S. 50 oben). Die für diesen Fall sich ergebenden Partial-Amplituden habe ich in der obigen Tabelle unter D^* zusammengestellt. Berechnet man aus den beiden grössten nach dem Schwerpunktsprincip die Ordnungszahl der vorhandenen Schwingung, so ergibt sich dieselbe zu 5,477, also wiederum sehr nahe richtig. Die Ermittlung einer vorhandenen pendelartigen Schwingung durch die Fourier'sche Analyse und das Schwerpunktsprincip bewährt sich also auch dann, wenn jene Schwingung zur Periode unharmonisch und zugleich in der Phase wechselnd ist.

Experimentelle Untersuchungen über die Todtenstarre bei Kaltblütern.

Von

Dr. rer. nat. et med. **Wilibald A. Nagel**,
Assistent am physiologischen Institut in Tübingen.

Mit 7 Textfiguren.

I.

Kürzlich hat Langendorff¹⁾ im 55. Bande dieses Archives Mittheilung über interessante Versuche gemacht, welche auf seine Veranlassung stud. Gerlach ausgeführt hatte. Die Versuche hatten den Zweck, festzustellen, ob das ungleiche Verhalten der Beuger und Strecker des Froschschenkels gegen äussere Reize sich auch im Eintritte der Todtenstarre der beiden Muskelgruppen zeige.

1) Zur Kenntniss der Muskelstarre. Nach Versuchen von stud. med. E. Gerlach mitgetheilt von O. Langendorff. (Aus dem physiologischen Institute in Rostock.) Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 55. S. 481. 1894.

Die Verwendung einer geeigneten Methode — die störende Wirkung der Schwerkraft auf die Froschschenkel wurde durch Einhängen derselben in ein Wasserbad¹⁾ nahezu aufgehoben — gestattete es, jene Frage in der That in überzeugender Weise zu beantworten, und zwar in positivem Sinne. Die Beuger erstarrten vor den Streckern.

Da diese Methode, welche meines Wissens zuerst Grützner²⁾ (für ähnliche Zwecke) angewandt hatte, es demnach ermöglichte, den Eintritt und Ablauf der Starre an den Froschpräparaten in einer sehr bequemen und übersichtlichen Weise zu verfolgen, unternahm ich auf Anrathen von Herrn Prof. Dr. Grützner im hiesigen physiologischen Institute den Versuch, ob sich auf eine ähnliche Weise vielleicht die Einwirkung des Nervensystems auf die Muskelstarre untersuchen und demonstrieren liesse.

Dies hat sich bestätigt, und ich habe auf diese Weise einige Resultate erhalten, welche der Mittheilung werth sein dürften.

Zunächst stellte ich Vorversuche genau in der von Langendorff angegebenen Weise an, und konnte dessen Resultate in allen wesentlichen Punkten bestätigen. Die curarisirten, enthäuteten Froschpräparate stellten sich in dem Bade von physiologischer Kochsalzlösung (welches ich entweder, wie Langendorff und Gerlach, 40° warm oder häufiger auf einer etwas niedrigeren Temperatur von 37° erhielt) in mittlerer Beugestellung (Abduction des Oberschenkels, Beugung im Kniegelenke) ein, gingen dann nach einigen Minuten in stärkere Beugung über, wurden in dieser Stellung starr und gingen sodann in Streckung über, welche in etwa 30 Minuten erreicht war.

Eine Abweichung von den Resultaten Langendorff's und Gerlach's habe ich nur insofern zu constatiren, als die genannten Vorgänge im allgemeinen nur bei *Rana temporaria* sich in der eben kurz beschriebenen Weise abspielten, und auch da nur bei

1) Hier, wie wiederholt im Folgenden, spreche ich nur abkürzend von einem „Wasserbade“, und brauche wohl kaum ausdrücklich hervorzuheben, dass sowohl Langendorff, wie auch ich, nicht ein Bad von reinem Wasser, sondern von physiologischer Kochsalzlösung anwandte.

2) Pflüger's Arch. f. d. ges. Phys. Bd. 41. S. 278.

den überwinterten Exemplaren. Die im Sommer frisch gefangenen Temporarien, meist sehr grosse kräftige Exemplare, sowie alle von mir verwendeten Wasserfrösche verhielten sich abweichend. Die Schenkel der letzteren nämlich gingen in der Mehrzahl der Fälle aus der anfänglichen mittleren Beugstellung gleich, ohne vorheriges stärkeres Beugen, in Streckung über. Während des Zeitabschnittes, innerhalb dessen sich die Temporarienschenkel stärker zu beugen pflegten, zeigten jene meist keine deutliche Stellungsänderung, sondern wurden in der anfänglich eingenommenen Stellung starr, um dann, etwa 8—10 Minuten nach der Tödtung des Frosches, in Streckung überzugehen.

Langendorff's Bericht bezieht sich vorzugsweise auf *Rana esculenta*; dass sich seine Frösche so anders, als die von mir verwendeten Exemplare des Wasserfrosches verhielten, kann nicht so sehr überraschen, nachdem, wie ich oben erwähnte, Frösche einer und derselben Art (*Rana temporaria*) in verschiedenen Jahreszeiten verschiedene Bilder der Erstarrung lieferten. Wahrscheinlich ist es die Lebensweise und der Ernährungszustand der Thiere, welche in so merkbarer Weise auf das Verhältniss zwischen Beuge- und Streckmuskulatur des Schenkels einwirken. Ich vermthe, dass bei ganz frisch gefangenen Wasser- wie Grasfröschen, deren Streckmuskulatur noch kurz zuvor bei der lebhaften Bewegung im Freien viel gebraucht wurde und sich daher in gutem Ernährungszustande befindet, meistens auch in der Todtenstarre die Strecker sogleich überwiegen werden. Die in langer Gefangenschaft gehaltenen und herabgekommenen Grasfrösche (und nach Langendorff's Mittheilung auch die Wasserfrösche) erfahren eine gewisse Annäherung an das Verhalten der Kröten, welche ich zum Vergleiche ebenfalls herangezogen habe. Diese Thiere nämlich, der Species *Bufo vulgaris* zugehörig, stellen sich im Wasserbade sogleich mit weit stärker abducirten Oberschenkeln ein, und diese Abduction nimmt mit Eintritt der Starre noch zu. Auch Osswald¹⁾ hatte beobachtet, dass der Erfolg chemischer Reizung des Ischiadicus bei Kröten sich zuerst in starker Dorsalflexion (Abduction) des Oberschenkels zeigt. In dieser starken Abductionsstellung erstarren nun auch die Krötenschenkel, beginnen dann ganz allmählich

1) H. Osswald, Ueber das Ritter-Rollet'sche Phänomen. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 50. S. 217.

sich wieder ein wenig zu strecken, bis sie wieder ungefähr die Anfangsstellung einnehmen.

Weiter habe ich aber die Streckung nie gehen sehen, namentlich habe ich nie die Geradestreckung der Schenkel, wie sie beim Frosche regelmässig den Abschluss des Vorganges bildet, eintreten sehen. Es überwiegt hier also die Verkürzung der Dorsalflexoren über die der Strecker.

In Folge dieses Verhaltens sind die Kröten zu den im Folgenden beschriebenen Versuchen unbrauchbar und ich verwendete deshalb zu denselben ausschliesslich Frösche. Auf das Verhalten isolirter Krötenmuskeln komme ich unten noch zu sprechen.

Nach diesen zur Orientirung dienenden Vorversuchen ging ich zu verschiedenen Modificationen der ursprünglichen Versuchsanordnung über. Zunächst erschien es mir wichtig, einen Punkt zu berücksichtigen, dessen Langendorff und Gerlach keine Erwähnung thun. Es kann fraglich erscheinen, ob die bei 40° C. fast augenblicklich eintretende Muskelstarre eines Kaltblüters in allen Punkten so ohne weiteres den gleichen Gesetzen folge, wie die gewöhnliche Todtenstarre, oder ob diese Wärmestarre nicht Besonderheiten gegenüber jener biete. Wenn ich daher im Folgenden darauf ausgehe, die Wirkung verschiedener Einflüsse auf die eigentliche Todtenstarre zu untersuchen, musste zunächst festgestellt werden, ob die Resultate der mittelst der Methode Langendorff's angestellten Versuche sich mit den bei gewöhnlicher Temperatur eintretenden Erscheinungen identificiren lassen.

Um mir über diese Frage Klarheit zu verschaffen, verglich ich das Verhalten solcher Froschpräparate, welche bei 38–40° erstarrten, mit anderen, die bei Zimmertemperatur (16–17°) oder einer mittleren Temperatur von 22–25° im Wasserbade eingehängt waren. Es ergab sich, dass qualitativ, d. h. in Beziehung auf die Art und Reihenfolge der eintretenden Bewegungen, keine wesentlichen Unterschiede bestanden, sondern dass die Temperatur nur auf die zeitliche Folge und die Dauer der einzelnen Bewegungsphasen von entscheidendem Einflusse war. Hierin ist aber auch gleich der Einfluss ein bedeutender; während z. B., wie erwähnt, die Frösche bei 38° in einer halben Stunde erstarren, geschieht dies bei 24° in 1–1½ Tagen, bei 16° erst in 3–4 Tagen.

Für die Beobachtung und Aufzeichnung der einzelnen Contractionsphänomene ist es natürlich sehr bequem, dass sich die lang-

sam ablaufende Todtenstarre durch einfache Temperaturerhöhung auf einen viel kürzeren Zeitraum beschränken lässt, ohne sie doch qualitativ wesentlich abzuändern. Hierdurch wird es möglich, den ganzen Ablauf der Contraction in allen seinen Einzelheiten zu verfolgen und zu protokolliren. Ausserdem hat man den Vortheil, dass nicht wie bei niedrigeren Temperaturen die eintretende Fäulniss den Versuch stört, ehe die Todtenstarre alle Phasen durchlaufen hat. Namentlich bei den langsam erstarrenden Kröten ist dies von Wichtigkeit, da bei diesen im Augenblick des Beginns der Fäulniss die Starre kaum erst zur vollen Ausbildung gelangt ist.

Aus den soeben angeführten Gründen bediente ich mich bei den jetzt zu beschreibenden Versuchen in der Mehrzahl der Fälle der höheren Temperaturen (meistens $37-38^{\circ}$), überzeugte mich aber doch wiederholt davon, dass auch sie bei niedrigeren Temperaturen in gleicher Weise gelangen und nur zeitraubender waren.

Durch Untersuchungen von Hermann und seinen Schülern, sowie von Brown-Séguard, ist es sichergestellt, dass das Centralnervensystem auf den Eintritt der Todtenstarre von Einfluss ist, und zwar in dem Sinne, dass der Eintritt der Starre verzögert wird, wenn der motorische Nerv des betreffenden Körpertheiles durchschnitten ist. Ferner liess sich nachweisen, dass von zwei gleichzeitig getödteten Thieren dasjenige später zu erstarren pflegte, welches zuvor eine Dosis Curare einverleibt erhalten hatte (v. Eiselsberg¹⁾, v. Gendre²⁾, Bierfreund³⁾). Diese beiden Versuchsanstellungen sind natürlich nicht gleichwerthig, da bei der Curarisirung auch eine etwaige Einwirkung des peripheren Nerven auf die Erstarrung des Muskels voraussichtlich ausgeschaltet sein musste. Dass eine solche existire, war von H. Munk⁴⁾ behauptet

1) A. v. Eiselsberg, stud. med., Zur Lehre von der Todtenstarre. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 24. S. 232.

2) A. v. Gendre, Ueber den Einfluss des Nervensystems auf die Todtenstarre. Ibid. Bd. 35. S. 45.

3) M. Bierfreund, Untersuchungen über die Todtenstarre. Gekrönte Preisschrift. Ibid. Bd. 43. S. 195.

4) Allgem. med. Centralzeitung 1860. Nro. 8 und Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiolog. Abtheilung. 1880. S. 169.

worden und genannter Forscher hatte sogar angegeben, dass ein Froschschenkel, dessen Nerv in grösserer Länge erhalten ist, bedeutend schneller absterbe, als einer mit kurzem Nerven. Diese Angabe konnte allerdings im Hermann'schen Laboratorium von Bleuler und Lehmann, und v. Eiselsberg nicht bestätigt werden. Dagegen haben die oben genannten Forscher (v. Eiselsberg, v. Gendre, Aust¹⁾, Bierfreund) im Gegensatze zu Tamassia²⁾ die Beeinflussung der Leichenstarre durch das Centralnervensystem sowohl für Kaltblüter wie für Warmblüter überzeugend nachgewiesen.

Meine Versuche nun sind geeignet, einen Beweis dafür zu liefern, dass auch vom peripheren Nervensystem, speziell den motorischen Nerven, auch nach deren Abtrennung vom Centralorgane, der Ablauf der Todtenstarre in deutlicher Weise beeinflusst wird.

Mit Ausnahme einiger weniger Vergleichsversuche habe ich stets den Einfluss des Centralnervensystems gleich von vorneherein ausgeschaltet, indem ich nach der Decapitation des Thieres erstens das Rückenmark zerstörte und zweitens in den meisten Fällen noch beide Nervi ischiadici in gleicher Höhe im Becken durchschnitt. War das Rückenmark nicht zerstört (und natürlich auch die Nerven intact), so traten beim Einhängen des Präparates in das warme Bad (in welches stets noch das unterste Ende des Rückgrates eintauchte) heftige Bewegungen der Schenkel auf, namentlich energische und wiederholte Streckbewegungen.

War das Rückenmark zerstört, so traten solche Reizerscheinungen nicht auf, und man hätte nun denken sollen, Durchschneidung des Hüftnerven in seinem Verlaufe im Becken würde jetzt eine einmalige Zuckung und dann Rückkehr zur vorherigen Stellung des Schenkels zur Folge haben. Dies ist indessen häufig nicht der Fall, sondern nach der Nervendurchschneidung hängt das betreffende Bein schlaffer als zuvor, und schlaffer als das an-

1) G. Aust, Zur Frage über den Einfluss des Nervensystems auf die Todtenstarre. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 39. S. 241.

2) Tamassia, Dell' influenza del sistema nervoso sull' irrigidimento cadaverico. Rivista sperim. di freniatria etc. 1882, und Raporti tra l'azione postuma del sistema nervoso e l'irrigidimento cadaverico. Atti del R. Istituto veneto di scienze, lettere ed arti. tom. III. ser. VI. citirt nach Aust.

dere herab, wenn des letzteren Nerv erhalten ist. Die Muskeln scheinen also in diesem Falle einen Tonus nervösen Ursprungs zu besitzen, selbst wenn das Rückenmark zerstört ist. Die Ursache dieser Erscheinung dürfte die sein, dass die Zerstörung des Rückenmarkes sich auf die gewöhnliche Weise nicht ganz vollständig ausführen lässt und in Folge dessen wenigstens ein Bruchtheil der Nervenfasern noch in Zusammenhang mit Zellen bleibt. Uebrigens ist die beschriebene Ungleichheit der Stellung des Beines vor und nach der Nervendurchschneidung nicht regelmässig zu beobachten.

Um den Einfluss des gesammten Nervensystems auf die Muskeln des einen Schenkels gänzlich auszuschalten, verfuhr ich in der Weise, dass ich die Thiere mit beträchtlichen Dosen Curare lähmte, nachdem zuvor die eine Arteria iliaca im Becken dicht unterhalb der Aortengabelung von der Rückenseite aus unterbunden worden war. Um die Curarewirkung möglichst schnell und stark eintreten zu lassen, injicirte ich das Curare meist in die bei der Arterienligatur ohnehin eröffnete Leibeshöhle. Nach der Tötung und Enthäutung des Thieres und Zerstörung des Rückenmarkes überzeugte ich mich davon, ob die Erregbarkeit des einen Ischiadicus auch wirklich geschwunden, die des anderen erhalten war; sodann wurden beide Nerven tief im Becken durchschnitten, wobei, wenn der Erfolg der Ligatur ein vollständiger war, der eine Schenkel ruhig bleiben, der andere energisch zucken musste.

An derartigen Präparaten erstarrt der curarefreie Schenkel stets weit früher als der curarisirte, obgleich auch ersterer nicht mehr unter dem Einflusse des Centralnervensystems steht. Die curarefreie Seite (deren Arterie also unterbunden war) ist der curarisirten Seite in allen einzelnen Phasen der Erstarrung voraus, der Schenkel wird früher abducirt, wird früher steif und geht auch früher in die Streckung über. Die Folge sind asymmetrische Stellungen, indem der eine Schenkel schon in extremer Beugung sich befindet, während der andere (der curarisirte) noch in der mittleren Beugestellung wie zu Anfang steht. Wenn das curarisirte Bein noch im Begriffe ist, sich in allen Gelenken stärker zu beugen, geht das andere schon in Streckung über u. s. w.

In Fig. 1 a—h habe ich eine Reihe solcher Stellungen nebeneinander gezeichnet, wie man sie bei einem wohl gelungenen Versuche der beschriebenen Art beobachtet.

Fig. 1. Schematische Darstellung des Eintritts der Todtenstarre an einem einseitig curarisirten Froschschenkelpräparat. Das schraffierte Bein ist curarisirt, es bleibt hinter dem anderen in allen Phasen der Erstarrung zurück.

Der (in der Zeichnung) linke (schraffierte) Schenkel ist als curarisirt gedacht, auf der rechten Seite ist die Iliaca unterbunden. *a* ist die Anfangsstellung (symmetrisch wie die Schlussstellung *h*); in *d* hat das rechte Bein das Maximum der Biegung erreicht, während das linke noch im Anfangszustande verharret. In *e* beginnt die Streckung rechts (bei beginnender Biegung links), und ist in *f* schon fast vollkommen.

Wenn die symmetrische Schlussstellung *h* erreicht ist, besteht oft noch ein deutlich sichtbarer Unterschied zwischen beiden Schenkeln insofern, als die Muskulatur des rechten (früher und rascher erstarrten) Beines weisslicher, undurchsichtiger aussieht, als die noch im Zustande der Starre durchscheinenden Muskeln des anderen Schenkels. Auch ist erstere weit leichter zwischen den Fingern zu zerquetschen als die letztere.

Bei einer mittleren Temperatur von etwa 22—23° C. beträgt die Differenzzeit zwischen dem Eintritt der Starre und der Zu-

sammenziehung von beiden Schenkeln 5—10 Stunden, bei einer mittleren Temperatur von 38° eben so viele Minuten. Bei Zimmertemperatur (um 17°) kann der Unterschied bis 24 Stunden und mehr betragen.

Besonders deutlich erkennt man den Unterschied in der Steifheit beider Schenkel, namentlich in den Anfangsstadien der Erstarrung, wenn man ab und zu das ganze Präparat aus dem Wasserbade hebt. Thut man dies von Anfang an wiederholt, so findet man bald einen Zeitpunkt, wo der eine Schenkel, aus dem Wasser genommen, starr in der (leicht gebeugten) Stellung bleibt, welche er im Wasser eingenommen hatte, während der curarisirte und infolge dessen noch weiche Schenkel sofort der Schwere folgend schlaff herabhängt. Schwenkt man ein solches Präparat (im Wasserbade oder an der Luft) ein wenig hin und her, so macht der weiche curarisirte Schenkel pendelnde Bewegungen und bewegt sich in allen seinen Gelenken, der andere bleibt starr und unbeweglich.

Der Grad, bis zu welchem sich die Muskeln zusammenziehen, also auch das schliesslich erreichte Extrem der Beugung bezw. Streckung pflegt auf beiden Seiten gleich zu sein, gleichviel ob der eine Schenkel curarisirt war und zeitlich hinter dem anderen zurückstand, oder nicht. Demgemäss ist die schliesslich erreichte Streckstellung stets eine symmetrische, und beide Beine fühlen sich gleich starr an.

Aus diesen Versuchen geht hervor, dass das Nervensystem einen deutlichen Einfluss auf die Todtenstarre hat, und zwar im Sinne einer Beschleunigung, dass aber Ausschaltung des Nerveneinflusses den Eintritt der Todtenstarre nicht verhindert. Letztere Thatsache war übrigens schon früher überzeugend nachgewiesen, am entscheidendsten wohl dadurch, dass auch nach Entartung des motorischen Nerven die zugehörigen Muskeln noch im Tode starr werden. Dass dies später geschieht, als bei nicht gelähmten Gliedern, konnte andererseits nicht als Beweis für Abhängigkeit der Leichenstarre vom Nervensystem gelten, weil Muskeln, deren Nerven entartet sind, selbst in einen solchen veränderten Zustand gerathen, dass man nicht erwarten kann, dass sie sich wie gesunde, normale, zusammenziehen und erstarren. Die Verzögerung der Todtenstarre durch Curare war bisher nicht nachgewiesen. Zwar untersuchte v. Eiselsberg an Warmblütern, v. Gendre an Fröschen die Wirkung des Curare; ihre Versuchsanordnung war indessen, wenn ich

recht verstehe, nicht darauf berechnet, einen etwaigen verzögernden Einfluss des Curare zu prüfen, sondern nur festzustellen, ob jenes Gift den Einfluss der einseitigen Ischiadicusdurchschneidung auf die Starre aufhebe oder nicht. Die genannten Forscher tödteten daher die Thiere mittelst Curare, durchschnitten den Nerven des einen Beines und fanden, dass dieses jetzt gleichzeitig mit der anderen Seite erstarrte, während bei nicht curarisirten Thieren die einseitige Nervendurchschneidung das betreffende Bein später erstarren liess.

Auf die Art und Weise, wie Curare die Contractionscurven isolirter erstarrender Muskeln modificirt, komme ich unten zurück und gehe jetzt zu einigen anderen Versuchen über, welche ich an ganzen Schenkelpräparaten ausführte.

Brown-Séguard hat an Warmblütern Versuche mit einseitiger Nervendurchschneidung gemacht, wonach er die Thiere noch einige Tage oder Wochen am Leben liess. Tödtete er sie nun nach Ablauf dieser Zeit, so trat auf der gelähmten Seite die Starre merklich später ein. Dieser Versuch lässt sich auch an Froschpräparaten deutlich zeigen, und zwar auch schon dann, wenn die Nervendurchschneidung nur 24 Stunden zuvor erfolgt war. Das Verhalten eines solchen Präparates ist sehr ähnlich demjenigen eines einseitig curarisirten Schenkelpaares, es tritt dieselbe Verzögerung in der Erstarrung des gelähmten Beines ein, dieselben asymmetrischen Stellungen u. s. f.

Andererseits gestattet unsere Versuchsanordnung auch, in sehr überzeugender Weise die Wirkung von, dem Gewebstode vorausgehenden, Krämpfen auf den Eintritt der Leichenstarre zu demonstrieren. Zu diesem Zwecke durchschnitt ich beide Nervi ischiadici eines getödteten Frosches und reizte den einen etwa 10–15 Minuten lang durch einen Inductionsapparat, dessen primärer Stromkreis mittelst eines Metronoms periodisch etwa 40 Mal in der Minute geschlossen wurde. Wenn ein solches Präparat dann in ein 22–24° warmes Bad eingehängt wurde, war der tetanisirte Schenkel dem andern in der Erstarrung stets um mehrere Stunden voraus.

Auch an isolirten Muskeln habe ich diesen Unterschied sehr deutlich nachweisen können, wovon unten näheres.

In aller Kürze nur will ich auf eine Erscheinung hinweisen, welche mir an den Präparaten auffiel, deren einer Ischiadicus Tags

zuvor durchschnitten war¹⁾. Wie oben erwähnt, hängt das gelähmte Bein eines solchen Präparates im Bade schlaffer herab als das andere. Erst Durchschneidung des zweiten Ischiadicus stellt jetzt die Symmetrie wieder her. So wie nun das Wasserbad eine Temperatur von 36—37° erreicht hatte, pflegte sich bei diesen Präparaten ein charakteristisches Zittern und Zucken in den sämtlichen Muskeln des gelähmten Beines einzustellen und minutenlang anzuhalten. Dabei wurden gewöhnlich auch leichte Bewegungen der Zehen beobachtet. Diese, nicht aber das Flimmern der Muskeln, traten auch auf der andern, nicht gelähmten Seite ein.

In einem Falle, wo die vorderen (motorischen) Wurzeln des einen Ischiadicus allein durchschnitten waren, trat jene Erscheinung nicht ein, wohl aber an zwei Thieren, deren sensible Nervenwurzeln auf der einen Seite 2—3 Tage zuvor durchschnitten waren. Bei einem weiteren Exemplare, welchem die sensiblen Wurzeln beiderseits, die motorischen nur auf einer Seite durchtrennt waren, beobachtete ich jenes Flimmern an beiden Schenkeln in gleicher Weise. In der Todtenstarre blieb aber dasjenige Bein merklich zurück, dessen motorische Innervation vernichtet war.

Die Zahl dieser letztgenannten Versuche ist viel zu klein, um irgend welche entscheidende Schlüsse zu erlauben, um so mehr, da, wie erwähnt, neue wiederholte Versuche an kräftigeren Fröschen jenes Resultat nicht gaben. Es trat wohl zuweilen ein geringes Flimmern ein, aber nicht prägnant genug, um die Versuche mit Wurzeldurchschneidungen mit Aussicht auf Erfolg wiederholen zu lassen. Wahrscheinlich ist ein gewisser Schwächezustand der Thiere, wie er nach dem Ueberwintern die Regel ist, Bedingung für das Zustandekommen der beschriebenen Erscheinung. Ich vermuthe dies um so mehr, als ich bei einzelnen als besonders muskelschwach notirten Fröschen jene auch ohne vorherige Lähmung beobachtete und zwar gewöhnlich an beiden Beinen.

In welcher Weise der periphere Nerv auf den erstarrenden Muskel einwirkt, darüber lässt sich zur Zeit wohl noch keine ge-

1) Ich muss bemerken, dass ich diese Beobachtungen nur an überwinternten Fröschen machen konnte. An einigen sehr kräftigen im Sommer gefangenen Grasfröschen waren sie nicht nachzuweisen.

nügend fest gegründete Hypothese aufstellen. Die Thatsache, dass dasjenige Glied später erstarrt, dessen Nerv durchschnitten ist, erklärt Landois durch den „grösseren Blutreichthum dieser Muskeln (wegen gleichzeitiger Lähmung der Vasomotoren), in denen auch noch nach dem Tode, während die Arterien der übrigen Körpertheile leer werden, das Blut verbleibt“¹⁾.

Hierin liegt jedoch sicher nicht der einzige Grund für die Beschleunigung der Erstarrung durch das Nervensystem. Ich habe auf andere Weise als mittelst Nervendurchschneidung einen ungleichen Blutgehalt der beiden Schenkel erzielt, indem ich, beide Ischiadici unverletzt lassend, die eine Arteria iliaca unterband, peripher von der Ligatur durchschnitt, so dass sie möglichst blutleer wurde, und nun auch noch die Vena advehens der Niere durchschnitt. Nach 5—10 Minuten tödtete ich die Thiere und hing die Schenkelpräparate in das 38° warme Bad ein. In der Mehrzahl der Fälle (4 Mal) begann allerdings die Contraction zuerst auf der nicht operirten, blutreicheren Seite, und nur einmal auf der anderen Seite. Die Differenzen waren aber äusserst gering ($\frac{1}{2}$ Minute), und ausserdem wurde in zwei Fällen die blutreichere Seite von der blutärmeren binnen kurzer Zeit überholt, so dass letztere früher starr war.

Die Unterschiede sind also jedenfalls sehr geringe, und die beträchtlichen Ungleichheiten, wie ich sie oben von einseitig curarisirten Präparaten beschrieben habe, können nicht nur auf ungleichem Blutgehalte beruhen. Zudem ist es nicht wahrscheinlich, dass die Curarisirung so stark auf das Gefässsystem gewirkt haben sollte. Vielmehr sprechen die oben mitgetheilten Versuche, wie auch kürzlich veröffentlichte Beobachtungen d'Arsonval's und Brown-Séquard's²⁾ dafür, dass die Beeinflussung des erstarrenden Muskels durch den absterbenden Nerven länger andauert, als man bisher angenommen hat³⁾. Wenigstens geben die genannten

1) L. Landois, Lehrbuch der Physiologie des Menschen. Sechste Auflage. 1889. pg. 578.

2) Brown-Séquard, Remarques sur la durée des propriétés des muscles et des nerfs après la mort; Arch. physiol. norm. et path. (5) t. 6. 1894. S. 188.

3) Womit indessen nicht bewiesen sein dürfte, dass die todtenstarre Muskelfaser erregbar ist, sondern nur, dass der im ganzen starr gewordene Muskel noch erregbare Fasern enthält.

Forscher an, dass selbst der in seiner Hauptmasse todtenstarr gewordene Muskel noch auf gewisse, dem Nerven zugeführte Reize in nachweisbarer Weise durch kleinste Contractionen antwortet. Dass auch der Actionsstrom des Muskels überraschend lange Zeit nach dem Tode des Thieres fortbestehen könne, hat neuerdings Tissot¹⁾ mitgetheilt. Da es nahe liegt, daran zu denken, dass das allmähliche Absterben des Nerven vom Querschnitt aus, welches dem Muskel andauernd kleine Erregungen zusendet, in ähnlicher Weise den Eintritt der Starre beschleunigt, wie die Erregungen, welche in den oben beschriebenen Versuchen durch einseitige Tetanisirung in gröberer Form künstlich erzeugt wurden, hat Bierfreund versucht, ob sich durch „subminimale“ Reizungen des Nerven die Muskelstarre beschleunigen lasse. Der negative Ausfall der Versuche Bierfreund's dürfte für die Beurtheilung der Frage nicht entscheidend sein, um so weniger, als neuerdings Gotschlich²⁾ nachgewiesen hat, dass wenigstens die postmortale Säurebildung im Muskel durch subminimale Reize sicher erhöht wird.

Dafür, dass während des Eintrittes der Starre Erregungen vom Nerven auf den Muskel übergehen, spricht die Thatsache, dass mitunter lebhafte Zuckungen der eben erstarrenden Muskeln zur Beobachtung kommen, welche, wenigstens theilweise, nervösen Ursprungs zu sein scheinen. Dies gilt auch für isolirte Muskeln. Merkwürdigerweise können diese Zuckungen zu sehr verschiedenen Zeitpunkten auftreten, in den ersten Stunden nach dem Aufhängen oder viel später (etwa nach 24 Stunden). In einigen der unten folgenden Contractions-Curven sind die Zuckungen an den senkrechten Strichen, welche sie erzeugt haben, kenntlich³⁾.

Zuweilen wiederholten sich die Zuckungen in Zwischenräumen von einigen Sekunden bis Minuten durch mehrere Stunden hindurch. Bei curarisirten Muskeln fehlten sie

1) Tissot, Sur la persistance de l'excitabilité et des phénomènes électriques dans les nerfs et dans les muscles après la mort. *ibid.* pg. 142.

2) E. Gotschlich, Beiträge zur Kenntniss der Säurebildung und des Stoffumsatzes im quergestreiften Muskel. *Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol.* Bd. 56. 1894. S. 355.

3) In Folge der unten zu beschreibenden Versuchsanordnung zeichneten die sämmtlichen Zuckungen, welche im Laufe einer Stunde eintraten, immer nur einen einzigen Strich, da die Zeichenfläche sich nur am Ende einer Stunde um ein Stück verschob.

stets, bei tetanisirt gewesenen traten sie in zahlreichen Fällen auf.

Nach besonders intensiven Zuckungen kommt es vor, dass die Muskeln sich gar nicht mehr auf die Länge ausdehnen, welche sie vor Eintritt der Zuckungen hatten. Ein solcher Muskel, welcher unter Zuckungen rasch in einen Verkürzungszustand mässigen Grades überging, ist es, von welchem die Curve Fig. 2 herrührt.

Fig. 2. Curve der Totenstarrecontraction eines Wadenmuskels von *Rana esculenta*, unterbrochen durch ein Zuckungsstadium (Z). [Beschreibung der Versuchsanordnung folgt unten (S. 293 ff.). Daraus, dass nur ein senkrechter Strich vorhanden ist, ergibt sich, dass das Zuckungsstadium nicht über eine Stunde anhielt.

Ein besonders langes Stadium, in welchem die Verkürzung durch Zuckungen unterbrochen ist, zeigen zuweilen Krötenmuskeln. Auch wenn ganze Krötenschenkelpräparate in das Wasserbad von Zimmertemperatur eingehängt wurden, waren gewöhnlich stundenlang (bis zu 14 Stunden) mit verschiedenen langen Pausen spontane Bewegungen der einzelnen Muskeln oder der ganzen Schenkel zu bemerken. Dabei war der Einfluss des Rückenmarks dadurch gänzlich ausgeschaltet, dass die Hüftnerven im Becken durchschnitten waren.

Diese Schenkelpräparate von Kröten behalten ihre Erregbarkeit vom Nerven aus ganz auffallend lange. Im Wasserbade von 37° – 38° C. erlischt die Erregbarkeit des Froschnerven innerhalb weniger Minuten (2–4 Minuten) vollständig; ein in dasselbe Bad eingehängtes Krötenpräparat reagirt noch nach einer Stunde auf Klemmen des Nerven im Becken durch kräftige Bewegung des Beines. Ausserordentlich viel länger noch bleibt die Erregbarkeit

bei Zimmertemperatur (im Wasserbade) erhalten. Auf diesen Umstand ist es auch sicherlich zurückzuführen, dass man am Krötenpräparate am Tage nach dem Einhängen in's Bad noch die erwähnten scheinbar spontanen Muskelbewegungen sieht, welche zweifellos dem Reize des absterbenden Nerven ihre Entstehung verdanken.

II.

Untersuchungen an isolirten Muskeln.

Da bei der Beobachtung ganzer Schenkelpreparate doch immer allerlei unberechenbare Factoren ins Spiel kommen, musste es von besonderem Interesse sein, auch isolirte Muskeln in Hinsicht auf die hier berührten Fragen zu untersuchen.

Weit mehr noch, als beim Studium der einfachen, rasch verlaufenden Zuckungcurve ist es für die Untersuchung der Totenstarrecontraction isolirter Muskeln nothwendig, dass dieselben absolut unverletzt und in keiner Weise geschädigt seien. Wiederholt habe ich mich überzeugt, wie beträchtliche Modificationen der erhaltenen Curven durch selbst geringfügige Schädigung des Muskels bedingt wurden.

Ich verfuhr bei diesen Versuchen in folgender Weise. Zur Verwendung kam bis jetzt ausschliesslich der Gastrocnemius von Fröschen und Kröten, zum Theil deshalb, weil durch regelmässige Verwendung eines bestimmten Muskels die Resultate am besten vergleichbar werden, zum anderen Theile deshalb, weil gerade der Gastrocnemius derjenige unter den grösseren Muskeln des Frosches ist, welcher sich am leichtesten ohne jegliche Verletzung seiner contractilen Substanz und im Zusammenhange mit einem zum Befestigen dienenden Knochen und einer Sehne präpariren lässt.

Durch die Sehne wurde ein zu einem Häkchen umgebogener Platindraht¹⁾ gestochen, welcher die Bewegung auf einen Zeichenhebel übertrug.

1) Ich lege Werth darauf, dass der Draht nicht durch den untersten Theil der Muskelsubstanz, wie es bei Herstellung von Zuckungscurven üblich und bequemer ist, sondern durch die Sehne gesteckt wurde, weil hierdurch die gewiss nicht gleichgültige Verletzung des Muskels vermieden wurde. Anfangs verwendete ich Haken aus Eisen- oder Kupferdraht, fand aber bald,

Die möglichst leichten einarmigen Zeichenhebel besaßen den Angriffspunkt des Muskels 37 mm, die zeichnende Federspitze 160 mm vom Drehpunkte entfernt. Somit ist bei den erhaltenen Curven eine Vergrößerung der Ordinaten um das 4,3fache in Rechnung zu ziehen. Der durch den Hebel ausgeübte Zug am Muskel betrug ziemlich genau 1 gr.

Zur Verhinderung des Austrocknens befanden sich die Muskeln in Glaszylindern von 7 cm Höhe und 3 cm Weite, deren Innenwand mit feuchtem Fliesspapier ausgelegt war. Das obere Ende schloss ein Kork, der zugleich zum Befestigen des Femurstumpfes diente; die untere Oeffnung war durch eine Korkscheibe verschlossen, welche ein Loch besaß, gross genug, um den Platin-draht ohne Reibung durch zu lassen.

Um die Fäulniss möglichst lange hintanzuhalten, erwies es sich als nöthig, die feuchten Kammern, Gläser wie Korke und Platindrähte vor jedem Versuche sorgfältig zu desinficiren, erstere mittelst Wasserdampfes, letztere durch Glühhitze. Ausserdem wurde die Berührung der Muskeln bei der Präparation nach Möglichkeit vermieden und namentlich sorgfältig darauf geachtet, dass dieselben mit dem Hautsekrete der Thiere nicht in Berührung kamen. Auf diese Weise liess sich selbst im Sommer die Fäulniss oft bis zum sechsten Tage hinauszögern.

Die Zeitdauer eines Versuches wechselte, wie begreiflich, beträchtlich mit der Temperatur; bei 22–23° C. Lufttemperatur konnte der Höhepunkt der Starre schon nach 2 Tagen erreicht sein, während eine mittlere Temperatur von 14–15° C. die Starre erst in 6–7 Tagen ablaufen lässt. Im allgemeinen wurde der Versuch abgebrochen, wenn starke Fäulniss erkennbar war.

Um möglichst direkt vergleichbare Resultate zu erhalten, liess ich stets vier Muskeln gleichzeitig ihre Curven zeichnen,

dass diese Materialien complicirende Factoren in den Versuch hereinbrachten. Ganz besonders, wenn der Draht durch den Muskel gesteckt war, in geringerem Maasse aber auch bei Befestigung in der Sehne, bildeten sich bald Oxydationsprodukte der unedlen Metalle, welche rasch im Muskel in die Höhe krochen und zweifellos chemisch reizen mussten.

Bei Verwendung eiserner Haken fand ich stets in 3–4 Tagen das unterste Viertel des Muskels intensiv rostbraun gefärbt. Dieser Nachtheil ist durch Verwendung des Platindrahtes vermieden.

welche somit unter möglichst gleichen Verhältnissen, namentlich bei gleicher Temperatur sich contrahirten.

Zur Aufnahme der Curven diente ein Registrirapparat nach Pfeffer (gefertigt vom Universitätsmechanikus Albrecht hier), bestehend aus einem berussten Cylinder, der jede Stunde um etwa 1 mm weiter rückte, und in etwa 6 Tagen seinen Umlauf beendete.

Wohl die erste Mittheilung über den Verlauf der Erstarrungscurve isolirter Muskeln ist diejenige Hermann's¹⁾, welche auf Versuchen von E. Walker und E. Schläpfer beruht. Diese Versuche waren theilweise in der Art angestellt, dass mittelst eines Fernrohres die vertikale Verschiebung eines durch den Muskel hindurchgezogenen Coconfadens vor einer Skala jeweilig abgelesen wurde; andere Versuche waren auch mittelst der graphischen Methode angestellt. Hermann sagt u. a. (pag. 183): „Die Versuche ergaben, dass in den ersten Stunden nach dem Ausschneiden des Muskels durchaus keine Verkürzung eintritt, dass dann die Verkürzung innerhalb weniger Stunden mit zuerst bedeutenderer, dann meist abnehmender Geschwindigkeit sich entwickelt.“ Bei einem *Musculus gastrocnemius* z. B. war nach $3\frac{3}{4}$ Stunden noch keine Verkürzung eingetreten, dagegen wurde eine solche nach 7 Stunden constatirt.

Bierfreund (a. ob. O.) hat entsprechende Versuche mit Aufzeichnung der Erstarrungscurve an rothen und weissen Kaninchenmuskeln angestellt. An Fröschen hat sodann Bonhoeffer im hiesigen Institute wieder graphische Untersuchungen ausgeführt, kam aber zu einem ziemlich anderen Resultate als Hermann (bezw. dessen Schüler) in seiner oben citirten Mittheilung. Bonhoeffer fasst sein Resultat in folgenden Worten zusammen (pag. 137):

„Beim Frosch beginnt die Starre 22–25 Stunden nach Herausnahme des Muskels aus dem Körper, sie steigt anfänglich mit geringerer, später 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.

1) L. Hermann, Kleinere Beiträge zur Lehre von der Muskelstarre.

2) Der zeitliche Verlauf der Verkürzung bei der spontanen Erstarrung. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 4. 1871. pg. 182.

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.“

Bonhoeffer constatirt die Differenz zwischen seinen Resultaten und denjenigen Walker's und Schläpfer's, indem diese bei Frostmuskeln den Beginn der Starre schon nach 4–5 Stunden annehmen und ihre Versuche nach etwa 10 Stunden abbrechen, wo nach Bonhoeffer die Starre noch gar nicht eingetreten ist. Dieser beträchtliche Unterschied in den Resultaten der genannten Forscher klärt sich erst befriedigend auf, wenn man eine grosse Zahl von Versuchen mit grossen und kleinen, kräftigen und schwachen, frisch gefangenen und überwinterten Fröschen anstellt. Es ist Bonhoeffer ohne weiteres zuzugeben, dass bei Zimmertemperatur ein Frostmuskel nach 4–5 Stunden, ja auch nach 10 Stunden niemals starr ist, wenn keine besonderen Momente hinzugekommen sind. Auf der anderen Seite muss aber gesagt werden, dass eine gewisse Verkürzung geringen Grades vor Eintritt merklicher Starre vorkommt, ja die Regel ist. Oft wird dadurch die Curve des sich verkürzenden Muskels gewissermassen in zwei Stufen getheilt, wovon unten näheres. Jedenfalls aber geht es — das haben die genannten drei Autoren übersehen — keineswegs an, eine auf einige Stunden genaue Norm für den Eintritt und den Verlauf der Starre bei Batrachiern anzugeben. Ich habe bei unter den gleichen Verhältnissen zeichnenden Muskeln von *Rana temporaria* den Beginn der ersten Verkürzung zwischen $\frac{1}{2}$ Stunde und zwei Tagen, bei *Rana esculenta* mit noch grösseren Unterschieden schwanken sehen.

Zwei Extreme verschiedenartigen Verlaufes der Curven bei geringen Temperaturunterschieden stelle ich in den Fig. 3a u. b neben einander, beide von *Rana temporaria* gewonnen, aber die eine (a) von einem Winterfrosch, die andere (b) von einem ungewöhnlich kräftigen Sommerfrosch.

Hier, wie in allen folgenden Curven, bedeutet die horizontale Abscissenlinie den Anfangsstand des Zeichenhebels, die verticalen

Linien markiren Abstände von 24 Stunden, je morgens um 7 Uhr eingetragen.

Es ist nicht überraschend, dass bei höherer Temperatur die Contraction früher beginnt und rascher abläuft als bei niederer,

Fig. 3. Erstarrungcurve eines Winterfrosches (a) und eines Sommerfrosches (b), beides *Rana temporaria*, bei annähernd gleicher Temperatur.

ebenso dass stark thätig gewesene Muskeln rascher erstarren, als unthätige; auffallend aber und unerklärt ist es, dass oft Frösche, die zu gleicher Zeit eingefangen und unter den gleichen Bedingungen aufbewahrt worden sind, Muskeln von ganz verschiedener Erstarrungcurve haben, so dass die Muskeln des einen Individuums 10—12 Stunden später erstarren können, als die des anderen. Dabei ist nicht etwa, wie man zunächst wohl anzunehmen geneigt sein könnte, an einen Fehler in der Versuchsausführung zu denken, wie daraus hervorgeht, dass mir nie irgendwie beträchtliche Differenzen zwischen den beiden Wadenmuskeln eines und desselben Thieres aufstiegen (wenn dieselben nicht absichtlich in verschiedener Weise behandelt waren). Dieselben zeigten wohl öfters einen etwas verschieden steilen Anstieg der Curve, aber namentlich der Eintritt der allerersten Verkürzung pflegte bei beiden fast genau in der gleichen Stunde zu erfolgen. Die Ursache jener grossen Unterschiede zwischen den einzelnen Thieren muss also in diesen selbst, und nicht in der Versuchsanordnung liegen, ist aber vorläufig noch ganz unklar.

Das merkwürdigste Ergebniss lieferten die beiden Wadenmuskeln eines sehr kräftigen und dem Anscheine nach gesunden Wasserfrosches, bei welchem ohne einen ersichtlichen Grund die postmortale Contraction ausblieb. Noch nach 4 Tagen war eine Verkürzung nicht eingetreten, sondern es bestand noch die anfangs

eingetretene geringe Verlängerung fort. Um den genannten Zeitpunkt machte die eintretende Fäulniss dem Versuche ein Ende.

Eine bemerkenswerthe Erscheinung, die in der Mehrzahl der Fälle zur Beobachtung kam, und schon von Bonhoeffer gelegentlich erwähnt wurde (a. ob. O. pag. 138), ist die anfängliche Verlängerung der Muskeln. Es würde an und für sich nichts auffallendes haben, wenn alle Muskeln nach dem Aufhängen und dem Anbringen der geringen Belastung des Zeichenhebels sich passiv ein wenig strecken liessen; aber einmal müsste diese Dehnung bald, innerhalb einiger Sekunden und Minuten, erfolgt sein, und nicht im Verlaufe von Stunden und Tagen, wie es thatsächlich der Fall ist; ausserdem ist die Verlängerung keineswegs überall gleich ausgebildet, wie man erwarten sollte, wenn man in dem Vorgange eine rein physikalische, nicht an das Leben des Gewebes geknüpfte Dehnung sehen wollte. Bei einzelnen Individuen senkt sich die Curve kaum um einen Millimeter, zuweilen bleibt die Senkung auch gänzlich aus. Man vergleiche in dieser Hinsicht die Curven *A—H* auf Fig. 7.

Aus der Grösse und Dicke eines Muskels, sowie aus seiner sonstigen Beschaffenheit ist es nie vorherzusagen, ob eine deutliche Verlängerung eintreten wird oder nicht; dieselbe folgt vielmehr noch ganz unbekannten Gesetzen.

Eine zweite, mit der eben besprochenen vielleicht nahe zusammenhängende Eigenthümlichkeit, welche die meisten meiner Curven zeigen, sofern die Todtenstarre nicht allzu rasch eingetreten war, sind die treppenförmigen Absätze oder Stufen, welche dadurch zu Stande kommen, dass die Curve einen oder mehrere Wendepunkte mit der Convexität nach der Abscisse besitzt. Fig. 4 auf folgender Seite zeigt eine solche besonders deutlich zweitheilige Curve; auch in den Curven der Fig. 7 sind solche Absätze zu sehen. Gewöhnlich ist es nur ein Absatz, welcher stark hervortritt, daneben zuweilen einige kleinere, welche auf Zufälligkeiten beruhen könnten und jedenfalls nicht constant sind.

Am ausgesprochensten ist die treppenförmige Gestalt der Curve bei der Kröte, dagegen beim Wasserfrosch fehlt sie häufig; der Grasfrosch hält, wie in manchen anderen physiologischen Eigenschaften, so auch hier die Mitte. Die Treppengestalt

tritt deutlicher hervor, wenn die Temperatur niedrig, resp. die Curve flach ist; sie kommt sowohl bei nervenhaltigen, wie bei curarisirten Muskeln vor.

Es liegt nahe, hier an die vor einigen Jahren veröffentlichten Mittheilungen Brown-Séguard's¹⁾ zu denken, welcher fand, dass „les muscles rigides se meuvent spontanément, s'allongent et se raccourcissant alternativement. Ces mouvements peuvent avoir lieu tant que dure la raideur“.

In den Curven, welche der genannte Autor abbildet, zeigen sich in der That bedeutende Hebungen und Senkungen, welche als der Ausdruck successiver Zusammenziehungen einzelner ungleichzeitig absterbender Muskelfaserbündel anzusehen sein dürften.

Uebrigens sind Brown-Séguard's Beobachtungen so lange Zeit nach dem Tode des Thieres fortgesetzt (bis zu einem Monat bei einem und demselben Muskel), dass es schwer fällt, die von ihm um diese Zeit protocollirten Erscheinungen noch als „Lebens-äusserungen“ des Muskels anzusehen.

Fig. 4. Typische zweitheilige Curve.

Einen Unterschied, der nicht allein darauf beruhen wird, dass Brown-Séguard mit Warmblütern, ich mit Kaltblütern experimentirte, zeigen die Curven dieses Forschers gegenüber den meinen, nämlich die sehr tiefen Senkungen, welche die einzelnen Hebungen seiner Curven unterbrechen. Ich habe tiefe Senkungen (also beträchtliche Verlängerungen) nach einmal eingetretener Verkürzung nur selten beobachtet; die Curve G auf Fig. 7 giebt ein Beispiel eines solchen Falles; leichte Verlängerungen nach dem ersten Anstieg habe ich dagegen oft beobachtet, solche sind sogar für Kröten- und Temporaria-Muskeln, welche bei kühler Witterung erstarren, beinahe typisch. Fig. 4 zeigt das Bild einer solchen

1) Brown-Séguard, Des contractions et des élancements en apparences spontanées des muscles atteints de la rigidité cadavérique. Arch. de physiol. normale et pathologique 1889. pg. 675.

typisch ausgebildeten Curve mit anfänglicher Senkung, Anstieg in zwei Stufen, zwischen welchen eine leichte Senkung bemerkbar ist. Das Versuchsthier war eine Kröte.

Häufig beobachtet man statt einer Einsenkung auch nur einen durch mehrere Stunden horizontalen Verlauf der Curven.

Sehr starke nachträgliche Verlängerungen konnte ich erzielen, wenn ich die Muskeln belastete (wie es Brown-Séguard stets that). Fig. 5 zeigt neben einander die Curven zweier Muskeln von

Fig. 5. Erstarrungcurve eines belasteten und eines unbelasteten Muskels.

demselben Thiere (sehr kräftige, grosse *Rana temporaria*), deren einer unbelastet, genau genommen mit der geringen Belastung von 1 gr, dem Gewichte des Hebels, zeichnete, während der andere ein Gewicht von 25 gr zu heben hatte. Zu der Zeit, wo der erstere noch in stärkstem Steigen war, sank der letztere schon rapid. Die Ursache für diese Differenz ist jedenfalls darin zu suchen, dass um die Zeit, wo der zweite Muskel sich wieder zu verlängern begann, ein Theil seiner Fasern schon der Erschlaffung und Fäulniss verfiel, und somit diese abgestorbenen und die wenigen lebenden Fasern im Innern des Muskels der Dehnung durch das Gewicht nicht mehr Widerstand leisten konnten. Bei dem anderen Muskel dagegen, wo die dehnende Kraft äusserst gering war, zogen sich die noch lebenden Fasern ruhig weiter zusammen, gleichviel ob ein Theil der Fasern abgestorben und faul war.

Entsprechende Vorgänge, also ungleichzeitige Contraction der

verschiedenen Faserbündel des Muskels scheinen nun auch beim Warmblüter vorzukommen, und sich hier, wegen des rascheren Ablaufes des ganzen Processes, viel rascher abzuspielen, wie aus Brown-Séguard's Curven hervorgeht. Die Starre kann sich ja beim Warmblüter weit eher ohne Eintritt von Fäulniss lösen, als beim Frosche, weil bei jenem die sämtlichen Phasen viel rascher und energischer ablaufen, so dass die Fäulniss beim Warmblüter erst in ein verhältnissmässig späteres Stadium des Absterbens hineinfällt, als beim Kaltblüter.

Wenn das angehängte Gewicht den verkürzt gewesenen Froschmuskel wieder dehnt, geschieht dies eben um die Zeit der beginnenden Fäulniss der oberflächlichen Fasern; diese ergreift bei dem geringen Volumen des Froschmuskels bald dessen ganze Masse. Es kann daher eine erneute Tendenz zur Verkürzung durch Contraction der mehr im Innern des Muskels gelegenen Fasern nicht mehr in wirksamer Weise auf die Gestaltung der Curve influiren.

Wenn dagegen bei den beträchtlich massigeren Kaninchenmuskeln die zuerst erstarrten Schichten (welche vielleicht die oberflächlichsten sein mögen) wieder erschlaffen, ist noch intact lebende Muskelmasse genug vorhanden, um eine abermalige Hebung des Zeichenhebels zu erzeugen. Daher wohl die mehrfachen Hebungen und Senkungen in Brown-Séguard's Curven.

Eine andere mögliche Erklärung für das stufenweise Ansteigen meiner an Fröschen und Kröten gewonnenen Curven scheint mir weit weniger Wahrscheinlichkeit zu besitzen, als jene, nach welcher die erwähnte Erscheinung auf dem successiven Absterben und Erstarren einzelner Faserbündel beruht; ich meine die Annahme, dass die Erstarrung zwar ziemlich gleichzeitig die ganze Muskelmasse erfasst, dass sie aber in zwei oder mehrere Stadien zerfällt. Man weiss ja, dass es zwei solcher Stadien giebt, deren erstes durch Sauerstoffzufuhr oder passive Bewegung wieder rückgängig werden kann, und welchem dann erst das zweite, intensivere und unlösbare folgt. Diesen beiden Stadien, könnte man denken, würden die beiden Stufen der Curve entsprechen, wie sie z. B. in der Fig. 5 auf Seite 300 zu sehen sind.

Es liesse sich aber auf diese Art weniger gut verstehen, wie die Ungleichheit der Muskeln verschiedener Individuen und verschiedener Species zu Stande kommt, welche thatsächlich beobachtet wird. Man vergleiche in dieser Hinsicht die Curven *A*, *C*, *E*

auf Fig. 7, von denen *C* von einem Wasserfrosche, *A* von einem Grasfrosche, *E* von einer Kröte stammt.

Während die Curven des Wasserfrosches fast geradlinig, ohne Absatz anzusteigen pflegen, zeigen Grasfrosch und Kröte gewöhnlich deutlich die zweitheilige Curve. Es wäre nicht einzusehen, warum bei einem Theile der Thiere (Wasserfrosch) der Erstarrungsprocess das erste Stadium einfach überspringen sollte.

Nimmt man dagegen an, dass im Muskel zweierlei Gattungen von Fasern enthalten sind, welche ausser einem ungleichen Verhalten gegen Reize auch Differenzen bezüglich der Eintrittszeit der Todtenstarre zeigen, so erklären sich die beschriebenen Eigenthümlichkeiten der Curven in zwangloser Weise. Die Untersuchungen von Ranvier, Grützner, Arnold u. A. haben die Existenz von zweierlei Muskelfasern kennen gelehrt, die letztgenannten beiden Forscher haben gezeigt, dass beide Faserarten in einem Muskel untermischt vorkommen können; speciell auch in Froschmuskeln kommen sie beide neben einander vor.

Bierfreund und Bonnhoeffer haben auf das ungleiche Verhalten der beiden Muskelarten bei der Leichenstarre hingewiesen. Es stimmt gut mit dem (von Bonnhoeffer beschriebenen) Vorwiegen der dünnen Muskelfasern (welche den rothen Kaninchenmuskeln entsprechen) bei der Kröte gegenüber deren spärlicherer Ausbildung beim Wasserfrosche, dass bei ersterem Thiere die durch die langsam wirkenden dünnen Fasern erzeugte zweite Erhebung der Curve viel deutlicher ausgesprochen ist, als beim Frosche. *Rana temporaria* nimmt, wie in der Gestalt der Zuckungcurve, so auch in dieser Beziehung eine Mittelstellung ein.

Wenn die Erstarrung recht langsam erfolgt, wie es in einzelnen der Curven auf Fig. 7 der Fall war, kann das zwischen den beiden Absätzen der Curve liegende Stück horizontalen oder leicht eingesenkten Verlaufes ziemlich lang werden, die Erstarrung der beiden Faserarten also in ganz getrennten Zeitpunkten erfolgen. Stets ist die Zusammenziehung der „langsamen“ Fasern die ausgiebigere, was ebenfalls mit den Erfahrungen von der Tetanisirung der lebenden Muskeln her stimmt.

Ich schliesse hier noch einige kurze Mittheilungen an über gewisse die postmortale Contraction der isolirten Froschmuskeln modificirende Einflüsse, welche sich künstlich herbeiführen lassen.

Zunächst habe ich auch mittelst dieser graphischen Methode die Wirkung des Curare untersucht und sie wiederum recht ausgeprägt gefunden. Doch ist die Differenz zwischen der Zeit, innerhalb welcher das curarisirte Präparat und das andere, von Curare frei gebliebene, erstarren, bei isolirten Muskeln im Allgemeinen etwas geringer, als bei Verwendung einseitig curarisirter ganzer Schenkelpräparate. Da im letztern Falle die wirksame Nervenstrecke der unvergifteten Seite viel länger ist, als das kurze Stückchen intramuskulären Nervenverlaufes im ersteren Falle, könnte diese Beobachtung im Sinne des von Munk behaupteten Einflusses der Nervenlänge auf die Erstarrungszeit verwendet werden. Indessen sind diese Differenzen im Betrage einiger Stunden, wie auch diejenigen, die Gross¹⁾ fand, wenn er den Ischiadicus das einmal im Becken, das anderemal in der Kniekehle durchschnitt, nicht ausgeprägt genug, um bestimmte Schlüsse zu erlauben. Immerhin ist es, nachdem jetzt nachgewiesen ist, dass nicht nur das centrale, sondern auch das periphere Nervensystem auf den Eintritt der Starre von Einfluss ist, sehr wahrscheinlich geworden, dass auch die Länge des absterbenden Nerven von einigem Einflusse sein wird; wegen der geringen Länge der verfügbaren Nervenstrecke und wegen der zahlreichen sich einmischenden anderen Faktoren wird sich aber jene Zeitdifferenz häufig der Beobachtung und Beurtheilung entziehen.

Sehr leicht lässt sich auch an isolirten Muskeln die bekannte Thatsache graphisch darstellen, dass starke Thätigkeit und Ermüdung des Muskels durch vorausgegangene intensive Reizung den Eintritt der Starre bedeutend beschleunigt. Ich habe zu diesem Zwecke entweder, wie oben bei den Versuchen mit den ganzen Schenkelpräparaten, den einen Nervus ischiadicus mit Hilfe eines Metronoms eine Viertelstunde lang periodisch tetanisirt, oder ich liess das Thier unter Strychninkrämpfen verenden, während der eine Schenkel durch Umschnürung oder Nervendurchschneidung vor den Krämpfen geschützt wurde. Die erstere Methode gab bessere Resultate. Man erhält durch sie zuweilen sehr beträchtliche Unterschiede zwischen den beiden Muskeln, wie die Zusam-

1) W. Gross, Ueber den Einfluss des Nervensystems auf die Säuerung des Muskels nach dem Tode. Inaug.-Diss. Breslau 1888.

menstellung der zwei Curven in Fig. 6 zeigt, wo *a* von dem ermüdeten, *b* von dem nicht ermüdeten Muskel herrührt. Der tetanisirt gewesene Muskel erstarrte hier etwa 16 Stunden vor dem

Fig. 6. Erstarrungcurve eines ermüdeten und eines nicht ermüdeten Muskels, dem gleichen Thiere (*Rana temporaria*) entnommen.

anderen. Ausserdem ist der Anstieg beim tetanisirten Muskel gewöhnlich steiler, die erreichte Höhe, bezw. der Grad der Verkürzung aber durchweg geringer als beim nicht ermüdeten Muskel.

Spezielle Untersuchungen über die Beeinflussung der Erstarrungscurven durch verschiedene Temperaturen habe ich nicht in der Weise angestellt, dass ich die zwei Muskeln eines Thieres bei verschiedener Temperatur erstarren liess. Dagegen ergibt sich, wenn man eine grössere Zahl von Versuchen angestellt hat, trotz der grossen individuellen Schwankungen, mit ziemlicher Deutlichkeit ein rascherer Ablauf der Erstarrung bei wärmerer Lufttemperatur. Nur darf man natürlich nicht etwa Versuche im Sommer mit solchen im Winter oder Frühjahr vergleichen wollen, da hier der Zustand der Muskulatur, wie erwähnt, ein anderer ist, als dort. Im Sommer gezeichnete Curven sind fast alle steiler als solche, die von Winterfröschen herkommen. Vergleichbar sind nur solche Curven, die in der gleichen Jahreszeit, aber bei verschieden hoher Zimmertemperatur angefertigt sind.

Die Fäulniss trat bei den verschiedenen Versuchen, je nach der Temperatur, zu sehr verschiedener Zeit ein. Ich konnte wiederholt constatiren, dass bei bestehender starker Fäulniss die Muskeln sich noch stark zusammenzogen, und dass an der Curve

unbelasteter Muskeln überhaupt kein Merkmal den Eintritt der Fäulniss anzeigt. Anders ist es bei stark belasteten Muskeln, worauf ich sogleich zurückkommen werde.

Besonders lange bleibt die Fäulniss aus, wenn sich Schimmelpilze auf dem Muskel ansiedelten und diese mit einem dichten weissen Flaum überzogen. In solchen Fällen liess sich die Todtenstarre besonders lange beobachten, da bekanntlich die Schimmelpilze das Eintreten der den Fäulnissmikroben günstigen alkalischen Reaktion hinausschieben. Die Schimmelpilze selbst scheinen den Ablauf der Starre nicht merklich zu beeinflussen.

In letzter Linie endlich wendete ich bei einigen Versuchen meine Aufmerksamkeit einem Faktor zu, welcher nach mehrfachen Angaben ebenfalls den Eintritt der Todtenstarre begünstigt und beschleunigt. W. Wundt¹⁾ fand, dass stark belastete Muskeln schneller starr werden als unbelastete, E. Krause²⁾ hatte sogar behauptet, ganz unbelastete Muskeln erstarrten überhaupt nicht. Das letztere ist zweifellos nicht richtig.

Für die Wundt'sche Angabe können meine Versuche kaum als Stütze, aber auch nicht als Gegenbeweis dienen, da sie den Einfluss der Spannung nicht auf den Eintritt der Starre, sondern der damit nicht untrennbar verbundenen Verkürzung zu prüfen bestimmt waren. Bei einem stark belasteten Muskel ist es sehr wohl erklärlich, wenn er erst dann eine Hebung des Gewichts (und des damit verbundenen Zeichenhebels) bewirkt, wenn schon eine verhältnissmässig grosse Zahl seiner Fasern in den Zustand der Verkürzung einzutreten bestrebt ist. Die Tendenz zur Verkürzung in einzelnen Fasern wird nur die innere Spannung des Muskels erhöhen, ohne doch eine Hebung der Last bewirken zu können. Selbst wenn daher constatirt würde, dass belastete Muskeln stets später sich verkürzten als unbelastete, spräche dies nicht gegen die Annahme Wundt's, dass Belastung die Tendenz zur Verkürzung, oder was damit zusammenfallen wird, die Erstarrung früher eintreten lässt. Werthvoll sind in dieser Hinsicht vor

1) W. Wundt, Die Lehre von der Muskelbewegung. Braunschweig 1858.

2) E. Krause, De rigore mortis etc. Inaug. Dissert. Dorpat 1853.

allem wieder die Versuche von Gotschlich¹⁾, welche ergaben, dass Belastung den Eintritt der postmortalen Säuerung des Muskels beschleunigt²⁾.

Ich experimentirte in der Weise, dass ich die Verkürzung von acht Muskeln verglich, von denen vier unbelastet waren, drei ein Gewicht von 25 gr, der letzte von 40 gr trugen. Das Resultat war zweifelhaft; zwei der belasteten Muskeln verkürzten sich vor den zugehörigen unbelasteten, trotzdem sie eine relativ grosse Last zu heben hatten. Bei den andern beiden Muskelpaaren war das umgekehrte Verhalten zu beobachten, der belastete Muskel contrahirte sich nach dem unbelasteten.

Kaum der Erwähnung bedarf es, dass die Last viel weniger hoch gehoben wurde, als der leichte Zeichenhebel ohne Gewicht. In Fig. 5 auf Seite 300 stelle ich die Curven zweier Muskeln des gleichen Thieres zusammen, *a* zeichnete unbelastet, *b* mit 25 gr beschwert. Die Strecke $\alpha\beta$ giebt die anfängliche Dehnung durch das Anhängen des Gewichtes an. Die Curve *b* zeigt deutlich das oben beschriebene Verhalten der plötzlich eintretenden starken Senkung zu einer Zeit, wo *a* noch im stärksten Steigen ist. Ungefähr um den gleichen Zeitpunkt verrieth der Geruch den Eintritt der Fäulniss.

Das erste Zeichen von Verkürzung zeigte in dem hier abgebildeten Falle der belastete Muskel etwa 3 Stunden vor dem unbelasteten. Dieser Versuch spricht daher entschieden für die Gültigkeit des erwähnten Satzes von W u n d t.

Ich beabsichtige Fortsetzung dieser Versuche und namentlich Ausdehnung auf andere Muskeln, speziell zum Zwecke der Vergleichung von Beugern und Streckern.

1) a. ob. O.

2) Besonders wirksam in dieser Hinsicht fand Gotschlich abwechselnde Belastung und Entlastung.

Fig. 7.

Die Curvenpaare *AB*, *CD*, *EF* zeigen die Wirkung des Curare, *GH* die Wirkung vorübergehender Tetanisierung auf die Todtenstarre-Contraction. In *G* und *H* ist die anfängliche Verlängerung ungewöhnlich stark ausgeprägt.