

## Mikroskopische Untersuchungen über die quergestreifte Muskelsubstanz.

Von

**Th. Wilh. Engelmann**  
in Utrecht.

### Erster Artikel.

(Mit Taf. II.)

Die folgende Untersuchung behandelt den Bau der quergestreiften Muskelsubstanz in den verschiedenen Zuständen der Ruhe, Thätigkeit und Starre. Sie war bereits vor nahezu einem Jahre im Wesentlichen abgeschlossen und in ihren Hauptergebnissen der holländischen Akademie der Wissenschaften mitgetheilt<sup>1)</sup>, als eine Arbeit von Merkel<sup>2)</sup> über die quergestreifte Substanz der Arthropoden erschien, in welcher ein zweiter Artikel desselben Autors, die Muskelsubstanz der Wirbelthiere betreffend, in baldige Aussicht gestellt war. In Erwartung dieses zweiten Artikels prüfte ich im Laufe des Frühjahrs und Sommers den ganzen Stoff, namentlich die Vorgänge bei der Zusammenziehung, nochmals Punkt für Punkt, unter besonderer Berücksichtigung der Untersuchungen von Flögel<sup>3)</sup> und Merkel. Nachdem ich nun unlängst von Herrn Merkel selbst vernommen habe, dass das Erscheinen jener Fortsetzung seiner Arbeit auf unbestimmte Zeit verschoben ist, will ich mit der ausführlichen Darstellung meiner Ergebnisse nicht länger zögern.

#### I. Die ruhende Muskelsubstanz.

##### A. Zur Methode.

Die mikroskopische Untersuchung des Baues der ruhenden Muskelsubstanz hat, nach der für alle verwandte Aufgaben gel-

1) S. Procès verbaal d. k. Akad. van wetenschappen. Afdeel. Natuurk. Nr. 6. 30. Dec. 1871 und ibid. Nr. 7. 27. Jan. 1872.

2) Fr. Merkel, der quergestreifte Muskel. I. Das primitive Muskelement der Arthropoden. Hierzu Taf. XIII. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. VIII. 2. Heft. Januar 1872, pag. 244—268.

3) J. H. L. Flögel, Ueber die quergestreiften Muskeln der Milben. Hierzu Taf. III. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. VIII. 1. Heft. November 1871. pag. 69—80.

tenden Regel, von der Betrachtung des völlig normalen, lebendigen Gewebes auszugehen: erst wenn das dem normalen Zustand entsprechende Bild genau bekannt ist, können die künstlich entstandenen mit Sicherheit richtig gedeutet werden. Bietet die Erfüllung dieser Bedingung schon im Allgemeinen nicht wenig Schwierigkeiten, so gilt das ganz besonders von Fällen wie dem vorliegenden, wo der zu untersuchende Gegenstand durch eine ausserordentliche Labilität seiner mikroskopischen Structur sich auszeichnet. In der That möchten nicht viele organisirte Massen in diesem Punkt der quergestreiften Substanz den Rang streitig machen: die Bedingungen, an welche die Erhaltung des so äusserst regelmässigen und zusammengesetzten Baues der lebenden Muskelsubstanz geknüpft ist, sind sehr verwickelt, schwer zu erhalten, wo sie gegeben, schwieriger noch künstlich nachzuahmen, und zudem für verschiedene Muskeln, sowohl derselben, wie für die verschiedener Thierarten, häufig ganz verschiedene. Leider ist die Zahl der Fälle, in welchen die Muskelfasern im lebenden Thiere unter den normalen Bedingungen des Stoffwechsels hinreichend genau untersucht werden können, nicht gross. Die herrlichen, krystallklaren Arthropoden und Arthropodenlarven, an denen das Meer so reich ist, stehen dem Forscher im Binnenlande nicht zu Gebote, und die Süsswasserfauna liefert in ihren Cyclops, Gammarus, Asellus, Hydrarachniden, Insecten und Insectenlarven (*Corethra plumicornis* u. a.), nur beschränkten Ersatz. Doch sind auch diese Objecte, welche sich zum Theil noch durch Dünne und isolirten Verlauf ihrer Muskelemente und mitunter durch erhebliche Breite der Querstreifen auszeichnen, vom grössten Werthe, da sie die unter nicht mehr ganz normalen Bedingungen erhaltenen Bilder zu controliren gestatten. So findet sich denn auch in der folgenden Darstellung des Bildes der lebenden ruhenden quergestreiften Substanz kein wesentlicher Punkt, der nicht durch Beobachtung an solchen Normalpräparaten geprüft worden wäre.

In den meisten Fällen inzwischen ist man ausschliesslich darauf angewiesen, die Muskelfasern aus dem Körper des lebenden Thieres zu entfernen und künstlich möglichst normale Bedingungen herzustellen. Diese müssen jedesmal durch Ausprobiren gefunden werden. Die sogenannten indifferenten Zusatzflüssigkeiten, wie Serum, Kochsalzlösung von 0,5 bis 0,8 pCt., Eiweiss-

lösungen u. a. bringen in vielen Fällen (z. B. bei den meisten Stammuskeln der Insecten) sogleich die grössten Veränderungen hervor. Durchschnittlich giebt noch Untersuchung ohne jeden Zusatz in einem mässig feuchten Raume die besten Resultate. In allen solchen Fällen gilt selbstverständlich die Regel, so schnell wie möglich zu präpariren und zu beobachten. Denn rasch und unaufhaltsam entwickeln sich nach der Entfernung der Muskeln aus ihrer natürlichen Umgebung die mannichfachsten Leichenveränderungen: mitunter so rasch, dass die Fasern nicht leicht noch reizbar und in der Regel mit ganz verunstaltetem Ansehen unters Mikroskop kommen. So bei den meisten Muskeln der Warmblüter und manchen Insectenmuskeln.

Nur solche Stellen quergestreifter Substanz habe ich im Folgenden als Ausgangspunkt für die Darstellung benutzt, durch welche sich kräftige Contractionswellen noch mit relativ bedeutender Geschwindigkeit fortzupflanzen vermochten. Und zwar verstehe ich unter kräftigen Contractionswellen nur solche, auf deren Gipfel die Verkürzung wenigstens ein Drittel beträgt. Diese Einschränkung ist nöthig, denn man würde sehr irren, wenn man glaubte, dass jedes Stück quergestreifter Substanz, welches überhaupt noch wellenförmig fortschreitende Zusammenziehungen zeigt, sein normales Ansehen behalten haben müsse. Es ist beinahe unglaublich, welche gewaltigen Veränderungen die optischen Eigenschaften, namentlich von Insectenmuskeln, erleiden können, ehe Reizbarkeit und Leitungsvermögen erlöschen. Wir werden unten Beispiele davon kennen lernen.

Um zu entscheiden, ob die quergestreifte Substanz sich noch in dem erwünschten frischen Zustand befinde, muss man bei Wirbelthiermuskeln in der Regel künstlich (electric) reizen. Bei den Muskeln der Arthropoden hat man das meist nicht nöthig, weil hier sehr leicht ohne nachweisbare äussere Veranlassung Contractionen auftreten, die sich, wie schon oft bemerkt worden ist, Minuten, ja Secunden lang in mehr oder minder regelmässigen, meist kurzen Pausen an derselben Faserpartie wiederholen. Ueberhaupt empfiehlt es sich, namentlich für eine vorläufige Orientirung, zunächst nur Muskeln von Arthropoden zu wählen. Denn bei diesen pflegen hauptsächlich wegen grösserer Breite der Querstreifen, die wesentlichen Structurverhältnisse leichter kenntlich zu sein. Man reicht darum auch schon mit verhält-

nissmässig schwachen Vergrösserungen ( $\frac{300}{1}$  bis  $\frac{500}{1}$ ) für die Hauptsachen aus <sup>1)</sup>. Ich habe in die folgende Beschreibung nichts aufgenommen, was nicht schon mit einem guten trocknen Objectivsystem (Hartnack 8, Zeiss E, F) erkannt werden könnte — eine Beschränkung, die mir geboten schien gegenüber der immer mehr zunehmenden Unsitte, den Schwerpunkt der mikroskopischen Forschungen jenseits der Grenzen zu verlegen, welche uns augenblicklich durch das optische Vermögen unserer Instrumente gezogen sind.

### B. Das Bild der lebenden, ruhenden Muskelsubstanz.

(Hierzu Fig. 1—8.)

An jeder normalen ruhenden quergestreiften Muskelfaser <sup>2)</sup> lassen sich bei Untersuchung im gewöhnlichen durchfallenden Lichte, in der Regel schon mit mässig starken Vergrösserungen ( $\frac{400}{1}$ ), wenigstens vier verschiedene Arten von Querstreifen oder Querbändern unterscheiden, die in völlig gesetzmässiger Wiederkehr angeordnet sind:

- I. ein helles sehr schwach lichtbrechendes Band halbirt von
- II. einem dunkeln, stark lichtbrechenden Streifen (*zn* Fig. 1—3).
- III. ein mässig dunkles, ziemlich stark lichtbrechendes Band (*qq*), in dessen Mitte
- IV. ein hellerer, schwächer lichtbrechender Streif (*m*).

Bei allen Fasern mit sehr breiten Querstreifen — möge die grössere Breite nun von Natur gegeben oder künstlich, durch Dehnung, hervorgerufen sein — lässt sich das einfache dunkle Band *zn* mit hinreichend starken Vergrösserungen in drei Querstreifen auflösen: einen mittleren dunkleren (*z* Fig. 4—7) und zwei seitliche hellere (*n*). Man muss annehmen, dass auch da, wo mit unsern jetzigen Hilfsmuskeln nur ein einfaches dunkles Band *zn* in der hellen Substanz *i* gefunden wird, diess noch aus drei Streifen zusammengesetzt sei.

Zwischen gekreuzten Nicols erscheinen *q* und *m* im Allgemeinen hell, *i* ausnahmslos völlig dunkel, *zn* (beziehungsweise

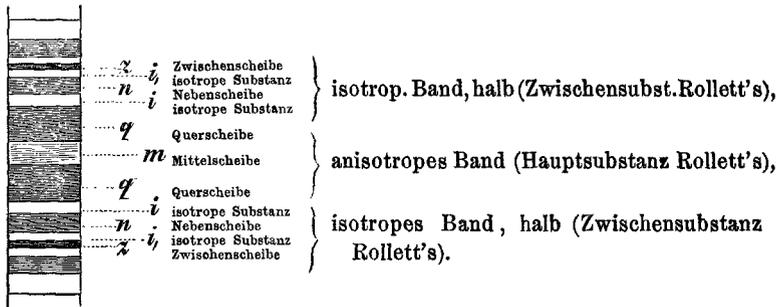
1) Ich pflege mit Objectiv 8 von Hartnack zu arbeiten.

2) Auch an der quergestreiften Substanz des Herzmuskels.

$z$  und  $n$  jedes für sich) wenigstens im Vergleich zu  $q$  und  $m$  fast immer sehr dunkel. Wir wollen darum trotz der letzteren Einschränkung, in Uebereinstimmung mit dem bisherigen Sprachgebrauch, die beiden Streifen  $q$  mit dem dazwischenliegenden  $m$  kurzweg das anisotrope,  $i$  mit  $zn$  das isotrope Band nennen.

Alle die genannten optisch unterscheidbaren Abtheilungen lassen sich, wie an der ganzen unversehrten Faser, ebenso an jedem, auch dem dünnsten, durch Längsspaltung erzeugten Faserbruchstück (Fibrille, Fibrillenbündel) nachweisen. Da entsprechend jeder der beschriebenen Abtheilungen die quergestreifte Substanz ausser den angeführten optischen noch andere — physikalische und chemische Eigenthümlichkeiten — besitzt, deren Feststellung eine unserer ersten Hauptaufgaben sein wird, müssen wir sie uns zusammengesetzt denken aus regelmässig in der Richtung der Faseraxe aufeinanderfolgenden Schichten oder Scheiben verschieden gearteter Substanz.

Im Folgenden bezeichne ich die in der Mitte der isotropen Substanz gelegene Schicht  $z$  als Zwischenscheibe, ihre Nachbarn  $n$  als Nebenscheiben, beide zusammen, wo sie einzeln nicht unterscheidbar sind, als Grundmembran (Krause), die mittlere Lage ( $m$ ) der doppeltbrechenden Substanz als Mittelscheibe (Hensen), die beiden seitlichen ( $q$ ) als Querscheiben. Gehen wir von der Zwischenscheibe aus, welche die festeste ist und die quergestreifte Substanz gleichsam in natürliche Fächer oder Etagen abtheilt, so folgen in jedem Fach die einzelnen Lagen in der Weise aufeinander, wie es in beistehendem Holzschnitt halbschematisch dargestellt ist:



Zur nähern Erläuterung dienen die Figuren 1 bis 8 auf Taf. II, sämmtlich nach ganz frischen, ohne Zusatz untersuchten Muskelfasern gezeichnet. Fig. 1 entstammt einem Adductor magnus

femoris von *Rana temporaria*, Fig. 2 demselben Muskel von *Triton cristatus*, Fig. 3 dem Psoas der Ratte, Fig. 4 einem Scherenmuskel von *Astacus fluviatilis*, Fig. 5 einem Oberschenkelmuskel von *Hydrophilus piceus*, Fig. 6, 7 und 8 dem Muskelfasernetz, welches das obere Drittel des Enddarms von *Musca vomitoria* umspinnt.

Trotz einiger Abweichungen im Einzelnen bemerkt man sogleich die völlige Uebereinstimmung, welche in der Hauptsache zwischen allen Figuren besteht: überall erkennt man die isotrope Substanz *i*, halbirt von der dunkleren Grundmembran *zn* und die matten Querscheiben *q* mit der helleren Mittelscheibe *m* zwischen sich. In den enggestreiften Wirbelthiermuskeln Fig. 1 und 2 erscheinen *z* und *n* zusammen als einfache Grundmembran; bei den breiter gestreiften, Fig. 4—8, sind Zwischenscheibe und Nebenscheiben gesondert wahrnehmbar. Fig. 3 verräth schon die Zusammensetzung der Grundmembran aus drei Lagen.

Wie ein Blick auf die Figuren lehrt, ist die absolute Höhe der Muskelfächer in den verschiedenen abgebildeten Fällen eine sehr verschiedene. Diese Verschiedenheiten lassen sich keineswegs, wie auch neuerdings noch versucht worden ist, bloss auf Unterschiede im Dehnungszustand der Fasern zurückführen. In Fig. 6, welche ein nur mässig gedehntes Faserstück vom Fliegendarm darstellt, misst jene Höhe nahezu viermal mehr als in Fig. 1, die von einer ziemlich stark gedehnten Faser des Frosches entnommen ist. Der Versuch, die enggestreiften Fasern der Wirbelthiere, unter Erhaltung ihrer Contractilität, soweit zu dehnen, dass die Höhe ihrer Muskelfächer die von Fig. 6 oder auch nur die von Fig. 5 erreiche, misslingt stets. Die Fasern zerreißen lange vorher und wiederum schon, ehe sie zerreißen, scheinen sie ihre Reizbarkeit nahezu, wo nicht völlig, zu verlieren. Die in Fig. 5, 6 und 7 abgebildeten Fasern wurden dagegen noch von kräftigen Contractionswellen durchlaufen; ja sie konnten sogar noch ziemlich viel (über ein Viertel) weiter ausgedehnt werden, ohne an ihrer Contractilität merklich einzubüßen. Auf der anderen Seite vermochten sie sich, dem alleinigen Einfluss ihrer elastischen Kräfte überlassen, nicht so weit zusammenzuziehen, dass die Höhe ihrer Muskelfächer der von Fig. 1 gleich gekommen wäre; kaum die von Fig. 2 wurde erreicht.

Vergleicht man lebende ruhende Muskelfasern möglichst vieler

verschiedener Localitäten und Thierarten, denen so genau wie möglich die Länge wiedergegeben ist, welche sie im Ruhezustand im Körper durchschnittlich besitzen, oder auch vergleicht man sie, nachdem sie sich unter dem Einfluss ihrer elastischen Kräfte frei haben verkürzen können, so ergibt sich in beiden Fällen, dass die Höhe der Muskelfächer zwar bei jeder einzelnen Faser und durchschnittlich auch bei den verschiedenen Fasern desselben Muskels, aber keineswegs bei allen Muskelfasern desselben Thieres oder bei den Muskeln verschiedener Thierarten gleich gross ist. Bei den Wirbelthieren zwar kommen bedeutende Unterschiede nicht vor, wohl aber bei den Arthropoden. Hier finde ich die grössten Werthe (bis 0,011 Mm. im mässig gedehnten Zustand) durchschnittlich bei den dünnen Muskelfasern des Abdomens der Insecten; namentlich zeichnen sich die die Abdominalringe miteinander verbindenden Fasern, wie auch die den chitinisirten Theil des männlichen Geschlechtsapparats bewegenden Fasern vieler Käfer durch hohe Fächer aus. Ich empfehle u. a. den im Juli und August auf allen Wiesen gemeinen Telephorus (*Cantharis*) *melanurus*. Ebenso kommen aber auch in den Extremitäten, sowie an andern Körperstellen (Thorax, Kopf) vieler Arthropoden Bündel von auffallend breit gestreiften, meist dünnen Fasern, oft mitten zwischen andern, bei entsprechendem Dehnungszustand eng gestreiften Elementen vor. Von den Thieren, die mir lebend zur Ermittlung dieser Verhältnisse dienten, seien genannt: *Carabus intricatus* und *violaceus*, *Procrustes coriaceus*, *Hydrophilus piceus*, *Dytiscus marginalis*, *Geotrupes stercorarius*, *Musca vomitoria* und *domestica*, *Formica rufa*, *Bombus terrestris*, *Apis mellifica*, *Vanessa urticae*, *Pieris brassicae*, *Oniscus murarius*, *Atax (spec.) Asellus aquaticus*, *Cyclops quadricornis*, *Gammarus pulex*, *Astacus fluviatilis*.

Ich muss nach alledem der ältern, neuerdings von Hensen <sup>1)</sup> wiederholten Angabe, welche allen Muskelfächern aller Thiere nahezu dieselbe Höhe (etwa 0,0020 bis 0,0026 Mm.) im nicht contrahirten Zustand zuschreibt, bestimmt widersprechen und damit auch den physiologischen Schlussfolgerungen, welche an die angebliche Constanz dieses Werkes geknüpft worden sind. Auf der andern Seite scheint es bis jetzt ebenso wenig möglich, die

1) Arbeiten aus dem Kieler physiolog. Institut. 1868. Kiel 1869. p. 2.

Differenzen in der Höhe der Muskelfächer mit physiologischen Differenzen in Verband zu bringen. Wenn man gemeint hat, dass die Schnelligkeit der Contraction um so grösser sei, je niedriger die Muskelfächer, so ist hiergegen u. a. einzuwenden, dass die Dauer der Zuckung bei vielen breit gestreiften Insectenmuskeln kürzer ist als bei den enggestreiften der Schildkröte, bei diesen aber sehr viel länger als bei den meisten andern Wirbelthieren, deren Muskelfächer zum wenigsten nicht enger gestreift sind als die der Schildkröte.

Constanter als die absolute Höhe der Muskelfächer ist in der lebendigen ruhenden Muskelfaser das Verhältniss zwischen den Höhen der beiden grossen Unterabtheilungen: der isotropen und anisotropen Substanz (Zwischen- und Hauptsbstanz Rollett's). Sie sind beide gleich, oder die anisotrope überwiegt ein wenig (bei Insectenmuskeln häufig etwa im Verhältniss von 7:6), mitunter ist auch, besonders bei Wirbelthieren, die isotrope Lage ein wenig dicker. Das Verhältniss scheint vom Dehnungszustand innerhalb weiter Grenzen unabhängig zu sein, wie man namentlich leicht an den Muskelnetzen des Fliegendarms constatiren kann, wo sich immer sehr verschiedene Zustände elastischer Dehnung an benachbarten Fasern, wie auch nacheinander an derselben Faser beobachten lassen. So stellt Fig. 6 eine solche Faser (Theilungsstelle) im Zustand mittlerer Dehnung dar, Fig. 7 eine andere, welche stark gedehnt, Fig. 8 eine, die in der Längsrichtung zusammengedrückt ist; alle noch lebend.

Eine besondere Berücksichtigung verdienen die Helligkeitsverhältnisse der einzelnen Lagen im gewöhnlichen durchfallenden Lichte. Zu ihrer genauen Feststellung sind Fasern erforderlich, — womöglich mit breiten Querstreifen und von grosser Dünne — bei denen die einzelnen Scheiben planparallel und genau senkrecht zur Fokalebene gelagert sind. Ausserdem sind genau centrische Beleuchtung und scharfe Fokaleinstellung, d. i. eine solche nöthig, bei welcher die cylindrisch gedachte Muskelfaser durch die Fokalebene der Länge nach halbirt wird, die Faser also so breit wie möglich und mit scharf begrenzten Seitenrändern erscheint<sup>1)</sup>. Unter diesen Umständen ergibt sich zunächst, dass

---

1) Vgl. W. Krause, die motorischen Endplatten der quergestreiften Muskelfasern. Hannover 1869, pag. 7.

schon im normalen Zustande beträchtliche Unterschiede in der relativen Helligkeit der einzelnen Lagen vorkommen können, und zwar namentlich bei den Muskeln der Arthropoden. Hier rühren sie hauptsächlich von der verschiedenen Beschaffenheit und Dicke der Nebenscheiben und auch der Zwischenscheibe her. Wenn diese sehr blass oder schmal sind, so ist die mittlere Helligkeit (Durchsichtigkeit) des isotropen Bandes ( $i + z + n$ ) merklich, obschon nur bei sehr dicken Muskeln erheblich grösser als die des anisotropen. Dieser bei Wirbelthieren die Regel darstellende Fall (vgl. Fig. 1 u. 2) kommt bei Arthropoden namentlich an Extremitätenmuskeln häufig vor. Bilder genau wie Fig. 1 und 2 erhielt ich bei allen darauf untersuchten Insecten und Insectenlarven, bei Spinnen (*Epeira*, *Tegenaria*), Hydrarachniden, bei *Asellus*, *Oniscus*, *Cyclops*, *Gammarus*, *Astacus fluviatilis* u. a. — Die Nebenscheiben können aber auch sehr undurchscheinend und dabei relativ breit sein. Dann ist die mittlere Helligkeit des isotropen Bandes geringer als die des anisotropen. Die einfachen dunkeln Querstreifen, welche bei schwacher Vergrößerung oder geringer Höhe der Muskelfächer an den Fasern gesehen werden, entsprechen dann also der isotropen Substanz, was auch das Polarisationsmikroskop bestätigt. Dieses Bild ist namentlich häufig bei dünnen Insectenmuskeln, z. B. aus der Leibeshöhle, wie auch aus den Extremitäten. Fig. 5, einem Schenkelmuskel von *Hydrophilus piceus* entnommen, stellt einen solchen Fall dar. Vollkommen übereinstimmende Bilder erhielt ich auch von den Käfern *Carabus intricatus* und *violaceus*, *Procrustes coriaceus*, *Emus pubescens*, *Geotrupes stercorarius*, *Telephorus melanurus*, *Lina populi*, ferner von *Bombus terrestris* und *Apis mellifica*, von *Pieris brassicae* u. a.

Zwischen den beiden geschilderten Extremen liegen viele Uebergangsstufen. So kommt es selbst vor (bei Insecten), dass das isotrope und anisotrope Band im gewöhnlichen Lichte so wenig an Helligkeit verschieden sind, dass bei flüchtiger Beobachtung jede Querstreifung vermisst wird. Doch habe ich an ganz frischen ruhenden Fasern bei guter centrischer Beleuchtung auch in solchen Fällen die Querstreifen, zumal die Zwischenscheibe, immer noch entdecken können und ausnahmslos zeigt das Polarisationsmikroskop die hellen und dunklen Bänder in der gewöhnlichen Weise. Weitere Einzelheiten, die Helligkeits-

verhältnisse der einzelnen Lagen betreffend, sollen unten mitgeteilt werden.

### C. Charakteristik der einzelnen Schichten.

#### a) Die Zwischenscheibe.

Die Zwischenscheibe ist in der ganz frischen, ruhenden, ohne Zusatz untersuchten Muskelfaser als selbständige von den Nebenscheiben gesonderte Lage überall da deutlich zu sehen, wo die Höhe eines Muskelfaches mehr als 0,008 Mm. beträgt. Nur wenn die Nebenscheiben sehr dunkel sind und ihr unmittelbar anliegen, kann sie auch in diesem Fall sich dem Auge entziehen. Doch glückt es dann nicht selten, sie bei Dehnung der Faser sich von den Nebenscheiben abheben zu sehen. Sind die Nebenscheiben sehr blass, so kann man selbst bei geringerer Höhe der Muskelfächer, unter Umständen bis zu 0,002 Mm. herab, die Zwischenscheibe als selbständige Lage erkennen (Fig. 8). Mit den Nebenscheiben zusammen, als scheinbar einfache Grundmembran, ist sie mittelst der stärksten Vergrösserungen oft noch unterscheidbar bei einer Breite der isotropen Substanz von nur 0,001 Mm. und etwas weniger.<sup>1)</sup>

Wo sie als selbständig unterscheidbare Lage auftritt, erscheint sie im gewöhnlichen Licht, von der Kante gesehen, bei scharfer Einstellung als eine einfache dunkle Linie oder als ein sehr schmales äusserst dunkles Band, und namentlich im letzteren Falle dann bei ein wenig zu hoher Fokaleinstellung als helle Linie (Brennlinie) von dunklen Rändern begrenzt. Bei scharfer Einstellung bildet sie im Allgemeinen den dunkelsten Querstreif der Muskelsubstanz (s. Fig. 4—8). Da sie zunächst von einer Substanz begrenzt wird ( $i_1$ ) deren Brechungsindex nicht merklich von dem der isotropen Substanz abweicht, welche zwischen Quer- und Nebenscheibe liegt, so darf man ihr den absolut grössten Brechungscoefficienten unter allen die quergestreifte Substanz zusammensetzenden Lagen zuschreiben. Dass sie trotzdem, wenn ihre Dicke unter ein sehr geringes, der Schätzung nicht oder kaum mehr zugängliches Maass herabsinkt, blasser als die dickeren Querscheiben oder Nebenscheiben erscheinen kann, erklärt sich zur Genüge aus den Gesetzen der Irradiation.

1) S. die übereinstimmenden Angaben von Flögel, l. c. pag. 75 u. 77.

Im ganz frischen Zustand lässt die Zwischenscheibe keinerlei optische Discontinuitäten erkennen; sie erscheint als homogene Membran (Fig. 4, 5, 7, 8). Sehr leicht aber, beim spontanen Absterben, bei Einwirkung von Wasser, Salzlösungen, sehr verdünntem Alcohol u. s. w. tritt eine Differenzirung, in regelmässig alternirende dunklere und hellere Stellen ein: die Membran erscheint dann wie aus einer einfachen Schicht ungefähr isodiametrischer, durch sehr schmale hellere Zwischenräume getrennter Körner von starkem Lichtbrechungsvermögen zusammengesetzt (Fig. 6, 9, 10). Die Zahl der Körner entspricht regelmässig, wo eine Bestimmung dieses Verhältnisses möglich ist, der Zahl der möglichen Elementarfibrillen (s. unten). Es verdient beiläufig Beachtung, dass das Körnigwerden der Zwischenscheiben nicht nothwendig ein Hinderniss für das Fortschreiten der Contractionswellen setzt. Hiervon konnte ich mich am Fliegen-darm öfter überzeugen (s. Fig. 6).

Wie schon oben erwähnt, ist die Zwischenscheibe doppelbrechend. Doch ist es schwer, wenn schon mit einiger Ausdauer möglich, an physiologisch frischen Präparaten (von Arthropoden) hierüber ins Reine zu kommen. An in Alcohol oder Osmiumsäure erhärteten und nachträglich mit Damarfirniss durchscheinend gemachten Präparaten gelingt das besser. Ich benutzte zum Nachweis hauptsächlich die sehr dünnen, ausserordentlich breit gestreiften Abdominalmuskeln von *Telephorus melanurus* und weiter abgespaltene und gedehnte, möglichst schmale Fibrillenbündel aus den Beinmuskeln von *Geotrupes stercorarius*, *Hydrophilus piceus* und *Astacus fluviatilis*. Hier findet sich dann, dass die Zwischenscheibe in demselben Sinne auf den polarisirten Lichtstrahl wirkt, wie die anisotrope Substanz der Quer- und Mittelscheibe: bei gekreuzten Nicols ist sie am hellsten, wenn die Faseraxe einen Winkel von  $45^{\circ}$  mit den beiden Polarisations-ebenen einschliesst; bei Anwendung eines Gypsplättchens erscheint sie in derselben Farbe wie Quer- und Mittelscheibe. Ihre Helligkeit im dunkeln bezüglich gefärbten Gesichtsfelde ist übrigens bei scharfer Fokaleinstellung stets äusserst gering, ja wenn die Zwischenscheibe nicht ziemlich dick ist, so, dass sie im gewöhnlichen Licht bei scharfer Einstellung sich als messbar breiter Streifen zeigt, kann sie zwischen gekreuzten Nicols sogar dunkler als das Gesichtsfeld erscheinen. Am hellsten, bei grosser

Dicke so hell wie die Querscheiben, erweist sie sich bei ein wenig zu hoher Fokaleinstellung, bei derselben Einstellung, wo sie auch im gewöhnlichen Licht als eine sehr helle von dunkeln Rändern eingefasste Linie erscheint.

Wo die Zwischenscheibe körnig ist, erscheinen nur die Körner doppeltbrechend. Wenigstens fand ich dies so an abgespaltenen Fibrillenbündeln von *Astacus*.

Die absolute Dicke der Zwischenscheibe ist im Allgemeinen um so grösser, je höher die zugehörigen Muskelfächer: sie wechselt also auch mit dem Dehnungsgrade der Fasern. Im äussersten Falle sah ich sie etwa 0,0008 Mm. erreichen; so u. a. bei gedehnten Fibrillenbündeln von *Astacus* (Fig. 9), nicht ganz selten auch bei den Enddarmmuskeln der Fliege (Fig. 6) bei den mehrfach erwähnten Muskelfasern von *Telephorus*, *Hydrophilus*, *Geotrupes*, *Pieris brassicae*, *Bombus terrestris*. Von diesen maximalen Werthen findet man alle Uebergangsstufen bis zu den Grenzen des Wahrnehmbaren.

Auch die relative Dicke der Zwischenscheibe zeigt ziemlich grosse Schwankungen. Ich schätzte sie an sehr dünnen lebenden Fasern von *Musca*, *Hydrophilus*, *Telephorus* öfter auf etwa  $\frac{1}{10}$  der isotropen Substanz, in andern Fällen auf weniger als  $\frac{1}{20}$ . Genaue Messungen lassen sich vorläufig nicht anstellen.

Besonders characteristisch und bedeutungsvoll sind die mechanischen Eigenschaften der Zwischenscheibe, zunächst ihre relativ grosse Elasticität (geringe Dehnbarkeit und Zusammenrückbarkeit). Sie erhellt aus folgenden z. Th. bereits bekannten Thatsachen, welche zugleich eine feste Verbindung der Zwischenscheibe mit dem Sarkolemm beweisen.

Lebende Muskelfasern, die sich frei elastisch haben verkürzen können oder noch ausserdem in der Längsrichtung zusammengedrückt sind, zeigen an ihrer Oberfläche in regelmässigen, der Höhe der Muskelfächer gleichen Abständen rinnenförmige Einschnürungen. Im Profil gesehen erscheint der Rand solcher Fasern regelmässig gekerbt, um so tiefer, je mehr die Faser verkürzt resp. zusammengedrückt ist. Der tiefste Punkt jeder Einkerbung entspricht immer genau der Ansatzstelle einer Zwischenscheibe. Werden die Fasern gedehnt, so verschwinden die Einkerbungen und zwar wohl schon bei geringerer als der durchschnittlich während des Lebens herrschenden Dehnung. Bei

zunehmender Dehnung bleibt die Oberfläche glatt, während zugleich die Zwischenscheiben wie auch die übrigen Lagen entsprechend an Höhe gewinnen und an Querschnitt verlieren. Bei dünnen Fasern mit dicker Zwischenscheibe kann es aber schliesslich so weit kommen, dass das Sarkolemm entsprechend den Ansatzstellen der Zwischenscheiben niedrige ringleistenförmige Erhabenheiten bekommt. Viel häufiger aber sieht man bei dünnen, namentlich dabei breit gestreiften Fasern, bei übermässiger Dehnung die bis dahin planparallelen Zwischenscheiben sich falten. (Fig. 7). Erst bei noch höheren Graden der Dehnung falten sich auch die Querscheiben.

Die beschriebenen Erscheinungen sind besonders auffallend bei dünnen Muskeln, namentlich der Insecten, fehlen aber auch den dicken nicht ganz. Ich empfehle für ihr Studium wiederum die Fasern des Muskelnetzes vom ersten Drittel des Enddarms der Fliege, weil man hier alle verschiedenen Dehnungszustände in grosser Auswahl zu demselben Präparat nebeneinander oder nacheinander findet. Von einem solchen Object sind die Fig. 6—8 genommen, welche Beispiele von drei verschiedenen Dehnungszuständen darstellen: Fig. 6 ein mässig stark, Fig. 7 ein stark gedehntes, Fig. 8 ein der Länge nach zusammengedrücktes Faserstück.

Man könnte die genannten Erscheinungen zum Theil auch erklären wollen aus der Annahme, dass das Sarkolemm selbst in den Zonen, wo es mit den Zwischenscheiben in Berührung ist, eine grössere Elasticität besitze. Diess geht aber schon darum nicht, weil man im Wesentlichen dieselben Erscheinungen auch an aus dem Sarkolemm herausgetretenen Stücken quergestreifter Substanz beobachten kann, und weil leere Sarkolemm-schläuche, verschiedenen Graden der Dehnung ausgesetzt, nie den obigen analoge Bilder geben.

Auch die Imbibitionsercheinungen führen zu demselben Schluss. Form und Volum der Zwischenscheibe werden nämlich durch wasserentziehende wie durch quellungerregende Mittel weniger, oder doch langsamer verändert, als die der übrigen Lagen. Infolge hiervon entstehen eigenthümliche Gestaltveränderungen (Runzelungen) der Muskelfaseroberfläche. Bei Schrumpfung, z. B. durch Alcohol von 60 pCt. und mehr, durch Terpentin (nach vorausgegangener Erhärtung in absolutem Alcohol), in den ersten Augenblicken nach Zusatz concentrirter Kochsalz-

lösung, kann das Sarkolemm an den Ansatzstellen der Zwischenscheiben leistenförmig nach aussen vorgewölbt werden (Fig. 11, 24 b); die Zwischenscheibe faltet sich auch nicht selten ein wenig (Fig. 11).

Bei Quellung der Muskelfasern durch Alkalien, sehr verdünnte Essigsäure, Milchsäure, Ameisensäure oder Salzsäure, oder durch Kochsalzlösung von wenigstens 5 pCt. entstehen an den Ansatzstellen der Zwischenscheiben ringförmige Einschnürungen, wegen schnellerer Quellung des Inhalts der Muskelfächer, namentlich der anisotropen Substanz. Hierbei kann es endlich so weit kommen, dass das Sarkolemm von den stark gespannten Zwischenscheiben abreisst, worauf es dann als eine glatt gespannte Membran die zurückbleibenden Einschnürungen der quergestreiften Substanz überbrückt (Fig. 10). Häufig aber glätten sich endlich, bei immer steigender Imbibition, die Einziehungen der Faseroberfläche durch wachsende Ausdehnung auch der Zwischenscheiben allmählich aus. Die Ausdehnung der letzteren scheint oft der Hauptsache nach eine passive zu sein, da die Membran dabei ausserordentlich dünn, schliesslich oft nicht oder kaum mehr wahrnehmbar wird. Die meisten der quellend wirkenden Flüssigkeiten verwandeln schliesslich den Sarkolemm-inhalt in eine echte Flüssigkeit. Bevor es inzwischen so weit kommt, können sich — namentlich schön bei Einwirkung von starken Kochsalzlösungen (über 5 pCt.), von 0,1 procentiger Salzsäure oder entsprechend verdünnten Lösungen von Essigsäure oder Milchsäure — in Folge schnellerer Verflüssigung der Querscheiben und der isotropen Substanz die Zwischenscheiben isoliren und stellen dann einen Fall der sogenannten Discs dar. Fast immer bleiben aber hierbei die Nebenscheiben (oder wenigstens eine) an ihnen hängen, meist auch wohl noch gequollene isotrope Substanz und Querscheibe, letztere schwer wahrnehmbar.

Eine völlige oder doch beinahe völlige Isolirung der Zwischenscheibe gelang mir mitunter zufällig bei in Alcohol erhärteten Muskelfasern, z. B. von Telephorus, Geotrupes und Musca, indem beim Zerrupfen der dünnen Bündel einzelne Fasern zwischen einer Nebenscheibe und Zwischenscheibe durchbrachen und sich gleichzeitig auch die andere Nebenscheibe so weit von der Zwischenscheibe ablöste, dass sie durch Drücken und Rollen der Faser unter dem Deckglas frei gemacht werden konnte.

Bemerkenswerth ist, dass das Doppelbrechungsvermögen der Zwischenscheibe erst bei hohen Graden der Quellung verschwindet. Dass es an mit Alcohol oder Osmiumsäure behandelten Präparaten noch gefunden wird, erwähnten wir schon. Doch darf die Osmiumsäure nicht zu intensiv eingewirkt haben, weil sonst die Zwischenscheiben dunkelschwarz und damit ganz undurchsichtig werden.

Die feste Verbindung der Zwischenscheibe mit dem Sarkolemm, welche namentlich bei Insectenmuskeln so auffällig ist, hat jedenfalls keine principielle Bedeutung für den Contractionsvorgang. Denn sie fehlt in sehr vielen Fällen, z. B. überall da, wo sich zwischen Sarkolemm und quergestreifter Substanz eine Protoplasmaschicht befindet: hier reichen dann die Zwischenscheiben nicht bis an's Sarkolemm heran, sondern hören an der Innenfläche der Protoplasmalage, im gleichen Niveau mit den übrigen Lagen auf. Das auffallendste Beispiel hierfür liefern die Krebsmuskelfasern, bei denen sich zwischen Sarkolemm und quergestreifter Substanz ein vollständiger Mantel von Protoplasma befindet. Aber auch bei vielen andern Muskeln, namentlich von Insecten finden sich wenigstens partielle, oft über viele Muskelfächer sich hinziehende Protoplasamassen, an denen dieselbe Beobachtung zu machen ist.

An den Nervenstämmen verschiedener Käfermuskeln ist mir mehrmals die besonders innige Verbindung der Zwischenscheibe mit der Sohlensubstanz des Hügels aufgefallen: bei Einwirkung von Wasser traten Vakuolen zwischen Endplatte und quergestreifter Substanz auf, welche erstere immer mehr von letzterer abhoben. Nur die Zwischenscheiben blieben durch dünne, hautartige Commissuren, welche später einrissen und dann zusammenschnurrten, mit der Unterfläche der Endplatte in Verbindung. Sollte hierin ein Fingerzeig für das Bestehen einer besonders innigen Beziehung der Nerven zur Zwischenscheibe gelegen sein? Jedenfalls verdient die Frage nach den Beziehungen des Axencylinders zu den einzelnen, jetzt in der quergestreiften Substanz erkannten Unterabtheilungen im Auge behalten zu werden.

Anmerkung. Die Zwischenscheibe ist als selbstständige, von den Nebenscheiben unterschiedene Lage zuerst von Flögel <sup>1)</sup>

---

1) l. c. pag. 70 fig. Taf. III. Fig. 1, 2, 4, 5, 8.

bei Trombidiummuskeln in einer mit der oben gegebenen Darstellung wesentlich übereinstimmenden Weise beschrieben worden. Derselbe Beobachter hat sie dann auch bei Maikäfermuskeln nachgewiesen. Von Merkel<sup>1)</sup> wurde sie gleichfalls gesehen, wie u. a. seine Fig. 20 *K* zeigt. Er bezeichnet sie, ohne näher auf ihre Eigenschaften einzugehen, als Kittsubstanz der beiden von ihm Endscheiben genannten Nebenscheiben. In manchen Fällen mag Merkel für Nebenscheiben („Endscheiben“<sup>4)</sup>) gehalten haben, was wirklich nur Zwischenscheibe war. Diese Verwechslung kann in der That leicht vorkommen, wenn die Nebenscheiben sehr blass und dünn und die Zwischenscheiben dick und dunkel sind (s. Fig. 7 und 13).

In gewissem Sinne dürfen als Entdecker der Zwischenscheibe W. Krause<sup>2)</sup> und auch Hensen<sup>3)</sup> bezeichnet werden. Krause's Grundmembran entspricht der Lage und einigen ihrer wesentlichsten Eigenschaften nach (starke Lichtbrechung, Festigkeit, Schwerlöslichkeit in verdünnten Säuren, fester Zusammenhang mit dem Sarkolemm) unserer Zwischenscheibe. Krause hat inzwischen die Nebenscheiben nicht unterschieden, welche in sehr vielen Fällen, z. B. gerade bei den Wirbelthieren, von denen Krause's Darstellung ausgeht, mit der Zwischenscheibe zusammen scheinbar eine Membran bilden. Es unterliegt darum keinem Zweifel, dass in sehr vielen Fällen Krause's Grundmembran der Summe von Zwischen- und Nebenscheiben entspricht. Dasselbe gilt mit einigen Einschränkungen von Hensen's Mittelscheibe. Es scheint mir ganz unzweifelhaft sowohl aus den Abbildungen wie aus der Beschreibung Hensen's hervorzugehen, dass das, was er bei Arthropodenmuskeln Mittelscheibe nennt, nichts anderes als die Grundmembran von Krause<sup>4)</sup> ist. Niemals erscheint die von uns so genannte Mittelscheibe, welche die Mitte der anisotropen Substanz ein-

1) l. c.

2) Ueber den Bau der quergestreiften Muskelfaser. Göttinger Nachrichten, 20. August 1868, Nr. 17. S. 357. — Die motorischen Endplatten u. s. w. 1869.

3) Ueber ein neues Structurverhältniss der quergestreiften Muskelfaser. Arbeiten aus dem Kieler physiolog. Institut, 1868. Kiel 1869, S. 1.

4) Vergl. auch W. Krause, die Querlinien der Muskelfasern in physiologischer Hinsicht. Zeitschr. f. Biologie. Bd. V, 1869, S. 414.

nimmt, im frischen Zustande dunkler (stärker lichtbrechend) als die Querscheiben; ebensowenig tritt sie, wie Hensen von seiner Mittelscheibe behauptet (l. c. pag. 8), bei Insecten besonders deutlich hervor. Das Alles gilt vielmehr von der Grundmembran. Nur diese zeigt sich so, wie in Hensen's Fig. 4 die schwarze punktirte Linie *e* und wie der dicke dunkle Streif *c* in Fig. 5. Ob das, was Hensen bei den Wirbelthiermuskeln als Mittelscheibe beschreibt, die Grundmembran von Krause oder unsere Mittelscheibe gewesen sei, ist schwerer zu sagen. Einige Abbildungen, namentlich Fig. 6 *A* und *B*, welche mit meinen Figg. 1. 2 und 3 am Meisten übereinstimmen, sprechen für den ersteren Fall; einige Bemerkungen im Text, namentlich die Angabe (pag. 4), dass die Mittelscheibe schwächer lichtbrechend und bei dünnen, stark gedehnten Fasern heller als die Querscheiben sei, für den zweiten. An den Amphioxuspräparaten, die das Utrechter Laboratorium Hensen's Güte verdankt, erkenne ich unter Anwendung aller früher angeführten Vorsichtsmassregeln die beiden Querscheiben mit der helleren wahren Mittelscheibe zwischen sich, sehe aber von der Grundmembran in der sehr schmalen isotropen Substanz nichts. Dass übrigens schon ältere Beobachter die Grundmembran gelegentlich gesehen haben, ist bekannt (vergl. die Literatur bei Krause, Endplatten etc., pag. 34 und 43). Brücke<sup>1)</sup> zeigte schon, dass sie doppelbrechend, und zwar einaxig positiv sei. Aber auch er hielt sie weder für ein schon im lebenden Muskel regelmässig vorkommendes, noch für ein von der übrigen anisotropen Substanz wesentlich verschiedenes Gebilde. Diesen doppelten Nachweis geliefert zu haben, ist das unbestreitbare Verdienst von Krause. — Den afterkritischen Versuch Heppner's<sup>2)</sup> über die Grundmembran wollen wir lieber mit Stillschweigen übergehen.

b) Die isotrope Schicht zwischen Neben- und Zwischenscheibe.

Die isotrope Substanz, welche die Zwischenscheibe jederseits

1) Untersuchungen über den Bau der Muskelfasern mit Hilfe des polarisirten Lichtes. Sep.-Abdr. aus dem XV. Bd. der Denkschriften der mathem.-naturw. Klasse der kais. Akad. d. Wissensch. Wien 1858. S. 4 u. 7, Taf. I, Fig. IA und IIA, Taf. II Fig. 4 u. 10.

2) Ueber ein eigenthümliches optisches Verhalten der quergestreiften Muskelfaser. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. V, 1869, S. 137.

von der Nebenscheibe trennt, ist im völlig frischen Zustand nur bei äusserst hohen Muskelfächern (0,008 Mm. und darüber) als eben messbar breiter Streif zu sehen (Fig. 6). In den übrigen Fällen scheinen die Nebenscheiben der Zwischenscheibe unmittelbar anzuliegen; aber sie scheinen das auch nur. Denn bei Behandlung mit verdünnten Säuren, z. B. Essigsäure von 1 pCt. und darüber, entfernen sich, sobald die Faser stark quillt, die Nebenscheiben von der Zwischenscheibe. Diese wird dann als eine äusserst feine Linie in der Mitte eines breiteren, hellen Streifens sichtbar, der ohne Zweifel der optische Ausdruck der gequollenen isotropen Substanz ist. Die Reaction ist am deutlichsten da, wo die Muskelsubstanz ganz unbehindert quellen kann, wie an den offenen Enden durchschnittener oder zerrissener Muskelfasern.

An Alcoholpräparaten, sowie auch an schnell auf 50—70 ° C. erwärmten Arthropodenmuskeln erscheint die isotrope Schicht zwischen Neben- und Zwischenscheibe nicht selten breiter als in der Norm, sehr wahrscheinlich wegen Schrumpfung der Nebenscheiben in der Längsrichtung (s. Fig. 9, 11, 14, 17 bis 19, 21).

#### c) Die Nebenscheiben.

Die Bedingungen, unter welchen die Nebenscheiben in lebenden ruhenden Muskelfasern als selbständige, von den Zwischenscheiben getrennte Schichten gesehen werden, sind bereits angegeben. Von den Querscheiben sind sie im normalen Zustand gewöhnlich durch eine leicht wahrnehmbare, unter günstigen Umständen (starke Dehnung hoher Muskelfächer) bis 0,002 Mm. dicke Schicht isotroper Substanz getrennt (vgl. Fig. 4, 5, 6, 7). An Muskelfasern verschiedener in Alcohol von 60 pCt. getödteter und aufbewahrter Insecten vermisste ich diese letztere öfter bei Untersuchung im gewöhnlichen Lichte: die Nebenscheiben konnten mit den Querscheiben zu einem homogenen Ganzen verschmelzen, das anisotrope Band also auf Kosten des isotropen beträchtlich verbreitert scheinen (Fig. 16a). Die Prüfung zwischen gekreuzten Nicols nahm die Täuschung sogleich weg (Fig. 16b): das helle Querband war viel schmaler, als nach der Untersuchung im gewöhnlichen Licht zu erwarten gewesen wäre. Auch wurden bei Vergleichung verschiedener Fasern desselben Präparats oder ver-

schiedener Strecken derselben Faser im gewöhnlichen Licht alle möglichen Uebergangsstufen zwischen dem gewöhnlichen und jenem abnormen Bilde aufgefunden (vgl. Fig. 16, 17, 18, 19).

Die Dicke der Nebenscheiben im physiologisch frischen Zustand ist in sehr vielen Fällen merklich grösser als die der Zwischenscheibe: bei *Musca vomitoria*, *Sarcophaga carnaria*, *Bombus terrestris*, *Pieris brassicae*, *Hydrophilus* (Fig. 5) betrug sie oft gewiss das Vierfache von jener, bei mässiger Dehnung der Fasern zuweilen bis 0,002 Mm. Sie war dann meist dunkel und körnig (Fig. 5). In andern Fällen, auch bei denselben Thieren, hatte sie kaum oder eben die Dicke der Zwischenscheibe und war dann immer blass, homogen oder undeutlich körnig (Fig. 6, 7).

Bei scharfer Einstellung erscheint sie am lebenden Object immer dunkler als die isotropen Scheiben, doch mitunter nur sehr wenig. Zuweilen ist sie fast oder eben so dunkel wie die Zwischenscheibe. Verhältnissmässig selten zeigt sie sich homogen (Figur 6), viel häufiger körnig; letzteres u. a. beim spontanen Absterben, nach Erhitzen in situ auf 50—80° C. (Arthropoden), nach Einwirkung von Wasser, Kochsalzlösungen verschiedener Concentration, Alcohol, Osmiumsäure (bis 2 pCt.) u. s. f. Die Körnelung kann scheinbar eine unregelmässige sein: unmessbar kleine und gröbere Körnchen scheinen regellos und dicht gedrängt neben- und übereinander zu liegen, wie in vielen protoplasmatischen Gebilden (Fig. 5, 7). In andern, häufigeren Fällen erkennt man nur eine einzige Schicht grösserer und gleichartiger, meist nahezu isodiametrischer oder etwas länglicher Körner, getrennt durch schmalere, schwächer lichtbrechende Stellen (Fig. 9, 11, 12, 13, 14, 15). Jedes dieser Körnchen wird bei fibrillärer Zerklüftung der quergestreiften Substanz Bestandtheil einer Fibrille (s. unten und Fig. 9). Von ihnen stammt auch hauptsächlich das körnige Aussehen der „Grundmembran“ der enggestreiften Muskelfasern, z. B. der Wirbelthiere (Fig. 3 und 22).

Die Körnchen lösen sich nach vorausgegangener Quellung in kaustischen Alkalien, langsam in sehr verdünnter Milchsäure, Essigsäure und Salzsäure. Bei Stunden bis Tage lang anhaltender Maceration frischer Fasern in Kochsalzlösung von wenigstens 5 pCt. isolirten sie sich, wie ich an Schenkelmuskeln von *Hydrophilus*, *Geotrupes* und *Musca* oft verfolgte, so vollständig, dass sie nach dem Ausfliessen des Faserinhalts aus dem geöffneten

ten Sarcolemmschlauche sich unter Molecularbewegung im Tropfen zerstreuten.

Zwischen gekreuzten Nicols zeigen die Nebenscheiben, gleichviel welches ihre Eigenschaften im gewöhnlichen Licht sein mögen, nur äusserst geringe Spuren von Doppelbrechung. Um sie überhaupt zu entdecken, muss man sehr stark beleuchten, alles auffallende Licht vom Object sowie alles diffuse Licht von der Netzhaut abhalten. Die Azimuthe grösster und geringster Helligkeit fallen mit denen für die Quer- und Mittelscheibe zusammen. An in Alcohol erhärteten Abdominalmuskeln von Telephorus und Schenkelmuskeln von Bombus terrestris und Geotrupes stercorarius sah ich bei Einschaltung eines äusserst empfindlichen Gypsplättchens, das ich der Güte des Herrn Flügel verdanke, Farbenercheinungen im Sinne einer Positivität der Doppelbrechung. Ich gestehe übrigens, dass ich in vielen Fällen, trotz übrigens günstigster Bedingungen vergeblich nach Spuren von Doppelbrechung suchte.

Festigkeit und Elasticität der Nebenscheiben nähern sich denen der Zwischenscheibe um so mehr, je dunkler im gewöhnlichen durchfallenden Licht die Nebenscheiben sind, erreichen jene aber wohl niemals. Man darf hierauf schliessen aus den Gestaltsveränderungen, welche die Scheiben bei äusserlich angebrachtem Zug (Fig. 7) und Druck (Fig. 8), sowie bei Quellung (Fig. 10, 21) und Schrumpfung (Fig. 11, 15, 18) erleiden.

An dem Sarkolemm scheinen die Nebenscheiben nicht so fest zu adhären wie die Zwischenscheibe. Ich verweise beispielsweise auf Fig. 11 und 12 von Telephorus. — Bei Versuchen, sie zu isoliren, erhält man sie gewöhnlich im Zusammenhang mit der Zwischenscheibe (Fig. 14). In Alcohol erhärtete Fasern brechen fast immer beim mechanischen Zerstückeln zwischen Quer- und Nebenscheibe durch, wobei meist die isotrope Substanz an der Querscheibe haften bleibt (s. Fig. 14). Ich beobachtete aber auch mehrmals, u. a. bei wärmestarren und bei in Alcohol abgestorbenen Fasern von Telephorus, dass die Bruchfläche der contractilen Substanz zwischen einer Nebenscheibe und der Zwischenscheibe lag (Fig. 11).

Anmerkung. Flügel<sup>1)</sup> hat die Nebenscheibe zuerst von

1) l. c. S. 71 u. 78

Trombidium und Melolontha, und zwar unter dem Namen „Körnerschicht“, genau beschrieben. Ich würde diesen in vielen Fällen (vgl. Fig. 3, 5, 11, 13, 14, 20, 26) sehr bezeichnenden Namen beibehalten haben, wenn nicht auch häufig, und zwar gerade im normalen Zustand, homogene Nebenscheiben zur Beobachtung kämen. Ueber andere, die Nebenscheiben betreffende Angaben wurde oben bereits gesprochen.

d) Die isotrope Schicht zwischen Quer- und Nebenscheibe.

Diese Schicht hat während des Lebens fast immer, selbst bei enggestreiften Muskeln eine messbare Dicke: bei Wirbelthieren unter Umständen bis 0,001 Mm. (Fig. 1), bei Arthropoden bis über 0,0015 Mm.). Sie ist verhältnissmässig um so dicker, je dünner die Nebenscheiben sind. Stets erscheint sie im frischen Zustand homogen und wasserhell, spaltet sich aber, wie man weiss, bei fibrillärer Zerklüftung der contractilen Substanz in festere, etwas stärker lichtbrechende Elemente, welche Bestandtheile der Fibrillen werden, und in schwach brechende Zwischensubstanz.

Bei Gestaltveränderungen lebender Fasern durch Zug oder Druck folgt die isotrope Schicht stets genau den Formveränderungen der sie einschliessenden Quer- und Nebenscheibe, was sich bei Insecten, besonders am Fliegendarm, gut verfolgen lässt. Besonders lehrreich sind Fälle wie Fig. 7, wo bei starker Dehnung der Faser die Zwischenscheibe mit den Nebenscheiben, nicht aber die Querscheiben sich gefaltet haben. Sie weisen besonders überzeugend darauf hin, dass die isotrope Substanz zum wenigsten sehr weich, von sehr geringer Elasticität sein müsse. Hiermit sind auch die Imbibitionserscheinungen im vollen Einklange, welche beweisen, dass unsere Schicht die wasserreichste von allen ist. Keine Schicht schrumpft bei Einwirkung wasserentziehender Agentien so stark, wie die isotrope Substanz. An sehr breit gestreiften Fasern bekommt darum das Sarkolemm rinnenförmige Einschnürungen, entsprechend den isotropen Scheiben (Fig. 11), abgespaltene Fibrillen oder Fibrillenbündel zeigen analoge Einschnürungen (Fig. 24b). Bei längerer Aufbewahrung in wasserentziehenden Lösungen (Alcohol, Chromsäure u. s. w.) nimmt die Dicke der isotropen Scheiben oft so sehr ab, dass schliesslich das anisotrope Band — nach Aussage des Polarisa-

tionsapparats — nicht mehr, wie im normalen Zustand, dem isotropen ( $2i + zn$ ) an Breite ungefähr gleich ist, sondern dasselbe um das Doppelte bis Dreifache, ja noch mehr übertrifft.

Unter dem Einfluss quellungerregender Agentien, wie der Alkalien und verdünnten Säuren — welche letzteren bei frischen Fasern anfangs eine rasch wieder verschwindende Trübung geben — nimmt das Volum der isotropen Schicht nicht in dem Masse zu, wie das der anisotropen Substanz, besonders der Querscheiben. Denn bei Prüfung im polarisirten Licht — die natürlich, da später alle Doppelbrechung verschwindet, in den ersten Stadien der Quellung vorzunehmen ist — erweist sich die relative Höhe der isotropen Schicht bei relativ unveränderter Dicke vermindert. Diese spricht auch im Verband mit dem Uebrigen für einen geringen Gehalt an festen quellungsfähigen Theilchen.

Sehr charakteristische Veränderungen erleidet die isotrope Schicht bei frischen Insectenmuskeln, namentlich denen der Extremitäten, bei Zusatz von sehr verdünnten Kochsalzlösungen (2 pCt. und weniger), auch von Wasser und sehr schwachem Alcohol. Sie wird darin fast immer augenblicklich sehr dunkel, meist unter anhaltenden Zuckungen und stets unter gleichzeitiger dauernder Verkürzung und Verdickung der Fasern; das Sarkolemm runzelt sich dabei tief ein, entsprechend den Ansatzstellen der Zwischenscheiben (Fig. 28). Wir kommen bei Besprechung der Contraction auf diese Vorgänge zurück.

Bei Erwärmung lebender Fasern in situ auf  $50^{\circ}$  C. und darüber trübt sich die isotrope Schicht ein wenig, wird fester und schrumpft und quillt dann weniger leicht; bei Arthropoden bleibt sie dann auch unverändert in verdünnten Kochsalzlösungen (Fig. 13).

Von vielen Neueren wird die isotrope Substanz schlechtweg als eine Flüssigkeit bezeichnet und nach Kühne's<sup>1)</sup> Vorgang geradezu mit dem sogenannten Muskelplasma identificirt, welches letzterer Forscher aus gefrorenen und fein zerschnittenen Froschmuskeln durch Auspressen und Filtriren der wieder aufgethauten Masse erhielt. Dass die isotrope Substanz inzwischen kein Muskelplasma ist, lässt sich direct beweisen. Wäre sie's nämlich, dann

1) Lehrbuch der physiologischen Chemie. 1868. S. 278.

müssten, wenn man nach Kühne's Vorschrift aus gefrorenen Froschmuskeln dargestellte Schnitte in wenig eiskalter Salzlösung von  $\frac{1}{2}$  pCt. mit kalten Nadeln zerzupft, leicht eine Menge Scheiben anisotroper Substanz sich isoliren lassen, ja nach Kühne, der jede anisotrope Scheibe wiederum aus festen in Muskelplasma schwimmenden Theilchen (Fleischprismen) zusammengesetzt sein lässt, müssten auch diese festen Theilchen nach der Befreiung aus dem Sarkolemm wo nicht von selbst auseinanderfallen, doch sich leicht mechanisch isoliren lassen. Denn nachweisbar bleibt unter den angegebenen Bedingungen das sogen. Muskelplasma flüssig. Ich habe den Versuch öfter angestellt aber niemals ist mir auch nur die Isolation eines regelmässigen Scheibenbruchstücks, geschweige ganzer Scheiben oder einzelner „Fleischprismen“ geglückt. Die mikroskopischen Veränderungen des Muskelinhalts bei Darstellung des Muskelplasma sind vielmehr ganz andere, als Kühne's Hypothese vom Bau der Muskelsubstanz sie verlangt.

Immerhin könnte die isotrope Substanz, obschon kein Muskelplasma, doch eine Flüssigkeit sein. Allein der Umstand, dass sie beim spontanen Absterben, wie unter allen den bekannten Bedingungen, wo ein fibrillärer Zerfall der Muskelmasse eintritt, in eine regelmässige Zahl gleichartiger und gleich grosser fester Elemente zerfällt, welche mit entsprechenden Elementen der übrigen Lagen zur Bildung der Fibrillen zusammentreten, die Art und Weise dann wie dieser Zerfall vor sich geht — sie wird uns alsbald näher beschäftigen — zwingen mich zu der Annahme, dass die isotrope Scheibe während des Lebens und im Ruhezustande der Faser zusammengesetzt sei aus einer Schicht sehr weicher, gleich grosser, bis zur gegenseitigen Berührung aufgequollener Theilchen, deren Zahl natürlich in jedem Fall der der möglichen Fibrillen gleichkommt. Demgemäss würde, was oben von den mechanischen und chemischen Eigenschaften der ganzen isotropen Scheibe gesagt wurde, auf die einzelnen Scheibenelemente zu übertragen sein.

#### e) Quer- und Mittelscheibe.

Wir erwähnten schon, dass an der möglichst lebensfrischen ruhenden Muskelfaser die Mittelscheibe im gewöhnlichen durchfallenden Licht bei scharfer Fokaleinstellung in der Regel als

ein ziemlich breites helles homogenes Band zwischen den zwei dunkleren und durchschnittlich etwa ebenso breiten Bändern der Querscheiben erscheint. Es kommen aber auch, namentlich bei Arthropoden, nicht wenig Fälle vor, wo ihre Helligkeit im lebenden Zustand so wenig von der der Querscheiben abweicht, dass die anisotrope Substanz wie ein homogenes Ganzes erscheint. Im ersteren wie im letzteren Falle finde ich beide gleich stark und in gleichem Sinne (positiv) doppelt brechend, sodass sie zwischen gekreuzten Nicols nicht als verschiedene Lagen kenntlich sind. Hieraus in Verband mit der Thatsache, dass die meisten bekannten mikrochemischen Reactionen beiden Arten von Lagen gemeinschaftlich sind, könnte man abzuleiten geneigt sein, dass sie nicht wesentlich, sondern vielleicht nur durch den Wassergehalt voneinander verschieden seien. Dass sie gleichwohl wesentlich unterschieden, lehren folgende Erscheinungen, die namentlich an dünnen Insectenmuskeln sehr deutlich, aber auch an Wirbelthierfasern zu verfolgen sind.

Bei Behandlung lebendiger Fasern mit übersättigter Kochsalzlösung von 5 pCt. und darüber, quellen — sobald die anfänglich in Folge der rapiden Wasserentziehung eintretende Schrumpfung beendet ist — die Querscheiben stark auf und erblasen dabei; die Mittelscheibe aber quillt weniger und wird etwas dunkler, nicht nur relativ im Vergleich mit den Querscheiben, sondern absolut, wie ein Vergleich ihrer Helligkeit mit der des Gesichtsfeldes lehrt (Fig. 20 *a* u. *b*). Sie erscheint dann anfangs als ein homogenes, relativ dünnes Band; später kann sie körnig werden und noch weiterhin sich durch Auflösung (oder bloss Quellung?) der Wahrnehmung entziehen.

Aehnlich, nur im Allgemeinen viel intensiver, wirken verdünnte Säuren, z. B. Ameisensäure Essigsäure, Milchsäure, Salzsäure. — An den Muskeln in Alcohol von 25—60 pCt. getödteter Arthropoden fand ich die Mittelscheibe häufig als ein dunkles Band, unmittelbar begrenzt von den helleren Querscheiben oder als einen relativ schmäleren dunklen Streifen, beiderseits durch einen schmalen hellen Streifen von den meist etwas dunkler gewordenen und in der Längsrichtung geschrumpften Querscheiben getrennt (Fig. 12, 21).

Sehr bemerkenswerth ist der Einfluss höherer Temperaturgrade. Erhitzt man *in situ* befindliche lebende Muskeln, am

Besten ganze Arthropoden, langsam (innerhalb etwa 2—3 Minuten) im Luft- oder Wasserbade auf etwa 45—50° C., so findet man bei nachheriger Untersuchung in verdünnter Kochsalzlösung ( $\frac{1}{2}$ —1 pCt.) die Helligkeitsunterschiede von Quer- und Mittelscheibe ganz oder nahezu wie in der lebenden Faser. Bei gleich schneller Erwärmung auf Temperaturen von 55 bis etwa 70° C. wird die Mittelscheibe stärker lichtbrechend, dunkler, schliesslich sogar beträchtlich dunkler als die Querscheiben, welche unter diesen Umständen gleichfalls, indem sie sich durch Verkürzung in der Längsrichtung auf ein kleineres Volum zusammenziehen, stärker lichtbrechend werden (Fig. 13, 15, 22, 23 b, 24). Zuvor kommt ein Stadium, in welchem Mittel- und Querscheibe gleiches Brechungsvermögen besitzen und weder im gewöhnlichen noch im polarisirten Licht als gesonderte Lagen zu erkennen sind (Fig. 11, 14, 25). Auch bei Erhitzung auf 80—100°, ebenso bei minutenlang fortgesetzter Einwirkung von Temperaturen zwischen 50 und 70° C. pflegt die Mittelscheibe unkenntlich zu werden, diessmal aber dadurch, dass, in Verband mit zunehmender Schrumpfung, das Lichtbrechungsvermögen der Querscheiben bedeutend wächst.

An Muskeln von Insecten, die durch Aufbewahren in kleinen luftdicht verschlossenen Gläsern getödtet und schon einige Tage starr gewesen waren, fand ich öfter Bilder, wie sie Fig. 26 aus einem Oberschenkelmuskel von *Carabus intricatus* zeigt: die Mittelscheibe dunkel und schmal geworden, durch einen hellen Streif jederseits von der gleichfalls schmaler und dunkler gewordenen Querscheibe getrennt. In manchen dieser Fälle waren Mittelscheibe, Querscheibe und Grundmembran an Helligkeit und Dicke so wenig voneinander verschieden, dass selbst bei etwas mehr als oberflächlicher Betrachtung die Fasern ganz gleichmässig und viermal so dicht als im normalen Zustand quergestreift erscheinen konnten. Auch an Muskelfasern, die frisch für kurze Zeit in Osmiumsäure von 1—1½ pCt. und danach in halbprocentige Kochsalzlösung gebracht worden waren, kamen zuweilen ähnliche Bilder vor (Fig. 27).

Die Mittelscheibe von den Querscheiben zu isoliren gelang mir bisher nicht völlig; am besten noch bei einigen Insectenmuskeln (u. a. von *Hydrophilus*, *Telephorus*), die einige Stunden in Kochsalzlösung von 10 pCt. macerirt worden waren. Hierin

zerfällt, wie früher schon erwähnt, die quergestreifte Substanz in Discs, indem die Querscheiben bis zur Auflösung quellen und erweichen. Es bleibt dann öfter auf einer der beiden Trennungsf lächen der Scheiben eine dünne, dunklere, meist undeutlich körnige Schicht zurück, die nichts anders als die verändert Mittelscheibe sein kann.

Anmerkung. Das Verdienst, auf die Mittelscheibe zuerst mit Nachdruck aufmerksam gemacht zu haben, gebührt ohne Zweifel Hensen (s. oben), obschon er nicht der erste ist, der sie gesehen und abgebildet hat <sup>1)</sup>. Krause <sup>2)</sup> bemerkte sie gleichfalls, und zwar an frischen Fasern als eine helle, die anisotrope Substanz halbirende Linie, hielt diese aber irrthümlich für „einen optischen Effekt, wie derselbe an allen durchsichtigen Körpern von relativ hohem Brechungsindex unter dem Mikroskop auftritt und ganz analog dem hellen Centrum z. B. eines Fetttropfens“. Auch Flögel <sup>3)</sup>, Dönitz <sup>4)</sup> und Wagener <sup>5)</sup> bemerkten die Mittelscheibe, doch lieferte erst Merkel <sup>6)</sup> nähere Angaben über ihr mikrochemisches Verhalten bei einigen Insectenmuskeln. Er hält sie für eine relativ feste Scheidewand, und beruft sich dabei auf ihr Verhalten in abgestorbenen, namentlich in mit Essigsäure und mit Alcohol behandelten Fasern. Inzwischen bedenkt man, dass sie in frischen Muskeln stets schwächer lichtbrechend als die Querscheiben gefunden wird und weiter, dass sie bei Zug und Compression der Faser stets den Formveränderungen der Querscheiben genau folgt (Fig. 6—8), sowie dass sie bei Einwirkung von stark wasserentziehenden Mitteln auf lebende Fasern (absol. Alcohol z. B.) erheblich stärker schrumpft als die Querscheiben; bedenkt man dies Alles, so muss man vielmehr annehmen, dass sie während des Lebens, im

1) Vgl. u. a. Bowman, Philos. Transact. 1840. Pl. XVI. Fig. 20. — Kölliker, mikrosk. Anatomie. Bd. II, 1850, pag. 263, Fig. 79.

2) Die motorischen Endplatten etc. S. 9.

3) l. c. S. 70 u. 77, Fig. 1, 3, 9, 10.

4) Beiträge zur Kenntniss der quergestreiften Muskelfasern. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1870, S. 436, Fig. 1—6, 8.

5) Ueber die Querstreifen der Muskeln. Sitzungsber. d. Gesellschaft zur Beförder. d. gesammten Naturwissensch. zu Marburg. März 1872. Nr. 2.

6) l. c. S. 248, Figg. 1—3, 5—9, 11, 18, 19. So dünn, im Verhältniss zu den übrigen Lagen, wie in Merkel's Figg. 6—8, 11 u. 19, sah ich die Mittelscheibe nie.

Ruhezustande, wasserreicher, weicher dehnbarer als die Querscheiben ist.

**D. Ueber Muskelprismen (sarcous elements) und Fibrillen.**

Nach Einwirkung vieler Agentien (Wasser, verdünnte Chromsäure, Alcohol, Sublimat etc.), ebenso nach dem spontanen Absterben erscheint bekanntlich die anisotrope Substanz aus festeren, stark und doppelt brechenden, stäbchenförmigen Elementen — sarcous elements, Fleischtheilchen, Muskelprismen, Fleischprismen, Muskelstäbchen — und einer schwächer und einfach brechenden, amorphen Zwischensubstanz zusammengesetzt. Ja nach einer sehr verbreiteten Annahme wären diese beiden Bestandtheile schon in der normalen, lebenden Faser vollkommen deutlich zu unterscheiden. Ich muss dies Letztere entschieden verneinen und zwar aus folgenden Gründen.

In allen Fällen zeigt die anisotrope Substanz um so weniger Spuren einer Zusammensetzung aus Fleischprismen und Zwischensubstanz, je frischer sie zur Beobachtung kommt. So ist sie ausnahmslos völlig homogen <sup>1)</sup> bei Fasern, die sich in situ im lebenden Thiere befinden, wie man an den Muskeln der Extremitäten von Atax, Gammarus, Asellus, Cyclops und auch bei Mückenlarven (Corethra) leicht constatiren kann. Sie wird übrigens auch nicht selten noch einige Minuten nach Entfernung der Fasern aus dem Körper homogen getroffen, wenn man ohne Flüssigkeitszusatz untersucht, so u. a. ziemlich häufig beim Krebs, bei grossen Insecten, auch wohl beim Frosch.

Das homogene Ansehen findet sich nicht nur bei Untersuchung im gewöhnlichen, sondern auch im polarisirten Licht, gleichviel wie die Scheiben orientirt sein mögen. Letztere Thatsache ist besonders wichtig, denn sie beweist, dass bei Prüfung im gewöhnlichen Licht die doppelbrechenden sarcous elements nicht etwa deshalb in der lebenden Faser unsichtbar sind, weil die optischen Eigenschaften, der sie der Quere nach verkittenden isotropen Substanz (das sogen. Querbindemittel), dies nicht erlauben, sondern einfach deshalb, weil die Substanz überhaupt nicht in merkbarer Menge vorhanden ist.

---

1) Selbstverständlich wird hierbei abgesehen von den durch Kerne, interstitielle Körner oder durch protoplasmaartige Stränge, auch wohl durch Tracheenästchen erzeugten optischen Discontinuitäten.

In der Regel nun beginnt die Spaltung schon in den ersten Stadien des Absterbens, oft lange vor Verlust der Reizbarkeit und des Leitungsvermögens. So sah ich u. a. mehrmals bei Oberschenkelmuskeln von *Hydrophilus*, *Geotrupes* und *Musca*, die in halbprocentiger Kochsalzlösung lagen, noch minutenlang Contractionswellen durch Faserstrecken laufen, in welchen die Quer- und Mittelscheiben auffällig längsgeklüftet waren. Die isotropen Scheiben pflegten in diesen Fällen, wie immer bei Insecten nach Einwirkung dünner Salzlösung, sehr dunkel und nicht deutlich längsgespalten zu sein (vgl. Fig. 28) und die sarcous elements hatten nicht die regelmässige steife Stäbchenform, die sie weiterhin, wie auch bei Einwirkung von verdünntem Alcohol, Chromsäure u. s. w. anzunehmen pflegen, sondern erschienen vielmehr — einzeln oder in Gruppen — durch spindel-förmige Vakuolen auseinander gedrängt.

Faserstrecken, in welchen die Muskelprismen einmal, gleichviel auf welchem Wege, als einzelne Stäbchen (von durchschnittlich etwa 0,0005 Mm. Dicke) sichtbar geworden sind, finde ich ausnahmslos nicht mehr erregbar. Da der Zerfall in sarcous elements auf verschiedenen Strecken desselben Querschnitts nicht gleichzeitig beginnt und gleichschnell verläuft, so trifft man natürlich, wenigstens bei dickeren Muskelfasern, z. B. bei Amphibien, leicht contractile und nicht mehr contractile Partien quergestreifter Substanz nebeneinander auf einem und demselben Faserquerschnitt. Die Bewegungserscheinungen absterbender Fasern können dadurch äusserst complicirt werden, wie später noch näher erläutert werden soll.

In nicht wenig Fällen findet man die anisotrope Substanz in einzelne Stäbchen zerfallen, ohne dass gleichzeitig an den übrigen Lagen, mit Ausnahme etwa der Neben- und Zwischen-scheibe, ein Zeichen von Längsspaltung zu bemerken wäre. So nicht selten bei spontan oder in Wasser, sehr verdünnter Kochsalzlösung, oder dünnem Alcohol abgestorbenen Insectenmuskeln (Fig. 29). In der Mehrzahl der Fälle aber, unter den Insecten besonders bei Locustiden, bei Wirbelthieren bekanntlich ziemlich allgemein, greift die Längsspaltung gleichzeitig oder doch fast gleichzeitig durch alle Scheiben hindurch: Entstehung von Fibrillen, bezüglich Fibrillenbündeln.

Diesen Spaltungsprocess durch alle Stadien hindurch genau zu

verfolgen, ist nun für die Auffassung des Baues lebender Muskelsubstanz von fundamentaler Wichtigkeit. Wir müssen darum etwas länger bei ihm verweilen. Soviel ich sehe, verläuft er in allen Schichten aller Muskelfasern im Wesentlichen auf gleiche Weise, doch lässt er sich in der anisotropen Substanz am leichtesten verfolgen, zunächst wegen der grösseren Dicke dieser Schicht und dann wegen der bedeutenderen Lichtbrechungsunterschiede der aus derselben hervorgehenden Spaltungsprodukte. Ich verfolgte den Vorgang namentlich an spontan in situ absterbenden Muskelfasern z. B. von *Atax*, an den dünnen und breitgestreiften Fasern aus den Schenkeln grösserer Insecten (*Procrustes*, *Hydrophilus*, *Geotrupes*, *Bombus*), auch an frisch abgesechnittenen Beinen von *Asellus* und *Gammarus*. Was ich dabei mit Hilfe der besten Vergrösserungen (Obj. 8, 10 und 12 von Hartnack) ermitteln konnte, war Folgendes.

Bei Betrachtung des optischen Längsschnittes sieht man in den anfangs absolut homogenen Scheiben unmessbar feine, blasse, isotrope Längslinien auftauchen, in häufig sehr regelmässigen Abständen von kaum mehr als 0,001 Mm. Diese Längslinien verbreiten sich unter zunehmender Helligkeit, die einen rascher, die andern langsamer, zu Streifen von mitunter mehr als 0,0005 Mm. Breite, und zwar verbreitern sie sich auf Kosten der zwischen ihnen liegenden doppeltbrechenden Theile (der *sarcous elements*), welche dabei schmaler und stärker lichtbrechend werden. Dass dies keine Täuschung ist, folgt mit völliger Sicherheit daraus, dass unter den angegebenen Bedingungen kein einziger Durchmesser der Faser bei der Zerklüftung sich zu ändern braucht. Das Sichtbarwerden der hellen isotropen Zwischenräume beruht also im angegebenen Falle nicht auf Quellung und Aufhellung einer vorher bereits vorhandenen Zwischensubstanz, oder, was zwar unter den von uns gewählten Bedingungen nicht möglich, in andern Fällen aber in der That mitwirken kann, auf kapillarem Eindringen von Flüssigkeit von aussen her zwischen die Fibrillen, sondern einzig und allein auf seitlicher Schrumpfung (Gerinnung) von Elementen (den wahren Fleischprismen), welche vorher bis zur völligen Berührung gequollen gewesen waren.

Da die Erscheinungen der Längsspaltung, so weit die Beobachtung reicht, in allen Scheiben der isotropen Substanz ebenso

verlaufen wie in denen der anisotropen, so muss man sich demnach alle Scheiben der quergestreiften Substanz im normalen Zustand zusammengesetzt denken aus bis zur gegenseitigen Berührung aufgequollenen, prismatischen Elementen, welche in den verschiedenen Scheibenarten specifisch verschiedene chemische und physikalische Eigenschaften besitzen, innerhalb derselben Scheibe aber gleichartig sind. Eine flüssige isotrope Zwischensubstanz zwischen den Scheibenelementen, das Querbindemittel der Autoren, existirt in der normalen lebenden quergestreiften Substanz gar nicht, wenigstens nicht in einer für unsere Hilfsmittel nachweisbaren Menge. Sie wird erst bei der Gerinnung der Scheibenelemente aus diesen ausgeschieden.

Dass diese Auffassung die richtige ist, lehrt ebenso die Verfolgung der bei der fibrillären Zerklüftung auftretenden Veränderungen des Querschnitts. Man kann diese einmal an den optischen Querschnitten unversehrter, dem spontanen Absterben überlassener Muskelfasern verfolgen, dann aber auch, obschon dies weniger anzurathen, an mit dem kalten Doppelmesser hergestellten feinen Querschnitten langsam gefrorener Muskelfasern, die ohne Zusatz untersucht werden müssen. In beiden Fällen glückt es oft, den anfänglichen homogenen Zustand des Querschnitts zu erhalten <sup>1)</sup>. Allmählich aber, im zweiten Falle mitunter sehr rasch (wenigstens unmittelbar an der Schnittfläche) beginnt die optische Differenzirung. Sie kann schliesslich zu sehr verschiedenen Bildern führen. Unter diesen lassen sich zwei Haupttypen unterscheiden, die inzwischen durch alle möglichen Uebergänge miteinander verbunden sind.

Der eine Typus ist dadurch charakterisirt, dass in der erst homogenen Fläche — häufig ohne merkbare Veränderung ihrer Ausdehnung — äusserst kleine, matte, gleichmässig und dicht gedrängt über den ganzen Querschnitt vertheilte Kreise auftauchen, die von blassen, anfangs unmessbar feinen Linien eingefasst sind (Fig. 31 a). Ganz besonders deutlich sind diese

1) Kölliker beschreibt ihn bereits, von den Querschnitten gefrorener Fasern vom Ochs, Frosch und vom Schwanz des Krebses. „Ueber die Cohnheim'schen Felder der Muskelquerschnitte“. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVI, 1866, S. 375.

kleinen, wohl schon von Bowman <sup>1)</sup> erkannten Kreise an in Wasser oder sehr verdünntem Alcohol erweichten Querschnitten getrockneter, sowie an Querschnitten in Alcohol oder Chromsäure erhärteter Muskelfasern zu sehen. Sie erschienen bei den Muskeln aller von mir darauf untersuchten Thiere (Ochse, Kaninchen, Frosch, Scherenmuskeln des Krebses, Oberschenkelmuskeln von *Hydrophilus*, *Geotrupes*) in gleicher Form (nicht deutlich von der Kreisform abweichend) kaum verschiedenen Dimensionen und sehr gleichmässigem Abstand. Nach meinen Messungen würde auf jeden Quadratmikromillimeter Querschnitt in der nicht contrahirten mässig gedehnten Muskelfaser ungefähr ein Kreis kommen, bei Arthropoden vielleicht etwas weniger, bei Wirbelthieren etwas mehr.

Dass diese kleinen Kreise als Querschnitte der Fibrillen — eventuell, da die isotrope Substanz, wie die Längsschnittsbilder lehren, an der Zerklüftung öfter nicht merkbar Theil nimmt — als Querschnitte der geronnenen Elemente der anisotropen Substanz aufzufassen sind, kann keinem Zweifel unterliegen. Faserstrecken, deren Querschnitte die oben beschriebene feine Mosaik der kleinen Kreise erkennen lassen, zeigen in der Längsansicht stets helle, äusserst feine Längsstreifen in regelmässigen, den Durchmesser der matten Kreise genau entsprechenden Abständen.

Der zweite Haupttypus der Querschnittsbilder, der sich beim Absterben entwickeln kann, kennzeichnet sich durch das Auftreten einer gröberen Mosaik matter, ungleichgrosser, polygonaler, von hellen Linien eingefasster Felder. Es sind dies die zuerst von Cohnheim <sup>2)</sup> beschriebenen und als Querschnitte normaler sarcous elements gedeuteter Felder, die Querschnitte der Muskelsäulchen (Kölliker <sup>3)</sup> oder der Muskelkästchen (Krause <sup>4)</sup>. Sie entsprechen — abgesehen von den allerkleinsten, deren Durchmesser 0,001 Mm. nicht erreicht — nicht den Querschnitten von

1) *Philosoph. Transactions*. 1840. Pl. XVI. Figg. 3, 4, 5, 8. Die Kreise sind hier zwar für Fibrillenquerschnitte etwas gross gezeichnet; wegen ihrer Form und gleichen Dimensionen aber halte ich es trotzdem für unwahrscheinlich, dass sie die gleich zu besprechenden Cohnheim'schen Felder gewesen seien.

2) Ueber den feineren Bau der quergestreiften Muskelfasern. Mit Taf. XVI. *Arch. f. pathol. Anat.* 1865. 34. Bd. S. 606.

3) *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. XVI. 1866. S. 377.

4) Die motorischen Endplatten etc. S. 23.

sarcous elements, bezüglich von Fibrillen, sondern wie Kölliker <sup>1)</sup> nachwies, Gruppen derselben. Dies folgt schon aus ihrer Grösse, welche — bei normal gebliebenem Gesamtdurchmesser der Faser — die der Fibrillenquerschnitte weit übertrifft: beim Krebs meist um das Zehn- bis Dreissigfache, beim Frosch und Kaninchen durchschnittlich um wenigstens das Drei- bis Fünffache. Zudem kann man in vielen Fällen, namentlich gut beim Krebs, aber auch bei andern Arthropoden und bei Wirbelthieren <sup>2)</sup>, bei guter centrischer Beleuchtung und mit den besten Linsen ihre Zusammensetzung aus kleinen, durch äusserst schmale Zwischenräume von einander getrennten Kreisen direct erkennen. Besonders lehrreich sind solche Fälle wo, wie in Fig. 30 (vom Krebs), auf einem und demselben Querschnitt die grobe Mosaik der Polygone und die feine der kleinen Kreise nebeneinander und durch allmähliche Uebergänge verbunden vorkommen. Diese Fälle sind sehr häufig bei mit Serum, Kochsalz, Wasser oder verdünntem Alcohol behandelten Querschnitten gefrorener Muskeln der verschiedensten Wirbelthiere und Wirbellosen. Auch an Querschnitten in Alcohol erhärteter Muskeln vermisste ich sie selten.

Häufig ist, namentlich im Beginn, die Spaltung des Querschnitts in vieleckige Felder nur angedeutet durch helle sternförmige oder ovale Lücken, welche, wie Uebergangsbilder lehren, den Knotenpunkten des hellen Liniennetzes entsprechen, das die Polygone einschliesst. Man hat dann im Wesentlichen, nur in viel feinerer Ausführung dasselbe Bild, welches der Querschnitt vieler Sehnen bietet.

In allen diesen Fällen, mögen die Cohnheim'schen Felder nun ganz ausgebildet oder bloss in der angegebenen Weise angedeutet sein, sieht man auf dem optischen Längsschnitt helle, ziemlich breite Längslinien in Abständen, welche den Durchmesser jener Felder gleich sind <sup>3)</sup>; zwischen ihnen können häufig noch den einzelnen Fibrillen entsprechende, äusserst zarte Längsstreifen unterschieden werden.

Zerreisst man derartige Fasern möglichst vollständig mit Nadelspitzen unter dem einfachen Mikroskop, so resultiren Spal-

1) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVI. 1866. S. 377.

2) Vgl. Kölliker l. c. S. 387.

3) Vgl. Kölliker l. c. S. 376.

tungsprodukte von sehr verschiedener Dicke: viele entsprechen offenbar einzelnen Fibrillen, da ihr Durchmesser kaum 0,001 Mm. beträgt, die meisten aber pflegen aus mehreren oder vielen Fibrillen zusammengesetzt zu sein. In den Fällen, wo die Cohnheim'schen Felder sehr gut ausgebildet sind, stimmt die Dicke der meisten Spaltungsprodukte, wie ich mit Kölliker <sup>1)</sup> finde, mit der Breite dieser Felder überein. Solche Bündel sind von Kölliker als Muskelsäulchen, von Krause als „Muskelkästchenreihen“ beschrieben worden. Sie mögen in manchen Fasern (denen der Scherenmuskeln des Krebses z. B.) schon im Leben vorgebildet sein: in sehr vielen Fällen aber, das muss stark hervorgehoben werden, lassen sie sich durchaus nicht darstellen. Die Muskelsubstanz zerfällt dann vielmehr entweder in lauter Elementarfibrillen <sup>2)</sup> (so nach Kölliker besonders regelmässig und schnell bei den Petromyzonten) oder in Bündel von allen beliebigen Dicken, bis zu einzelnen Fibrillen herab. Hieraus, in Zusammenhang mit den übrigen, den Spaltungsprocess der Muskelsubstanz betreffenden Erfahrungen, folgt, dass wir es in den Muskelsäulchen oder Muskelkästchenreihen nur mit mehr zufälligen Aggregaten von Elementarfibrillen, nicht mit wahren organischen Einheiten zu thun haben. Schon aus diesem Grunde ist daher die neuerdings von Krause aufgestellte Lehre vom Aufbau der Muskelsubstanz aus „Muskelkästchenreihen“ zu verwerfen.

Man hat gemeint, Muskelsäulchen, bezüglich Muskelkästchen noch auf einem andern Wege demonstrieren zu können. Behandelt man nämlich Querschnitte frischer, gefrorener oder getrockneter Muskelfasern, gleichviel welches Thieres, mit verdünnter Essigsäure, so erscheint darauf ein sehr regelmässiges Netzwerk feiner dunkler Linien, welche helle polygonale Felder einschliessen. Cohnheim <sup>3)</sup>, der diese Bilder schon erwähnt, erklärt sie für identisch mit den von ihm an frischen Querschnitten entdeckten

1) l. c. S. 379.

2) Die sogenannten Fibrillen der gelben Thoraxmuskeln der Insecten halte ich trotz ihrer durchschnittlich sehr bedeutenden Dicke für wirkliche Elementarfibrillen, hauptsächlich darum, weil sie bisher noch nicht, auch nicht einmal andeutungsweise, in noch feinere Fasern zerlegt werden konnten. Krause hatte darum Unrecht, sie mit seinen Muskelkästchenreihen zu identificiren.

3) l. c. S. 612.

Polygonen. Und Kölliker <sup>1)</sup> stimmt ihm hierin bei, indem er sie für Querschnitte seiner Muskelsäulchen erklärt. Inzwischen ist dies bestimmt unrichtig und dürfte schon nach Kölliker's Zeichnungen <sup>2)</sup> als sehr unwahrscheinlich gelten. Auf diesen sind nämlich die Felder viel zu klein für Querschnitte von Muskelsäulchen, wenn man bedenkt, dass die Muskelsubstanz bei Behandlung mit Essigsäure stark quillt. Getrocknete und in Wasser wieder aufgeweichte dünne Querschnitte quellen in verdünnter Essigsäure sehr leicht bis auf's Drei- bis Sechsfache, ja Zehnfache ihres anfänglichen Flächenmasses auf, Querschnitte frischer oder gefrorener Muskeln nicht viel weniger. Nach Cohnheim's und Kölliker's Angaben schwankt nun beim Frosch der Durchmesser der Felder auf frischen Querschnitten etwa zwischen 0,002 und 0,005 Mm. Das Bild des mit Essigsäure behandelten Querschnitts einer Froschmuskelfaser bei Kölliker zeigt aber Felder von durchschnittlich nicht mehr als 0,002 Mm. Breite. Hier müssten also die grösseren Felder sogar sehr beträchtlich geschrumpft sein. Dieser Widerspruch löst sich, sobald man die bei Essigsäurebehandlung auftretenden Felder für Querschnitte der gequollenen Fibrillen, bezüglich der sarcous elements ansieht. Und dass dies wirklich die richtige Auffassung sei, lässt sich direct nachweisen, wenn man Querschnitte frischer, getrockneter oder gefrorener Fasern, welche die oben beschriebene Mosaik der kleinen, den Fibrillen entsprechenden Kreise zeigen, sehr allmählich der Essigsäurewirkung aussetzt. Man sieht dann die kleinen, anfangs oft kaum 0,0005 Mm. messenden Kreise unter Erblassung sich stark verbreitern, gegenseitig abplatteln und so zu jenen Vielecken werden, während an Stelle der hellen Zwischensubstanz die feinen dunklen Linien auftreten (s. Fig. 31 *a* und *b*). An gleichmässig aufgequollenen Querschnitten findet man, was gleichfalls diese Felder von den Cohnheim'schen unterscheidet, alle Felder von nahezu gleichem Flächeninhalt.

Krause ist gleichfalls in den eben besprochenen Irrthum verfallen, indem er die bei Essigsäurebehandlung auftretenden Polygone für Querschnitte seiner „Muskelkästchen“ und die dunklen Grenzlinien derselben für „Seitenmembranen“ dieser Kästchen

1) l. c. S. 376.

2) l. c. Fig. 2, S. 376.

ansieht. Nach dem eben Angeführten würden jene Polygone vielmehr den Querschnitten der „Muskelstäbchen“ entsprechen, von denen nach Krause in jedem Kästchen ein Bündel eingeschlossen liegt. Denn diese „Stäbchen“ stimmen an Dicke mit unsern Elementarfibrillen überein.

Was übrigens die sogenannten Seitenmembranen betrifft, die auch Merkel für seine (beiläufig bald den Muskelkästchen, bald Fibrillenabschnitten entsprechenden) „Muskelelemente“ adoptirt, so fehlt jeder zureichende Grund, dieselben als schon in der lebenden Faser existirende feste Scheiden anzusehen. Im Gegentheil: die absolute optische Homogenität der Muskelscheiben im normalen Zustand, die Art und Weise dann, in welcher jene Membranen bei Essigsäureeinwirkung in den hellen Zwischenräumen sich bilden, welche beim Absterben der quergestreiften Substanz infolge seitlicher Schrumpfung der Fibrillen entstehen, dürfen vielmehr als gute Gründe gegen ihre Präexistenz angeführt werden. Merkel erschliesst die Anwesenheit von Seitenmembranen aus den Formveränderungen, welche isolirte Fibrillen und Fibrillenbündel bei Quellung, hauptsächlich durch Essigsäure, erleiden. Diese Erscheinungen beweisen aber darum nichts, weil sie sich vollständig erklären lassen aus der Annahme, die isolirten Fibrillen seien aus regelmässig hintereinander verbundenen, festen homogenen Theilchen von verschiedenem Quellungsvermögen zusammengesetzt. Da diese Annahme die einfachere und mit keiner anderen Thatsache in Streit ist, muss sie so lange vorgezogen werden, bis sie widerlegt oder die andere wenigstens die wahrscheinlichere geworden ist <sup>1)</sup>.

Nun will freilich Dönitz <sup>2)</sup> aus Scherenmuskeln von *Astacus* röhrenförmige „Fibrillenscheiden“ isolirt haben, in welchen der quergestreifte Inhalt wie in einem Futteral streckenweis verschoben war. Aus den beigegebenen Abbildungen (Fig. 1) folgt inzwischen, durch Vergleichung der relativen Dimensionen ihrer Theile, dass Dönitz nicht Fibrillen, sondern Fibrillenbündel (Muskelsäulchen) vor sich hatte. Dies raubt der Angabe schon

1) Es ist beiläufig nicht richtig, dass die sogenannten Seitenwände der Fibrillen, wie Merkel will (l. c. p. 250), aus derselben Substanz wie die „Endscheiben“ bestehen. Diese letzteren lösen sich und quellen u. a. in starkem Kochsalzlösung, wie auch in verdünnten Säuren viel schwieriger auf.

2) l. c. S. 435.

ihren Hauptwerth. Dazu kommt noch, dass Dönitz mit keinem Wort erwähnt, durch welche Art der Behandlung er seine „Fibrillenscheiden“ darstellte. Er erschwert dadurch unnöthig eine Controle seiner keineswegs eindeutigen Angaben. Ich habe mich, auch beim Krebs, vergeblich bemüht, Scheiden von Fibrillenbündeln zu isoliren.

#### E. Ergebnisse.

Die Vorstellung vom Bau der quergestreiften Muskelsubstanz, zu welcher die in den vorstehenden Abschnitten mitgetheilten Thatsachen wie ich glaube mit Nothwendigkeit führen, lässt sich jetzt folgendermassen kurz zusammenfassen:

Die normale ruhende quergestreifte Substanz ist ein regelmässig gebautes Aggregat verschiedener Arten gequollener Theilchen (Scheibenelemente), welche in der Längsrichtung der Faser durch Cohäsion, bezüglich Adhäsion, zu etwa 0,001 Mm. dicken prismatischen Fibrillen, in der Querrichtung durch Adhäsion zu im Allgemeinen planparallelen Scheiben verbunden sind. Innerhalb jeder Fibrille wechseln Elemente von verschiedener physikalischer und chemischer Beschaffenheit in gesetzmässiger Wiederkehr miteinander ab (Ursache der Querstreifung); innerhalb jeder einzelnen Scheibe sind die Elemente gleichartig. Eine flüssige Zwischensubstanz zwischen den einzelnen Elementen existirt im völlig normalen Zustand nicht in nachweisbarer Menge <sup>1)</sup>.

In Bezug auf die mechanischen Leistungen der quergestreiften Substanz sind hiernach hauptsächlich zwei Punkte zu berücksichtigen: einmal die verschiedenen mechanischen Eigenschaften (Cohäsion, Elasticität u. s. w.) der einzelnen Scheibenelemente selbst, dann die mechanischen Wirkungen, welche die einzelnen Elemente infolge der Berührung aufeinander ausüben. Mit Rücksicht auf den ersteren Punkt ist festzuhalten, dass die verschiedenen Arten von Elementen, in Verband wesentlich mit einem verschiedenen Wassergehalt, eine verschiedene Festigkeit haben. Wie die Formveränderungen der Scheiben bei Zug und Druck lehren, kann diese Festigkeit bei keiner Art von Elementen bedeutend sein: alle müssen vielmehr als weich bezeichnet werden. Die relativ festesten, wasserärmsten, sind die Elemente der Zwischenscheibe,

1) Eine Ausnahme hiervon machen die gelben Thoraxmuskeln der Insecten, vielleicht auch die Fasern der Petromyzonten, die ich noch nicht aus eigener Anschauung kenne.

ihnen folgen die der Nebenscheiben und Querscheiben; am weichsten sind die Theilchen der beiden isotropen Scheiben, welche äusseren Kräften nicht viel mehr Widerstand entgegenzusetzen scheinen, als die meisten wässerigen Flüssigkeiten. — Mit Rücksicht auf den zweiten Punkt, die mechanischen Wirkungen der Elemente aufeinander, ist zu beachten, dass je nach der specifischen Beschaffenheit der aneinandergrenzenden Elemente die Adhaesion zwischen denselben eine verschiedene sein muss. So wird dieselbe für jede Fibrille innerhalb der Höhe eines Muskelfaches wenigstens fünfmal in auf- und absteigender Folge wechseln (vergl. den Holzschnitt auf pag. 37), und ebenso muss sie für jede der von uns unterschiedenen Arten von Scheiben eine besondere sein, wobei noch in Betracht zu ziehen ist, dass wegen verschiedener Dicke der Scheiben die Grösse der seitlichen Berührungsf lächen und damit der Flächenanziehung der Elemente verschieden ausfällt.

Es versteht sich nach dem Gesagten von selbst, dass es keinen Sinn hat, der kontraktilen Substanz als Ganzem einen bestimmten Aggregatzustand zuzuschreiben. Sie ist weder fest noch flüssig; sie darf auch nicht aufgefasst werden als eine Flüssigkeit, in der feste Theilchen schwimmen und ebensowenig haben die Recht, welche sie aus festen, durch flüssige Zwischen substanz getrennten Fibrillen bestehen lassen. Vielmehr wethseln ihre mechanischen Eigenschaften von Scheibe zu Scheibe, von Element zu Element. Und nicht nur dies, sondern sie wechseln auch, wie die Zusammensetzung der einzelnen Elemente aus festen Theilchen und imbibirter Flüssigkeit lehrt, innerhalb jedes einzelnen Scheibenelementes in bestimmter und für jede Art von Elementen ohne Zweifel ganz eigenthümlicher Weise ab.

An letzterer Stelle, in der unseren Sinnen vorläufig nur andeutungsweise zugänglichen Anordnung und Beschaffenheit der festen und flüssigen Materie innerhalb der einzelnen Scheibenelemente, liegt das wesentliche Geheimniss der Organisation der quergestreiften Substanz und damit die wesentliche Schwierigkeit für das Verständniss ihrer Leistungen. So lange sich an jener Stelle nicht Anatom, Physiker und Chemiker, von verschiedenen Seiten vordringend, die Hände gereicht haben, muss jeder Versuch einer alle Erscheinungen der Muskelthätigkeit begreifenden Theorie vermessen erscheinen.

Hiermit ist natürlich nicht gesagt, dass es nicht jetzt schon möglich sein sollte, über einzelne Categorien von Erscheinungen der Muskelthätigkeit im Wesentlichen richtige theoretische Vorstellungen zu erlangen. Insbesondere glaube ich, dass die mechanischen Vorgänge bei der Contraction schon jetzt dem Verständniss etwas näher gerückt werden können. Hierzu ist aber ein näheres Eingehen auf die optisch wahrnehmbaren Aenderungen der Muskelsubstanz bei der Zusammenziehung nöthig. Diese sollen denn nebst den sich daran anknüpfenden Folgerungen den Gegenstand des folgenden Artikels bilden.

### Erklärung der Abbildungen.

Tafel II.

In allen Figuren bedeutet

$m$  = Mittelscheibe,

$q$  = Querscheibe,

$i$  = isotope Scheibe zwischen Quer- und Nebenscheibe,

$i_1$  = » » » Neben- und Zwischenscheibe,

$n$  = Nebenscheibe,

$z$  = Zwischenscheibe,

$zn$  = Grundmembran (Zwischenscheibe + Nebenscheiben).

- Fig. 1. *Rana temporaria*. Aus dem Adductor magnus femoris. Etwas gedehnt. Frisch, ohne Zusatz.  $^{650}/_1$ .
- › 2. *Triton cristatus*. Adductor magn. femor. Ebenso.  $^{650}/_1$ .
  - › 3. *Mus. rattus*. Psoas. Ebenso.  $^{1100}/_1$ .
  - › 4. *Astacus fluviatilis*. Aus einem Scherenmuskel.  $s$  = Sarkolemm,  $p$  = Protoplasmaschicht zwischen Sarkolemm und quergestreifter Substanz. Frisch, ohne Zusatz.  $^{500}/_1$ .
  - › 5. *Hydrophilus piceus*. Oberschenkel. Frisch, ohne Zusatz.  $^{500}/_1$ .
  - › 6. *Musca vomitoria*. Theilungsstelle einer Faser des Muskelnetzes, welches das obere Drittel des Euddarms umspinnt. Mässig gedehnt. Frisch, ohne Zusatz.  $^{650}/_1$ .
  - › 7. Ebendaher. Stark gedehnt.  $^{650}/_1$ .
  - › 8. » In der Längsrichtung zusammengedrückt.  $^{650}/_1$ .
  - › 9. *Astacus fluviatilis*. Hüftmuskel, wärmestarr. Stück einer dünnen Faserplatte, welche Zwischenscheibe, Nebenscheiben und anisotrope Substanz in je 5 Elemente gespalten zeigt. Die sarcous elements sind an den Enden und in der Mitte kuglig angeschwollen. In Kochsalzlösung von  $1\%$ .  $^{1000}/_1$ .
  - › 10. *Formica rufa*. Abdominalmuskel. Mit schwach ameisensäurehaltigem Alcohol von ca. 60pCt. behandelt. Die stark gequollene anisotrope Substanz hat das Sarcolemm von der Zwischenscheibe abgesprengt.  $^{750}/_1$ .
  - › 11. *Telephorus melanurus*. Spontan abgestorben. Hautmuskelfaser aus dem Abdomen. Einen Tag nach dem Tod in Wasser isolirt.  $^{650}/_1$ .
  - › 12. *Telephorus melanurus*. In 60grädigem Alcohol abgestorben. Ab-

dominalmuskeln. Zeigt die Befestigung des Sarcolemmas an den Zwischenscheiben. <sup>1000/1</sup>.

- Fig. 13. *Musca domestica*. Hüftmuskel. Wärmestarr. In Kochsalz von 1 pCt. <sup>650/1</sup>.
- › 14. *Musca domestica*. Hüftmuskel. Wärmestarr. In Kochsalz von  $\frac{1}{2}$  pCt. <sup>650/1</sup>.
  - › 15. *Bombus terrestris*. Hüftmuskel. Wärmestarr. In Kochsalz von 0,6 pCt. <sup>650/1</sup>.
  - › 16—19. *Telephorus melanurus*. ♂. Muskelfasern aus dem Abdomen. Alkoholpräparate. — Fig. 16 b dasselbe Faserstück wie 16 a zwischen gekreuzten Nicols. <sup>650/1</sup>.
  - › 20. *Musca vomitoria*. Frisch in NaCl von 10 pCt. zerzupft. a. Stück einer Faser aus dem Oberschenkel. Die contractile Substanz war durch einen seitlichen Riss im Sarcolemm herausgequollen. b. Thoraxfibrille. <sup>550/1</sup>.
  - › 21. *Formica rufa*. Hautmuskel aus der Umgebung des Afters. Mit sehr schwach ameisensäurehaltigem Alkohol von 25 pCt. behandelt. <sup>850/1</sup>.
  - › 22. *Lacerta agilis*. Wärmestarr. Oberschenkel. Stück einer ziemlich gedehnten Faser. In Kochsalz von 0,6 pCt. <sup>450/1</sup>.
  - › 23. *Rana temporaria*. Wärmestarr. Extensor digitorum pedis. Gedeht. In Kochsalz von 0,6 pCt. — 23 b Abgespaltenes Muskelsäulchen. (Fibrillenbündel). <sup>500/1</sup>.
  - › 24. *Astacus fluviatilis*. Wärmestarr. a. und c. aus dem Hüftmuskel: Stücken abgespaltenen Muskelsäulchen in NaCl 0,8 pCt. a. gedehnt, c. frei verkürzt, b. aus einem Schenkel, nach Behandlung mit Alkohol. Gedeht. <sup>450/1</sup>.
  - › 25. *Musca vomitoria*. Wärmestarr. Faserbruchstück aus dem Oberschenkel. In NaCl 1 pCt. <sup>650/1</sup>.
  - › 26. *Carabus intricatus*. Spontan abgestorben. 3 Tage nach dem Tode. Hüftmuskel. In einem Gemenge von gleichen Theilen halbrocentiger Kochsalzlösung und Hühnereiwäss. <sup>450/1</sup>.
  - › 27. *Musca domestica*. Hüftmuskel. Frisch für 1 Minute in Ueberosmiumsäure von  $1\frac{1}{2}$  pCt. Danach in Kochsalz von 0,5 pCt. <sup>300/1</sup>.
  - › 28. *Musca domestica*. Hüftmuskel. Frisch in halbrocentiger Kochsalzlösung. <sup>1000/1</sup>.
  - › 29. *Telephorus melanurus*. Spontan abgestorben. Hautmuskelfaser aus dem Abdomen. In NaCl 1 pCt. <sup>650/1</sup>.
  - › 30. *Astacus fluviatilis*. In Alkohol von 50 pCt. abgestorben. Stück eines Querschnitts durch eine Muskelfaser aus der Scheere. Zeigt die Querschnitte der Fibrillen und links ihre Gruppierung zu den polygonalen Cohnheim'schen Feldern. <sup>1000/1</sup>.
  - › 31 a. u. b. *Lepus cuniculus*. Stück eines Querschnitts durch eine Faser aus dem Oberschenkel. a. Getrocknet und in Wasser erweicht; b. dasselbe Stück nach langsamer Einwirkung von 5procentiger Essigsäure. <sup>1000/1</sup>.
-

