

UNTERSUCHUNGEN

ÜBER DEN

BAU DER MUSKELFASERN MIT HÜLFE DES POLARISIRTEN LICHTES,

ANGESTELLT

VON

ERNST BRÜCKE,

WIRKLICHEM MITGLIEDE DER KAISERLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN

Mit 2 Tafeln.

VORGELEGT IN DER SITZUNG DER MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN CLASSE AM 23. JULI 1857.

Seit Boeck die Resultate seiner mit polarisirtem Lichte angestellten mikroskopischen Untersuchungen veröffentlicht hat ist es bekannt, dass die Muskelfasern doppelbrechende Eigenschaften besitzen. Im Anfange dieses Jahres (1857) machte ich die Beobachtung, dass von den zwei Substanzen, deren abwechselnde Lagerung ihnen das quergestreifte Ansehen gibt, nur die eine, und zwar die stärker lichtbrechende, doppelbrechend ist, die andere nicht. Es ist dies vorläufig angezeigt worden in der Abhandlung über Muskelstructur, welche mein junger Freund und Schüler A. Rollet in den Sitzungsberichten der kaiserlichen Akademie veröffentlicht hat¹⁾. Ich will hier nun ausführlich beschreiben, wie ich zur Kenntniss der Thatsache gelangt bin und wie sich jeder leicht von der Richtigkeit derselben überzeugen kann, dann die Untersuchungen mittheilen, für welche mir jene Beobachtung als Ausgangspunkt diente.

Mein Polarisations-Mikroskop ist ein grosses zusammengesetztes Plössl'sches Mikroskop, das in seinem Objecttische, in derselben Hülse, in der man bei Beobachtungen mit gewöhnlichem Lichte das Diaphragma zur Regulirung der Beleuchtung anzubringen pflegt, ein Nicol'sches Prisma trägt. Das zweite Nicol'sche Prisma ward aufs Ocular gesetzt. Ich weiss zwar, dass man es jetzt vorzieht, das zweite Prisma im Rohr des Mikroskops über den Objectivlinsen anzubringen; für meine Zwecke aber eignete sich diese Einrichtung nicht, denn man gewinnt zwar dabei an Grösse des Sehfeldes, aber damit die Nicols, wenn sie gekreuzt sind, vollkommen schwarzes Sehfeld geben, sieht man sich genöthigt stark abzublenden und verliert dabei an Licht, ein Übelstand, dem gegenüber eine blosser Unbequemlichkeit, wie es die Verkleinerung des Sehfeldes ist, nicht in Betracht kommen kann. Mit dem aplanatischen

¹⁾ Bd. XXIV, S. 291 (April 1857).

Oculare, das Plössl seinen grossen Mikroskopen beigibt, verbindet man das Nicol'sche Prisma am besten indem man die obere glasleere Hülse des Oculars abschraubt, und statt ihrer einen Ring von Holz oder Pappe aufsetzt, der mit dem Prisma zusammen die Höhe eben jener Hülse hat. Dann befindet sich das dem Nicol möglichst genäherte Auge gerade in der passenden Entfernung von der obersten Linse. Meine Nicols sind von Böttcher in Berlin und von vorzüglicher Güte. Das letztere ist Bedingung, wenn man die später zu beschreibenden Erscheinungen in ihrer ganzen Schönheit sehen will; man kann aber ein Nicol entbehren, wenn man einen guten Herapathit besitzt, den man dann statt des unteren Prismas verwendet.

Alle Angaben in dem Folgenden beziehen sich nur auf zwei Stellungen der Nicols, weil ich nur mit zwei Stellungen gearbeitet habe: auf die Stellung in der ihre Polarisations Ebenen einander parallel, und auf die Stellung, in der sie unter 90° gekreuzt sind.

Bekanntlich geben Platten doppelbrechender Medien sowohl zwischen gekreuzten als zwischen gleichgerichteten Polarisationsvorrichtungen lebhaft Farben. Zwischen ersteren erscheinen mit wachsender Dicke die Farben in der Reihenfolge, in der sie das Newton'sche Farbenglas im reflectirten Lichte zeigt, zwischen letzteren in der Reihenfolge, in der sie das Farbenglas im durchfallenden Lichte zeigt. Ich habe diese Farbenfolge im 74. Bande von Poggendorff's Annalen (S. 582 ff.) einer erneuerten Untersuchung unterworfen¹⁾. Schon von Boeck sind doppelbrechende Platten bei mikroskopischen Untersuchungen im polarisirten Lichte benutzt worden, um das Sehfeld farbig zu machen, später hat man sie als eine unnütze Complication verworfen. Ich habe indessen, und zwar mit Erfolg, gesucht aus ihrer Anwendung Nutzen zu ziehen. Die erste Farbe, welche zwischen gleichgerichteten Prismen sichtbar wird, ist bekanntlich Braun, das dadurch entsteht, dass der Gangunterschied in den Wellen des ordentlichen und ausserordentlichen Strahles zuerst für die brechbareren Farben durch Verminderung ihrer Intensität fühlbar wird, während die schwächer brechbaren wegen ihrer grösseren Wellenlänge noch weniger merklich afficirt sind. Die Färbung ist aber anfangs schwach und da thierische Theile als trübe Medien wirkend unter dem Mikroskope oft schon im gemeinen Lichte eine bräunliche Farbe annehmen²⁾, so ist man bei sehr dünnen Schichten derselben und gleichgerichteten Prismen leicht in Zweifel ob Doppelbrechung vorhanden sei oder nicht. Bei gekreuzten Prismen machen sich die doppelbrechenden Theile allerdings leicht bemerkbar, da die Strahlen, auf deren Gang sie eingewirkt haben, sogleich in dem dunkeln Sehfelde auftauchen, aber man hat hier den Nachtheil, dass alle nicht doppelbrechenden Theile vollständig unsichtbar sind und dass Lichtmangel und Mangel doppelter Brechung denselben Effect haben. Werden deshalb Streifen, welche im gemeinen Lichte relativ dunkel erscheinen, bei gekreuzten Prismen nicht hell, so ist man immer noch in Zweifel, ob sie dunkel bleiben, weil sie aus einer isotropen Substanz bestehen, oder weil sie überhaupt zu wenig Licht durchlassen. Meine Bemühungen waren deshalb darauf gerichtet mir ein helles Sehfeld zu verschaffen, in dem sich doch sehr dünne Schichten eines doppelbrechenden Körpers noch deutlich als solche erkennen liessen. Ich erreichte dies leicht, indem ich die zu untersuchenden Objecte auf eine Glimmerplatte von bestimmter Dicke legte. Ich wählte unter einer Reihe von Platten, die ich mir durch Spaltung verschafft hatte, eine solche aus, die bei gekreuzten Prismen das

¹⁾ In dieser Abhandlung bitte ich an Seite 586 Zeile 14 von oben Blaugrün statt Blaugrau zu lesen.

²⁾ Vergleiche E. Brücke über die Farben, welche trübe Medie im auffallenden und durchfallenden Lichte zeigen. Sitzungsberichte Bd. 1X, S. 530, und Poggendorff's Annalen der Physik und Chemie Bd. 88, S. 363.

Purpur gab, welches auf der Grenze zwischen dem ersten und zweiten Newton'schen Ring-systeme reflectirten Lichtes liegt, und benutzte sie als Objectträger, indem ich sie zwischen den gekreuzten Prismen so orientirte, dass sie das Maximum der Helligkeit gab. Ein dünner doppelbrechender Körper, der auf ihr so orientirt ist, dass seine optische Wirkung der einer Vermehrung ihrer Dicke gleichkommt, ändert die Farbe durch violet in blau; kommt seine Wirkung der einer Verminderung ihrer Dicke gleich, so ändert er die Farbe durch roth in gelb. Ich wählte gerade die Platte von dieser bestimmten Dicke, weil man es hier mit schönen und lebhaften Farben zu thun hat und schon sehr geringe Dickenunterschiede sehr auffallende Veränderungen derselben zur Folge haben.

Die Muskeln, welche ich zuerst untersuchte, waren Insectenmuskeln; ich wählte sie wegen der Breite ihrer Querstreifen und da damals zur Winterzeit keine lebenden Insecten zu haben waren, so benutzte ich ein Exemplar von *Hydrophilus piceus*, das ich in Weingeist aufbewahrt hatte. Die Muskeln eines Oberschenkels wurden herausgenommen und ins Wasser geworfen, worauf sich die Primitivbündel leicht isoliren liessen; diese wurden dann in verschiedenen Richtungen auf der Glimmerplatte vertheilt und, mit Glycerin und einem Deckgläschen bedeckt, unter das Mikroskop gebracht. Auf diese Weise beobachtete ich gleich beim ersten Versuche, dass nur die eine, nur die stärker brechende der beiden alternirenden Substanzen anisotrop sei, indem nur sie die Farbe änderte, während die schwächer brechende Zwischensubstanz die Farbe des Grundes hatte. Ich sah aber auch, dass trotz des Glycerins die Muskeln noch zu wenig durchsichtig seien, um die Erscheinungen in ihrer ganzen Schönheit zu zeigen. Ich musste suchen in den Muskeln alle Unterschiede der Brechungsindices für den ordinären Strahl so viel als möglich auszutilgen, um die Wirkungen der doppelten Brechung möglichst rein vor mir zu haben. Zu dem Ende brachte ich die Muskeln eines anderen Oberschenkels in absoluten Alkohol und nachdem sie darin entwässert waren, goss ich ihn ab und ersetzte ihn durch Terpentinöl, indem ich die Muskeln so lange darin liess, bis sie davon durchdrungen und durchsichtig waren. Nun zerschnitt ich meine Glimmerplatte in rechteckige Stücke, jedes etwa vier Millimeter kürzer und schmaler als meine Deckgläser. Diese Glimmerplatten koachte ich, um sie von aller Luft zu befreien, in Terpentinöl aus, tauchte sie, nachdem sie erkaltet waren, einzeln in Dammarfirniss, wie ihn die Maler zum Überziehen der Bilder gebrauchen, und legte sie dann auf Objectträger, um die in der vorerwähnten Weise behandelten Muskelfasern auf ihnen auszubreiten. Nachdem dies geschehen war, machte ich aus zerschnittenen Deckgläsern um das Glimmerblatt einen Rahmen, füllte die so entstandene Zelle ganz mit Dammarfirniss und schloss sie dann mit einem Deckglase. Auf diese Weise erhielt ich vollkommen befriedigende Präparate, welche wegen ihrer grossen Durchsichtigkeit auch dann noch die Verschiedenheit in den optischen Eigenschaften beider Substanzen deutlich erkennen liessen, wenn das Glimmerblatt so orientirt war, dass es gar keine Farbe gab. Die doppelbrechenden Stücke waren dann bei gekreuzten Prismen hellgrau, bei gleichgerichteten deutlich braun, während sie diese Farbe nunmehr im gemeinen Lichte durchaus nicht zeigten. Man kann sich also von der Richtigkeit meiner Angabe auch ohne Glimmerplatten sicher und vollständig überzeugen, wenn man die Muskeln in der beschriebenen Weise vorbereitet. Nach diesen Präparaten wurden die Abbildungen Fig. 1 und 2 gemacht, indem die Glimmerplatte bei gekreuzten Prismen so orientirt war, dass sie das Maximum von Licht gab. Ich habe später noch ähnliche Präparate von Schlangen, Eidechsen und vom Menschen gemacht, die zu denselben Resultaten führten, aber ich liess sie nicht mehr farbig darstellen, da mir die

vorliegenden Abbildungen zu genügen schienen. Man sieht namentlich an Fig. 1 *B* auf den ersten Blick, dass die ganze Erscheinung die Summe der optischen Wirkungen der einzelnen *sarcous elements*¹⁾ ist und dass somit die Analyse des Ganzen mit der Analyse der optischen Eigenschaften jedes Einzelnen von ihnen zusammenfällt.

In Fig. 2 hat man sich die Richtung der Fasern mit der von Fig. 1 gekreuzt zu denken. Als Fig. 1 *A* gezeichnet wurde, lag unter dem Original gegen dasselbe im rechten Winkel gekreuzt und ausserhalb der Ebene des deutlichen Sehens ein anderer Muskelcylinder, dessen optischer Effect in der Figur mit dargestellt worden ist, weil gerade durch diesen die doppelbrechenden Eigenschaften auch der kleineren den schmalen Querstreifen angehörenden *sarcous elements* besonders deutlich wurden.

Die erste Frage ist nun, ob die *sarcous elements* optisch ein- oder zweiachsig sind. Die gewöhnlichen Wege, welche man bei Krystallen zur Entscheidung der gleichen Frage einschlägt, waren hier verschlossen; man musste sich deshalb mit anderen weniger directen begnügen.

Ich ertränkte also einen Frosch in Weingeist und liess ihn darin einige Tage liegen, dann schnitt ich die Muskeln des Oberschenkels herunter und erhärtete sie vollständig in absolutem Alkohol. Hierauf fertigte ich daraus, senkrecht auf die Faserrichtung, scheibenförmige Schnitte, welche ich mit Terpentinöl durchtränkte und dann, durch einen Glasrahmen vor Druck geschützt, mit Damarfirniss zwischen Glasplatten einschloss. Legte ich diese bei gekreuzten Prismen unter das Mikroskop, so erschienen die meisten der Muskelfaser- (d. h. nicht Muskelfibrillen- sondern Muskelcylinder-) Querschnitte hell, andere wurden es, wenn das Object um die Axe des Instruments gedreht wurde. Nur wenige blieben in allen Azimuthen dunkel. Die nähere Untersuchung lehrte, dass dies solche waren, bei denen der Schnitt genau senkrecht auf der Axe des Muskelcylinders und mithin genau senkrecht auf den Längsdurchmesser jedes einzelnen *sarcous element* gelegt war, und die somit vom Lichte in der Richtung eben dieses Längsdurchmessers durchwandelt wurden. Alle übrigen Muskelfaser-Abschnitte waren schiefe Prismen und hatten zwei Azimuthe, in denen sie dunkel waren, zwei andere 45° davon entfernte, in denen sie das Maximum der Helligkeit hatten und einen um so grösseren Gangunterschied des ordinären und extraordinären Strahls auswiesen, je mehr ihre Lage von der senkrechten abwich. In den ersten Azimuthen lagen die Längsdurchmesser der *sarcous elements* parallel der Polarisationssebene eines der beiden Nicol'schen Prismen, in den letzteren Azimuthen lagen sie in senkrechten Ebenen, die mit den Polarisationssebenen Winkel von 45° bildeten. Diese Erscheinungen erklären sich vollständig aus der Annahme, dass das *sarcous element* einachsig und die Axe im Längsdurchmesser gelegen sei. Sie erschienen dunkel, wie natürlich, wenn das Licht bei gekreuzten Prismen parallel der Axe fortgepflanzt wurde: sie erschienen ferner dunkel, wenn der Hauptschnitt mit der Polarisationssebene eines der beiden gekreuzten Prismen zusammenfiel, und im Maximum der Helligkeit, wenn der Hauptschnitt 45° Azimuth davon entfernt war; sie zeigten endlich einen um so grösseren Gangunterschied, je grösser der Winkel war, den der einfallende Strahl mit der optischen Axe machte. Da ferner weder in der Gestalt der Muskelcylinder oder der ihrer Elemente, so weit sie bekannt sind, noch in sonst irgend einer uns bekannten anatomischen oder physiologischen Thatsache ein Grund liegt, die *sarcous elements* für zweiachsig zu halten, so ist wohl bis auf

¹⁾ Ich behalte diesen einmal als *Terminus technicus* eingeführten Namen vorläufig bei, weil er für uns weniger zweideutig ist als der hier und da gebrauchte „Fleischtheilchen“.

weiteres die Annahme gerechtfertigt, dass sie einaxig seien und die Axe im Längsdurchmesser, also parallel mit der Längsaxe des Muskeleylinders liege.

Die zweite Frage war die, ob die *sarcous elements* positiv oder negativ seien. Diese Frage zu beantworten, bediente ich mich folgenden Apparates (Fig. 12), der ausserdem noch für andere Zwecke bestimmt ist.

Die geschwärzte, auf dem Objectische des Mikroskops befestigte Messingplatte *aa* trägt zwei Schlitten, welche über einander bewegt werden, der untere *cc* durch die Mikrometerschraube *b*, der obere *ee* aus freier Hand mittelst der Handhabe *d* an dem Parallelogramme *gg*.

Beide Schlitten tragen Quarzkeile, der obere der Länge nach verschiebbar in einer für ihn angebrachten Rinne *hh*, der untere fest und nur durch die Mikrometerschraube mit dem Schlitten beweglich. Sie liegen nur mit ihrem Rande auf und der Schlitten ist unter ihnen durchbrochen, so dass das Licht frei hindurchgeht. Sie haben beide einen gleichen Winkel von $1^{\circ} 6' 54''$, sind so geschnitten, dass von den zwei geneigten Flächen je eine der krystallographischen Hauptaxe parallel ist, so gelagert, dass das Licht, welches vom Spiegel des Mikroskops reflectirt wird, senkrecht zu eben jener Hauptaxe hindurchgeht, und so orientirt, dass sich ihre Hauptaxen kreuzen und jede von ihnen mit der Polarisationsebene des darunter befindlichen Nicol'schen Prisma's einen Winkel von 45° bildet. Da die beiden Keile Gangunterschiede im entgegengesetzten Sinne bedingten, indem der Strahl, welcher im ersten der ordinäre war, im zweiten zum extraordinären wurde, so erhielt ich, wenn ich das über dem Ocular befindliche Nicol'sche Prisma mit dem unter den Quarzkeilen befindlichen krenzte, da einen schwarzen Streifen, wo gleiche Dicken der letzteren über einander lagen, und zu beiden Seiten Farben in der Folge des Newton'schen Ringsystems für reflectirtes Licht. Ich konnte es ferner durch Verschieben der Keile jedesmal so einrichten, dass der schwarze Streif, der dem Gangunterschiede = 0 entsprach, oder die irgend einem bestimmten Gangunterschiede entsprechende Farbe die Mitte meines Sehfeldes einnahm.

Ich benutzte nun den oberen der beiden Bergkrystallkeile als Objectträger und vertheilte auf demselben in der vorerwähnten Weise präparirte Muskelfasern von *Hydrophilus piceus* in der Weise, dass einige parallel mit der Hauptaxe lagen, andere senkrecht gegen sie gerichtet waren.

Wenn ich nun die Mikrometerschraube so bewegte, dass nach und nach ein immer dickerer Theil des unteren Keiles in das Sehfeld kam, so bemerkte ich, dass jede Farbe zuerst angenommen wurde von den Muskelfasern, die senkrecht gegen die Axe des oberen Keiles orientirt waren, dann vom Grunde, dann von den Muskelfasern, welche parallel mit der Axe des oberen Keiles lagen. Wurde die Schraube in entgegengesetzter Richtung gedreht, so wurde jede Farbe zuerst angenommen von den Muskelfasern, welche der Axe des oberen Keiles parallel lagen, dann vom Grunde, dann von den Muskelfasern, die senkrecht gegen die Axe des oberen Keiles orientirt waren. Jede Muskelfaser wirkte also wie eine Verdickung des Keiles, mit dessen Axe sie parallel lag oder, was dasselbe ist, wie eine Verdünnung des Keiles, gegen dessen Axe sie unter 90° orientirt war. Die Muskelsubstanz ist also positiv wie der Bergkrystall.

Die Berechtigung zu diesem Schlusse liegt am Tage. Da sich im ersten Keile das Licht senkrecht zur Hauptaxe fortpflanzt, so gehen die Schwingungen des extraordinären Strahles parallel mit der Hauptaxe vor sich, die des ordinären Strahles in Ebenen parallel mit der Hauptaxe, aber in diesen unter einem Azimuth von 90° gegen dieselbe. Der ordinäre Strahl eilt dem extraordinären voraus und es entsteht ein Phasenunterschied, der von der Dicke des

Keiles und den Wellenlängen des ordinären und extraordinären Strahles abhängig ist. Mit diesem treten die beiden Strahlen aus dem ersten Keile aus, und indem sie in den zweiten Keil eindringen, kann der ordinäre Strahl, da derselbe mit dem ersten unter 90° gekreuzt ist, nur Schwingungen parallel der Axe erzeugen, der extraordinäre nur solche, die senkrecht gegen den Hauptschnitt gerichtet sind. Die Impulse also, welche vom ordinären Strahle des ersten Keiles herrühren, bilden im zweiten den extraordinären, und umgekehrt. Da nun im zweiten Keile der ordinäre Strahl um eben so viel raseher fortgepflanzt wird, wie im ersten, so ist es klar, dass der Gangunterschied abnehmen muss bis gleiche Dicken beider Keile durchwandert sind, dass er dann 0 ist, und wenn der Weg im zweiten Keile länger wird als im ersten, mit entgegengesetztem Zeichen wächst.

Liegt also auf dem oberen Keile ein doppelbrechender Körper, dessen optische Axe mit der Hauptaxe des Krystalles parallel ist, so wird in ihm der ordinäre Strahl eben dieses oberen Keiles als ordinärer, und der extraordinäre als extraordinärer fortgepflanzt; er wirkt also auf den Phasenunterschied wie eine Verdickung, wenn in ihm, wie in dem Keile selbst, der ordinäre Strahl schneller fortgepflanzt wird als der extraordinäre; findet aber das Gegentheil Statt, so muss er aus demselben Grunde wie eine Verdünnung des Keiles wirken, mit dessen Hauptaxe seine optische Axe parallel ist.

Es mag befremden, dass ich mich zu diesen Versuchen zweier Krystallkeile bediente und nicht lieber eines von der Mikrometerschraube bewegten Keiles und einer planparallelen Platte aus Bergkrystall, weil ich dann die letztere, als Objectträger benutzt, in ihrer Rinne hätte verschieben können, ohne die Farbe zu verändern, und weil dann die Streifen rechtwinklig gegen die Schraubenbewegung gestanden hätten, was für manche andere Versuche wünschenswerth sein konnte.

Die Anwendung zweier Keile hatte einen rein ökonomischen Grund. Ich hatte mich im Laufe des Winters mit dem Studium der Farben beschäftigt, welche man erhält, wenn man die des Newton'schen Ringsystems wiederum in je zwei Complementary spaltet, auf dieselbe Weise, wie eben jene Farben durch Spaltung aus dem Weiss entstanden sind. Es ist bekannt, dass die Maler genöthigt sind, das Übergewicht einzelner Farben, von welchen ihr Gegenstand grosse Massen erheischt, z. B. das Grün in Landschaften, das Blau des Himmels etc., durch ihre Complementary zu compensiren. Es ist ihnen aber gestattet, wenn ihr Gegenstand für Anwendung eben jener Complementary keine Gelegenheit bietet, diese wieder in neue Complementaryfarben zu zerspalten. Es hat deshalb ein praktisches Interesse, nicht nur die Ergänzungsfarben zu kennen, in welche sich das Weiss zerlegen lässt, sondern auch diejenigen, in welche man einen beliebigen anderen Farbenton auflösen kann. Ich construirte mir deshalb ein eigenthümliches zusammengesetztes Polarisationsmikroskop von sehr schwacher Vergrößerung. Dasselbe hatte ein drehbares Nicol'sches Prisma unter dem Objecttische, ein zweites festes über dem Objectiv. Oben, wo sich das Oculardiaphragma befindet, in dessen Ebene das umgekehrte Luftbild liegt, war das Rohr des Instrumentes durchschnitten und trug hier einen zweiten Objecttisch. Als Ocular diente Haidinger's dichroskopische Loupe. Zur Hervorbringung der Farben kittete ich Glimmerplatten mittelst Damarfirniss zwischen Glasplatten ein. Wurde eine solche Glimmerplatte auf den unteren Objecttisch gelegt, so gab sie ein farbiges Bild in der Ebene des oberen Objecttisches, und die Farbe dieses Bildes konnte nun mittelst einer zweiten, auf den oberen Objecttisch gelegten Glimmerplatte und der dichroskopischen Loupe wiederum zerlegt werden. Da ich aber hierbei nicht die Übergänge, sondern nur

einzelne Farben sprungweise erhielt, so gedachte ich mir einen anderen Apparat zu construiren. Ich wollte die beiden Glimmerplatten durch zwei unter einander gleiche Vorrichtungen aus Bergkrystall ersetzen. Jede derselben sollte bestehen aus einer planparallelen Platte (Fig. 13 a), deren Hauptaxe senkrecht gegen die Ebene des Papiers zu denken ist, und den Keilen *b* und *c*, deren Axen parallel mit der Ebene des Papiers und den sich einander abgewendeten Keilflächen liegen und die gleiche, aber nach entgegengesetzten Richtungen gekehrte Winkel haben. Durch die Bewegung des Keiles *c* mittelst einer Mikrometerschraube wollte ich nach einander alle Gangunterschiede erzeugen, auf denen die Farben des Newton'schen Ringsystems beruhen. Ich hoffte hierdurch zugleich die Nomenclatur der Farben verbessern zu können, indem es dann möglich geworden wäre, eine sehr grosse Menge von Farben genau zu bezeichnen mittelst zweier Zahlen, welche die Differenzen angeben hätten zwischen der Dicke jeder planparallelen Platte und der summirten Dicke der darunter liegenden Keilstücke, und mittelst zweier Zeichen, welche anzeigten, ob die Farben durch Analyse mit gekreuzten Polarisationsvorrichtungen oder durch Analyse mit gleichgerichteten Polarisationsvorrichtungen erhalten seien.

Indessen brachte der sonst sehr geschickte Mechaniker zwar die Keile, aber trotz zweimaligen Versuches nicht die planparallelen Platten zu Stande. Es waren an ihnen noch immer Dickenunterschiede vorhanden, welche die Farben ungleichmässig machten. Ich sah mich deshalb genöthigt, diese Untersuchungen vorläufig liegen zu lassen, und verwendete die beiden grösseren Keile zu dem oben beschriebenen Apparate.

Blicken wir nun zurück auf das, was über die Erscheinungen gesagt ist, welche die Muskelfasern im Polarisationsapparate darbieten, so haben wir gesehen, dass sich dieselben daraus erklären, dass jedes einzelne *sarcous element* ein doppelbrechender, positiv einaxiger Körper ist, die Zwischensubstanz aber isotrop.

Wir müssen uns nun aber noch mit den anderweitigen Eigenschaften jener *sarcous elements* etwas näher beschäftigen. Wenn man die Figuren 1 und 2 ansieht, so bemerkt man schon, dass sie in *A* und *B* verschieden sind. In *B* sind sie gleich lang, während in *A* längere mit kürzeren abwechseln.

Es ist schon mehrfach beobachtet worden¹⁾, dass die Muskeln der Insecten breitere und schmalere Querstreifen zeigen, und da wir nunmehr wissen, dass die Querstreifen der Ausdruck der abwechselnden Lagerung der *sarcous elements* und der Zwischensubstanz sind, so müssen auch jene breiteren und schmaleren Querstreifen, wenn sie anders wahre Querstreifen und nicht, wie dies auch vermüthet wurde, Runzelungen oder Zickzackbiegungen sind, von verschiedenen langen oder durch verschieden dicke Schichten von Zwischensubstanz von einander getrennten *sarcous elements* herrühren. In der That sieht man Fig. 3 bis 7 Schemata, welche ich durch Dr. Elfinger mit Hilfe des Ocular-Mikrometers nach verschiedenen Muskelfasern habe zeichnen lassen. Sie waren in Damarfirniss eingeschlossen, um besser für polarisirtes Licht verwendet werden zu können; für die Untersuchung im gemeinen Lichte wäre dies nicht nöthig gewesen. Sie stammten alle von ein paar Exemplaren von *Hydrophilus piceus*, die in Weingeist ertränkt waren. Diese verschiedenen Schemata gehörten nicht verschiedenen Arten von Muskeln an, sondern repräsentirten nur verschiedene Zustände, in denen der Muskel-Cylinder abgestorben war, und bisweilen bot ein und derselbe Muskel-Cylinder in seinem Verlaufe zwei verschiedene Schemata dar. Es ergibt sich hieraus die Folgerung,

¹⁾ Vergl. J. Müller's Physiologie (1840) II, 41 und Henle's Allgemeine Anatomie, Seite 612.

dass diese *sarcous elements* nicht schon im lebenden Muskel als feste Stücke von unveränderlicher Masse existiren, sondern Gruppen von Molecülen sind, die während des Absterbens gleichsam in verschiedenartig formirten Columnen aufmarschiren. Dergleichen Verschiedenheiten kommen auch bei den Wirbelthieren und dem Menschen vor. Fig. 9 und 10 sind nach Muskeln des Menschen, Fig. 11 nach einem solchen von *Tropidonotus natrix* gezeichnet. Die kleinsten doppelbrechenden Elemente, welche ich erkennen konnte, waren noch immer so dick wie die Fibrillen, welche man durch Maceration aus dem Muskel gewann, und nahezu eben so lang als dick. Bisweilen waren an ganzen Muskelbündeln diese kleinen und nur diese kleinen *sarcous elements* zu bemerken, ohne dass sie sich zu grösseren zusammengruppirt hätten. Ich halte indessen auch diese kleinen *sarcous elements* noch nicht für einfach und werde auf diesen Punkt noch im Verlaufe der Abhandlung zurückkommen.

In Rücksicht auf die in Rede stehenden Schemata muss ich noch warnen, nicht etwa diejenigen mit kurzen *sarcous elements* ohne weiteres für solche von contrahirten Muskeln zu halten; denn ein verkürzter Muskel hat zwar immer relativ schmale Querstreifen; aber dieser Satz lässt sich nicht so umkehren, dass jeder Muskel mit schmalen Querstreifen auch ein verkürzter sein müsste. Ich habe bisweilen im Verlaufe eines und desselben Muskel-Cylinders die Querstreifen plötzlich um die Hälfte schmaler werden sehen, ohne dass sich deshalb der Durchmesser des Cylinders geändert hätte.

Um den lebenden Muskel in der Contraction zu beobachten, setzte ich auf den Objectisch meines Mikroskops ein Brettchen, das mittelst eines Randes auf denselben wie der Deckel auf eine Schachtel passte. In der Mitte war es durchbohrt und nach vorn zu aufgeschnitten, damit es federte. An beiden Seiten, rechts und links, trug es eine Belegung von Stanniol, die mit je einem Drathhäkchen communicirte mittelst dessen sie mit der Inductionsspirale eines Neef'schen Magnet-Elektromotors verbunden wurde. Ausserdem bekleidete ich eine Seite gewöhnlicher Objectträger in der Weise mit Stanniol, dass in der Mitte ein etwa $\frac{1}{2}$ bis 2 Millimeter breiter Streifen freiblieb. An den Enden war die Belegung umgeschlagen, so dass sie noch eine Strecke weit auf der Kehrseite verlief. Auf den mittleren freien Theil wurde, mit einem Deckglase bedeckt, das Muskelstück gelegt, so dass es beiderseits die Belegung berührte. Brachte man dann den Objectträger unter das Mikroskop, so war durch seine Belegung, die auf der Belegung des Tisches auflag, und durch den Muskel der secundäre Kreis des Magnet-Elektrometers geschlossen, und man brauchte dann nur durch Schliessen des primären Kreises den Magnet-Elektromotor in Arbeit und den Muskel in Contraction zu versetzen. Ich habe übrigens auch vielfältig ohne alle elektromotorische Vorrichtung gearbeitet, indem ausgeschnittene Insectenmuskeln sehr schöne freiwillige Contractionen zeigen. Man zwicke einem munteren *Dytiscus marginalis* oder *Hydrophilus piceus* ein Bein mit der Schere oder mit einer scharfen Zange ab, öffne den Oberschenkel und nehme mittelst einer schneidenden Staarnadel (Beer'schen Lauze) möglichst schonend einen Theil der Muskeln heraus, lege sie auf einen Objectträger, ohne sie zu zerzupfen, und bringe sie unbefeuchtet, aber mit einem Deckglase bedeckt, unter das Mikroskop, so wird man die Contractionen bald beginnen sehen.

Diese Contractionen betreffen selten oder nie gleichzeitig die ganze Länge eines Muskelbündels. Sie entstehen local als eine knotige Anschwellung, in dem zugleich die Querstreifen stark zusammenrücken, und dieser Zustand pflanzt sich der Länge nach in dem Cylinder fort, indem an einer Seite immer neue Querstreifen zusammenrücken, an der anderen solche, die

einander schon genähert waren, sich wieder von einander entfernen. Es hat dieser Vorgang die Ähnlichkeit mit der Wellenbewegung, dass alle Querstreifen nach einander eine und dieselbe Bewegung in einer und derselben Richtung machen und dann in entgegengesetzter wieder zurückgehen. Dieser Vorgang lässt sich mit der grössten Deutlichkeit und Sicherheit und bei den stärksten Vergrösserungen beobachten und die Zweifel, welche Ed. Weber¹⁾ gegen ähnliche Angaben älterer Beobachter äussert, finden hier durchaus keine Anwendung. Ich selbst habe diesen Vorgang keinesweges jetzt zum ersten Male gesehen, sondern vor vielen Jahren auf dem anatomischen Museum in Berlin, wo ihn Remak an einer Käferlarve zeigte. Remak hat auch ähnliche Bewegungen an Säugethiermuskeln beobachtet (Müller's Archiv für Anatomie und Physiologie 1843, S. 182). Ob ein Muskel sich in allen seinen Theilen gleichzeitig zusammenzieht oder nicht, das hängt theils von der Natur des Muskels, theils davon ab, wie die Erregung auftritt; in Weber's Versuchen, wo der elektrische Strom alle Theile gleichzeitig erregte, war das erstere der Fall, bei diesen und vielen anderen Beobachtungen das letztere. Diese Contractionen, welche so durch die Lagenveränderung der Querstreifen gleichsam das Schema fortschreitender Verdichtungswellen darstellen, sind auch kein Act des Absterbens, wie dies bei den fortschreitenden Contractionen von Bowman²⁾ der Fall war: denn ich habe sie vielmal in einem und demselben Muskeleylinder ablaufen sehen, bis sie am Ende schwächer und langsamer wurden und dann ganz aufhörten. Am längsten dauerte die Bewegung, wenn ich den ganzen Inhalt des Oberschenkels herausnahm und ihn ohne allen Zusatz zwischen den Platten eines kleinen dosenförmigen Quetschers mit leisem Drucke einschloss. So habe ich diese Contractionen einmal drei und dreiviertel Stunden an ein und derselben Muskelpartie beobachtet. Es ist aber hierzu nöthig, dass die Käfer entweder frisch gefangen oder in der Gefangenschaft doch gut gehalten und gefüttert sind. Die Bewegung kann nicht nur auf der Längsaxe des Cylinders, sondern auch auf dem Querschnitte zeitlich ungleich vertheilt sein. Man sieht dies nicht nur an absterbenden Muskeln, die, wie dies von denen ausgerissener Fliegenbeine bekannt ist, förmlich hin und her oscilliren, sondern man sieht auch manchmal in ganz lebenskräftigen Muskeleylindern, dass nach einander alle Disks (so nennt Bowman bekanntlich die Summe aller einem Querschnitte angehörigen *sarcous elements*) in windschiefe Ebenen gebogen werden. Indessen liegt dies wohl weniger in einer zeitlichen Ungleichheit der Erregung, als in dem verschiedenen Widerstande, welchen je nach ihrer Verbindung mit den Nachbartheilen die verschiedenen Seiten des Cylinders finden. Bei der Weichheit des lebenden Muskels muss sich hier jeder Unterschied geltend machen. Der Aggregatzustand des lebenden Muskels ist ein Geheimniss eigenthümlicher Art. Man hat mir nachgesagt, ich halte den ganzen Inhalt des lebenden Muskels für flüssig. Ich habe das nie behauptet, sondern nur, dass die Todtenstarre daher rühre, dass im Muskel Fibrin gerinne, und zwar solches, welches ihm eigenthümlich angehört, nicht dem Blute. Diejenigen, welche der Meinung sind, dass in dem lebenden Muskel alles fest sei, was im todtenstarrten Muskel fest ist, haben schwerlich die physicalischen Eigenschaften beider sorgfältig studirt und sich überhaupt nicht die Frage aufgeworfen, wie es denn eine Masse mit den physicalischen Eigenschaften des todtenstarrten Muskels anfangen soll sich zusammenzuziehen. Wenn man den lebenden Muskel unter dem Mikroskope beobachtet, so sieht man deutlich, dass die Leichtigkeit,

1) R. Wagner's Handwörterbuch der Physiologie. Artikel Muskelbewegung, S. 67.

2) Vergl. E. Weber an angeführten Orte.

mit der sich seine Theile verschieben, keinesweges auf einer leichten Verschiebbarkeit der einzelnen Muskeleylinder gegen einander beruht, man sieht deutlich, dass die Theile eines und desselben Cylinders innerhalb gewisser Grenzen auch durch die schwächsten Impulse gegen einander verschoben werden. Selbst wenn die Cylinders aus einer ganz weichen, zitternden Gallerte bestünden, die aber doch in kleineren Massen dem Einflusse der eigenen Schwere gegenüber noch ihre Gestalt bewahrte, so würden sie mehr Widerstand darbieten; denn ein erschlaffter kleiner Muskel bewahrt dem Einflusse der eigenen Schwere gegenüber seine Gestalt sehr unvollkommen, wie man dies an jedem leeren Froschherzen während der Diastole sehen kann. Selbst während der Zusammenziehung verliert er, wie Eduard Weber gezeigt hat, seine Weichheit nur dann, wenn eben jene Zusammenziehung ein Hinderniss erfährt und er anfängt seine eigene Substanz zusammenzudrücken. Man kann sich hiervon wiederum sehr leicht an leeren ausgeschnittenen aber noch pulsirenden Herzen überzeugen, sowohl durch das Getast als auch durch das Gesicht, indem man beobachtet, dass das sich contrahirende Herz nicht sofort einer bestimmten Gleichgewichtsfigur zustrebt, sondern eine weiche, bewegliche, in ihren einzelnen Theilen der Schwere folgende Masse darstellt, bis es sich so weit contrahirt hat, dass es anfängt, seine eigene Substanz zusammenzudrücken. Es ist viel und sorgfältig über die elastischen Eigenschaften des ganzen Muskels experimentirt worden; aber da in ihm das Sarkolemma und das Bindegewebe in ihrer morphologischen Anordnung wesentlich mitwirkende Factoren sind, so kann man die erhaltenen Resultate nicht auf den Muskelinhalt, die eigentliche Substanz des Muskeleylinders, übertragen. Will man diesen auch während des Lebens als einen elastischen Körper betrachten, so muss man ihm dann, bei weiten, senkrecht gegen die Axe und parallel mit ihr verschiedenen Elasticitätsgrenzen, einen so kleinen Elasticitätsmodulus zuschreiben, wie er mir an keinem leblosen Körper bekannt ist.

Man muss ferner annehmen, dass dieser Elasticitätsmodulus ein verschiedener sei, je nachdem die Dehnung parallel mit der Axe oder senkrecht gegen dieselbe erfolgt, endlich dass von der Dehnung nicht alle Theile gleichmässig afficirt werden, sondern dass der Modulus sich von Stelle zu Stelle periodisch ändert; ja wir werden später sehen, dass wir wahrscheinlich hiermit noch nicht ausreichen, sondern genöthigt sind uns noch complicirteren Vorstellungen hinzugeben, welche es kaum noch erlauben, die Ausdrücke fest und flüssig auf den Muskelinhalt als Ganzes anzuwenden.

Während sich der Muskel zusammenzieht, müssen wir uns in den sich contrahirenden Theilen Kräfte wirksam denken, die, von uns unbekannt aber in der ganzen Masse vertheilten Attractionscentren ausgehend, eben jene Masse in der Längsaxe zu verkürzen und dadurch die auf derselben senkrechten Durchmesser so viel zu vergrößern suchen, dass das Volum dasselbe bleibt.

Jede von aussen einwirkende Kraft setzt sich mit diesen Kräften nach den bekannten Gesetzen der Mechanik zusammen und daraus erklärt sich die weiche Beschaffenheit des Muskels während seiner Contraction, die so lange dauert, bis ein äusserer Widerstand oder die durch Drücken auf die eigene Substanz gesetzte Spannung die Beweglichkeit der Theile gegen einander beschränkt.

Betrachten wir nun die einzelnen Erscheinungen, die sich während der Contraction, und zwar während der oben beschriebenen freiwilligen Contraction, mittelst des Mikroskops wahrnehmen lassen.

Ich muss hier zuvörderst bemerken, dass das Schema, unter dem die lebenden Muskeln von *Hydrophilus piceus* und *Dystiscus marginalis* in der Regel erscheinen, das Fig. 6 bezeichnet ist, nur ist die Zwischensubstanz noch schmaler, als sie hier angegeben, so dass es mir nur ausnahmsweise gelungen, mich an noch contractionsfähigen Muskeln zu überzeugen, dass sie isotrop ist. Man kann hier die betreffenden im ersten Theile dieser Abhandlung beschriebenen Erscheinungen niemals so schön und deutlich zur Anschauung bringen, als bei abgestorbenen Muskeln, theils weil die Zwischensubstanz so schmal ist, theils weil man hier auf das Hilfsmittel verzichten muss, die Muskeln durch Glycerin oder durch Damarfirniss durchsichtig zu machen. Sehr häufig ist so wenig Zwischensubstanz vorhanden, dass die *sarcous elements* einander zu berühren scheinen, die Querstreifen im erschlafften Zustande durch Reihen von Punkten wie in Fig. 8, die nach dem lebenden Muskel entworfen wurde, ersetzt sind und nur während der Contraction sich zusammenhängende Querstreifen bilden. Es ist sogar ziemlich wahrscheinlich, dass es dieser Zustand ist, der den normalen Lebensbedingungen entspricht, denn ich habe ihn gerade an recht frischen und lebenskräftigen Muskeln am häufigsten gefunden. Endlich können die Querstreifen im Zustande der Ruhe ganz fehlen und nur während der Contraction auftreten. Auch bei abgestorbenen Muskeln ist bisweilen die Zwischensubstanz äusserst schmal und bisweilen sind die Querstreifen bei ihnen so fein und dicht, dass sie nur mit starken Vergrösserungen und bei günstiger Beleuchtung wahrgenommen werden; in noch anderen Fällen habe ich sie gänzlich vermisst. An solchen Muskeln macht dann auch das polarisirte Licht nie zweierlei Substanzen kenntlich, eben so wenig wie an den schlichten Muskeln (contractilen Faserzellen).

Die complicirteren Schemata, wie ich sie Fig. 3, 4 und 5 von im Weingeist erhärteten Muskeln von *Hydrophilus piceus* abgebildet, habe ich an noch contractionsfähigen niemals deutlich gesehen. Bisweilen nahm ich zwar im Zustande der Ruhe Zwischenstreifen wahr, als ob die langen *sarcous elements* Unterbrechungen hätten; aber diese Zwischenstreifen verschwanden während der Contraction. Dagegen habe ich alle Schemata, wie sie Fig. 3 bis 7 abgebildet sind, schon deutlich an eben abgestorbenen Muskeln wahrgenommen, zu denen noch keinerlei Flüssigkeit, weder Wasser noch Weingeist, ja nicht einmal Speichel oder Blutserum hinzugebracht war. Man muss sie also für besondere Formen der Todtenstarre halten.

Kehren wir wieder zu unserm Schema Fig. 6 oder 8 zurück und betrachten dasselbe während der Contraction. Die Querstreifen werden während derselben einander genähert, jedes einzelne *sarcous element* muss also kürzer werden. Demgemäss muss man vermuthen, dass es auch in dem Grade dicker werde, dass sein Volum dasselbe bleibt; denn wäre dies nicht der Fall, so würde daraus hervorgehen, dass die *sarcous elements* während der Contraction sich an Zahl vermehren, so dass auf ein und denselben Querschnitt eine um so grössere Anzahl kommt, je stärker die Zusammenziehung an der betreffenden Stelle ist; oder die *sarcous elements* eines Querschnitts müssten während der Contraction mit einander so verschmelzen, dass sie eine Masse, einen Disk (Bowmann) mit einander bilden, und man gar nicht von einzelnen *sarcous elements* im contrahirten Muskel sprechen könnte. Durch die Untersuchung des lebenden Muskels habe ich hierüber nicht ins Klare kommen können. Schon im erschlafften lebenden Muskel sind die *sarcous elements*, obgleich häufig mit voller Sicherheit erkennbar, doch viel weniger scharf gezeichnet, als beim todtenstarrten und in der vorerwähnten Weise behandelten. Während der Contraction verschwinden die sie von einander

abgrenzenden Längsstreifen völlig; man hat also kein Mittel zu beurtheilen, ob sie dicker geworden sind oder nicht.

Ich habe deshalb eine Menge todtenstarrer Muskeln untersucht, die theils frisch, theils mit Damarfirniss behandelt waren. Ich fand bei verschiedenen Muskeln *sarcous elements* von sehr verschiedener Dicke: so fand ich sie in den fettreichen Flügelmuskeln der Käfer stets dicker und gedrungener als in den fett- und tracheenarmen Muskeln der Beine; an ein und demselben Muskel aber liess sich, wo ich überhaupt noch die seitlichen Begrenzungen der *sarcous elements* unterscheiden konnte, kein constanter vom Contractionszustande abhängiger Dickenunterschied wahrnehmen. In vielen Fällen waren jene seitlichen Begrenzungen höchst undeutlich oder vollständig verschwunden. Ich machte aber bei dieser Gelegenheit die Beobachtung, dass die complicirteren Schemata, wie Fig. 3, 4, 5 und 10, sich am häufigsten an solchen Muskeln fanden, deren Verkürzung zur Zeit des Absterbens ein Hinderniss entgegengesetzt war. Ich fand ferner, dass im letzteren Falle auch die breitesten Scheiben von isotroper Zwischensubstanz vorkamen. Dagegen waren diese Scheiben stets sehr schmal, wenn auch im polarisirten Lichte deutlich erkennbar, an Muskeln, die im Kreise eines arbeitenden Magnetelektromotors ohne ein Hinderniss für ihre Verkürzung zu finden abgestorben waren. Übrigens waren sie häufig ebenso schmal an Muskeln, die ich in völliger Ruhe hatte absterben lassen, und fehlten mitunter ganz.

Man hat mehrfach angegeben, dass man bei der Contraction sich die Oberfläche des Muskelbündels runzeln sehe und dies ist richtig; aber ich zweifle, dass die *sarcous elements* einen andern als vermittelnden Antheil an diesen Runzeln haben; denn wenn man Muskeln von *Hydrophilus piceus* untersucht, gleichviel in welchem Zustande sie abgestorben sind, so sieht man den Contour der *sarcous elements* auch am Rande stets völlig glatt und gerade, an demselben aber zieht sich nicht selten deutlich ein zweiter Umriss in Form von Festons hin. Es gehört der gerunzelten Scheide an, die an der isotropen Zwischensubstanz fest anhaftet, aber von jedem einzelnen *sarcous element* bogenförmig absteht. Mit diesen wahren Runzeln dürfen nicht die scheinbaren verwechselt werden, die durch die Abwechslung der Disks mit der schwächer brechenden isotropen Zwischensubstanz, die schon zu so vielen Täuschungen Veranlassung gab, erzeugt werden.

Die mit elliptischen Körpern gefüllten Canäle, die in den Muskeln der Käfer und anderer Gliedertiere vorkommen¹⁾, scheinen sich bei der Contraction ganz passiv zu verhalten.

Mit der grössten Zuversicht und Entschiedenheit kann ich aussagen, dass bei der normalen Muskel-Contraction keinerlei Zickzackbiegung vorkommt. Ich rede hier zunächst nicht von der Angabe von Prevost und Dumas, nach welcher sich die ganzen Primitivbündel in verhältnissmässig grobe Zacken lagern sollten; sie wird später besprochen werden. Ich rede hier von der Ansicht, nach welcher zwar die Primitivbündel im Ganzen keine Zacken bilden, sondern sich nur verkürzen und verdicken sollen, nach der aber eben diese Verkürzung und Verdickung dadurch zu Stande kommt, dass die sämtlichen Fibrillen sich ins Zickzack biegen, wodurch zugleich die Querstreifen entstehen sollen. Es gibt ein leichtes Mittel, sich von der völligen Unhaltbarkeit dieser Ansicht zu überzeugen. Man orientire eine Glimmerplatte, wie sie zur Herstellung der Originale für Fig. 1 und 2 gedient hat, so dass das Schfeld das Maximum der Helligkeit hat; dann wird ein darauf liegendes Muskelbündel die Farbe des

¹⁾ Vergl. Leydig Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt am Main 1857. Seite 134.

Grundes verschieden verändern, je nach der Richtung, die seiner Axe in der Horizontalebene gegeben ist. Es existiren zwei senkrecht auf einander stehende Richtungen, in denen es die Farbe der Glimmerplatte gar nicht qualitativ verändert, sondern nur als lichtabsorbirendes Medium dunkler macht. Es sind dies die Richtungen, in denen seine Längsaxe, die zugleich seine optische Axe ist, in der Polarisationssebene eines der Nicol'schen Prismen liegt oder mit derselben einen rechten Winkel macht. Dagegen zeigt es das Maximum der Farbenveränderung in zwei anderen, gleichfalls senkrecht auf einander stehenden Richtungen, die von den vorigen um 45° entfernt sind, und zwar ist es in der einen blau, in der anderen gelb. Denkt man sich somit ein Muskelbündel auf der Glimmerplatte nach einander durch alle Azimuthe hindurchgedreht, so geht es aus der Grundfarbe Purpur in Blau, dann wieder in Purpur, dann in Gelb, dann endlich wieder in Purpur über.

Wenn man also ein Muskelbündel so orientirt, dass seine Axe mit der Polarisationssebene eines der Prismen parallel liegt oder rechtwinklig gegen sie gestellt ist, so müsste man die horizontalen Knickungen der Fibrillen in demselben als gelbe und blaue, den Querstreifen entsprechende Abwechslungen wahrnehmen, und dies ist auch in der That der Fall, wo solche Knickungen vorhanden sind, nur entsprechen dieselben höchst selten den einzelnen Querstreifen; sie umfassen vielmehr meistens eine durch keine Regel näher bestimmte Anzahl derselben. An wohlerhaltenen normalen Muskel-Cylindern sieht man nichts von diesen Abwechslungen, und doch müssten sie, wenn die erwähnte Theorie richtig wäre, auf den Seitentheilen jedes einzelnen contrahirten Muskel-Cylinders zu sehen sein, da nach ihr die Ebenen der Knickungen radial vom Cylindermantel gegen die Axe gerichtet sind, was auch in der That der Fall sein müsste, weil sich sonst weder die bei der Contraction stattfindende allseitige Verdickung erklären liesse, noch die um den Muskel-Cylinder ringsum gleichbeschaffenen Querstreifen; ja, die Farben müssten am Rande immer noch zu sehen sein, wenn auch der Muskel-Cylinder, wie dies bei der Behandlung mit Weingeist oft geschieht, platt und bandförmig würde. Es ist aber, wie gesagt, von den farbigen Abwechslungen durchaus nichts zu sehen, und man kann sich auch bei stärkeren Vergrößerungen, bei denen man die *sarcous elements* deutlich sieht, leicht überzeugen, dass sie sämmtlich der Axe parallel gerichtet sind. Ich habe diese Untersuchungen nicht nur an toden, sondern auch an lebenden Muskeln angestellt.

Beobachtet man einen in der erwähnten Weise orientirten Muskel-Cylinder während der Contraction, so sieht man zwar häufig farbige Abwechslungen auf demselben, aber diese entsprechen nicht den einzelnen Querstreifen, sondern umfassen eine unbestimmte Anzahl derselben; sie sind ferner um so seltener, je regelmässiger und gleichförmiger die Muskel-Contraction abläuft, und erweisen sich somit als die Folge von zufälligen Lagenveränderungen, welche mit dem Wesen der Contraction nichts zu schaffen haben.

Wir kommen nun zu der Frage, ob sich die optischen Constanten der Muskelsubstanz vor oder während der Zusammenziehung merklich ändern. Man lege den musculösen Inhalt eines Oberschenkels von *Hydrophilus piceus* oder *Dytiscus marginalis* oder einen anderen fett- und tracheenarmen Muskel dieser Thiere ohne Zusatz von Flüssigkeit, mit einem Deckglase bedeckt, unter das Polarisations-Mikroskop, dann hat man eines der schönsten und interessantesten Schauspiele, welche dieses Instrument darzubieten im Stande ist. Das Sehfeld ist mit Farben bedeckt, welche in der Richtung der Muskelfasern in stetem Wechsel darüber hinziehen, indem jede sich eben contrahirende Stelle eine von ihrer früheren verschiedene

Farbe annimmt und mit der Erschlaffung wieder verliert. Es würde aber sehr voreilig sein, wenn man hieraus auf eine Veränderung der optischen Constanten schliessen wollte, da offenbar noch andere Umstände vorhanden sind, die gleichfalls eine Farbenveränderung hervorrufen. Wenn ein Muskel sich zusammenzieht, wird er dicker; das Licht hat desshalb durch ihn hindurch einen längeren Weg zurückzulegen, und somit muss sich die Farbe ändern. Von diesem Hinderniss bei der Untersuchung kann man sich befreien. Man schliesst die Muskelmasse zwischen den beiden Platten eines Quetschers mit so geringem Drucke ein, dass sie sich zwar abplattet, aber doch in Rücksicht auf ihre Lebenseigenschaften keinerlei Nachtheil erleidet. Sobald nun die localen Contractions an den einzelnen Muskelbündeln entstehen, kann sich die Gesamtmasse nicht mehr verdicken, sondern die benachbarten Fleischtheile müssen ausweichen, was bei der Nachgiebigkeit des lebenden erschlafften Muskels auch ohne Schwierigkeit geschieht. Es bleibt aber noch ein zweiter Umstand, der berücksichtigt werden muss.

Bei den besprochenen Contractions bilden sich locale Anschwellungen, die nicht selten ziemlich steil gegen den nicht zusammengezogenen Theil des Muskels abfallen. Indem diese Knoten über einen Muskel-Cylinder ablaufen, müssen sie natürlich in den benachbarten einen entsprechenden Eindruck hervorbringen. Sowohl in dem Cylinder selbst, als in den zunächst umgebenden, wird also ein Theil der *sarcous elements* aus ihrer Lage gebracht. Sie können hierbei sowohl ihre Richtung gegen den Horizont, als gegen den Meridian ändern. Die Veränderung der Lage gegen den Horizont verändert die Farbe in so fern, als jedes *sarcous element* einen um so grösseren Gangunterschied hervorbringt, je kleiner der Winkel ist, den seine Axe mit der Horizontalebene macht. Die Veränderung des Azimuths wirkt dadurch, dass es, wie wir oben gesehen haben, für jedes *sarcous element* zwei, 90° von einander entfernte Azimuthe gibt, in denen es unwirksam ist, zwei andere, 45° davon entfernte, in denen es das Maximum von Farbe gibt. Die Farbenveränderungen wegen Wechsel des Azimuths haben ihr Maximum, wenn die sich contrahirenden Muskel-Cylinder in der Richtung der Polarisations ebene eines der beiden Nicol'schen Prismen oder senkrecht darauf liegen, weil überall, wo die Axen der *sarcous elements* eine solche Richtung haben, gar keine Wirkung ist, aber schon geringe Abweichungen vom Parallelismus Farben erzeugen. Die Farbenveränderungen wegen Wechsel des Azimuths haben ihr Minimum, wenn die sich contrahirenden Cylinder unter 45° gegen die Polarisations ebene der Nicol'schen Prismen orientirt sind, weil geringe Abweichungen von dieser Lage die Intensität der Farbe nur wenig beeinträchtigen. Dreht man nun bei gekreuzten Prismen die sich contrahirenden Muskel-Cylinder durch alle Azimuthe, so sieht man in der That, dass sich nicht nur die Farben ändern, sondern dass auch der mit der Contraction verbundene Wechsel auffälliger wird, jedesmal wenn sich die Richtung, in der die Contractions ablaufen, dem Parallelismus mit einer der Polarisations ebene nähert. Im Azimuth von 45° gegen dieselben habe ich Contractions, deren Knoten nicht zu steil gegen den erschlafften Theil abfiel, ohne merkliche Farbenveränderung verlaufen sehen. Die Verminderung des Gangunterschiedes, welche man bei anderen Contractions wahrnahm, liess sich hinreichend daraus erklären, dass eine grössere Partie von *sarcous elements* gleichzeitig ihre horizontale Lage verlassen hatte.

Diese Beobachtungen liessen also auf keine Veränderung der optischen Constanten während der Contraction schliessen. Ich stellte ausserdem noch andere an am *musculus mylohyoideus*¹⁾ des Frosches. Nachdem ich die Kehlhaut weggenommen hatte, schnitt ich den ganzen

¹⁾ Dies ist der durch Townson und Cuvier allgemein in Gebrauch gekommene Name, Dugès nennt ihn richtiger *sousmaxillaire*.

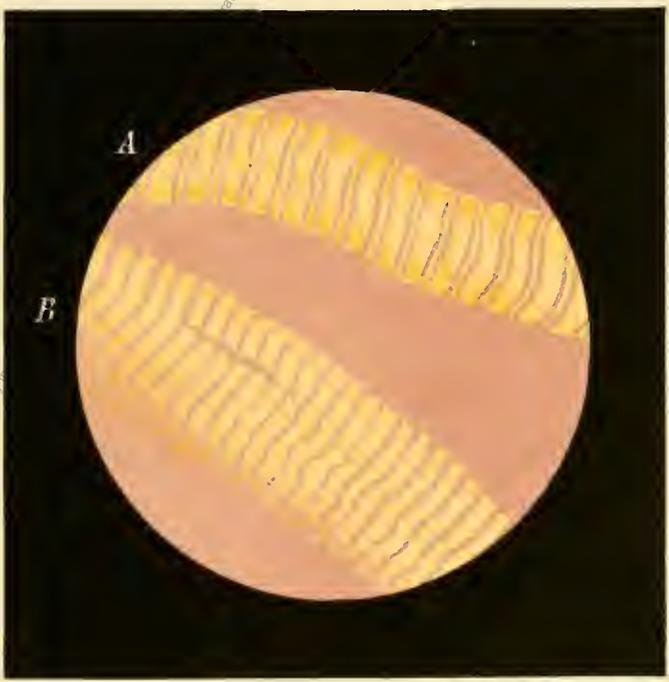
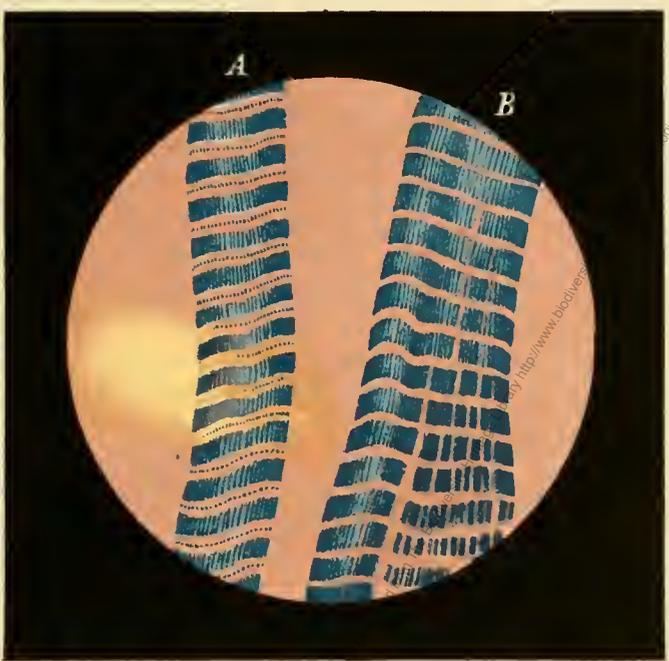
Unterkiefer mit der Zunge heraus und entfernte dann die letztere sammt dem daran hängenden Theile des *musculus hyoglossus* und *geniohyoideus*, so dass nur der Unterkiefer mit dem *musculus mylohyoideus* und *transversus menti* (*Sous-mentonier* Dugès) übrig blieb — ein Präparat, das schon Ed. Weber zur Beobachtung der Muskel-Contraction benützt hat. Ich befestigte dasselbe mittelst Stecknadeln so auf einer durchbohrten Korkplatte, dass die Fasern des Muskels sämmtlich straff gespannt waren, und verband es mit der secundären Spirale eines Magnet-Elektromotors. An das Polarisations-Mikroskop, auf dessen Tisch das Ganze gelegt wurde, war die schwächste Objectiv-Linse und das schwächste Ocular angeschraubt, und die Polarisations-Ebene der Nicol'schen Prismen gleich gerichtet, letzteres, weil dann der Muskel, wenn seine Faserung unter 45° Azimuth gegen die Polarisations-Ebene orientirt war, mit dem Braun und Blau der ersten Ordnung gefärbt erschien — Farben, an denen kleine Wechsel des Gangunterschiedes leichter sichtbar werden, als an dem complementären blassen Grau und Gelb, welches die gekreuzten Prismen zeigten. Wurde nun der Muskel zur Zusammenziehung gereizt, so traten allerdings immer Farbenveränderungen ein, aber sie beruhten lediglich auf Veränderungen der Dicke. Wenn man die Fasern auch noch so gleichmässig anzuspannen sucht, so vermeidet man dadurch die Locomotion bei der Reizung doch niemals vollständig; wenn der Muskel sich nicht in allen seinen Theilen gleichmässig verkürzen kann, so verkürzt sich die stärkere, oder bei der jeweiligen Art der Verbindung stärker gereizte Partie, überwindet die Contractionskraft der schwächeren oder schwächer gereizten, und dehnt sie aus. Aus den Bewegungen, welche im Sehfelde stattfinden, kann man leicht beurtheilen, welche Theile verkürzt und somit verdickt, welche ausgedehnt und somit verdünnt werden. Bei den ersteren zeigte sich Vermehrung des Gangunterschiedes, indem das Braun in Blau und das Blau in Blassgrün überging; bei den letzteren zeigte sich Verminderung des Gangunterschiedes, indem das Blau in Braun und das Braun in helleres Braun überging. Theile, die weder verdickt noch verdünnt wurden, änderten auch ihre Farbe nicht, obgleich man an einem leichten Zucken und Zittern deutlich bemerkte, dass sie von den Inductions-Strömen afficirt wurden. Aus diesem Allen muss ich schliessen, dass die optischen Constanten der *sarcous elements* bei der Contraction nicht merklich verändert werden.

Während dieser Versuche machte ich die zufällige Beobachtung, dass die von Prevost und Dumas beschriebenen Zickzackbiegungen der Muskel-Cylinder in der That, und zwar namentlich häufig bei schon etwas ermüdeten Muskeln, während der Reizung erscheinen, nach dem Aufhören derselben verschwinden. Sie traten also nicht, wie in Ed. Weber's Versuchen erst nach dem Aufhören der Reizung ein. Sie fallen im polarisirten Lichte gleichgerichteter Nicol's leicht auf durch die hellen Streifen, welche sie dadurch erzeugen, dass durch sie einzelne Abschnitte der Muskel-Cylinder in eine optisch unwirksame Lage kommen oder sich derselben annähern, indem sich der Winkel, den der Hauptschnitt mit der Polarisations-Ebene macht, von 45° entfernt. Nichts desto weniger hat Weber, was das Wesen der Sache anlangt, vollkommen Recht, denn jene Zacken entstehen nur durch ungleichmässige Zusammenziehung; die Bündel müssen sich schlängeln, weil ihre Nachbarn stärker verkürzt sind als sie, oder weil ihnen durch eine, vermöge der Zusammenziehung entstandene Spannung im Bindegewebe, Gefässen und Nerven eine gezackte Gestalt aufgedrängt wird. Der Zusammenziehung als solcher sind die Zacken und Schlängelungen völlig fremd; und ich habe diese Beobachtung nur angeführt, weil man Prevost und Dumas beschuldigt hat, dass sie nicht richtig unterschieden, was während der Reizung und nach der Reizung stattfindet. Einen solchen Irrthum

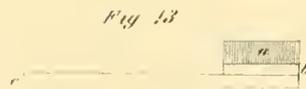
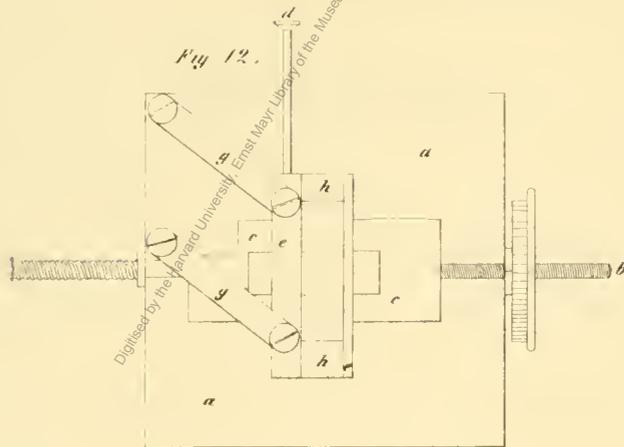
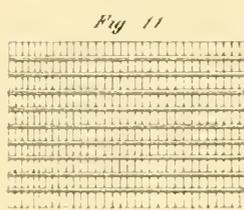
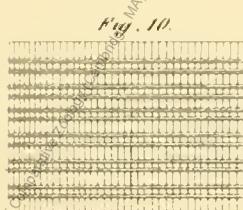
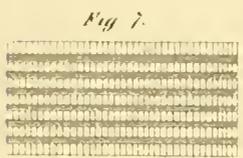
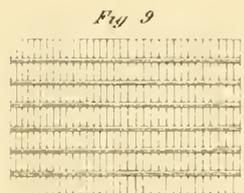
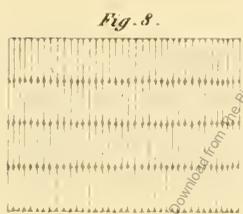
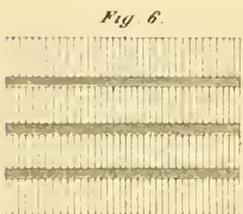
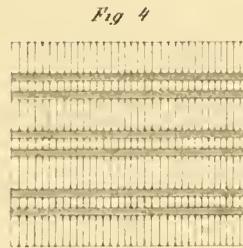
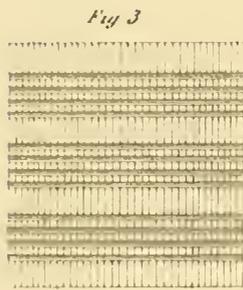
mögen sie nicht begangen haben, denn die oben beschriebenen Zacken erschienen, wie gesagt, bei Schliessung des Magnet-Elektrometers und glätteten sich beim Öffnen desselben vermöge der dem Muskel künstlich gegebenen Spannung sofort wieder aus. Dagegen lässt sich an nicht gespannten Muskeln der Vorgang auch gerade so beobachten, wie ihn Ed. Weber beschreibt, d. h. man sieht die Cylinder gerade während der Reizung, und sieht, dass sie sich in Zacken legen, wenn die Reizung aufhört und der Muskel erschlafft.

Nachdem ich von den alternirenden Schlägen des Magnet-Elektromotors nur negative Resultate erhalten hatte, untersuchte ich noch den Einfluss constanter Ströme. Ich leitete durch den *Mylohyoideus* des Frosches nach einander den Strom von 2, 4 und 6 Busen'schen Elementen, ohne irgend eine Beobachtung zu machen, welche auf Veränderung der optischen Constanten hätte schliessen lassen. Dagegen habe ich bemerkt, dass die Muskeln beim Aufquellen in Natron, in Kali, in Essigsäure oder in sehr verdünnter (1 auf 1000) Chlorwasserstoffsäure ihre doppelbrechenden Eigenschaften verlieren, was nicht der Fall ist, wenn sie in reinem Wasser absterben. Auch durch Kochen der frischen Muskeln werden, wenngleich weniger rasch und vollständig, ihre doppelbrechenden Eigenschaften zerstört. Dies Alles macht es wahrscheinlich, dass die Anisotropie der Muskeln von kleinen festen Körpern herührt, stärker lichtbrechend als die isotrope Grundsubstanz, in welche sie eingebettet sind, und von unveränderlicher Grösse und Gestalt, die zwar ihre gegenseitige Anordnung ändern, aber stets mit ihrer optischen Axe der Faserung parallel gerichtet bleiben oder doch stets eine solche Lage haben, dass ihre optische Gesamtwirkung in jedem einzelnen *sarcous element* der eines einaxigen positiven Körpers gleichkommt, dessen Axe parallel der Faserung gerichtet ist. Die *sarcous elements* führen hiernach ihren Namen sehr mit Unrecht, indem sie ganze Gruppen kleiner doppelbrechender Körper repräsentiren, für die ich den Namen der Disdiaklasten vorschlagen möchte. Nach dieser Hypothese wird auch das sehr verschiedene Ansehen der Muskeln begreiflich, wenn man nur immer vor Augen hat, dass durch Anhäufung der Disdiaklasten die betreffende Stelle sowohl stärker lichtbrechend, als auch anisotrop wird, und sich deshalb sowohl im gemeinen als im polarisirten Lichte auszeichnet. Die Schemata Fig. 4 bis 11 würden eben so viel Anordnungen von Disdiaklastengruppen entsprechen; der Mangel der Querstreifen würde dem Zustande entsprechen, bei dem die Disdiaklasten auf der Längsaxe gleichmässig vertheilt sind, auf dem Querschnitte aber ungleichmässig, entsprechend den Fibrillen, in welche der Muskel bei der Maceration zerfällt. Die schlichten oder glatten Muskelfasern würden solche sein, in denen die Disdiaklasten überhaupt gleichmässig und nicht gruppirt in der isotropen Grundsubstanz vertheilt, oder in denen wenigstens die Disdiaklastengruppen so klein sind, dass sie sich mit unseren jetzigen optischen Hilfsmitteln nicht einzeln unterscheiden lassen.

Es ist schwer sich vorzustellen, dass bei der Einwirkung der erwähnten Säuren und Alkalien die Axen der Disdiaklasten so verschiedenartig gerichtet werden sollten, dass dadurch alle Doppelbrechung verloren ginge. Da man ausserdem sieht, dass auch im gemeinen Lichte nach Einwirkung jener Agentien die *sarcous elements* sich durch ihren Brechungsindex viel weniger als früher von der Zwischensubstanz unterscheiden, so sehen wir uns zu der Annahme genöthigt, dass die Disdiaklasten selbst beim Aufquellen in Säuren und Alkalien eine Molecularveränderung erfahren, in Folge welcher sie ihre doppelbrechenden Eigenschaften einbüßen.



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



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: 1858

Band/Volume: [15_1](#)

Autor(en)/Author(s): Brücke Ernst Wilhelm

Artikel/Article: [Untersuchungen über den Bau der Muskelfasern mit Hülfe des polarisierten Lichtes. \(Mit II Tafeln\) 69-84](#)