



ÜBER EINIGE

PHYSIOLOGISCHE EIGENSCHAFTEN

DÜNN- UND DICKFASERIGER MUSKELN

BEI AMPHIBIEN

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

IN DER

MEDIZIN, CHIRURGIE UND GEBURTSHILFE

UNTER DEM PRÄSIDIUM

VON

Dr. PAUL GRÜTZNER

O. Ö. PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE. VORSTAND DES PHYSIOL. INSTITUTS.

DER MEDIZINISCHEN FAKULTÄT IN TÜBINGEN

VORGELEGT

VON

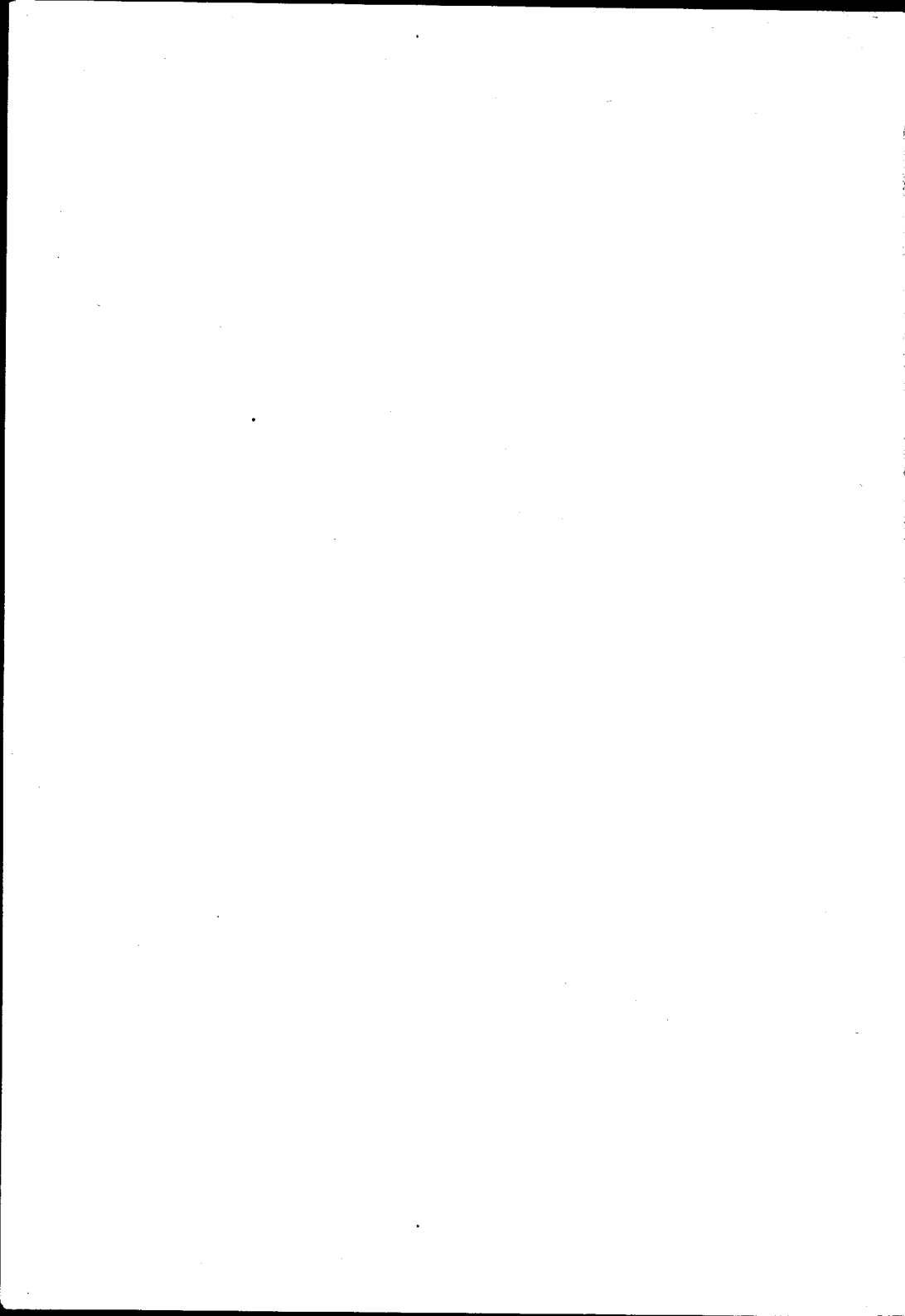
KARL BONHOEFFER

APPROB. ARZT AUS STUTTGART



Separat-Abdruck aus dem Archiv für die gesamte Physiologie Bd. XLVII.

Umschlagdruck von H. Laupp jr. in Tübingen.



ÜBER EINIGE
PHYSIOLOGISCHE EIGENSCHAFTEN
DÜNN- UND DICKEFASERIGER MUSKELN
BEI AMPHIBIEN

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
IN DER
MEDIZIN, CHIRURGIE UND GEBURTSHILFE
UNTER DEM PRÄSIDIUM
VON
Dr. PAUL GRÜTZNER
O. O. PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE. VORSTAND DES PHYSIOL. INSTITUTS.
DER MEDIZINISCHEN FAKULTÄT IN TÜBINGEN

VORGELEGT

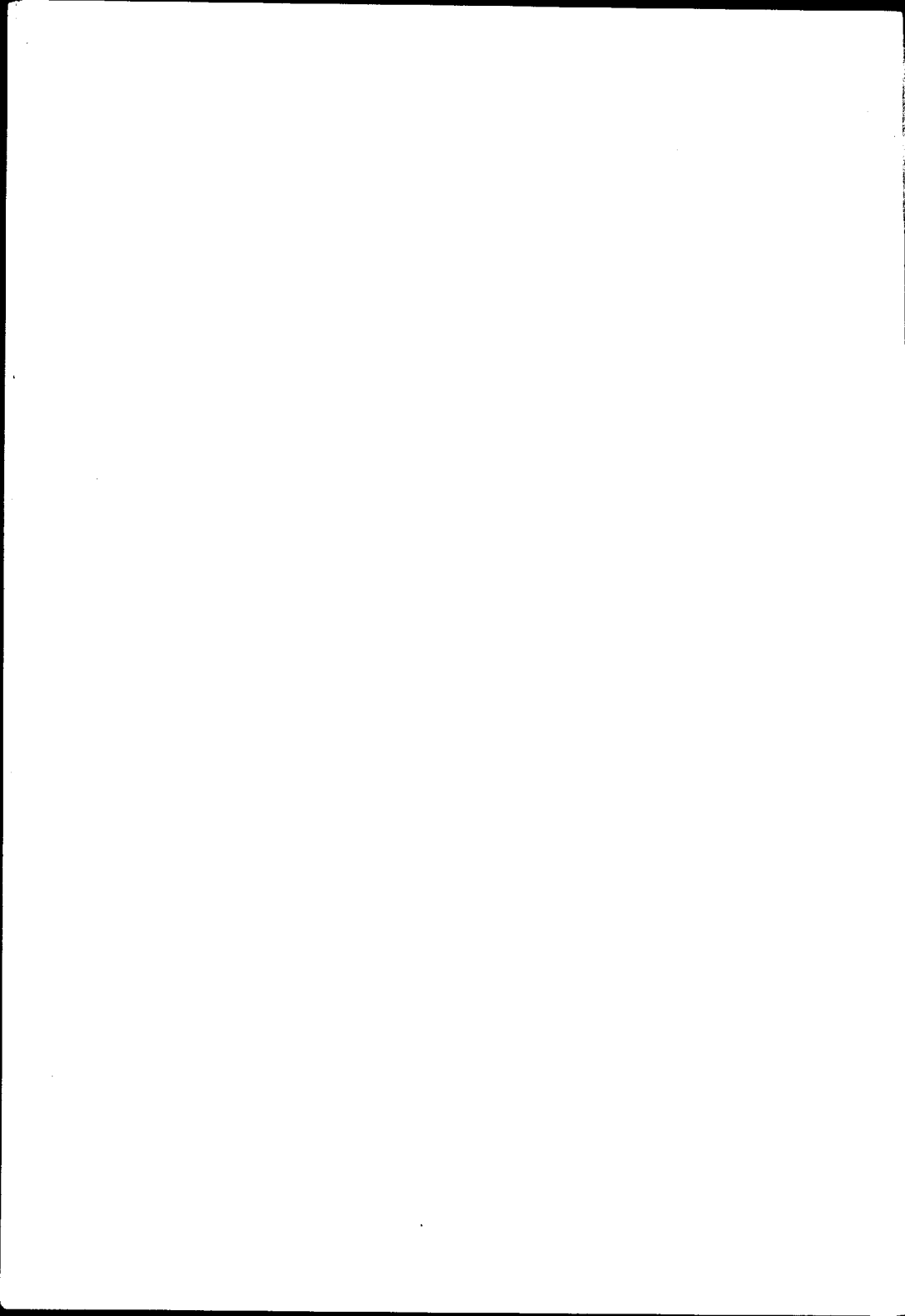
VON

KARL BONHOEFFER

APPROB. ARZT AUS STUTTGART



Separat-Abdruck aus dem Archiv für die gesamte Physiologie Bd. XLVII.



In mehreren Abhandlungen ist Grützner¹⁾ zuerst der Frage näher getreten, ob der Verschiedenheit der Muskelsubstanz, wie sie Ranvier beim Kaninchen gefunden und wesentlich nach ihrer Farbe als rothe und weisse unterschieden hat, nicht eine allgemeine Eigenschaft des quergesteiften Muskels zu Grunde liege und in der That hat er gezeigt, dass auch bei andern Säugern, bei Hunden, Katzen, Meerschweinchen, Ratten und Mäusen sich ganz ähnliche Verhältnisse in den Muskeln finden, und dass ebenso auch beim Menschen eine analoge Differenzirung des Muskelgewebes zu erkennen ist.

Die physiologische Verschiedenheit einzelner Muskelgruppen am Frosche, wie sie zuerst von Ritter und nach ihm von Rollett u. A. erwiesen worden ist, indem je nach der Intensität der Reizung bald die einen, bald die andern Muskelkomplexe zucken, gab Grützner Veranlassung, dieser Verschiedenheit des näheren auf histologischem und chemischem Wege nachzuforschen. Er fand, dass auch beim Frosch sich die beiden Faserarten vorfinden, wenn auch nicht wie beim Kaninchen in Gestalt kompakter Muskeln, so doch in sehr vielen Muskeln in grösserer oder geringerer Anzahl, bald vereinzelt, bald zu Gruppen vereinigt. Er nennt im *Recueil zoologique Suisse* mehrere Methoden, nach denen sich die beiderlei Fasern sowohl in ihrem chemischen Verhalten gegen Pikrinsäure, Osmiumsäure und Jod, als in ihrem physiologischen bei der Zuckung unterscheiden lassen und kommt zu dem Resultate, dass die kleineren, resp. dünneren Fasern, die ihm auch in

1) Breslauer ärztl. Zeitschrift 1883, Nr. 18 und 1887, Nr. 1; *Recueil zoologique Suisse* 1884, Nr. 4.

der natürlichen Färbung dunkler als die grösseren erschienen, den rothen, die grossen, dicken den weissen entsprechen¹⁾.

Dem gegenüber hat Krause²⁾, der ja bekanntlich auch die Verschiedenheit der rothen und weissen Kaninchenmuskeln nicht als physiologisch anerkennt, sondern den weissen Muskel als eine durch Züchtung entstandene Entartung des rothen betrachtet, die Anschauung geltend gemacht, es seien diese zweierlei Fasern des Froschmuskels keineswegs physiologisch oder anatomisch verschiedene Elemente der Muskelsubstanz, sondern lediglich eine Altersdifferenz lasse die einen dünner, die andern dicker erscheinen, so dass die nach Grützner dunkleren und dünneren Fasern nur ein jugendliches Stadium der dicken, nach Krause ausgewachsenen Fasern darstellen würden. Die dunklere Färbung rührt nach Krause von einem grösseren Gehalt an interstitiellen Körnern her, den die jugendlichen Fasern aufzuweisen haben. Um dies gleich hier anzuschliessen, fand ich diese verschiedene Färbung auch in sehr vielen meiner Querschnitte, aber ich konnte die regelmässige Vertheilung allein auf die dünnen Fasern nicht konstatiren. Im Gegentheil fand ich ganz ungleichmässig bald Querschnitte der dicken, bald der dünnen Fasern, die dünnen allerdings häufiger, dunkler gefärbt; ja es wechseln, wie dies Wörtz³⁾ erwähnt, in derselben Faser häufig Querschnitte, die dunkler erscheinen, mit solchen die hell aussehen. Man bekommt infolge dessen mehr den Eindruck, dass die Ursache der verschiedenen Färbung bezw. Trübung der Muskelfaserquerschnitte (insoweit man sie namentlich bei schwacher Vergrösserung beobachten kann) häufig in einer Gerinnungserscheinung zu suchen ist, und möglicherweise von einer mehr oder weniger intensiven

1) In der ersterwähnten Arbeit von Grützner (Bresl. Zeitschr. 1883, S. 190) findet sich der Satz: „Alle diejenigen Muskeln, welche eine kurze Contractionsdauer haben, bestehen grösstentheils aus viel dünneren Muskelfasern, als diejenigen, welche eine lange Contractionsdauer haben.“ Dieser Satz ist also auf Grund obiger Befunde, was ich hier auf Wunsch von Herrn Professor Grützner besonders betonen möchte, nicht als allgemein gültig anzusehen.

2) Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie V. 1888, S. 101.

3) Zur Chemie der rothen und weissen Muskeln. Inaugural-Dissertation Tübingen 1889.

Wirkung der bei der mikroskopischen Technik gebräuchlichen Reagentien auf die Muskelfaser herrührt¹⁾.

Ueber die beiden Anschauungen, die Grützner's, dass die beiden Fasern anatomisch und physiologisch verschieden seien, und die von Krause, dass zwischen beiden nur eine Altersdifferenz bestehe, zu einem Entscheid zu kommen, war der Zweck der nachfolgenden Untersuchungen, die ich im physiologischen Institute zu Tübingen im Sommersemester 1889 anstellte. Es drängt mich, bei dieser Gelegenheit meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Grützner für die Anregung zu dieser Arbeit, sowie für die gütige Leitung und Unterstützung während derselben meinen innigsten Dank auszusprechen.

Vorkommen und Thätigkeit der beiderlei Muskelfasern.

Zum Zwecke der mikroskopischen Untersuchung begann ich mir in erster Linie Frösche verschiedenen Alters und Geschlechts zu verschaffen. Denn ich glaubte annehmen zu dürfen, wenn ich auf diese Weise im Besitze von Muskeln der verschiedensten Entwicklungsstadien sei, jedenfalls eine verschiedene und unregelmässige Vertheilung der dicken und dünnen Fasern vorzufinden, da jugendliche Fasern immer vor allem da anzutreffen sein werden, wo alte Fasern verbraucht sind und Ergänzung bedürfen, also jedenfalls verschieden bei jeder Altersklasse und wohl auch individuell verschieden bei jedem einzelnen Thiere. (Mit der Frage der Regeneration der Muskelfasern habe ich mich hier nicht zu beschäftigen.)

Es kam mir also zuerst darauf an, mir möglichst vollständige Bilder von der Faseranordnung in grösseren Muskelkomplexen zu beschaffen und möglichst verschiedene Entwicklungszeiten des Thieres zum Vergleich heranzuziehen. Ich schnitt daher nicht einzelne Muskeln aus, sondern legte von Temporarien aus 4 verschiedenen Jahrgängen die gesammten Ober- und Unterschenkel in ihrem natürlichen Zusammenhalt mit Haut und Knochen ein. Die Fixation geschah mit Kleinenberg'scher Flüssigkeit, die zugleich bei den jugendlichen Schenkeln zum Entkalken völlig hinreichte, während die älteren und grösseren noch besonders in 5% Salpetersäure entkalkt werden mussten, was im übrigen die Muskeln in keiner Weise alterirte. Die Härtung geschah in all-

1) Vgl. auch die naturgetreue Zeichnung eines Muskelquerschnitts in dem trefflichen Lehrbuch der Histologie von Ph. Stöhr 1888, S. 77.

mählich verstärktem Alkohol, die Einbettung in Paraffin, die Conservirung der Schnitte in Canadabalsam. Um zu verhüten, dass Schnitte, die durch Beginn oder Ende einer Muskelfaser gingen, wo die Fasern, entsprechend ihrer Spindelform, dünner aussehen als in ihrer Mitte, für Querschnitte der dünnen katexochen gehalten wurden, markirte ich mir durch Fäden, die ich durch die Mitte des Ober- und Unterschenkels zog, die ungefähre Mitte der Fasern.

Im übrigen liess sich auch unschwer die Mitte eines Muskels bei Serienschnitten aus der Menge der schon gemachten Schnitte, hin und wieder auch an dem nach der Mitte hin zunehmenden Durchmesser des Muskelquerschnitts erkennen.

Meine Schnitte begann ich am Schenkel einer jugendlichen weiblichen *Rana temporaria* von 2.1 gr Gewicht und 3 cm Länge, die wie alle anderen zur Untersuchung verwendeten Thiere frisch eingefangen war. Die Betrachtung der Querschnittsbilder ergab eine gewisse Gesetzmässigkeit in der Faseranordnung, die nicht zu verkennen war, sowohl im Gesamtbild, als im einzelnen Muskel. Vor allem sind es die peripheren Theile, die eine stärkere Ansammlung der dünnen Fasern aufzuweisen haben, und dann, jedoch in weit geringerem Maasse, die allernächste Umgebung des Knochens. Im einzelnen Muskel sind es auch wieder die Aussenpartieen, die vor allem mit dünnen Fasern besetzt sind, jedoch sind auch stets im Innern einzelne versprengte anzutreffen.

Besonders bemerkenswerth ist, dass nicht alle Muskeln ein gleiches Mengenverhältniss der beiden Fasern besitzen, sondern dass einzelne Muskeln durch grösseren Gehalt an den dünnen Fasern sich auszeichnen, während andere, wenn auch nicht vollständig, doch nahezu frei von ihnen sind. Man sollte nun meinen, wenn es sich bei den dünnen Fasern wirklich um neue nachwachsende Bildungen handelt, es müssten sich diese so ziemlich gleichmässig auf die verschiedenen Muskeln vertheilen, da man doch wohl annehmen darf, dass die verschiedenen Muskeln bei in der Freiheit lebenden Thieren in nahezu gleicher Art zur Arbeit herangezogen werden und gewisse Muskelgruppen nicht auf Kosten anderer geschont werden. Dem ist aber keineswegs so. Vielmehr finden sich in dem grossen *Vastus femoris* und *Gastrocnemius* nur sehr geringe Mengen dünner Fasern. Nur ein schmaler Saum derselben läuft entlang der Peripherie der beiden Muskeln, wäh-

rend Muskeln wie Sartorius, Rectus internus minor¹⁾, Biceps, deren relative Leistungen im Organismus im Vergleich mit den oben genannten nicht nachstehen dürften, sehr reich an dünnen Fasern erscheinen. Zählungen, die ich mit dem Okularmikrometer anstellte, ergaben beim Sartorius ein durchschnittliches Verhältniss von ungefähr 90 dicken Fasern auf 110—120 dünne, also ein Uebergewicht der letzteren; beim Biceps waren beide in nahezu demselben Verhältniss vertreten, ca. 130 Fasern beider Gattungen; beim Rectus internus minor liess sich wiederum eine Ueberzahl der dünnen konstatiren. Bei dem grossen Gastrocnemius und Vastus erwies sich eine Zählung, ganz abgesehen von der Schwierigkeit, überflüssig; denn schon ein blosser Ueberblick ergab ein bedeutendes Vorherrschen der dicken Fasern.

Was ich an dem jüngsten Thiere gefunden, konnte ich an drei älteren von 7,6, 12,9 und 52 gr vollauf bestätigen. Sowohl war die Anordnung im einzelnen Muskel wie im Gesamtquerschnitt durch den ganzen Schenkel ganz dem früheren entsprechend. Die Gesamtfaserzahl war bei den älteren Thieren etwas vermehrt²⁾, jedoch blieb das Verhältniss zwischen dicken und dünnen unverändert bestehen. Sartorius, Biceps und Rectus internus minor zeigten sich auch hier besonders reich an dünnen Fasern.

Um auch Schnitte aus einem Lebensstadium des Frosches zu bekommen, wo der Stoffwechsel ein kaum nennbarer und infolge dessen die Regeneration der Gewebe jedenfalls eine höchst beschränkte ist, untersuchte ich auch Frösche, die den ganzen Winter über in dem Keller des Instituts ohne Nahrung zugebracht hatten. Doch auch hier fand ich keinerlei Verschiedenheit von der bisher beobachteten Anordnung der Fasern.

Der Vollständigkeit halber machte ich auch an *Rana esculenta* Schnitte, obgleich ich hier kaum andere Bilder zu bekommen erwartete, und fand auch in der That im Wesentlichen dieselbe Vertheilung.

Alle diese Befunde, die mir sicher gestellt hatten, dass sich die zweierlei Fasern bei den verschiedensten Lebensaltern und Entwicklungsstadien des Thieres in nahezu derselben Anordnung, in denselben Muskeln aber auch noch in den gleichen relativen

1) S. Ecker, Die Anatomie des Frosches; Muskellehre S. 115.

2) Betreffs der reichhaltigen Litteratur dieses Gegenstandes sei verwiesen auf Kölliker, Handbuch der Gewebelehre 1889, S. 408.

Mengenverhältnissen sich vorfinden, machten es mir nicht mehr sehr wahrscheinlich, dass die dünnen Fasern bloss die jugendlicheren seien; ich kam vielmehr zur Ueberzeugung, dass es sich um wirklich von Anbeginn an differenzirte Gebilde der Muskelsubstanz handle. Und was lag nun näher, als sie in Analogie zu bringen mit den roten und weissen Muskelfasern, wie sie an anderen Thieren nachgewiesen waren? Wie sich jedoch die beiden Fasern in ihrem physiologischen Verhalten mit jenen vergleichen liessen, ob die dicken Fasern den roten, die dünnen Fasern den weissen entsprechen oder umgekehrt, dafür hatte ich vorderhand noch keinerlei Anhaltspunkte.

Ich machte, um vielleicht auf diese Weise zu einem Resultat zu kommen, noch Schnitte von Muskeln eines andern nahe verwandten Kaltblüters, der sich gegenüber der Lebhaftigkeit des Frosches vor allem durch die Langsamkeit und auf der andern Seite durch die Kraft seiner Bewegungen kennzeichnet, nämlich der Kröte (*Bufo vulgaris*), und wiederum an Exemplaren des verschiedensten Alters und der verschiedensten Grösse. Und ich fand auch hier wieder sehr deutlich die zweierlei Fasern, jedoch war die Anordnung nicht mehr dieselbe wie beim Frosch. Die dünnen Fasern zeigten nicht mehr die fast ausschliesslich periphere Anordnung, sie durchsetzten vielmehr in grossen Mengen die ganzen Muskeln. Ihre Zahl ist augenscheinlich bedeutend vermehrt gegenüber denjenigen bei *Rana temporaria* und *esculenta*. Zählungen, die ich z. B. am Biceps machte, ergaben ein ungefähres Verhältniss von 90 dicken Fasern auf 180—200 dünne, also eine ausgesprochene Uebersahl der letzteren Fasern im Gegensatz zum Froschbiceps, wo das Verhältniss der beiden sich das Gleichgewicht hält. Dieselbe Vermehrung der dünnen Fasern zeigte sich deutlich auch in den übrigen Schenkelmuskeln. Ich war mit diesem Befund meiner Ansicht nach der Lösung der Frage um ein wesentliches näher gerückt. Denn die Uebersahl der dünnen Fasern, zusammengehalten mit der Langsamkeit der Bewegungen der Kröte, legte mir begreiflicherweise die Vermuthung nahe, dass die dünnen Fasern den langsamen, im Tetanus aber kolossal leistungsfähigen rothen Semitendinosusfasern des Kaninchens, die dicken, die sich bei dem rasch beweglichen, lebhaften, jedoch weniger ausdauernden Frosche zahlreicher vertreten zeigten, den weissen, rasch zuckenden und rasch ermüdenden Adduktorenfasern entsprächen.

Diese Vermuthung durch die einfache und sonst ganz unzweideutige Methode von Ranvier, Kronecker¹⁾, Cash, Stirling und Anderen vermittelt der Verschiedenheit der Zuckungskurve sofort beweiskräftig zu machen, geht im vorliegenden Falle leider nicht ganz so einfach, weil wir es hier nicht mit rein rothen und rein weissen Muskeln, sondern stets mit Gemischen beider zu thun haben, so dass in der Curve die Eigenheiten beider Faserarten zu einem nicht leicht aufzulösenden Gemische sich verschmolzen zeigen. Auch der Vergleich der Zuckungskurven verschiedener Froschmuskeln, von denen der eine mehr, der andere weniger Fasern einer bestimmten Gattung hat, ergiebt nicht nothwendigerweise immer, sondern nur unter bestimmten Bedingungen eine deutliche Verschiedenheit der Curvenform; die Mengendifferenz der Fasern ist oft zu gering, um einen Ausschlag zu Gunsten der schnellen oder langsamen Fasern beobachten zu lassen. Spannung, Belastung und Ermüdung der verschieden grossen und ganz verschiedenartig gebauten Muskeln greifen da in unliebsamer Weise störend ein. Doch besteht zweifellos das Gesetz, welches ich aus Mangel an Zeit nicht weiter verfolgen konnte, dass bei Frosch und Kröte im Allgemeinen diejenigen Muskeln schneller zucken, die mehr dicke Fasern haben, und diejenigen langsamer, welche reicher an dünnen sind. Beispiele für erstere Muskeln sind der schnelle Triceps und Gracilis, für letztere der weniger schnelle Gastrocnemius, Biceps und Sartorius (s. Cash l. c.). Zur weiteren Verfolgung und genaueren Feststellung dieses Gesetzes gehörten selbstverständlich neben der Beobachtung der Zuckungsart aller dieser Muskeln (die mit Federspannung, nicht mit Gewichtsbelastung festzustellen wäre) vielfache Auszählungen ihrer einzelnen Fasern, aus denen sie sich zusammensetzen. Das ist aber bei irgend wie dicken Muskeln nicht bloss sehr zeitraubend, sondern da die Zahl und Art der Faserquersecte bei irgend wie unregelmässig gebauten Muskeln (und das ist die grosse Mehrzahl) von Schnitt zu Schnitt wechselt, auch mit den allergrössten, ja kaum überwindlichen Schwierigkeiten verknüpft.

Schliesslich kommt nun noch, um das Maass der Schwierigkeiten voll zu machen, ein Umstand hinzu, auf den mich Herr

1) Archiv für Physiologie von Du Bois-Reymond 1878, S. 1 und 1880, Supplement S. 147.

Professor Grützner besonders aufmerksam machte, nämlich der, dass ein und derselbe Muskel, auch von seinem Nerven gereizt, bei gleicher Spannung, ohne irgendwie ermüdet zu sein, bald schnell, bald langsam zuckt, je nachdem er erregt wird. (Hierüber werden binnen Kurzem ausführlichere Mittheilungen folgen.)

Ich begnügte mich daher, gewissermassen die Endglieder jener Reihen von Muskeln zu untersuchen, nämlich auf der einen Seite die dickfaserigen Froschmuskeln, auf der anderen Seite die dünnfaserigen Krötenmuskeln. Hier ist nun der Unterschied wie in der Zahl der Fasern auch im Zuckungsverlauf sehr bedeutend. Im Grossen und Ganzen mögen die Zuckungen der Krötenmuskeln etwa noch einmal so lange dauern als die des Frosches.

Ich prüfte dann weiter das von Grützner als Erkennungszeichen für eine bestimmte Muskelart vorgeschlagene Verhältniss der Zuckung zum Tetanus. Schnelle Muskeln leisten viel in der Zuckung, wenig im Tetanus; langsame dagegen sehr wenig in der Zuckung, aber geradezu Gewaltiges im Tetanus. Da nun aber Zuckungs- und Tetanushöhe unter Anderem von der Belastung abhängt und diese (will man irgendwie vergleichbare Resultate erhalten) dem physiologischen Querschnitt proportional gewählt werden müsste, so entstehen wieder mannigfache Schwierigkeiten. Ich belastete daher die Muskeln gar nicht, beziehungsweise nur äusserst wenig und reizte sie unmittelbar mit maximalen Reizen (Inductionsströmen), um einigermaassen sicher zu sein, dass alle Fasern des Muskels, schnelle und langsame, sich an der Zusammenziehung gleichmässig beteiligten. (Das Grützner'sche Myographion stand mir zufälligerweise nicht zur Verfügung.)

Ich versuchte zuerst den Sartorius des Frosches, der in meinen Zählungen eine wenn auch geringe Uebersahl der dünnen Fasern zeigte, mit andern Schenkelmuskeln bezüglich des Verhältnisses von Zuckungs- zu Tetanushöhe zu vergleichen, doch war der Unterschied ein zu zweifelhafter, um ihm ein entscheidendes Gewicht beilegen zu können. Besser waren die Resultate, die ich beim Vergleich des Gastrocnemius, Biceps u. a. bekam. Ich fand ein Verhältniss von Zuckungshöhe zu Tetanushöhe bei Biceps = 1:2,4 bis 2,5, bei Gastrocnemius 1:2,6; beim Sartorius hatte ich Schwankungen bei verschiedenen kräftigen Exemplaren von 1:2,5 bis 2,8. Viel bedeutender zeigte sich der Unterschied der beiden Erregungszustände bei der Kröte, wie sich schon beim blossen

Anblicken der kolossalen Intensität eines Tetanus des Gastrocnemius, Biceps oder eines andern ihrer Muskeln denken lässt. Hier bekam ich das Verhältniss beim Biceps von 1 : 3,7 bis 4,2, beim Gastrocnemius 1 : 3,8 bis 4¹⁾.

Ebenso bestimmte ich auch das Verhältniss der absoluten Kraft in Zuckung und Tetanus nach der gewohnten Methode der Ueberlastung, so dass also die Gewichte erst vom Moment der Zuckung beziehungsweise des Tetanus den Muskel belasteten. Auch hier zog ich vor, zunächst gar keine (in Wirklichkeit eine sehr geringe) Anfangsspannung des Muskels anzuwenden. Ebenso war die Reizstärke maximal. Ich fand die Angabe von Feuerstein²⁾ bestätigt, dass der Unterschied in der absoluten Kraft in

1) Grützner (Bresl. ärztl. Zeitschr. 1886, S. 1) giebt bei der Kröte als ungefähres mittleres Verhältniss 1 : 5 an. Dies mag wohl mit der Jahreszeit zusammenhängen. Grützner experimentirte im Winter, ich im Sommer. Auch spannte er seine Muskeln durch einen constanten Federzug, wodurch andere Versuchsbedingungen eingeführt und auch Schleuderungen vollständig vermieden wurden.

2) Ich möchte hier die Gelegenheit ergreifen, um auf einige Punkte in der Feuerstein'schen Arbeit (dieses Archiv Bd. 43, S. 347) hinzuweisen, die zu Missverständnissen Veranlassung geben können und, worauf ich von befreundeter Seite aufmerksam gemacht wurde, auch schon gegeben haben. Unter absoluter Kraft versteht man nach Weber dasjenige Gewicht, welches an den unthätigen Muskel angehängt, von ihm in seiner Thätigkeit so hoch gehoben wird, dass der Muskel sich gerade bis auf seine natürliche Länge verkürzt oder (was nach Weber dasselbe sein soll) welches den unbelastet contrahirten Muskel gerade auf seine natürliche Länge zu dehnen vermag. Keine von diesen beiden Methoden verwendet man jedoch jetzt zur Bestimmung dieser Grösse, sondern nach dem Vorgange von Rosenthal, Hermann und Andern bedient man sich der Methode der Ueberlastung und nennt dasjenige Gewicht die absolute Kraft eines Muskels, welches er von seiner natürlichen Länge aus, ohne dass er also irgendwie gespannt ist, gerade noch heben kann. Ich bezweifle, ob es je irgend einem Forscher gelungen ist, die absolute Kraft eines Muskels auf diese Weise sicher zu bestimmen. Ein Muskel, dessen Fasern alle die Spannung gleich Null haben, ist mehr ein gedachtes, als ein wirkliches Ding. Schon die Fasern eines erschlafften Muskels im Körper sind (und oft nicht unbedeutend) gespannt. Auch Weber hat (ganz abgesehen von einer irrigen, später von Henke corrigirten Betrachtungsweise) die absolute Kraft der menschlichen Wadenmuskeln, wie in Feuerstein's Arbeit entwickelt ist, nicht von der „natürlichen Länge“ dieser unthätigen und ungespannten Muskeln aus be-

Zuckung und in Tetanus viel grösser war bei den langsamen Kröten-, als bei den schnellen Froschmuskeln.

Die Resultate, die ich auf diesem Wege bekommen, stimmten mit den bei rothen und weissen Kaninchenmuskeln gemachten Befunden derart überein, dass es mir schon hierdurch ziemlich sicher gestellt schien, dass die bei den Kaltblütern gefundenen beiden Faserarten physiologisch gleichwerthig mit den sogenannten rothen und weissen¹⁾ seien und dass die dünnen den ersteren, die dicken den

stimmt, sondern nachdem sie stark gespannt waren. Es scheint mir hiernach praktischer, die Kraft eines Muskels zu messen nicht von der Spannung 0 aus (was kaum durchführbar ist und zudem einen Vorgang behandelt, der im Körper äusserst selten vorkommen dürfte), sondern bei einer gewissen positiven, in Gewichten ausgedrückten Anfangsspannung, beziehungsweise einer in Längenmaassen ausgedrückten Anfangsdehnung des Muskels. In diesem allgemeinen Sinne ist daher das Wort absolute Muskelkraft in der Feuerstein'schen Arbeit zu fassen.

Einige Zeit nach der Veröffentlichung der Feuerstein'schen Arbeit kam mir eine, wie es mir scheint, wenig bekannte Berliner Dissertation von M. Heinrichs, Berlin 1886, zu Gesicht, welche vom Einfluss der Dehnung des Muskels auf seine Kraft handelt. Heinrichs hat in Bernstein's Laboratorium obige Frage in sorgfältiger Weise untersucht und unter anderem etwa 2 Jahre vor Feuerstein folgende interessante Thatsachen gefunden. Die Kraft steigt mit der Dehnung des Muskels, hierauf nimmt sie ab und steigt schliesslich noch einmal. Ihren ersten Höhepunkt erreicht sie, wenn die Muskeln mässig, d. h. etwa so stark (um 0,15—0,17 ihrer Länge) gedehnt sind, wie sie durch ihre Antagonisten im Körper gedehnt werden. Dieses erste Maximum ist sozusagen ein physiologisches, das zweite ein physikalisches, ähnlich wie bei irgend einer gespannten Feder.

Zum Schluss noch die Bemerkung, dass die Curven in der Feuerstein'schen Arbeit Fig. 4—6 von dem Punkte 0 an senkrecht und nicht schräg aufsteigen sollten, da ja die Kraft eines Muskels bei der Spannung 0 sicher nicht 0, sondern eine bestimmte positive Grösse ist, über die wir allerdings nach obiger Auseinandersetzung nicht viel Näheres wissen. Der weitere wesentliche Verlauf der Curve, der auf Grund bestimmter Versuche construirt ist, wird dadurch natürlich nicht beeinflusst. Grützner.

1) Uebrigens ist auch neuerdings Rollett (Anatom. u. physiolog. Bemerkungen über die Muskeln der Fledermäuse, Sitzungsber. d. Wiener Akademie, Math.-nat. Kl. Bd. 98, Abth. 3, 1889) im Verfolg seiner klassischen Untersuchungen über den Bau der Muskelfaser zu der Anschauung gelangt, dass beim Frosch die flinken Muskeln aus dicken, die trägen dagegen aus dünnen Fasern sich aufbauen.

letzteren entsprechen. Doch waren es noch einige andere Untersuchungen, die mich in dieser Ansicht bestärkten.

Dauer der Erregbarkeit.

Es ist von den Kaninchenmuskeln bekannt und wir haben Aehnliches eben an Frosch- und Krötenmuskeln bestätigt gefunden, dass die weissen durch geringe Reize schon nahezu zur höchsten Krafterleistung zu erregen sind; doch entsprechend der starken Erregbarkeit und dem raschen Zuckungsverlauf in der Regel schon zu einer Zeit die deutlichen Kennzeichen hochgradiger Ermüdung aufweisen, in welcher die rothen, die weit sparsamer aber um so energischer mit ihren Kräften wirtschaften, noch nicht an die Grenze ihrer Leistungsfähigkeit gelangt sind. Der weisse Muskel scheint feiner, weniger widerstandsfähig organisirt zu sein, als der rothe. Man findet dies bei Versuchen am Warmblüter häufig.

Wenn man mit Induktionsströmen an Muskeln der kurz zuvor getödteten Thiere operirt, so sieht man, dass die Erregbarkeit des weissen, wenn auch kurze Zeit, vor der des rothen aufhört¹⁾, dass also die Lebensfähigkeit des rothen Muskelgewebes eine grössere ist, als die des weissen. Dasselbe Verhältniss finden wir auch am Kaltblüter, jedoch entsprechend der durchweg längeren Lebensfähigkeit ihrer Gewebe deutlicher ausgesprochen. Hängt man z. B. zwei Gastrocnemii von Frosch und Kröte, die ungefähr dieselbe Masse haben, in 0,6% NaCl-Lösung von 30—40° C., so bemerkt man, dass der Gastrocnemius des Frosches schon nach 2—3 Minuten keine Spur von Leben mehr zeigt, während der Krötenmuskel nach einem Aufenthalt von 4—5 Minuten sich noch deutlich bei faradischer Reizung kontrahirt.

Dasselbe zeigt sich, wenn man isolirte Muskeln, z. B. Biceps, Sartorius, Gastrocnemius von Frosch und Kröte unter feuchter Glocke aufbewahrt und durch elektrische Reizung von Zeit zu Zeit auf ihr noch vorhandenes Leben prüft. Zuerst sterben die Froschmuskeln, und als letzter von ihnen gewöhnlich der Gastrocnemius, was trotz seines Mindergehalts an trägem Material nicht zu verwundern ist, da bei seiner weit grösseren Masse die inneren Theile

1) Selbstverständlich unter gleichen äusseren Bedingungen. Man darf also nicht einen grossen weissen Muskel mit einem kleinen rothen Muskel vergleichen u. s. f. Siehe auch Gleiss, dieses Archiv Bd. 41, S. 69.

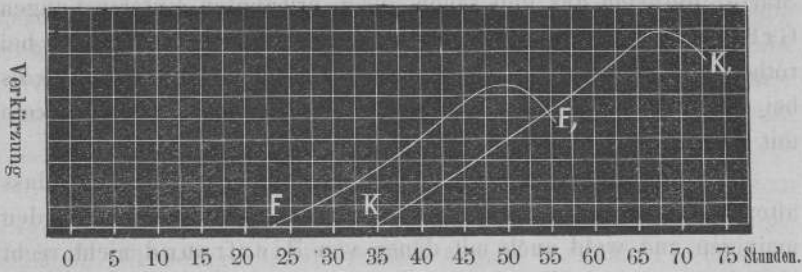
des Muskels ihre Lebensfähigkeit weit länger behalten können, als die kleineren, Biceps und Sartorius, die der Luft und ihrem schädlichen Einfluss vollständig bloss liegen. Erst mehrere Stunden nach ihnen verlieren jedoch die Krötenmuskeln ihre Erregbarkeit.

Verhalten bei der Todtenstarre.

Bierfreund¹⁾ hat in Hermann's Institut auf die Verschiedenheit des Verhaltens rother und weisser Muskeln bei der Todtenstarre aufmerksam gemacht und gezeigt, dass die Starre beim weissen einen viel rascheren Verlauf nimmt und weniger intensiv ausfällt, als beim rothen. Der rothe Muskel ist noch kaum zur Hälfte in der Starre vorgeschritten, wenn beim weissen schon die Lösung erfolgt.

Dieser so deutlich ausgesprochene und leicht zu bestätigende Unterschied liess mich hoffen, wenn ich dieselben Versuche auch an Frosch und Kröte anstellte, auch hier positive Resultate zu bekommen. Ich arbeitete mit derselben Versuchsmethode wie Bierfreund. Die zu untersuchenden Muskeln — ich verwendete dazu die Gastrocnemii von den beiden Thieren — wurden in feuchter Kammer vor dem Vertrocknen geschützt und je mit einem Hebel verbunden, der an die berusste Trommel des Myographiums angelegt wurde. Entweder belastete ich die Muskeln mit einem geringen Gewicht (5 gr) oder liess sie völlig unbelastet. Die Versuchsergebnisse waren in beiden Fällen durchaus die gleichen. Die Längenverhältnisse der Hebelarme wurden natürlich, um genau dieselbe Vergrösserung zu bekommen, gleich lang an beiden gemacht. Die Trommel wurde stündlich um eine Kleinigkeit (abgesehen von den Nachtstunden) gedreht, so dass sich die Verkürzung in der Starre auf dem Papier in Gestalt einer Treppe kundgab. Meine Versuchsergebnisse zeigten zwar entsprechend der Thatsache, dass die von mir angewendeten Muskeln Mischungen beider Fasern darstellten, das Bild, das Bierfreund von seinen reineren Muskeln erhielt, nicht so scharf ausgesprochen, immer aber deutlich genug, um den Unterschied klar erscheinen zu lassen. Verbindet man die einzelnen Absätze der Treppe, so erhält man die Curven, die ich hier folgen lasse.

1) Pflüger's Archiv Bd. 43, S. 195.



Erstarrungscurven eines flinken Froschgastrocnemius F F, und eines trägen Krötengastrocnemius K K.

Die Resultate, die sich daraus über Dauer und Intensität der Starre ergeben, sind folgende:

Beim Frosch beginnt die Starre 22—25 Stunden nach Herausnahme des Muskels aus dem Körper, sie steigt anfänglich mit geringerer, späterer mit etwas grösserer Geschwindigkeit an, bis sie nach ungefähr 48 Stunden ihren Höhepunkt erreicht hat, um sich dann allmählich wieder zu lösen. Die Gesamtdauer der Starre beansprucht demnach eine Zeit von 22—28 Stunden.

Der Beginn des Erstarrens des Kröten-Gastrocnemius liegt um ungefähr 35 Stunden nach dem Tode des Thieres. Auch hier erfolgt der Anstieg allmählich, um sich gegen das Ende ein wenig zu steigern. Die höchste Höhe erreicht die Starre nach 64—68 Stunden; somit ist der Gesamtverlauf nach 30—33 Stunden abgespielt, dauert also hier circa 8—10 Stunden länger als beim Frosche. Auch der Unterschied in den Intensitäten der Starre ist wohl nachzuweisen. Die Höhe des Anstiegs ist bei dem Krötenmuskel wesentlich grösser als beim Frosch; das Verhältniss der Intensitäten von Frosch zu Kröte ist fast genau 2:3 in den beigezeichneten Curven. In einigen anderen Fällen hatte ich auch kleinere Werthe zu verzeichnen, jedoch nie derart, dass sich das Verhältniss umgedreht hätte. Und dabei ist zu berücksichtigen, dass der Gastrocnemius der Kröte kleiner ist, als der des Frosches und seine Fasern durchweg kürzer sind (im Durchschnitt vielleicht im Verhältniss wie 2:3, häufig aber auch wie 1:2).

Die Harmonie mit den Resultaten Bierfreund's ist aus diesen Befunden nicht zu verkennen. Wie dort bei den rothen Fasern findet sich hier bei den dünnen ein ausgesprochen späterer Eintritt, längere Dauer und intensivere Ausbildung der Starre. Und wir finden die eigenartige Analogie zwischen Contraction und



Starre, die sich aus den schon oben erwähnten Untersuchungen Grützner's über das Verhältniss der Hubhöhen im Tetanus bei rothen und weissen und den analogen Befunden Bierfreund's bei der Starre ergibt, in zutreffender Weise auch bei den Muskeln mit dünnen und dicken Fasern bestätigt.

Ich darf bei dieser Gelegenheit nicht unerwähnt lassen, dass ältere Untersuchungen von Schläpfer und Walker¹⁾ mit den meinigen und wohl auch mit denen von Bierfreund nicht recht übereinstimmen, da die erst Genannten, wenn ich sie recht verstehe, den Beginn der Starre bei Froschmuskeln schon nach 4 bis 5 Stunden annehmen. Es ist möglich, dass sie mit feineren Methoden gearbeitet haben als ich und eine schon um diese Zeit eintretende Verkürzung nachweisen konnten. Falls diese Verkürzung aber wirklich den Beginn der Starre anzeigen sollte, so könnte es sich immer nur um die Erstarrung von sehr wenigen Fasern handeln; denn dass ein Froschmuskel in mittlerer Zimmertemperatur und in feuchtem Raum aufbewahrt, 4 Stunden nach dem Tode des Thieres noch nicht abgestorben ist, ja kaum irgend welche Anzeichen eines beginnenden Absterbeprocesses aufweist, dürfte wohl allgemein zugegeben werden. Ich habe, wie gesagt, in den ersten Stunden nach dem Tode nicht die geringste Verkürzung an den Froschmuskeln wahrgenommen.

Die Versuche der oben genannten Forscher brechen nach etwa 10 Stunden ab. Damit soll aber doch sicher nicht gesagt sein, dass auch die Verkürzung in Folge der Starre schon um diese Zeit ihr Ende erreicht habe. Um diese Zeit hatten bei mir die Muskeln ihre Zusammenziehung noch gar nicht begonnen. Ich kann mir die Verschiedenheit der Ergebnisse nicht recht erklären, da sie ebenso wie ich unbelastete Froschmuskeln bei mittlerer Zimmertemperatur erstarren liessen. Herr Professor Grützner macht mich darauf aufmerksam, dass vielleicht in dem Untersuchungsraum der erstgenannten Beobachter irgend welche Gase vorhanden waren, die den Tod der Muskeln beschleunigt haben könnten oder dass die Muskeln nicht genügend vor dem Vertrocknen geschützt waren. Es sind das natürlich aber nur Vermuthungen.

Weiter muss ich noch auf einen Punkt hinweisen, den ich allerdings nicht genauer untersucht habe, der aber das gerade ent-

1) Pflüger's Archiv Bd. 4, S. 182.

gegengesetzte Verhalten der Muskeln zeigt, als es Walker und Schläpfer angeben. Es findet nämlich im Anfang häufig eine geringfügige Verlängerung des Muskels statt, die erst später in die Verkürzung übergeht. Auf der Figur auf Seite 13 ist auf diese Verlängerung keine Rücksicht genommen.

Ich machte bei der Gelegenheit auf Veranlassung von Herrn Professor Grützner diese Versuche auch noch mit Kehlkopfmuskeln mit Bezug auf eine frühere Angabe Grützner's, dass die Schliesser des Kehlkopfs, vor allem der *Musculus vocalis* selbst, mehr weisses, die Oeffner, der *Cricoarytaenoideus posticus* mehr rothes Material besitzen. Ich hing demgemäss diese beiden, einem frischen Rindskehlkopf entnommenen Muskeln in der oben beschriebenen Weise am Myographion auf und zugleich einen der anerkannt langsamen Zungenbeinmuskeln, den *Thyreohyoideus*, und verfuhr mit dem Zeichnen der Curve wie oben. Im Beginn der Starre zeigten sich die Unterschiede der 3 Muskeln wenig ausgesprochen. Doch erfolgte beim *Vocalis* der Eintritt nach 2, bei den andern zwischen 3 und 4 Stunden: also bei weitem nicht die grossen Differenzen, die Bierfreund bei den rothen Muskeln der Extremitäten gefunden. Die Art der Verkürzung zeigte nirgends Besonderheiten; das Ende der Starre erreichte zuerst der *Vocalis* nach 21 Stunden, dann folgte der *Cricoarytaenoideus posticus* mit 28 und endlich der *Sternothyreoides* mit 32 Stunden. Die Intensität schien beim *Posticus* am bedeutendsten ausgebildet, eine genaue Bestimmung konnte ich, weil mir ein genaues Maass der durchschnittlichen Faserlänge der Muskeln fehlte, nicht wagen. Doch schien mir soviel aus den Versuchen mit Sicherheit hervorzugehen, dass zwar alle die 3 Muskeln Gemische aus rothen und weissen darstellen, dass jedoch der *Vocalis* mehr weisses, wie auch der blosse Anblick zeigt, der *Cricoarytaenoideus posticus* mehr rothes besitzt. Gerne hätte ich auch noch an menschlichen Muskeln, namentlich im Hinblick auf die jetzt vielfach besprochene Frage der verschiedenen Widerstandskraft der Schliesser und Oeffner nach Schädigung ihrer motorischen Nerven, diesbezügliche Versuche angestellt, doch konnte ich zur Zeit, da ich mich mit diesen Untersuchungen beschäftigte, kein Material aus den Kliniken bekommen. Sicherlich würden sich auch hier Unterschiede in der Zeit und der Intensität des Erstarrens finden lassen.

Reduktionsfähigkeit der rothen und weissen Muskeln
bei Warmblütern und der dünn- und dickfaserigen
Muskeln bei Kaltblütern.

Grützner¹⁾ und Gscheidlen²⁾ haben ihrer Zeit Versuche gemacht, den Muskel in thätigem und unthätigem Zustand auf seinen Sauerstoffverbrauch zu prüfen, indem sie denselben mit reducibaren Substanzen zusammenbrachten, Grützner mit Eisenchlorid und Pyrogallussäure, Gscheidlen mit salpetersaurem Natron oder Indigolösung. Doch waren die gewonnenen Resultate nicht ganz rein und eindeutig, da man bei diesen Versuchen nie recht wusste, wie weit man es mit noch lebendem oder abgestorbenem Material zu thun hatte und der durch die genannten Reagentien angezeigte Reduktionsprocess doch ein von dem wirklich physiologischen ziemlich verschiedener gewesen sein dürfte. Auch die Versuche, dem lebenden Thier Stoffe einzuverleiben, deren Oxydationsproducte, ähnlich wie der Indigo, schön gefärbt, während sie selbst farblos sind und aus der mehr oder weniger starken Entfärbung der verschiedenen Organe einen Schluss auf das Sauerstoffbedürfniss der letzteren zu ziehen, wie das in einer ausführlichen und interessanten Untersuchung Ehrlich³⁾ gethan hat, haben zum Mindesten ihren Haken. Ganz abgesehen davon, dass die Deutung der Ergebnisse ungemein schwierig ist (wie ja auch Gad und Wurster⁴⁾ aus den Ehrlich'schen Resultaten ungefähr die entgegengesetzten Schlüsse ziehen wie Ehrlich selber), lässt sich aus diesen Versuchen, wie mir scheint, auf den grösseren oder geringeren Sauerstoffhunger der lebenden Gewebe deshalb wenig schliessen, weil ja fortwährend sauerstoffhaltiges Blut durch die Gewebe kreist und weil ferner alle diese angewendeten Stoffe nicht nur nicht indifferent, sondern sogar höchst giftig waren. Alle diese Versuche sind daher (und ich gebe hier im Wesentlichen eine Anschauung von Herrn Prof. Grützner wieder) gewiss von höchstem Interesse und sehr viel versprechend (ich erinnere nur an die schönen Funde Ehrlich's betreffend das Methylenblau), aber

1) Pflüger's Archiv Bd. 7, S. 254.

2) Pflüger's Archiv Bd. 8, S. 506.

3) Das Sauerstoffbedürfniss des Organismus. Berlin 1885.

4) Archiv für Physiologie von Du Bois-Reymond 1887, S. 337.

auch so complicirt, dass man vorläufig nicht allzu sichere Schlüsse gerade auf den Sauerstoffhunger der lebenden Gewebe ziehen darf.

Um so einfacher, klarer und durchsichtiger ist nun eine Methode¹⁾, bei der man sich wundern muss, dass man sie nicht schon längst angewendet hat. Man verwendet lebende beziehungsweise „überlebende“ Gewebstücke und einen Stoff, der auch im Organismus selber die Sauerstoffabgabe und -Aufnahme vermittelt, nämlich das Hämoglobin. Bernstein²⁾ hat diese überaus durchsichtige Methode empfohlen und verfährt folgendermaassen³⁾. Er macht sich eine Blutlösung von 2—4 ccm defibrinirtem Blut auf 100 Wasser, versetzt diese Lösung, um sie physiologisch unschädlich zu machen, mit 0,6 gr NaCl; von dem auf die Schnelligkeit der Reduktion zu untersuchenden Gewebe giebt er $\frac{1}{2}$ —1 gr in fein zerschnittenem Zustand in Glaskölbchen von c. 5 ccm Inhalt, setzt hierzu 2—4 ccm Blutlösung, füllt das Fläschchen mit physiologischer Kochsalzlösung nach und setzt vorsichtig den Stopfen auf (der aus Glas bestehen sollte), ohne dass eine Luftblase ins Innere kommen darf. Um zu verhüten, dass beim Aufsetzen des Stopfens von der Flüssigkeit ausfließt, wird der Hals mit einer indifferenten, mit der Flüssigkeit sich nicht mischenden Substanz, z. B. Mandelöl gefüllt, während man die Blutlösung bloss bis zum Hals des Fläschchens reichen lässt. Man beobachtet nun mittelst des Spektralapparates — ich benutzte einen kleinen geraden von Browning (London) — bis die beiden Absorptionsstreifen des Sauerstoff-Hämoglobins verschwinden und in den einen des reducirten übergehen. Man kann jedoch die Verfärbung auch ganz wohl mit blossem Auge verfolgen und ziemlich genau den Eintritt der

1) Die bekannten Untersuchungen von Vierordt und Dennig (Zeitschrift für Biologie Bd. 11, S. 195 u. Neue Folge Bd. 1, S. 473) gestatten bekanntlich keine Urtheile über den Sauerstoffhunger verschiedener, einzelner Gewebe.

2) Untersuchungen aus dem physiol. Institut zu Halle 1888, Heft 1, S. 107.

3) Auf die Untersuchungen der Botaniker betreffend die Beziehungen der Pflanzenzellen zum Sauerstoff (siehe namentlich die eingehenden Arbeiten Pfeffer's, Abhandl. der math.-phys. Klasse der sächsischen Gesellsch. der Wissensch. 1889, Nr. 5) kann hier natürlich nicht Rücksicht genommen werden.

Endreaktion bestimmen. Die Schnelligkeit hängt bei gleicher Blutquantität von der Art und Menge des zur Verwendung kommenden reducirenden Gewebes ab. Bernstein bekam auf diese Weise sehr genaue Resultate bei Vergleich der verschiedenen Organe des Körpers. Wenn die Zeitangaben, die man auf diese Weise erhält, auch nicht das absolute Zeitmaass darstellen, in der die Reduktion vermuthlich im Körper geschieht, so darf man doch annehmen, dass man in das relative Verhältniss der Reductionsgeschwindigkeiten der einzelnen Gewebe einen Einblick gewinnt. Wir erfahren auf diese Weise, — was schon vorher bei der Betrachtung der beiderseitigen Funktionen anzunehmen ist, — dass der quergestreifte Muskel beim Warmblüter mehr als noch einmal so rasch dem Oxyhämoglobin seinen Sauerstoff raubt als der glatte.

Ein so deutlich ausgesprochener Unterschied musste die Vermuthung nahe legen, dass auch innerhalb des quergestreiften Muskelgewebes selbst eine ähnliche, wenn auch entsprechend geringere Differenz im Reduktionsvermögen sich finden lasse zwischen rother und weisser Muskelsubstanz, vielleicht in der Art, dass der rothe Muskel gewissermaassen in der Mitte zwischen dem glatten und dem weissen stehen würde. Denn dass die schnellere Erregbarkeit, der rasche ungestüme Zuckungsverlauf des letzteren auch eine raschere Befriedigung des Sauerstoffbedürfnisses erfordern, war anzunehmen.

Ich fand in der That bei den Versuchen, die ich in der beschriebenen Weise an ausgewachsenen Kaninchen, Meerschweinchen und Ratten anstellte, dass der frisch ausgeschnittene weisse Muskel das Oxyhämoglobin rascher reducirte, als der rothe. Reducirte z. B. der weisse in 12 Minuten vollständig, so war beim rothen das vollständige Uebergehen der 2 Streifen in den einen des reducirten Hämoglobins erst nach 18—20 Minuten zu bemerken. In einem einzigen Falle, wo ich mit einem jungen Kaninchen arbeitete, bekam ich das umgekehrte Resultat; der rothe reducirte nach 20 Minuten (0,5 gr Substanz, 3 cem der 3,5% Blutlösung), der weisse noch nicht völlig nach 28 Minuten. Leider hatte ich keine Zeit, diesem eigenartigen Resultate näher nachzuforschen, vielleicht, dass auch in diesen Versuchen das Alter des Muskels von Einfluss auf das Ergebniss ist, wie dies vor kurzem Wörtz¹⁾ im hiesigen Laborato-

1) S. oben S. 2.

rium bezüglich des Wassergehalts rother und weisser Muskeln erwiesen hat.

Ich machte sodann dieselben Versuche auch an den Froschmuskeln, die mich hauptsächlich interessirten, an Sartorius, Biceps, Rectus abdominis, Vastus und Gastrocnemius. Ich verglich zuerst den Sartorius, nachdem ich ihn sorgfältig vom aufliegenden Bindegewebe befreit hatte, mit den Mittelpartien des Vastus, wo nach meinen mikroskopischen Befunden die dünnen Fasern sehr schwach vertreten waren und fand bei genau gleichen Substanzverhältnissen beim Vastus die Reduction nach 15 Minuten, beim Sartorius nach 23—25 Minuten eingetreten. Ganz ähnlich waren die Resultate, die ich bei Vergleich der übrigen Muskeln erhielt: es zeigte sich die Reduktionsgeschwindigkeit grösser bei den dickfaserigen als bei den dünnfaserigen Muskeln. Am langsamsten von den untersuchten fand ich den trägen Rectus abdominis, doch mag hierbei von Einfluss sein, dass es schwer hält, ihn vollständig von seinen Fascien loszupräpariren. — Um für die Genauigkeit meines Verfahrens eine Controle zu haben, nahm ich gleiche Theile desselben Muskels, z. B. des Vastus von beiden Extremitäten, und fand in der That den Eintritt der Endreaktion genau gleichzeitig nach 15 Minuten.

Anders war das Resultat, als ich wie bisher Frosch- und Krötenmuskeln vergleichen wollte. Anfänglich allerdings schienen die Versuche mit den genannten übereinzustimmen; es reducirten die Krötenmuskeln wesentlich langsamer als die entsprechenden Froschmuskeln. Erst später bemerkte ich, dass ich all diese Versuche an Kröten angestellt hatte, die im Frühjahr eingefangen worden und den ganzen Sommer über ohne Nahrung und nahezu auch ohne Bewegung gewesen waren. Die Muskeln sahen blass und atrophisch aus, der Stoffwechsel in ihnen war offenbar nicht mehr normal. Als ich die Versuche mit frisch eingefangenen Kröten wiederholte, drehte sich das Resultat plötzlich um. Es zeigte sich durchgängig ein rascheres Reduktionsvermögen der Krötenmuskeln. Wenn dies Ergebniss auch nicht mit den bisher gemachten Erfahrungen übereinstimmt, so darf man es doch nicht, wie ich glaube, als ein unbedingt negatives auffassen. Denn gerade darin, worauf es in unseren Versuchen hauptsächlich ankommt, zeigt sich eine uns schon bekannte individuelle Verschiedenheit der beiden Thiere, nämlich in der Lebensfähigkeit

des Muskels. Wie der Krötenmuskel seine Lebensfähigkeit in einer Temperatur von 40° C. längere Zeit bewahrt, wie er überhaupt seine Erregbarkeit länger behält als der Frostmuskel, so ist es wahrscheinlich, dass der Frostmuskel beim Zerschneiden und überhaupt beim Versuchsverfahren seine Vitalität bedeutend einbüsst, während der Krötenmuskel dem normalen Zustande noch näher steht. Es dürfte deshalb bei einer derartigen prinzipiellen Verschiedenheit der Vergleichsobjekte aus dem Resultat, dass bei unserer Versuchsanordnung der Krötenmuskel rascher reduziert, nicht ohne weiteres der Schluss zu ziehen sein, dass der normale Krötenmuskel im Körper in Wahrheit ein grösseres Sauerstoffbedürfniss hat, als der normale Frostmuskel. Die Analogie jedenfalls liesse eher vermuthen, dass der durchgängig trägere Krötenmuskel auch hierin hinter dem Frostmuskel zurücksteht. Und ich glaube, dass dies thatsächlich der Fall ist. Man hat sich nämlich hier an folgende Versuche in der oben erwähnten Arbeit Bernstein's zu erinnern. Bernstein fand, dass ein Muskel um so träger reduzierte, je länger er aus dem Körper entfernt, je weiter also der Absterbeprozess in ihm vorgeschritten war. Ein zerschnittener Krötenmuskel ist nun, wenn ich so sagen darf, immer noch lebendiger, als ein ebenso behandelter Frostmuskel; desshalb reduziert er auch kräftiger.

Entsprechend den Starreversuchen mit den Kehlkopfmuskeln untersuchte ich dieselben Muskeln auch auf die Geschwindigkeit ihres Reduktionsvermögens. Ich konnte die Muskeln natürlich nicht ganz so frisch bekommen wie bei den bisherigen Versuchen, doch zeigten sie sich, als ich sie vom Schlächter bekam, immerhin noch schwach erregbar; das Resultat, das ich erhielt, stimmte mit dem oben von rothen und weissen genannten gut überein. Vocalis reduzierte zuerst und 5 Minuten nach ihm der Cricoarytaenoideus posticus. Für die vollständige Entblutung hatte ich, soweit es am ausgeschnittenen Kehlkopf möglich war, gesorgt.

Noch muss ich eines andern, hierher gehörigen, an rothen und weissen Meerschweinchenmuskeln gemachten Befundes gedenken. Ich leitete, um die Muskeln möglichst von ihrem Blutgehalt zu befreien, bei Meerschweinchen in die grosse Halsvene physiologische Kochsalzlösung, öffnete eine der Carotiden und durchspülte das Thier noch mit etwa 200 ccm der Lösung. Hierauf machte ich die Reduktionsversuche in der oben beschriebenen

Weise und fand das eigenthümliche Resultat, dass nunmehr der rothe stets rascher reduzirte als der weisse. Es daher abzuleiten, dass in den früheren Versuchen die rothen noch Blut enthielten und infolge dessen längere Zeit zur Reduktion brauchten, ist mir nicht wahrscheinlich; denn ich hatte die Entblutung immer möglichst genau vorgenommen, so dass die vielleicht zurückbleibenden kleinen Mengen einen so deutlichen Unterschied, wie er sich in den Versuchen kund gab, sicherlich nicht hervorrufen konnten. Vielmehr scheint mir hier wieder ein ähnliches Verhältniss vorzuliegen, wie eben bei Kröten- und Froschmuskeln. Die empfindlichen weissen Muskeln¹⁾ leiden durch die Abwesenheit des Blutes bei der Durchspülung mit Salzwasser in sehr hohem Grade. Infolge Sauerstoffmangels (vielleicht auch noch aus manchen anderen Gründen) werden sie stark geschädigt und gleichen so Muskeln, die eben schon geraume Zeit aus dem Körper entfernt sind. Den viel widerstandsfähigeren rothen Muskeln hat der Sauerstoffhunger nicht viel geschadet, und als lebensfrischere Organe reduciren sie auch kräftiger.

Alle diese Befunde zusammengehalten zeigen, dass, wenn es auch im grossen und ganzen richtig sein wird, dass der weisse und dickfaserige Muskel rascher reducirt, als der rothe und dünnfaserige, doch mancherlei Momente dieses Resultat modificiren, ja geradezu umkehren können, und weisen ferner darauf hin, wie ungemein vorsichtig man selbst bei Anwendung der Bernsteinschen Methode mit Schlüssen sein muss, welche die Grösse des Sauerstoffhungers lebender normaler Gewebe zum Gegenstand haben²⁾.

1) Siehe Anmerkung S. 1 und W. Neumann, Dissertation Bern 1883.

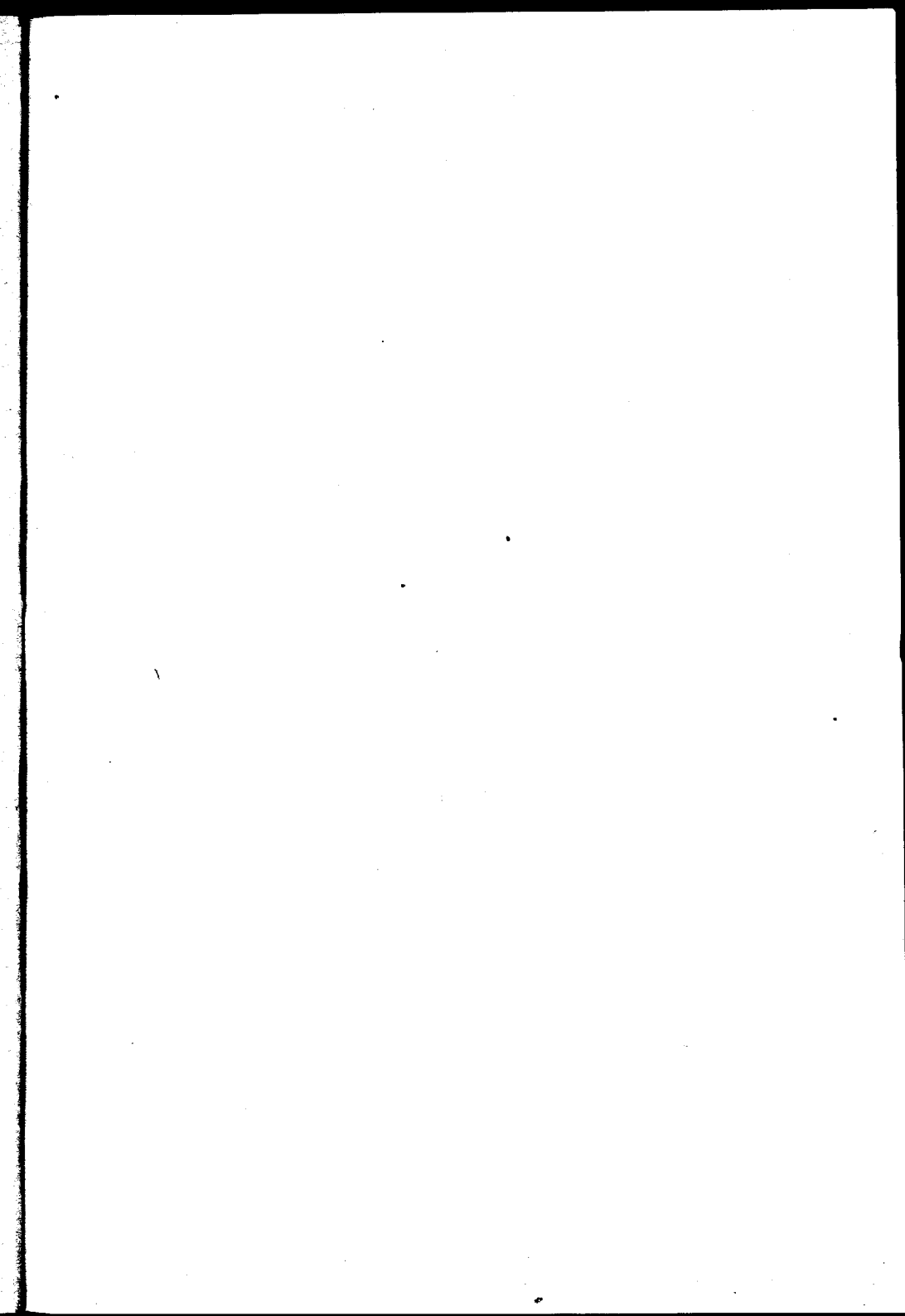
2) Längere Zeit nach Abschluss obenstehender Arbeit kam mir eine interessante, unter Kronecker's Leitung ausgeführte Untersuchung von Sophie Handler (Zeitschrift für Biologie N. F. Bd. 8, S. 233) zu Gesicht, welche die Reduction des Hämoglobins im ausgeschnittenen und durchspülten Froschherzen behandelt. Sollten sich aber bei diesen zum Theil merkwürdigen Versuchsergebnissen, die ich natürlich nicht im Geringsten anzweifelte, auch ähnliche störende Bedingungen eingeschlichen haben? Denn solch ein armes durchspültes Herz besteht ja doch (das ist ganz unzweifelhaft) aus lebendigem, absterbendem und todttem Material. Ersteres reducirt aller Wahrscheinlichkeit nach sehr stark, das zweite wenig, das dritte gar nicht.

Grützner.

Ueberblicken wir zum Schlusse nochmals die Resultate, die sich uns bei den Untersuchungen über dicke und dünne Muskelfasern bei Frosch und Kröte ergeben haben, in aller Kürze, so ist zu sagen: Die regelmässige Vertheilung beider Faserarten in den Muskeln des Frosches und der Kröte, auch bei Individuen ganz verschiedenen Alters, spricht aus Gründen, die ich oben des näheren ausgeführt, nicht dafür, dass wir es mit Entwicklungszuständen ein und derselben Faser zu thun haben. Das physiologische Verhalten in der Contraction, in der Krafftleistung bei derselben, in der Dauer der Erregbarkeit, in der Todtenstarre und endlich auch noch in der reduzierenden Wirkung auf Sauerstoffhämoglobin zeigt so durchgehende Aehnlichkeit mit den Muskeln rother und weisser Farbe der Säugethiere, dass die Behauptung, die dünnen Fasern der Amphibien entsprechen den rothen der genannten Warmblüter, die dicken den weissen, nicht unberechtigt erscheinen kann.

16602





26390