, wie es das Schema Fig. 13, Taf. IV angibt. *SS* Richtung des Spaltes, *PP* Schwingungsrichtung des Polarisators, *AA* Schwingungsrichtung des Analysators, *EE* Schwingungsrichtung des stärker gebrochenen Strahles in der Gypsplatte (erste Mittellinie, grösste Elasticitätsaxe des Gypses),

¹ Siehe darüber: A. Rollett, Zeitschr. f. Instrumentenkunde, 1881, S. 372.

² Es genügt der verhältnissmässig einfache und billige von Schmidt und Hänseh in Berlin construirte Uhrwerksheliostat von Johnston (vergl. Löwenherz, Bericht üb. d. wissenschaftl. Instrumente auf der Berliner Gewerbeausstellung 1879. Berlin 1880, S. 402). Ich muss diesem Instrumente nach dem vielfachen Gebrauche, welchen ich für die angeführten Zwecke davon machte, grosses Lob spenden.

OO Schwingungsrichtung des schwächer gebrochenen Strahles in der Gypsplatte (zweite Mittellinie, kleinste Elasticitätsaxe des Gypses).

Man sieht bei dieser Anordnung in dem im Sehfelde des Mikroskopes erscheinenden Spectrum, welches die Fraunhofer'schen Hauptlinien scharf und deutlich erkennen lassen muss, einen dunklen Interferenzstreifen, dessen Mitte je nach der Nuance des Gypsplättchens auf die Wellenlängen 0.000490—0.000545 mm fällt.¹ Diese Wellenlängen sind die Grenzen der Farbenbereiche Roth I. Ordnung und Purpur II. Ordnung (Roth I. Ordnung der käuflichen Gypsplättchen).²

Die resultierende Intensität des aus dem Analysator austretenden Lichtes ist unter den von uns angeführten Bedingungen, wenn man von dem Lichtverluste an den Oberflächen absieht, für jede bestimmte Wellenlänge

$$R^2 = r^2 \sin^2 \frac{\pi}{\lambda} d(\gamma - \alpha), \quad (1)$$

worin r^2 die Intensität des einfallenden Lichtes, λ die Wellenlänge, d die Dicke der Gypsplatte, γ den grössten und α den kleinsten Hauptbrechungsquotienten des Gypses für die bestimmten Wellenlängen bedeuten.

Der dunkle Interferenzstreifen erscheint in jener Spectralregion, für welche die Bedingung

$$d = 2(n-1) \frac{\lambda}{(\gamma - \alpha)} \quad (2)$$

erfüllt ist. n bedeutet in dieser Gleichung die Ordnungszahl des Interferenzstreifens, und hat für die Farbenbereiche der käuflichen Gypsplättchen Roth I. Ordnung den Werth 2.³

Im Allgemeinen wird die Untersuchung im prismatisch zerlegten polarisirten Lichte zu histologischen Zwecken in der folgenden Weise ausgenützt:

Das Object wird so ins Schfeld gelagert, dass es auf den Interferenzstreifen zu liegen kommt. Ist das Object einfach brechend, dann bleibt es beim Drehen in allen Azimuthen über dem Interferenzstreifen dunkel. Ist es doppelt brechend, so gibt es für dasselbe zwei Stellungen, in welchen es im Maximum in der durch den Interferenzstreifen ausgelöschten Spectralfarbe leuchtet. Die eine Stellung ist jene, in welcher die grössere Elasticitätsaxe der Gypsplatte mit der grösseren Elasticitätsaxe des doppelbrechenden Objectes und die kleinere Elasticitätsaxe im Gyps mit der kleineren im Objecte zusammenfällt (das Object wirkt als Verdickung der Gypsplatte). Die zweite Stellung ist jene, wo die grössere Elasticitätsaxe im Gyps mit der kleineren im Objecte und die kleinere im Gyps mit der grösseren im Object zusammenfällt (das Object wirkt als Verdünnung der Gypsplatte). Ob nun die Additions- oder die Subtractionslage vorhanden ist, kann leicht entschieden werden, wenn man das Spectrum — und dazu dient die beschriebene Horizontalverschiebung — unter dem festliegenden Objecte verschiebt. Man findet dann im ersteren Falle gegen das rothe Ende hin eine Spectralregion, in welcher das doppelbrechende Object dunkel auf hellem Grunde erscheint, für den zweiten Fall aber eine solche Spectralregion gegen das violette Ende hin, weil mit zu- oder abnehmender Dicke der

¹ Zur Orientirung setzen wir die Wellenlängen der Fraunhofer'schen Hauptlinien im Milliontel-Millimeter nach Angström, Recherches sur le spectre solaire — und Atlas: Spectre normal du soleil. Upsal 1868 hierher:

G	0.000431
F	0.000486
E	0.000527
D	0.000589
C	0.000656
B	0.000687.

² Vergl. darüber A. Rollett, Über die Farben, welche in den Newton'schen Ringsystemen aufeinanderfolgen. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch. in Wien, Bd. LXXVII, Abth. III, 1878, S. 177.

³ Vergl. hierüber A. Rollett, Über die Bedeutung von Newton's Construction der Farbenordnungen dünner Blättchen für die Spectralanalyse der Interferenzfarben. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch. in Wien, Bd. LXXXV, Abth. III, 1877, S. 173 — und: Über die Farben, welche in den Newton'schen Ringsystemen aufeinanderfolgen, I. c. Bd. LXXXVII, S. 180.

Krystallplatte der Werth von λ in der Gleichung (2) sich ändert. Mit zunehmender Dicke wandern die dunklen Interferenzstreifen im Spectrum vom violetten zum rothen Ende hin, mit abnehmender Dicke in der umgekehrten Richtung. Oft empfiehlt es sich auch, das Object in bestimmter Orientirung liegen zu lassen, dafür aber die Gypsplatte zu drehen. Dann tritt der eine Fall auf, wenn die grössere, der andere Fall, wenn die kleinere Elasticitätsaxe des Gypses in die Richtung des Spaltes fällt. Die Horizontalverschiebung dient dann wieder zur Ermittlung der Additions- oder Subtractionslage.

Das beschriebene Verfahren führt also zur Bestimmung der Lage und der relativen Grösse der Elasticitätsaxen doppeltbrechender Substanzen.

Es können aber auch bei gleicher Dicke und bekanntem Charakter der Doppelbrechung verschiedene doppelt lichtbrechende Substanzen auf den Grad ihrer Doppelbrechung verglichen werden. Substanzen, für welche die Differenz der Brechungsquotienten *cacteris paribus* grösser ist, werden die Interferenzstreifen weiter gegen das rothe oder violette Ende verschieben, als Substanzen, für welche die Differenz der Brechungsquotienten kleiner ist.

Aus den vorausgehenden Mittheilungen ergibt sich, dass die Untersuchung mittelst des Spectropolarisators in mehr als einer Hinsicht überlegen ist der Untersuchung mit dem gewöhnlichen Polarisationsmikroskope, bei welcher das Steigen und Sinken der Interferenzfarben in der Reihe der Newton'schen Farben mit blossen Auge beurtheilt wird.

Der Untersuchung mittelst des Spectropolarisators ist aber eine Grenze gesetzt, über welche die Untersuchung mittelst des gewöhnlichen Polarisationsmikroskopes hinausreicht.

Die stärkste Vergrösserung, mit welcher man bei Anwendung des Spectropolarisators noch hinreichendes Licht bekommt, ist Zeiss Obj. *E*, Ocular 2.

Eine solche Grenze existirt für die Untersuchung mit dem gewöhnlichen Polarisationsmikroskope nicht. Man empfiehlt zwar auch für diese schwache und mittlere Vergrösserungen. Man kann aber auch die stärksten Vergrösserungen noch anwenden, wenn man nur für genügende Stärke des einfallenden Lichtes sorgt. Für gewisse Zwecke hat sich schon Engelmann¹ eines Immersionssystems *L* von Zeiss unter Anwendung des Abbe'schen Beleuchtungsapparates und Lampenlichtes zur Beobachtung von Muskelfasern auf Gypsgrund, Roth I. Ordnung, zwischen gekreuzten Nicol'schen Prismen bedient. Die Verwendbarkeit solcher starker Vergrösserungen und die Schwierigkeiten, welche das mit dem Spectropolarisator verbundene Mikroskop der Orientirung gewisser Objecte entgegengesetzt, werden uns später veranlassen, auch das nur mit Polarisator und Analysator ausgestattete Polarisationsmikroskop für die Untersuchung der Muskeln heranzuziehen. Ich habe aber eine etwas andere Einrichtung desselben getroffen, als die, welche man gewöhnlich vorfindet. Sie hat mir sehr gute Dienste geleistet. Darum möchte ich sie hier kurz beschreiben und glaube, dass sie auch ohne Abbildung verständlich sein wird. Der Polarisator besteht aus zwei unmittelbar hinter einander liegenden Nicol'schen Prismen, von welchen das obere fest mit dem Abbe'schen Beleuchtungsapparate des Mikroskopes und eventuell mit einer gut orientirten Gypsplatte verbunden ist, das untere dagegen um die verticale Axe drehbar ist. Diese Einrichtung dient dazu, die Intensität des einfallenden Lichtes so abzustufen, wie man sie braucht. Die volle Intensität erhält man bei parallelen Nicols. Man kann dann als einfallendes Licht das Licht von der unmittelbar an die Sonne grenzenden Stelle des Himmels nehmen, und durch Drehung des unteren Prismas des Polarisators die richtige Beleuchtung herstellen.

Der Analysator befindet sich an einem besonderen Stative über dem Oculare, ist um seine Axe drehbar und so an seinem Stative befestigt, dass er mittelst eines Armes vom Ocular weg und wieder in richtiger Orientirung über das Ocular hingeführt werden kann. Es liesse sich der Analysatorträger gewiss auch leicht am Stative des Mikroskopes selbst so anbringen, dass er angesteckt und wieder entfernt werden könnte, je nach Bedarf.

¹ Über Bau, Contraction und Innervation der quergestreiften Muskelfasern. Separatabdr. d. internat. med. Congresses in Kopenhagen, 1884, S. 5.

Die besprochene Einrichtung ist getroffen, erstens, dass man rasch hinter einander bei einer bestimmten Einstellung das Bild bei gewöhnlicher Beleuchtung mit den Erscheinungen im polarisirten Lichte vergleichen kann; zweitens ermöglicht diese Einrichtung aber auch, dass man bei Mikroskopen, welche einen um die optische Axe drehbaren Objecttisch und Tubus besitzen, diese Drehung für die Einstellung des Objectes in verschiedene Azimuthe benützen kann, was allen anderen zu diesem Zwecke getroffenen Einrichtungen wegen der besseren Centrirung vorzuziehen ist.

Ich habe mittelst dieser Einrichtungen Muskelfasern auf Gypsgrund mit den stärksten Objectiven bis zu den starken homogenen Immersionen in Additions- und Subtractionslage und dasselbe Object, ohne seine Lage zu ändern, wieder im gemeinen Lichte und so abwechselnd untersucht.

Ich habe die beschriebene Einrichtung als so nützlich befunden, dass ich vorschlagen möchte, in Zukunft die Polarisationsapparate für die Mikroskope nach den angeführten Grundsätzen zu bauen.

2. Untersuchung der erschlafften Muskelfaser.

Jetzt soll zuerst über die Untersuchungen der Muskeln mittelst des Spectropolarisators berichtet werden.

Am einfachsten gestaltet sich die Untersuchung von Muskeln, welche man in Alkohol ertränkten Thieren entnimmt, und zwar sollen dabei vorerst nur erschlaffte Muskelfasern in Betracht kommen.

Eine möglichst isolirte Muskelfaser wird im Sehfelde über dem dunklen Interferenzstreifen so orientirt, dass ihre Längsaxe mit der Richtung $ES-ES$, Fig. 13, zusammenfällt. Sie liegt dann parallel dem Spalte des Spectroskopes und in der Additionslage über der Gypsplatte. Es ist das die Anordnung, in welcher ich die Versuche in der Regel gemacht habe.

Die Subtractionslage könnte man nun für die Muskelfaser in zweierlei Weise aus der früheren Anordnung herbeiführen. Erstens dadurch, dass man die Muskelfaser um 90° dreht, so dass sie senkrecht auf der Richtung des Spaltes läge und ihre Axe mit OO , Fig. 13, zusammenfiele, das empfiehlt sich aber aus Gründen, die sich von selbst ergeben werden, nicht. Zweitens könnte die Subtractionslage aber auch dadurch herbeigeführt werden, dass man die Muskelfaser parallel dem Spalte liegen lässt, aber die Gypsplatte dreht, so dass nicht die Richtung der grössten, sondern die Richtung der kleinsten Elasticitätsaxe im Gypse OO mit der Richtung des Spaltes SS (Fig. 13) zusammenfällt. Das Letztere soll immer geschehen, wenn man in der Subtractionslage untersuchen will. Kurz die Muskelfaser soll immer mit ihrer Längsaxe parallel der Richtung des Spaltes orientirt sein.

Orientirt man Muskelfaser und Gypsplatte, sowie es dem ersten Falle entspricht, dann erhält man im Mikroskope Bilder, wie sie in Fig. 14 und 15 dargestellt sind. Man erblickt dort das Spectrum mit dem Angström'schen Massstabe und den Fraunhofer'schen Hauptlinien zwischen den Wellenlängen von 0.000480 bis 0.000580 mm.

Die Mitte des dunklen Interferenzstreifens, welcher dem Roth I. Ordnung des Gypsplättchens entspricht, fällt mit der Wellenlänge 0.000500 mm zusammen.

Man sieht in Fig. 14 über dem dunklen Interferenzstreifen eine Muskelfaser mit der Streifenfolge Q (mit h) $+J+Z+J+Q$ (mit h) $+J+Z+J$ n. s. f., in Fig. 15 über dem dunklen Interferenzstreifen eine Muskelfaser mit der reicheren Streifenfolge Q (mit h) $+J+N+E+Z+E+N+J+Q$ (mit h) $+J+N+E+Z$ n. s. f.

Von den in die anderen Spectralregionen gegen das rothe Ende hin eingezeichneten Bildern muss vorläufig abgesehen werden, wir werden später ihre Bedeutung erfahren.

An der Faser Fig. 14 sieht man die Streifen Q mit Ausnahme von h und die Streifen Z in dem durch den Interferenzstreifen ausgelöschten Lichte leuchten, während die Streifen J und der Streifen h in Mitte von Q dunkel erscheinen. Q und Z sind also doppelt brechend, h und J einfach brechend.

An der Faser Fig. 15 sieht man wieder die Streifen Q mit Ausnahme von h , ferner die Streifen N und die Streifen Z in der durch den Interferenzstreifen ausgelöschten Spectralfarbe leuchten, während der Streifen h in Mitte von Q und die Streifen J und E dunkel erscheinen. Es sind also auch die Streifen N doppelt brechend und die Streifen E einfach brechend wie die Streifen J .

Das waren vorerst die Bilder, welche man mittelst des Spectropolarisators zu sehen bekommt, wenn man die Muskelfaser in der angegebenen Weise über dem dunklen Interferenzstreifen im Schilde des Mikroskopes orientirt. Die Erscheinungen sind von solcher Schärfe und Klarheit, dass ihre Beurtheilung nicht die geringste Schwierigkeit bereitet.

Zu schwierigeren Fragen wollen wir jetzt übergelien, und für diese kommen die in Fig. 14 und 15 in andere Spectralregionen eingezeichneten Muskelbilder in Betracht. Da wir die Muskelfaser in der Additions-lage über der Gypsplatte liegen haben, muss es gegen das rothe Ende hin eine Spectralregion geben, wo die im Interferenzstreifen leuchtenden Theile der Muskelfaser dunkel auf hellem Grunde erscheinen.

Diese Spectralregion muss mittelst der Horizontalverschiebung des Spectrums unter der festliegenden Muskelfaser aufgesucht werden.

Wenn wir nun solche Versuche machen, so finden wir, dass schon eine geringe Verschiebung des Spectrums genügt, um die in dem Interferenzstreifen leuchtenden *Z* und *N* zu verdunkeln, dass aber erst bei einer grösseren Verschiebung die *Q* verdunkelt werden.

In dem einen unserer Fälle, Fig. 14, sind die *Z* dunkel, wenn die Wellenlänge 0.000528 mm unter der Mitte der Muskelfaser liegt, während die *Q* dunkel erscheinen, wenn die Wellenlänge 0.000565 mm unter der Mitte der Muskelfaser liegt.

In dem anderen Falle, Fig. 15, erscheinen die *Z* und *N* dunkel, wenn unter der Mitte der Muskelfaser die Wellenlänge 0.000522 mm liegt, während die *Q* dunkel erscheinen, wenn die Wellenlänge 0.000548 mm unter der Mitte der Muskelfaser liegt.

In den Figuren 14 und 15 sind nun die Bilder derselben Faser, welche im Interferenzstreifen gezeichnet ist, der Einfachheit halber in dasselbe Spectrum eingezeichnet, dort wo die Streifen *Z* und die Streifen *Z* und *N* und dort, wo die Streifen *Q* dunkel erscheinen.

Eigentlich sollten in Fig. 14 und 15 je drei Spectren von Roth I. Ordnung gezeichnet sein. Eines mit der Muskelfaser im Interferenzstreifen, eines mit der Muskelfaser in der Spectralregion, wo die *Z* und die *Z* und *N* dunkel erscheinen und eines mit der Muskelfaser in der Spectralregion, wo die *Q* dunkel erscheinen, wenn immer das Spectrum und das Muskelbild allein dargestellt sein sollte, welches man in jedem der drei Fälle im Mikroskope sieht.

Ich glaube damit unsere Bilder Fig. 14 und 15 völlig verständlich gemacht zu haben, so dass ich später ein Verzeichniss einiger Beobachtungen folgen lassen kann, welche ich in derselben Weise an verschiedenen Käfermuskeln angestellt habe. Es soll aber in diese Zusammenstellung auch gleich die Farbe eingesetzt werden, welche bei Auslöschung der angegebenen Wellenlänge durch den Interferenzstreifen 2 nach meinen Untersuchungen über die Farben, welche in den Newton'schen Ringsystemen aufeinanderfolgen, sich ergeben.

Die Einstellung des Spectrums, so dass *Q* am tiefsten dunkel erscheint, ist in der Regel nicht schwer auszuführen. Man schiebt dabei das Spectrum langsam unter der Muskelfaser hin, bis die *Q* anfangen, sich zu verdunkeln, dann geht man sehr vorsichtig weiter, bis dieselben vollständig schwarz aussehen, dann noch etwas über diese Stellung hinaus, so dass sie wieder anfangen heller zu werden, dann wieder zurück u. s. w., um das Maximum der Dunkelheit richtig abzapassen. Man soll nämlich auf die Mitte¹ des dunklen Interferenzstreifens, welcher der Gypsplatte + *Q* entspricht, einstellen.

In ähnlicher Weise, aber viel schwieriger, findet man, dass *Z* und *N* schon bei einer geringeren Verschiebung des Spectrums im Maximum dunkel werden. Man hat sich aber hier der Einstellung immer sehr genau zu versichern und muss sich in Acht nehmen, dass man nicht Contouren für verdunkelte Streifen hält.

Ob in Bezug auf *Z* und *N* ein Unterschied der ausgelöschten Wellenlänge besteht, ist nicht sicher anzugeben. Immer ist derselbe so gering, dass man im Zweifel bleibt, ob, wie es manchmal scheinen will, *Z* noch etwas früher ganz dunkel wird als *N*.

Es folgt nun die erwähnte Zusammenstellung der ausgelöschten λ und der entsprechenden Farben.

¹ Vergl. A. Rollett, Über die Farben u. s. w. I. c. p. 201.

Ausgelöschte λ für die Gypsplatte	Farbenbereich	Ausgelöschte λ für die Gypsplatte + Z oder + N	Farbenbereich	Ausgelöschte λ für die Gypsplatte + Q	Farbenbereich	Thier, von welchem die Muskelfaser herrührt
0·000500	Roth I. Ord.	0·000528	Purpur II. Ord.	0·000565	Indigo II. Ord.	<i>Helops lanipes</i> , Fig. 14
"	"	0·000522	"	0·000548	Violett "	<i>Staphylinus caesareus</i> , Fig. 15
"	"	0·000526	"	0·000571	Indigo "	<i>Pterostichus transversalis</i>
"	"	0·000520	"	0·000565	"	<i>Hister quadrimaculatus</i>
"	"	0·000525	"	0·000560	Violett II. Ord.	<i>Spondylis buprestoides</i>
"	"	0·000520	"	0·000550	"	<i>Dorcus parallelopipedus</i>
"	"	0·000532	"	0·000570	Indigo II. Ord.	<i>Zabrus gibbus</i>
"	"	0·000536	"	0·000570	"	"
"	"	0·000528	"	0·000562	Violett II. Ord.	"
"	"	0·000538	"	0·000576	Indigo "	"
"	"	0·000540	"	0·000580	"	"
"	"	0·000532	"	0·000566	"	"
"	"	0·000542	"	0·000580	"	<i>Brachycerus</i>
"	"	0·000531	"	0·000560	Violett II. Ord.	<i>Dyticus marginalis</i>
"	"	0·000540	"	0·000569	Indigo "	<i>Nebria picicornis</i>
"	"	0·000520	"	0·000540	Purpur "	<i>Anchomenus angusticollis</i>
"	"	0·000541	"	0·000570	Indigo "	<i>Phosphuga atrata</i>

Welche Folgerungen sollen wir nun aus dem Verhalten der Schichten Q einerseits und der Schichten Z und N andererseits im spectral zerlegten polarisirten Lichte ziehen?

Da müssen wir vor Allem daran festhalten, dass es uns durch Beobachtung des Scheibenzерfalles der Muskelfasern in Alkohol und durch die Prüfung der Wirkung von Säuren und von Imprägnationen gelungen ist, darzuthun, dass eine substantielle Verschiedenheit von Q einerseits und Z und N andererseits besteht, und dass es darnu nicht auffallend sein kann, wenn diese Schichten eine andere Differenz der Brechungsquotienten besitzen.

Andererseits weisen unsere Beobachtungen über die Muskelsäulehen nach, dass die die Schichten Q zusammensetzenden Glieder der Muskelsäulehen und die die Schichten Z und N zusammensetzenden Glieder der Muskelsäulehen in der Regel in Bezug auf ihren Querschnitt nicht von einander differiren.

Wir werden also aus unseren Beobachtungen den Schluss ziehen, dass die Z und N aus einer schwächer doppelbrechenden Substanz gebildet sind als die Q.

Dass die Streifen Z und N auf Gypsgrund sich ähnlich verhalten wie die Streifen Q weiss man, seit Brücke¹ die Streifen Z und N an Insectenmuskeln zuerst beobachtete. Freilich hat Brücke die schwächere Doppelbrechung dieser Streifen nicht beachtet und diesen Streifen dadurch, dass er sie als verschiedene Anordnungen von Gruppen seiner hypothetischen Disdiaklasten in eine Linie mit den Streifen Q stellte, eine Deutung gegeben, welche von den späteren Untersuchern nicht festgehalten werden konnte. Aber das Verhalten der Streifen Z und N im polarisirten Lichte, welches Brücke beobachtete, schliesst, wie wir schon an einem anderen Orte anführten,² die Deutung aus, welche einst Retzius³ dem Streifen Z zu geben suchte und an welche sich Kühne's⁴ Vermuthung, dass die Streifen N seiner Glia angehören, anschliesst. Auf Gypsgrund zwischen gekreuzten Nicol'schen Prismen erscheinen gleichzeitig Z, N und Q in steigender, oder nach einer Drehung um 90°, alle gleichzeitig in sinkender Farbe.

Würde das für Q durch die positiv einaxigen Glieder Q der Muskelsäulehen, für Z und N aber nicht durch positiv einaxige Glieder Z und N der Muskelsäulehen, sondern durch die Quersaden- oder Glianetze

¹ Denkschriften der kais. Akademie der Wissenschaften in Wien, Bd. XV, 1858, S. 69.

² L. e. Bd. II, 1886, S. 51.

³ Biologische Untersuchungen, 1881, S. 15.

⁴ Verhandlungen des naturf. med. Vereins zu Heidelberg, Nr. 7, Bd. III, 1884, S. 241.

bedingt sein, dann müsste man entweder annehmen, dass die Faden der Fadennetze positiv sind und die Axe der Doppelbrechung in die Richtung der Längensaxe der Muskelfaser fällt, also senkrecht steht auf der Längensaxe der die Netze zusammensetzenden Faden, was allen unseren Erfahrungen über die Doppelbrechung der Fasern widerspricht; oder man müsste annehmen, dass die Axe der doppelten Brechung in die Richtung von Längensaxe der die Netze zusammensetzenden Faden, also senkrecht auf die Längensaxe der Muskelfaser fällt, und die Faden negativ doppelbrechend sind, dann müssten die Fadennetze aber nicht nur von der Seite her gesehen, sondern auch von der Fläche her gesehen doppelbrechend erscheinen.

Licht, welches parallel der Längensaxe der Muskelfasern einfällt, wird aber einfach gebrochen. Der Querschnitt der Muskelfasern bleibt zwischen gekreuzten Nicols in allen seinen Theilen, in allen Azimuthen dunkel und ändert auf Gypsgrund in allen seinen Theilen die Farbe des Grundes nicht.

Dass die Streifen *Z* und *N* schwächer doppelbrechend sind, als die Streifen *Q*, hat zuerst Engelmann¹ hervorgehoben, hauptsächlich auf Grund ihres Verhaltens im dunklen Sehfeld zwischen gekreuzten Nicol'schen Prismen.

Von den *Z* sagt er, dass sie die Farbe des Gypsgrundes in derselben Weise ändern, wie die *Q*; von den *N* sagt er, dass sie Farbenercheinungen im Sinne einer Positivität der Doppelbrechung hervorbrachten.

Wir haben früher für die Additionslage von verschiedenen Muskelfasern auf Grund von Untersuchungen mittelst des Spectropolarisators die von Gypsgrund *+Z* und von Gypsgrund *+N* ausgelöschte Wellenlänge verglichen mit der von Gypsgrund *+Q* ausgelöschten Wellenlänge, wenn als Gypsgrund Roth I. Ordnung $\left(\frac{500(2)}{0}\right)^2$ angewendet wird. In der betreffenden Tabelle haben wir aber auch zugleich angemerkt das Farbenspectrum, in welches nach unseren Untersuchungen über die Interferenzfarbenscale dann die durch *Z* und durch *N* und die durch *Q* geänderte Farbe fällt. Darnach ergibt sich für *Z* und *N* ein Steigen der Farbe bis nach Purpur II. Ordnung, dagegen für *Q* ein Steigen der Farbe bis Purpur II. Ordnung oder Violett II. Ordnung oder Indigo II. Ordnung.

Solche Differenzen von *Z* und *N* einerseits und von *Q* andererseits sind schon bei der gewöhnlichen Untersuchung im polarisirten Lichte auf Gypsgrund erkennbar und vergleicht man einmal mit Aufmerksamkeit, so sieht man sie auch trotz der nicht zu vernachlässigenden Contrastwirkung der dominirenden Farbe Roth I. Ordnung, welche sich auf die Farben von *Z* und *N* und *Q* in der Weise äussert, als ob denselben das Complement von Roth, nämlich Blaugrün beigemischt wäre.³ Hat man sich einmal von diesem Verhalten der Farben bei der Additionslage überzeugt und stellt dann die Subtractionslage her, dann fällt es auf den ersten Blick auf, dass in der Subtractionslage Unterschiede in der Farbe von *Z* und *N* und von *Q* weit weniger hervortreten. Das ist aber wieder bei genauerer Betrachtung ganz verständlich. Die den steigenden Farben Purpur II. Ordnung bis Violett II. Ordnung bis Indigo II. Ordnung entsprechenden sinkenden Farben fallen nämlich alle an die Grenze von Orange und Branngelb I. Ordnung und in das breite Bereich der letzteren Farbe.

Für die steigenden Farben besteht eine grössere Unterschiedsempfindlichkeit, diese wird nur durch den Contrast etwas beeinträchtigt; für die sinkenden Farben ist die Unterschiedsempfindlichkeit viel geringer und daher kommt es, dass man gewöhnlich angegeben findet, dass *Z* und *N* und *Q* die Farbe des Gypsgrundes in der gleichen Weise ändern, was nicht immer richtig ist.

Ich habe in dem Abschnitte VII 1. die Schwierigkeiten auseinandergesetzt, welche die Beobachtung von *Z* und *N* an ganz frischen Muskeln schon im gemeinen Lichte mit sich bringt; diese Schwierigkeiten sind begreiflicher Weise noch viel grössere bei der Untersuchung im polarisirten Lichte und es fordert die grösste Ausdauer, wenn man hier und da einmal ein Präparat erhalten will, in welchem man *Z* und *N* mit genügender Sicherheit zu untersuchen im Stande ist.

¹ Pflüger's Archiv, Bd. VII, S. 43 und 52.

² Siehe über diese Bezeichnung eines bestimmten Roth I. A. Rollett, Über die Farben, welche in den Newton'schen Ringsystemen aufeinanderfolgen, l. c. S. 217.

³ Vergl. A. Rollett, Über die Änderung der Farben durch den Contrast. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch. in Wien, Bd. LV, Abth. II, 1867, S. 344.

Man muss oft viele Präparate anfertigen und jedes einzelne lange absuchen, bis man eine freiliegende einzelne Faser findet, welche gerade ausgestreckt liegt, und nur solche sind für unsere Untersuchungen brauchbar.

Mir gelang es von *Dyticus*, *Hydrophilus* und von *Zabrus gibbus* einige Male ganz ohne Zusatz frische Fasern aufzupräparieren, welche den Anforderungen entsprechen und ich habe für diese Fasern in der Additionslage auf Gyps Roth I. Ordnung $\left(\frac{500(2)}{0}\right)$ als ausgelöschte Wellenlängen verzeichnet 0·000538 mm für Z, 0·000569 mm für Q; 0·000521 mm für Z, 0·000543 mm für Q; 0·000532 mm für Z, 0·000563 mm für Q. Auch die Beobachtungen, welche man an Z, N und Q auf Gypsgrund zwischen gekreuzten Nicol'schen Prismen machen kann, entsprechen den Beobachtungen an Alkoholmuskeln.

Auffallend war mir immer schon die starke Doppelbrechung ganz frischer Muskelfasern und wie wenig die Behandlung der Fasern mit Alkohol die Farben ändert, welche die Muskelfasern in der Additions- oder Subtractionslage auf Gypsgrund zeigen. Es soll darum hier angemerkt werden, dass ich zwei Versuche an *Dyticus*-Muskeln verzeichnet habe, die in folgender Weise angestellt waren. Die Muskelfasern lagen in Additionslage über Gyps Roth I. Ordnung $\left(\frac{500(2)}{0}\right)$ im ganz frischen Zustande ohne Zusatz, zeigten aber keine Bewegungsercheinungen, Z und Q waren völlig deutlich zu sehen und war für Z die ausgelöschte Wellenlänge 0·000540 mm, für Q die ausgelöschte Wellenlänge 0·000569 mm, im zweiten Falle 0·000532 mm für Z, 0·000564 mm für Q.

Ich führte nun den Präparaten durch fortgesetzte Drainage anfangs 93% tigen Alkohol, später absoluten Alkohol zu und schliesslich Origanumöl, die Muskeln wurden durch das letztere vollständig aufgehell und als ich nun wieder Z und Q mittelst des Spectropolarisators, über welchem alle Präparate, während aller genannten Procedures liegen blieben, untersuchte, fand ich für Z und für Q die ausgelöschten Wellenlängen unverändert. Ich kann nicht annehmen, dass das ein blosser Zufall war, bin aber nicht mehr dazu gekommen, solche ungewöhnlich zeitraubende und schwierige Versuche wieder auszuführen.

3. Untersuchung fixirter Contractionswellen im polarisirten Lichte.

Wir wollen auch die Untersuchung der contrahirten Muskelfasern im polarisirten Lichte beginnen mit Muskelfasern, welche in Alkohol ertränkten Thieren entnommen wurden, und an welchen sich sogenannte fixirte Contractionswellen befinden.

Es ist auffallend, dass man der Thatsache so wenig Beachtung geschenkt hat, dass solche Muskelfasern auf Gypsgrund in der Additions- und Subtractionslage betrachtet, mit ihren contrahirten Partien keine auffallend andere Farbenänderung hervorrufen als mit ihren erschlafften Partien.

Engelmann, der seine schon erwähnten mikrometrischen Messungen im polarisirten Lichte bei sehr starken Vergrösserungen ausführte und dabei ganz direct in der Lage war, die Q des erschlafften und die Q' des contrahirten Muskels zu vergleichen, führt ganz im Allgemeinen an, dass die doppeltbrechenden Scheiben auf dem rothen Grunde in den zwei bekannten Orientirungen einmal blau, dann gelb erscheinen, ohne in irgend einer Weise anzudeuten, dass es auffallend sei, dass die dicken Scheiben des contrahirten Muskels die Farbe des Grundes in derselben Weise ändern, wie die dünnen Scheiben des erschlafften Muskels.

Nach den lange Zeit massgebenden Auseinandersetzungen über das Verhalten der Doppelbrechung der Muskelfasern bei der Contraction hätte man aber in den contrahirten Partien der Muskelfasern ein viel höheres Steigen der Farbe und auch ein viel tieferes Sinken der Farbe zu erwarten gehabt, als in den erschlafften Partien der Faser.

Man kommt manehmal in die Lage zu beobachten, welche gewaltige Änderung der Farbe an den Muskelfasern in Folge Verdickung durch Übereinanderlagerung eintritt, im Vergleiche mit der unmerklichen Änderung der Farbe, die in Folge Verdickung durch Contraction entsteht.

Ein ausgezeichnete solcher Fall wurde von mir an Muskelfasern von *Prionus coriaceus* beobachtet. Er ist in Fig. 16 skizzirt. Zwei mit Contractionswellen besetzte Muskelfasern liegen mit ihren erschlafften Partien

so aneinander, dass sie eine kleine Strecke eine von der andern gedeckt erscheinen. Sie sind auf Gypsgrund Roth I. Ordnung so orientirt, dass sie von dem Azimuth für die Additionslage, siehe die Richtung der Pfeile, mit ihrer Längsaxe um ein Geringes, ungefähr gleichweit, nach entgegengesetzten Richtungen abweichen. Dabei zeigt sich die Farbe in beiden Fasern sowohl in den Q der erschlafften, als in den Q' der contrahirten Theile gestiegen auf Indigo II. Ordnung. Dagegen ist die Farbe in den übereinanderliegenden Partien der erschlafften Fasern gestiegen auf Gelbgrün II. Ordnung.

Wurde nun das Präparat um 90° gedreht, so zeigte sich die Farbe in den erschlafften und contrahirten Theilen beider Fasern gesunken auf Braungelb I. Ordnung. In den übereinandergreifenden Partien der erschlafften Theile beider Fasern aber gesunken auf Lavendelgrün I. Ordnung. Überhaupt wird man sehen, dass, wenn Muskelfasern in einem Präparate noch je zwei sich deckend übereinanderliegen, in der Regel auf Gypsgrund Roth I. Ordnung die Farbe auf Grüngelb bis Gelb II. Ordnung steigt und auf heller und dunkler Lavendelgrün I. Ordnung sinkt, während die einzelnen Fasern Steigen auf Indigo II. Ordnung und Sinken auf Braungelb I. Ordnung zeigen. Dagegen zeigen sehr hohe Contractionswellen im Vergleiche mit den erschlafften Theilen der Faser keine oder nur unbedeutende Abweichungen im Sinne steigender oder sinkender Farben in der Additions- und Subtractionslage.

Diese Erscheinungen lassen nur die Deutung zu, dass in contrahirten Muskelfasern von Alkoholpräparaten die Farbe Steigerung, welche mit der Verdickung der Faser einhergehen sollte, compensirt ist durch eine Abnahme der Differenz der Brechungsquotienten. Mit dem Spectropolarisator ist diese Erscheinung an fixirten Contractionswellen sehr gut zu verfolgen, ja wir erhalten mittelst desselben noch weiter gehende Aufschlüsse.

Bringen wir bei der früher beschriebenen Anordnung Muskelfasern, welche mit Contractionswellen besetzt sind, über den dunklen Interferenzstreifen, so leuchten im contrahirten Theile die Streifen Q' in der durch den Interferenzstreifen ausgelöschten Farbe; die Streifen C erscheinen völlig dunkel. Die letzteren sind also einfach brechend. Sucht man jetzt durch Verschieben des Spectrums unter der festliegenden Muskelfaser die Wellenlänge, welche von Gypsgrund $+Q'$ ausgelöscht wird, so findet man dieselbe in einer Spectralregion näher dem rothen Ende, welche jener entsprechend ist, in welcher auch die Q dunkel erscheinen oder die Verdunklung der Q' tritt noch etwas früher ein als die Verdunklung von Q , oder die Verdunklung von Q' geht jener von Q sogar ganz merklich voraus.

Ich bringe nachfolgend ein Verzeichniss (s. die folgende Seite) für eine Reihe von Muskelfasern von den durch die Q der erschlafften und die Q' der contrahirten Muskelfasern ausgelöschten Wellenlängen, wenn die Muskelfasern auf einer Gypsplatte Roth I. Ordnung $\left(\frac{500}{0} (2)\right)$ in Additionslage sich befanden.

Zu solchen Versuchen sollen möglichst lange fixirte Wellen, welche sehr regelmässig gestaltet sind, ausgewählt werden und soll die ausgelöschte Wellenlänge für Q an einer vom grössten Durchmesser der Welle möglichst weit entfernten Theile der Faser, die ausgelöschte Wellenlänge für Q' im grössten Durchmesser der Welle so bestimmt werden, wie das früher angeführt wurde.

Man muss wieder darauf angesehen zu ermitteln, wann die betreffenden Schichten das tiefste Schwarz zeigen.

Was soeben gesagt wurde wird am besten erläutert durch Bilder, welche man mittelst des Spectropolarisators erhält in den Fällen, wo die Differenz der von Q und Q' ausgelöschten Wellenlängen nicht besonders klein und nicht besonders gross, sondern einem bestimmten mittleren Werthe entsprechend ist. Ein Beispiel für ein solches Bild ist in Fig. 17 von *Silpha nigrata* dargestellt. Die Muskelfaser mit der Contractionswelle liegt in der Spectralregion zwischen den Wellenlängen 0.000540 mm und 0.000570 mm im gelbgrünen Lichte. Es erscheinen die Q der erschlafften und die Q' der contrahirten Partien verdunkelt, das Maximum der Verdunklung zieht sich in Form eines leicht S-förmigen Bandes vom erschlafften zum contrahirten Theile der Muskelfaser und zwar von der grösseren Wellenlänge im erschlafften, gegen die kleinere im contrahirten Theile der Muskelfaser hin.

Es folgt nun das erwähnte Verzeichniss.

Ausgelöschte λ für die Gypsplatte + Q	Farben- bereich	Ausgelöschte λ für die Gypsplatte + Q'	Farben- bereich	Thier, von welchem die Muskel- faser herrührt
0·000568	Indigo II. Ord.	0·000568	Indigo II. Ord.	<i>Procrustes coriaceus</i>
0·000570	"	0·000568	"	<i>Orinocarabus hortensis</i>
0·000566	"	0·000562	Violett "	<i>Abax striola</i>
0·000580	"	0·000570	Indigo "	<i>Zabrus gibbus</i>
0·000570	"	0·000567	"	<i>Hydrophilus piceus</i>
0·000550	Violett II. Ord.	0·000550	Violett "	<i>Staphylinus caesareus</i>
0·000559	"	0·000553	"	<i>Silphidina nigrita</i> , Fig. 17
0·000566	Indigo II. Ord.	0·000562	"	<i>Phosphuga atrata</i>
0·000571	"	0·000565	Indigo II. Ord.	<i>Hister quadrinotatus</i>
0·000580	"	0·000553	Violett "	<i>Lucanus cervus</i>
0·000548	Violett II. Ord.	0·000545	"	<i>Aphodius rufipes</i>
0·000569	Indigo "	0·000566	Indigo "	<i>Geotrupes sylvaticus</i>
0·000557	Violett "	0·000555	Violett "	<i>Melolontha vulgaris</i>
0·000567	Indigo "	0·000567	Indigo "	<i>Orythyrea stictica</i>
0·000569	"	0·000565	"	<i>Cetonia aurata</i>
0·000568	"	0·000568	"	<i>Laeon murinus</i>
0·000570	"	0·000570	"	<i>Blaps mortisaga</i>
0·000569	"	0·000565	"	<i>Stenomax lanipes</i>
0·000552	Violett II. Ord.	0·000549	Violett "	<i>Otiorynchus planatus</i>
0·000555	"	0·000555	"	<i>Hylobius abietis</i>
0·000576	Indigo "	0·000562	"	<i>Prionus coriaceus</i>
0·000548	Violett "	0·000545	"	<i>Leptura armata</i>

Ich habe zu bemerken, dass die aus der vorausgehenden Tabelle sich ergebenden Farbendifferenzen zwischen den auf Gypsgrund in der Additionslage beobachteten Q des erschlafften und Q' des contrahirten Muskels, wenn man einmal darauf aufmerksam ist, sehr wohl schon bei gewöhnlicher Untersuchung zu unterscheiden sind. So z. B. in der angeführten Faser von *Lucanus cervus*. An derselben war auf Gypsgrund Roth I. Ordnung ganz deutlich in der Additionslage das Steigen der Farbe an den Q auf Indigo II. Ordnung, dagegen das geringere Steigen der Farbe der Q' auf Violett II. Ordnung zu sehen. Ja ich hatte auch ganz entschieden den Eindruck, dass in der Subtractionslage die Farbe der Q auf ein etwas helleres Braungelb I. Ordnung sank, als die Farbe der Q', die dunkler braungelb erschienen. Aber wieder gilt hier, was schon früher erwähnt wurde, dass der Unterschied der steigenden Farben von Q und Q' grösser erscheint, als der Unterschied der sinkenden Farben von Q und Q'.

Unsere Versuche mit und ohne Spectropolarisator führen also für die fixirten Contractionswellen zu der Thatsache, dass die Verdickung der Faser bei der Contraction kein Steigen der Farbe zur Folge hat, sondern dass die Farbe dieselbe bleibt oder noch etwas sinkt, dass also die Wirkung der Verdickung compensirt oder übercompensirt wird durch ein mit der Contraction einhergehendes Sinken der Doppelbrechung.

Ehe wir nun sehen, wie es sich bei der lebendigen Contraction damit verhält, haben wir noch dem Übergangsstadium an Alkoholmuskeln und der Längsstreifung derselben eine Betrachtung zu widmen.

Wenn man die Streifenfolge $J' + Z' + J'$, und zwar, wenn schon die J' dunkel und die Z' hell erscheinen, Fig. 5, 6 und 8 mittelst des Polarisationsmikroskopes untersucht, so findet man, dass die Streifen J' einfach, dagegen der Streifen Z' doppeltbrechend ist. Auf einer Gypsplatte Roth I. Ord. $\left(\frac{500(2)}{0}\right)$ in der Additionslage angeordnet, ändern die J' die Farbe des Grundes nicht, während Z' purpur bis violett erscheint. Wenn man zuerst im gemeinen Lichte die tiefe Einstellung beobachtet und dann in der beschriebenen Weise zum polarisirten Lichte übergeht, nimmt man diese Erscheinung wahr, und ebenso, wenn man zuerst im gemeinen Lichte die hohe Einstellung herstellt und dann das polarisirte Licht anwendet. Bei der hohen Einstellung erscheint aber Z' etwas breiter und darum wird bei der Einstellung mittelst des Polarisationsmikroskopes immer

unwillkürlich diese hohe Einstellung gewählt. In der Subtractionslage erscheinen J' wieder dunkel, Z' dagegen deutlich gelb, wieder ob man von der tiefen oder hohen Einstellung ausgegangen ist.

Wie von der Streifenfolge $J'+Z'+J'$, bei welcher J' dunkel und Z' hell erscheinen, überzeugt man sich auch leicht von der Streifenfolge $J'+Z'+J'$ Fig. 8, in welcher die J' noch nicht vollständig dunkel erscheinen, von der einfachen Brechung in J' und der doppelten Brechung in Z' . Im Spectropolarisator erscheinen die J' über dem Interferenzstreifen dunkel, dagegen Z' leuchtend in dem vom Interferenzstreifen ausgelöschten Lichte.

Alle diese Versuche über die Streifenfolge $J'+Z'+J'$ sind ohne alle Schwierigkeiten auszuführen. Wir haben früher angeführt, dass gerade das Verhalten der Streifenfolge $J'+Z'+J'$ im polarisirten Lichte entscheidend dafür gewesen ist, dass wir die Streifen J' als dunkel gewordene J und die Streifen Z' als heller gewordene Streifen Z aufzufassen uns genöthigt sahen.

Während man die Veränderungen dieser Streifen im gemeinen Lichte successive verfolgen kann und ihr Aussehen sich wesentlich ändert, bleibt doch für die J die einfache Brechung, für die Z die doppelte Brechung erhalten. Es war leider zu schwierig, zu verfolgen, wie sich die Doppelbrechung von Z und Z' des Näheren zu einander verhalten und ob etwa ähnliche Veränderungen wie beim Übergange der Doppelbrechung von Q in die Doppelbrechung von Q' sich vollziehen.

Auch der an den Spectropolarisatorbildern der Muskelfasern (Fig. 14, 15 und 17) äusserst schön hervortretenden Längsstreifung müssen wir noch einige Worte widmen. Selten sind die Sarkoplasmadurehänge zwischen den Muskelsäulchen mit solcher Präcision und Deutlichkeit zu sehen, wie an den Muskelfasern, welche man mittelst des Spectropolarisators untersucht.

Liegen die Muskelfasern in der von uns gewählten Anordnung über dem dunklen Interferenzstreifen von Roth I. Ordnung ($\frac{500(2)}{0}$), so erscheinen die Stäbe von N und in der Regel auch bei genügend starker Vergrösserung die Körner oder Stäbe von Z wie vollständig isolirt auf schwarzem Grunde in der regelmässigsten Anordnung liegende glitzernde Edelsteine. Verschiebt man unter der Muskelfaser das Spectrum, so dass die doppelbrechenden Glieder der Muskelsäulchen dunkel werden, so sieht man die Sarkoplasmadurehänge in den betreffenden Streifen hell in der Farbe der Spectralregion, in welcher die Verdunklung erfolgte, wie das in der stark vergrösserten Fig. 16 zu sehen ist; auch diese Bilder erscheinen dadurch als äusserst präcise und zierliche. Hat die früher erwähnte Erweiterung der Sarkoplasmadurehänge in Mitte der Streifen Q' stattgefunden, dann sind diese spindelförmigen Schlitzte gerade mittelst des Spectropolarisators am besten zu sehen.

4. Lebende Contractionswellen im polarisirten Lichte.

Brücke¹ hat seinerzeit das optische Schauspiel beschrieben, welches man erhält, wenn man einen Muskel von *Hydrophilus piceus* oder *Dyticus marginalis*, frisch ausgeschnitten, ohne Zusatz mit einem Deckgläschen bedeckt, in das dunkle Schfeld des Polarisationsmikroskopes zwischen gekreuzten Nicol'schen Prismen bringt. Das Schfeld sei mit Farben bedeckt, welche in der Richtung der Muskelfasern in stetem Wechsel dartüber hinziehen, indem jede sich eben contrahirende Welle eine von ihrer früheren verschiedene Farbe annimmt und mit der Erschlaffung verliert. Er knüpft daran die Bemerkung, dass es sehr voreilig sein würde, hieraus auf eine Veränderung der optischen Constanten schliessen zu wollen, da offenbar noch andere Umstände vorhanden sind, die gleichfalls eine Farbenveränderung hervorbringen. Dahin gehöre die Verdickung, die Veränderung der Lage gegen Horizont und Azimuth.

Er sagt schliesslich, dass diese Beobachtungen auf keine Veränderung der optischen Constanten während der Contraction schliessen lassen.

Weitere Versuche stellte er am *M. mylohyoidens* des Frosches an, dessen Faserung er unter 45° gegen die Polarisations Ebenen paralleler Nicols über dem Tische des Polarisationsmikroskopes orientirte. Die Fasern

¹ Brücke, Denkschr. d. mathem.-naturw. Cl. d. kais. Akad. d. Wissensch. in Wien, Bd. XV, 1858, S. 81.

zeigen dann Brann und Blau der I. Ordnung zwischen parallelen Nicol'schen Prismen. Wurde der Muskel elektrisch gereizt, so zeigten nur diejenigen Fasern, welche verdickt oder gedehnt wurden, eine Änderung der Farbe, diejenigen, welche weder verdickt noch gedehnt wurden, änderten ihre Farbe nicht. Daraus schliesst Brücke wieder, dass die optischen Constanten bei der Contraction nicht merklich verändert werden. Es musste uns viel daran liegen, diese Versuche Brücke's in Erinnerung zu bringen. Eine weitere Kritik daran zu üben, wollen wir uns nicht im Entferntesten beifallen lassen. Aber es sollte festgestellt werden, auf Grund welcher Versuche sich Brücke zur Annahme entschloss, dass die optischen Constanten bei der Contraction sich nicht ändern. Die Versuche, welche wir mittheilen wollen, sind in anderer Art angestellt und sprechen nicht zu Gunsten von Brücke's Annahme.

Wir verschaffen uns lange und schmale Stückerhen lebender Muskeln wie wir das in den Abschnitten IV, VI und VII 1. schon zu anderen Zwecken beschrieben haben, lagern diese über Gypsgrund Roth I. Ordnung in das Sehfeld des Polarisationsmikroskopes und beobachten, welche Änderung der Farbe die erschlafften Muskelfasern und die über die Muskelfasern ablaufenden Contractionswellen in der Additions- und Subtractionslage hervorbringen.

Es gilt hier vor Allem, in jedem hergestellten Präparate für unsere Zwecke passende Objecte, einzeln liegende Fasern oder noch in geringer Zahl übereinanderliegende, aber völlig parallel verlaufende Fasern auszusuchen. Dazu ist mein Mikroskop, dessen Anordnung ich früher beschrieben habe, noch mit Revolver zum raschen Wechseln der Objective versehen und ich habe gerade für die zu besprechenden Versuche diese Einrichtung als sehr nützlich zu bezeichnen.

Also rasch muss das Muskelstückerhen aufpräparirt und rasch mit einem schwachen Objectiv eine passende Stelle gesucht werden, wozu man sich auch eines der an den neueren Mikroskoptischen vorhandenen Snelher bedienen kann. Diese wird dann rasch so orientirt, dass sie in der Additionslage über der Gypsplatte liegt.

Zu dem Zwecke ist in dem früher beschriebenen Polarisationsmikroskope die Gypsplatte ein für alle Mal so orientirt, dass ihre erste Mittellinie von vorn nach hinten, ihre zweite Mittellinie von rechts nach links liegt. Der Polarisator und der Analysator sind so gestellt, dass ihre Polarisationsebene je einen Winkel von 45° mit der 1. und 2. Mittellinie der Gypsplatte bilden. Bei den Versuchen, eine passende Stelle im Präparate zu finden, ist der Analysator noch ausgelegt, so dass das Präparat so wie im gemeinen Lichte erscheint. Ist die betreffende Muskelfaser mit ihrer Längsaxe parallel der 1. Mittellinie des Gypses gestellt, die passende Vergrösserung und die richtige Einstellung gewählt, dann wird der Analysator eingelegt und nun im polarisirten Lichte beobachtet, indem man jetzt noch beliebig zwischen Additions- und Subtractionslage wechselt.

Auf die Gefahr hin, dass man mir den Vorwurf zu grosser Ausführlichkeit mache, erwähne ich doch noch, dass alle die getroffenen Einrichtungen abzielen auf eine rasche Bereitschaft im Präparate das zu finden, was für unsere Zwecke ansgenützt werden kann und alles das auszuschliessen, was für diese Zwecke unpassend und verwirrend ist, z. B. Übereinanderlagerung von Muskeln in gekrenzter Richtung, verbogene und gekrümmte Fasern, divergirend nebeneinanderlaufende Fasern und dergleichen mehr, was sich in jedem in der erwähnten Weise hergestellten Präparate neben für unsere Zwecke passenden Fasern vorfindet.

Wenn man nun vorerst einmal zusieht, in welcher Weise passend orientirte lebende, erschlaffte Fasern die Farbe des Gypsgrundes mit ihren Q , die wir hier allein in Betracht ziehen wollen, in der Additions- und Subtractionslage ändern, so finden wir, dass in der Additionslage als steigende Farben je nach Dicke und Übereinanderlagerung der Fasern vorkommen: Violett—Indigo—Himmelblau—Blaugrün—Grün—Gelbgrün bis Gelb II. Ordnung und als sinkende Farben: Braungelb, Strohgelb, Gelblich- und Grünlichweiss und Lavendelgrau mit zunehmender Dunkelheit.

Ich finde nun immer, dass eine über die Fasern ablaufende Welle die Farbe in der Additionslage etwas sinken, in der Subtractionslage dagegen etwas steigen macht.

So erscheint in der Additionslage an einer gelbgrünen Faser die Welle himmelblau und in der Subtractionslage, wo die Faser lavendelgrau ist, erscheint die Welle gelb; oder eine über eine blaue Faser in der

Additionslage ablaufende Welle ist violett und in der Subtractionslage läuft über die braungelbe Faser eine tiefer braungelb gefärbte Welle.

Über blaugrüne Fasern in der Additionslage laufen blaue Wellen ab, und in der Subtractionlage über hell lavendelgraue Fasern gelbe Wellen. Kurz in allen Fällen, welche ein Urtheil gestatten, sehe ich in der Additionslage die Wellen in sinkenden Farben, in der Subtractionslage die Wellen in steigenden Farben.

Manchmal sieht man das grösste Sinken der Farbe in der Additionslage und das grösste Steigen in der Subtractionslage der Welle noch etwas vorausgehen. Das ist dann der Fall, wenn der vor der Welle liegende Faserabschnitt in Folge der Lage der Muskelfaser gedehnt wird. Man kann die dieser Dehnung entsprechende Einziehung der Muskelfaser oft sehr gut beobachten, und sie ist auch schon von Anderen, z. B. von Wagener gesehen worden.

Leider ist es zu schwierig, Versuche wie die eben mitgetheilten, mittelst des Spectropolarisators zu controliren. Man müsste denn an dem mit dem Spectropolarisator montirten Mikroskope noch eine Reihe von Einrichtungen anbringen, welche mir bis jetzt fehlen. Da wir aber die unerkennbar in der Additionslage bei der Contraction sinkenden Farben durch die Subtractionslage noch genau controlirt haben, kann über die Richtigkeit unserer Beobachtungen kein Zweifel bestehen.

Wir finden also für die lebendige Contraction der Insectenmuskeln ein solches Sinken der Doppelbrechung, dass dadurch sogar die von der Verdickung bedingte Farbenänderung weit übercompensirt wird.

Was wir an den fixirten Contractionswellen feststellen konnten, kehrt also an den lebenden Wellen, ja in erhöhtem Masse wieder, nämlich Sinken der Doppelbrechung.

IX. Bemerkungen über Contractionstheorien.

Ich bin nun mit der Mittheilung des Thatsächlichen, was ich über die Contraction und Doppelbrechung der quergestreiften Muskelfasern ermittelt habe, zu Ende.

Was haben wir damit für die Erklärung der Bewegungsvorgänge bei der Contraction und Erschlaffung der Muskelfasern gewonnen?

Diese Frage kann ich nur dahin beantworten, dass wir einer Theorie der Muskelbewegung um so näher rücken, je mehr wir unsere Erfahrungen über diese Vorgänge erweitern. Eine Theorie zu machen, ist nicht Jedermanns Sache, denn dazu gehört ein grösseres Genie als zum nüchternen Beobachten und Sammeln von Erfahrungen.

Alle Anläufe, welche man bisher zu solchen Theorien genommen hat, und unsere eigenen Wahrnehmungen weisen aber vorläufig darauf hin, dass wir noch viel zu wenig Erfahrungen über die Vorgänge bei der Contraction und Erschlaffung gemacht haben, und dass wir noch eine grosse Zahl von neuen Erfahrungen der mannigfaltigsten Art werden zusammentragen müssen, um endlich der Lösung des Räthsel, welches hier vorliegt, näher zu kommen.

Ich habe, wenn ich diese Überzeugung ausspreche, über alle bisher aufgestellten sogenannten Contractionstheorien in absprechender Weise geurtheilt.

Wem aber dieses Urtheil zu streng erscheint, der möge, sofern er ein Freund von Speculationen ist, selber dem Ideengange der zahlreichen Theorien nachgehen, welche die Contraction durch elastische, oder durch elektrische Kräfte, durch thermische oder chemische Vorgänge, oder durch besondere, aus der mikroskopischen oder optischen Untersuchung der Muskelfasern gefolgerte, moleculare Umlagerungen zu erklären suchen. Er wird den merkwürdigsten und geistreichsten Bestrebungen einerseits, den seichtesten und oberflächlichsten Entwürfen andererseits begegnen, die alle das nicht bringen, was er sucht, eine Erklärung des Contractionsvorganges.

Wir finden uns nach dem Abschlusse der früher mitgetheilten Untersuchungen nicht besonders veranlasst, in eine Discussion aller dieser Theorien einzugehen. Viele derselben leiden an der Einseitigkeit, dass sie nur die Contraction, nicht aber auch die Wiedererschaffung zu erklären suchen, während eine wirkliche Theorie der Bewegungsvorgänge in den Muskelfasern doch beide Vorgänge in gleicher Weise berücksichtigen müsste.

Von dieser Einseitigkeit ist auch nicht freizusprechen der Versuch Engelmann's, die Contraction zurückzuführen auf eine Quellung der anisotropen (metabolen) Schichten durch Wasser, welches den isotropen (arimetabolen) Schichten entzogen wird.

Wir wollen gerade bei den Anschauungen Engelmann's gleichwohl etwas verweilen.

Es existiren nämlich einige thatsächliche Übereinstimmungen zwischen unseren und Engelmann's Befunden, wie sich aus den früheren Abschnitten ergeben hat.

Diese Übereinstimmungen wollen wir in das rechte Licht stellen.

Wir müssen zu dem Ende aber vorerst noch einige weitere Einwürfe gegen Engelmann's Theorie vorbringen. Eine Reihe von Gründen, die Engelmann aus seinen Messungen an fixirten Contractionswellen für seine Theorie ableitet, müssen wir nach unserer Auffassung der fixirten Contractionswellen als mehr zufällige Ergebnisse ansehen.

Es erscheint uns ferner das Structurschema der ganzen Muskelfaser, auf welches Engelmann's Theorie in ihrer gegenwärtigen Gestalt zurückführen würde,¹ den Thatsachen nicht entsprechend, sondern zu einfach.

In eine isotrope, reizleitende Substanz, welche in der Längsrichtung der Muskelfaser zwischen den Fibrillen und in der Querrichtung in Form der isotropen Schichten continuirlich sein soll, sollen in regelmäßigen Anordnungen und Abständen einaxige, positiv doppeltbrechende Theilehen (Inotagmen) eingebettet sein, mit ihrer optischen Axe parallel der Längsaxe der Muskelfaser. Diese Theilehen sind quellungsfähig und verkürzen und verdicken sich bei der Wasseranfnahme.

Dagegen muss nun zunächst angeführt werden, dass wir heute die isotrope Substanz, welche in die Gliederung der Muskelsäulchen eingefügt ist, nicht einfach für identisch mit der isotropen Substanz zwischen den Muskelsäulchen erklären können. In Gegentheile wir müssen heute betonen, dass das eine immer und immer wieder gemachte fehlerhafte Annahme war.

Die Substanz zwischen den Muskelsäulchen ist das Sarkoplasma. Von dieser Substanz kennen wir eine Reihe charakteristischer Reactionen, welche sie von der isotropen Substanz in der Gliederung der Muskelsäulchen wesentlich unterscheiden. Das Sarkoplasma kommt in der mannigfachsten Anordnung und Vertheilung, aber in morphologisch constanten Formen bei den Muskeln verschiedener Thiere vor.² Es ist eine Substanz, in welcher neben den vielen flüssigen Molekülen, welche wir in demselben voraussetzen müssen, auch ein festes Gerüst enthalten sein muss, welches seine bestimmte Anordnung und jene der Muskelsäulchen erhält.

Mit diesem Sarkoplasma treten nach Allem, was wir über motorische Nerveneinigungen wissen, die motorischen Nerven zunächst in Berührung.

Über die Erregbarkeit des Sarkoplasmas oder die Art der Betheiligung des Sarkoplasmas an der Leitung der Erregung und die Übertragung der Erregung auf die Muskelsäulchen, von welchen wir auch annehmen müssen, dass sie erregbar und die Erregung leitend sind, fehlen uns vorläufig noch alle genaueren Vorstellungen. Die erwähnten in das Sarkoplasma eingebetteten Muskelsäulchen sind offenbar die Theile der Muskelfaser, an welche ihre orientirte Contractilität gebunden ist.

Diese Muskelsäulchen, welche noch aus dicht neben einander liegenden Fibrillen zusammengesetzt sind, zeigen der Länge nach eine bestimmte Gliederung.

Die Gliederung rührt von einer regelmässigen Folge und Abwechslung verschiedener Substanzen her und ist eine innerhalb bestimmter Grenzen labile. Die Labilität der Gliederung ist offenbar auf Rechnung von in der Substanz der Muskelsäulchen vorhandenen flüssigen Molekülen zu setzen, während die Grenzen dieser Labilität bedingt sein müssen durch feste Anordnungen, welche neben den flüssigen in den Muskelsäulchen enthalten sind. Das kommt unter dem Mikroskope dadurch zum Ausdruck, dass die jene Gliederung bedingenden

¹ Über Bau, Contraction und Innervation der quergestreiften Muskelfaser. Internat. Congress in Kopenhagen, 1884 Separatabdr., S. 20 u. d. f.

² Vergl. A. Rollett, l. c. Bd. XLIX, 1885; Bd. LI, 1886. — Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XXXII, S. 233, 1888. — Sitzungsber. d. mathem.-naturw. Cl. d. kais. Akad. in Wien, Bd. XCVIII, 1889, S. 169.

Substanzen einem mit den verschiedenen physiologischen Zuständen der Muskelfaser einhergehenden bestimmten und begrenzten Wechsel unterworfen sind.

Die Querstreifung der Muskelfaser kommt dadurch zu Stande, dass die jeweilig vorhandenen gleichnamigen Glieder der neben einander liegenden Muskelsäulchen regelmässig zwischen je zwei parallele Querschnittsebenen zu liegen kommen.

Nach diesen Ergebnissen unserer Untersuchungen über den Muskelbau bedingen also jene Glieder den regelmässigen Wechsel der metabolen (Engelmann's anisotropen) und der arimeta-bolen (Engelmann's isotropen) Schichten. Und der von Engelmann für die Contraction nachgewiesene Wassertausch zwischen den metabolen und arimeta-bolen Schichten müsste zwischen den diesen Schichten entsprechenden Gliedern der Muskelsäulchen oder Fibrillen angenommen werden.

Auch wir haben nun in der That in Übereinstimmung mit Engelmann Beobachtungen verzeichnet, welche für ein Quellen der metabolen Glieder der Muskelsäulchen bei der Contraction sprechen.

Hauptsächlich kommt aber hier das von uns nachgewiesene beträchtliche Sinken der Doppelbrechung bei der Contraction in Betracht. Von diesem Gesichtspunkte aus hat schon v. Ebner¹ die Theorie Engelmann's einer Disension unterworfen und das von ihm beobachtete Sinken der Doppelbrechung des Frosemuskels² bei der Contraction mit jener Theorie im Einklange gefunden. Auch v. Ebner geht aber der Theorie Engelmann's nur in ihrer Einseitigkeit nach.

Aus v. Ebner's Untersuchungen ergab sich, dass in den positiv einaxigen organisirten Substanzen mit fibrillärer Structur die kleinsten festen Theilehen in der Richtung senkrecht zur optischen Axe einander mehr genähert sind, als in der Richtung der optischen Axe selbst.

Man könne sich nun nur vorstellen, sagt v. Ebner, dass beim Quellen der doppeltbrechenden Substanz, wie es bei der Contraction vorkommt, die Einlagerung der Flüssigkeitstheilehen aus der isotropen Substanz in die anisotrope Substanz in der Richtung erfolge, in welcher die festen Theilehen der doppeltbrechenden Substanz am dichtesten liegen, also senkrecht zur optischen Axe und das muss eine Verkürzung der Muskelfaser in der Richtung der optischen Axe und einen Ausgleich der Differenz der Entfernung der kleinsten Theilehen in der Richtung der optischen Axe und senkrecht darauf, also ein Sinken der Anisotropie zur Folge haben.

Wir haben oben die Beobachtungen verzeichnet, aus welchen man schliessen muss, dass den arimeta-bolen Schichten bei der Contraction Wasser entzogen wird.

In den letzteren Schichten gehen aber damit noch ganz merkwürdige Umlagerungen vor sich. Es verschwinden drei oder eine in denselben früher vorhanden gewesene doppeltbrechende Einlagerungen und nur dadurch werden diese Schichten erst, was sie anfänglich nicht sind, nämlich in toto isotrop.

Welcher von den Vorgängen in den metabolen und in den arimeta-bolen Schichten der bedingende und welcher der bedingte ist, wird immer schwer zu entscheiden sein.

Engelmann vertheidigt die Anschauung, dass nur die metabolen (seine anisotropen) Schichten der Sitz verkürzender Kräfte sind und erklärt die Annahme, dass auch die arimeta-bolen (seine isotropen) Schichten während der Contraction Sitz verkürzender Kräfte sind, für unnöthig. Ich glaube aber nicht, dass man seine dafür angeführten Gründe als wirklich zwingend gerade für diese Annahme ansehen muss.

Eine Vorstellung darüber, wie bei der Wiedererschaffung die metabolen Schichten ihr Quellungswasser wieder los werden und wie damit die Restitution der Streifenfolge $J+N+E+Z+E+N+J$ oder der Streifenfolge $J+Z+J$ in den arimeta-bolen Schichten zusammenhängt, kann man sich vorläufig auch nicht machen. Ich glaube, dass wir damit, dass Engelmann in hohem Grade wahrscheinlich gemacht hat, dass bei der Contraction der quergestreiften Muskelfasern ein Wasseraustausch zwischen arimeta-bolen und metabolen Schichten eine Rolle spielt, einen gewissen Fortschritt gemacht haben, aber eine Erklärung der Bewegungsvorgänge bei der Contraction und Wiedererschaffung der Muskeln besitzen wir darum noch immer nicht.

¹ v. Ebner, Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie organischer Substanzen. Leipzig 1882, S. 233.

² L. c. p. 88.

ERKLÄRUNG DER TAFELN.

TAFEL I.

- Fig. 1. Schema für das Entstehen einer angelegten Contractionswelle.
" 2. Contractionswelle einer überlebenden Muskelfaser.
" 3. Dasselbe.
" 4. Muskelfaser mit einer angelegten Contractionswelle, mit Hämatoxylin gefärbt, von *Otiorrhynchus mastix*.
" 5. Muskelfaser mit angelegter Contractionswelle von *Elatér nigricornis*.
" 6. Muskelfaser mit angelegter Contractionswelle von *Zabrus gibbus*.
" 7. Schema für die Lichtvertheilung bei hoher und tiefer Einstellung einer Muskelfaser im Stadium der Erschlaffung und des Überganges.

TAFEL II.

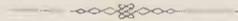
- Fig. 8. Muskelfaser mit angelegter Contractionswelle von *Staphylinus caesareus*.
" 9. Muskelfaser mit seitlicher Contractionswelle, mit Hämatoxylin gefärbt, von *Cryptocephalus sericeus*.
" 10. Muskelfaser mit angelegter Contractionswelle, nach Vorbehandlung mit Alkohol und Glycerin vergoldet, von *Prionus coriaceus*.
" 11. Muskelfaser von *Aphodius erraticus*, in Scheiben zerfallend, sowohl im erschlafften als im contrahirten Theile.
" 12. Stück einer frisch vergoldeten Muskelfaser von *Hydrophilus piceus*.

TAFEL III.

- Fig. 14. Eine Muskelfaser von *Heiops lanipes*, beobachtet im spectral zerlegten polarisirten Lichte.
" 15. Eine Muskelfaser von *Staphylinus caesareus*, beobachtet im spectral zerlegten polarisirten Lichte.

TAFEL IV.

- Fig. 13. Schema der Orientirung der Theile des Spectropolarisators und des Analysators.
" 16. Skizze zweier Muskelfasern mit angelegten Contractionswellen, die in ihren erschlafften Theilen theilweise über einander gelagert sind, von *Prionus coriaceus*.
" 17. Muskelfaser mit angelegter Contractionswelle von *Silpha nigrita*, beobachtet im spectral zerlegten polarisirten Lichte.



Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Biodiversity Heritage Library <http://www.biodiversitylibrary.org/>; www.biologiezentrum.at

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library <http://www.biodiversitylibrary.org/>; www.biologiezentrum.at

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library <http://www.biodiversitylibrary.org/>; www.biologiezentrum.at

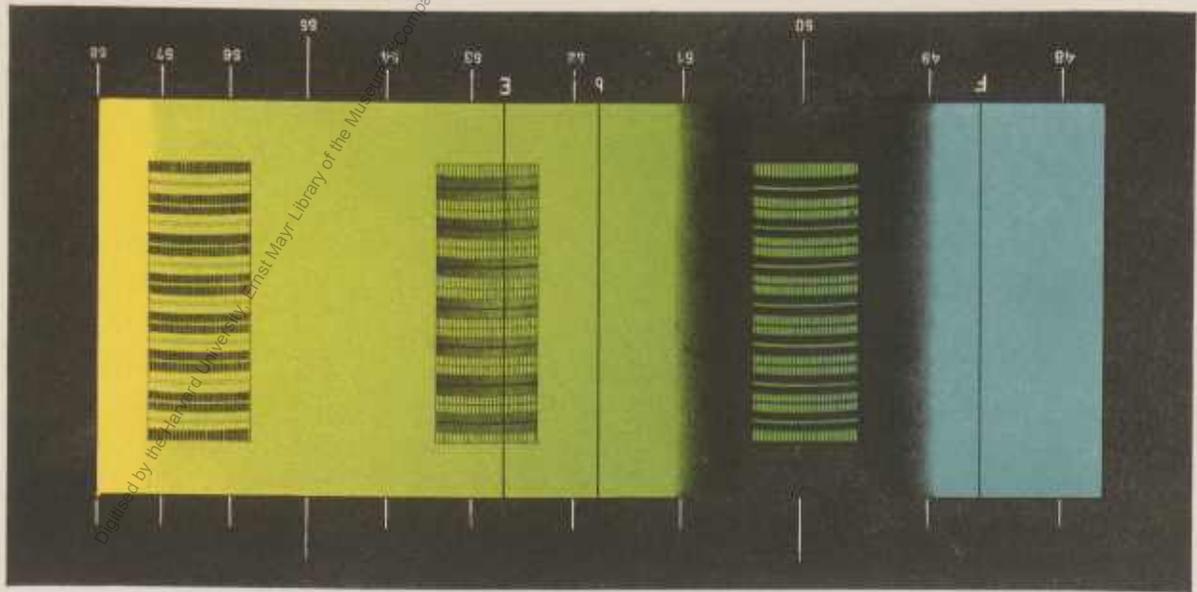


Fig. 14

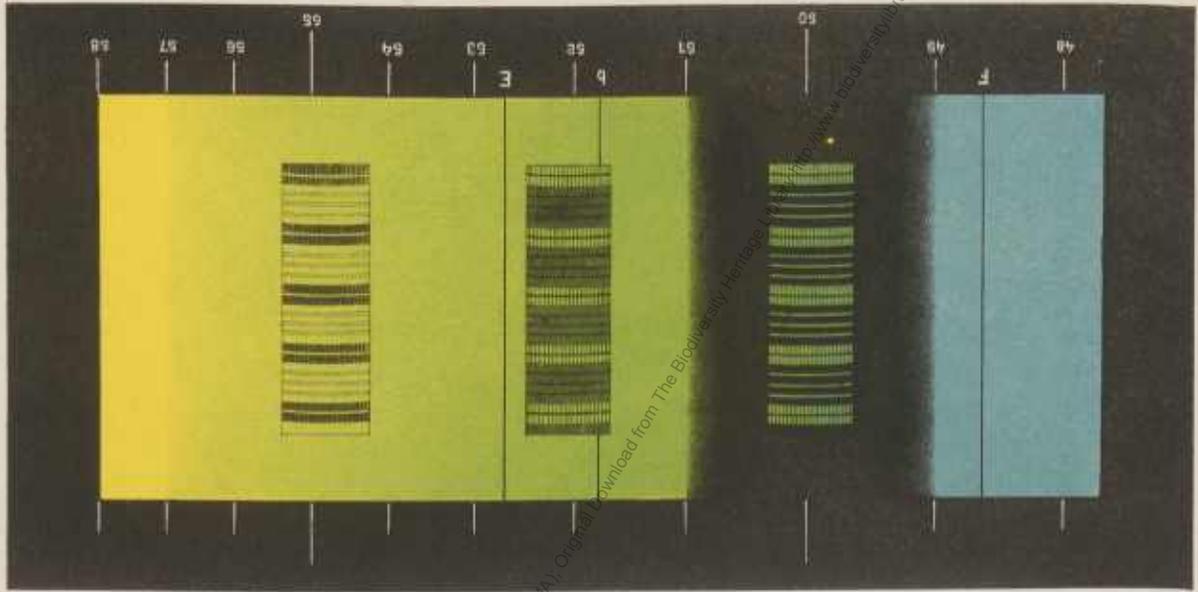


Fig. 15.

F. Vogler del.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library <http://www.biodiversitylibrary.org/>; www.biologiezentrum.at

Fig. 17.

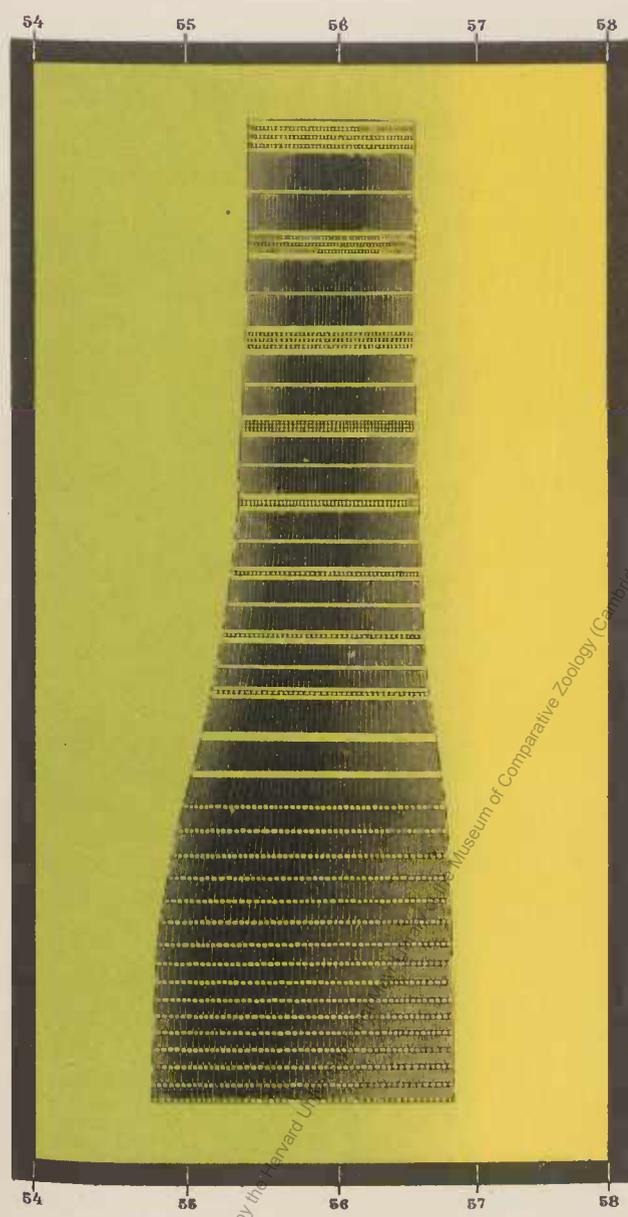


Fig. 13.

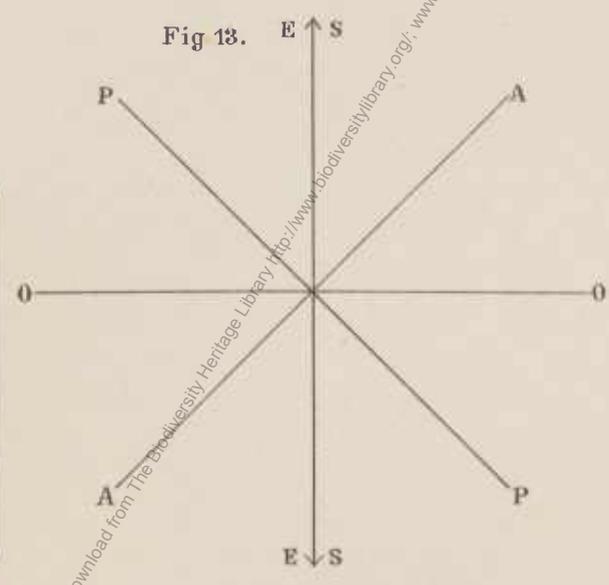


Fig. 16.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Denkschriften der Akademie der Wissenschaften.Math.Natw.Kl. Frueher: Denkschr.der Kaiserlichen Akad. der Wissenschaften. Fortgesetzt: Denkschr.oest.Akad.Wiss.Mathem.Naturw.Klasse.](#)

Jahr/Year: 1891

Band/Volume: [58](#)

Autor(en)/Author(s): Rollett Alexander

Artikel/Article: [Untersuchungen über Contraction und Doppelbrechung der quergestreiften Muskelfasern. \(Mit 4 Tafeln.\) 41-98](#)