

Mechanische Eigenschaften lebensfrischer und totenstarrer menschlicher Skelettmuskelfasern und ganzer Muskeln

PETER ZINK

Institut für Rechtsmedizin der Universität Erlangen-Nürnberg (BRD)

Eingegangen am 17. Januar 1972

Mechanical Properties of Fresh and Rigid Human Muscle Fibers and Whole Muscles

Summary. The investigation of mechanical properties of fresh and rigid human skeletal muscle fibers and whole muscle was done by registration of the tensile forces. The results of the experiments are:

1. Tensile strength and stiffness of rigid muscle fibers and whole muscle are nearly equal.
2. Rigid muscle is less stress resistant and less extensible than fresh muscle. Rigid muscle is in the physiological range of extension stiffer than fresh muscle. Maximal stiffness, which corresponds to the steepest part of the stress-strain-diagram, is equal in rigid and fresh muscle.
3. Rigor mortis is caused by a change of the muscle fiber and does not depend on its interconnection in the tissue.

Zusammenfassung. Bei Dehnungsversuchen von lebensfrischen und totenstarrten menschlichen Skelettmuskeln und Skelettmuskelfasern hat sich folgendes ergeben:

1. Die auf den Querschnitt bezogene Festigkeit und Steifheit von totenstarrten Muskelfasern und ganzen Muskeln stimmen etwa überein.
2. Totenstarre Muskulatur ist im Vergleich zu lebensfrischer weniger fest und weniger dehnbar. Totenstarre Muskulatur ist im Bereich niedriger und mittlerer Dehnungen steifer als frische Muskulatur. Die maximale Steifheit ist bei totenstarrer und frischer Muskulatur gleich.
3. Der Rigor mortis hat seine Ursache in einer Veränderung der Muskelfaser und ist nicht an den Gewebeverband gebunden.

Key words: Skelettmuskulatur, mechanische Eigenschaften — Totenstarre.

Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit der Frage, welche Rolle die Skelettmuskelfaser bei dem Zustandekommen der Totenstarre spielt. Hierzu wurden vergleichende Untersuchungen des Dehnungsverhaltens von Einzelfaser und Gesamtmuskel durchgeführt und die mechanischen Eigenschaften frischer und totenstarrer Muskulatur verglichen.

Die mechanischen Eigenschaften des lebensfrischen Skelettmuskels

Bereits Blix wies 1893 darauf hin, daß es sich beim quergestreiften Muskel um einen „elastisch anisotropen Körper“ handelt; die Zugelastizität des Muskels ist in Faserrichtung erheblich größer als quer zur Faserachse. Die physiologische Art der Belastung, der der Muskel in situ ausgesetzt ist, stellt die Dehnung in der Längs-

richtung (Bethe, 1924) dar. Deshalb liegt es nahe, den Muskel im Experiment in Längsrichtung zu belasten und seine Spannungs-Dehnungs-Kurve aufzunehmen, um sein mechanisches Verhalten zu erforschen.

Die *Elastizität* gehört zu den wichtigsten mechanischen Eigenschaften von Körpern. Sie eignet sich auch zur Beschreibung der Veränderungen, die der Muskel im Verlauf der Totenstarre erleidet. Die ersten ausführlichen Experimente zur Bestimmung von Spannungs-Dehnungs-Kurven des lebensfrischen Muskels stellte E. Weber (1846) an.

Er verwendete von Sehne zu Sehne präparierte Froschmuskeln und erhielt im Diagramm keine Gerade, sondern eine leicht gekrümmte Kurve. Blix (1892, 1893 an Froschmuskeln), Wöhlisch et al. (1926 an menschlichen Muskeln), Sulzer (1928 an Froschmuskeln), Bate-Smith (1939 an Kaninchenmuskeln), Forster (1962 an Rattenmuskeln) bestätigten u. a. dieses Ergebnis.

Der überlebende quergestreifte Muskel gehorcht also nicht dem Hookeschen Gesetz. Ein Youngscher Elastizitätsmodul (E-Modul) im klassischen Sinn läßt sich folglich nicht angeben. Es kann jedoch ein differentieller E-Modul als Steigung der Spannungs-Dehnungs-Kurve definiert werden. Wegen des gekrümmten Verlaufs der Spannungs-Dehnungs-Kurve nimmt sein Wert, je nach dem Dehnungsbereich, in dem er gemessen wird, bis zu einem Maximalwert jede Größe an. Dies kann auch die schwankenden Angaben in der Literatur mit erklären; die ermittelten Werte (Frosch, Mensch, Meerschweinchen, Kaninchen) liegen zwischen 0,0004 und 0,3 kp/mm² (Wöhlisch et al., 1926; Sichel, 1934; Weber, H. H., 1934; Buchthal, 1942; Honeke, 1947; Walter, 1948).

Der Muskel ist jedoch *nicht vollkommen elastisch*; wie z. B. daraus deutlich wird, daß die Entdehnungskurve unter der Dehnungskurve liegt (Blix, 1893) und daß nach der Entdehnung eines Muskels eine irreversible Verlängerung bestehen bleibt, d. h., der Muskel hat eine neue Gleichgewichtslänge angenommen (Sulzer, 1928). Dies weist auf eine plastische Verformbarkeit der Muskulatur hin. Deshalb spielt bei Dehnungsversuchen auch die Dehnungsgeschwindigkeit eine Rolle. Wegen der elastischen Nachwirkungen ist es notwendig, zwischen sogenannten „dynamischen“ und „statischen“ Dehnungen zu unterscheiden. Nach Blix (1893) sind bei Dehnungen am Skelettmuskel nach 1 min bereits 90% aller Nachwirkungen abgeklungen.

Die *Zerreifestigkeit und Zerreilänge* sind wichtige Kenngrößen zur Beschreibung mechanischer Eigenschaften. Über die Zerreifestigkeit des vitalen Muskels bei einer Dehnungsbeanspruchung in Längsrichtung liegen für Mensch, Frosch, Schnecke und Muschel bereits Untersuchungen vor; die Werte bewegen sich zwischen 0,015 und 0,09 kg/mm² (Wöhlisch et al., 1926; Walter, 1948; Casella, 1950; Abbott u. Lowy, 1956, 1958). Als Zerreilängen von vitalen Menschen- und Froschmuskeln wurden 150–200% der Ruhelänge (Wöhlisch et al., 1926), für die Einzelfaser etwa 200% (Buchthal, 1942) gefunden.

Der Träger der elastischen Eigenschaften des überlebenden Muskels

Obwohl von verschiedenen Autoren experimentell am Muskel einander ähnliche Spannungs-Dehnungs-Kurven gefunden worden sind, gehen die Ansichten noch darüber auseinander, welche Bestandteile des Muskels als *Träger* der elastischen Eigenschaften anzusehen sind. Banus u. Zetlin (1938) und Walter (1948)

schlossen auf Grund von Versuchen, daß die Muskelfasern für das elastische Verhalten unerheblich seien. Auch das Bindegewebe habe für die Dehnungseigenschaften im physiologischen Bereich nur wenig Bedeutung (Feneis, 1935, 1951; Nagel, 1935).

Ramsey u. Street (1940) schlossen aus Versuchen, daß das Sarkolemm der alleinige Träger der Elastizität in der quergestreiften Muskulatur wäre. Ihre Ergebnisse konnten von Casella (1951), Sten-Knudsen (1953) nicht voll bestätigt werden. Auch über die Art der Energiespeicherung bei Dehnung des Muskels bestanden bis vor kurzem unterschiedliche Auffassungen. H. H. Weber (1934, 1935) diskutierte als Ursache für die elastischen Eigenschaften des Muskels eine Entropie-Elastizität, nämlich ein Entfalten und Wiederauffalten der Protein-Ketten in den Myosinfäden. Huxley konnte 1953 durch die Untersuchung ultradünner Querschnitte von quergestreiften Kaninchenmuskeln zeigen, daß zwei Typen von Elementarfibrillen mit verschiedenen Durchmessern zu unterscheiden sind. Die dickeren Filamente bestehen aus Myosin (Durchmesser 110 Å) und liegen in hexagonaler Anordnung zueinander. Ihr Abstand beträgt im lebenden Muskel 400 Å. Die dünneren Actin-Filamente (Durchmesser 40 Å) sind so angeordnet, daß je 6 von ihnen ein Myosin-Filament umgeben (Rosza et al., 1950; Hanson u. Huxley, 1953; Hasselbach, 1953; Huxley, 1953, 1956). Bei Längenänderung des Muskels gleiten die Actin- und Myosin-Filamente aneinander vorbei, ohne ihre Eigenlänge wesentlich zu verändern (sliding filament theory, Huxley, 1956).

Nach dieser bisher unwidersprochenen Hypothese hat die Verkürzung, Erschlaffung und passive Dehnung der Muskelfaser eine teleskopartige Verschiebung längenkonstanter Filamente zur Folge. Der Wassergehalt des Muskels hat Bedeutung für das elastische Verhalten (Wöhlisch et al., 1926; Ulbrecht, 1950; Reichel, 1952).

Veränderungen der Eigenschaften des Skelettmuskels mit dem Eintritt der Totenstarre

Mit *Eintritt der Totenstarre* verändern sich die bisher besprochenen mechanischen Eigenschaften des Skelettmuskels, welche an vitalen bzw. überlebenden Muskeln ermittelt wurden. Es kommt als sichtbares äußeres Zeichen zu einer zunehmenden Versteifung der Muskeln und starren Unbeweglichkeit der Leiche.

Wagner hatte 1867 den totenstarrten Muskel als hart, nicht kontraktionsfähig und unelastisch beschrieben. Mangold (1922b, c) maß die Härtezunahme des Muskels nach dem Tode mit dem von ihm angegebenen Gewichtssklerometer und stellte 3 Std nach dem Tode den Beginn einer zunehmenden Härtesteigerung des Muskels fest. Nakamura (1924) führte an totenstarrten Froschgastrocnemien dynamische Dehnungsversuche durch und fand eine Zunahme der sogenannten Zugelastizität um 30 bis 50%. Den totenstarrten Muskel bezeichnete er als leicht zerreißlich und spröde. Bate-Smith u. Bendall (1956) beobachteten gegenüber den frischen Kaninchenmuskeln in der Totenstarre eine Zunahme des E-Moduls um das 10–40fache.

Forster veröffentlichte 1962/63 ausführliche Versuche zur Bestimmung der mechanischen Eigenschaften des totenstarrten Skelettmuskels. Er verwendete Rattengastrocnemien, die am Fersenbein herausgelöst, sonst jedoch in situ belassen wurden. Forster stellte fest, daß die elastischen Eigenschaften des Muskels regelmäßig während der Totenstarre auf ein Minimum absinken; im Durchschnitt ist die Steif-

heit im Vergleich zum frischen Muskel um das 2,9fache erhöht. Dies gilt für Zimmertemperatur und mittlere Dehnungsbereiche. Die plastischen Eigenschaften nehmen während der Starre zuerst zu und dann wieder ab.

Das Einsetzen der Starre ist mit einer Verminderung der Elastizität verbunden.

Für die hier dargestellten Versuche ist weiter von Bedeutung, daß nach Forster die Zerreifestigkeit des totenstarren Muskels herabgesetzt war, sie betrug 4 bis 6 kp/mm² im Vergleich zu 8 kp/mm² bei frischen Muskeln.

Experimenteller Teil

Zunächst werden die verwendeten Megrößen definiert und der Versuchsaufbau beschrieben, anschließend wird die Auswahl und Präparation des Versuchsmaterials geschildert und die Experimente dargestellt.

Definition einiger wichtiger Megrößen

Zu den Versuchen wurden nur Muskeln und Muskelfaserbündel mit etwa konstantem Querschnitt (q) verwendet. Der mittlere Querschnitt q wurde aus dem gemessenen mittleren Durchmesser unter der Annahme eines runden Querschnittes errechnet, es wurde der Querschnitt zu Versuchsbeginn zugrunde gelegt.

Bei ganzen Muskeln wurde als *Ausgangslänge* die Länge des senkrecht hängenden Muskels verwendet.

Muskelfasern waren unbelastet mehr oder minder gekrümmt. Als Ausgangslänge wurde bei ihnen die Länge in eben gerade gestrecktem Zustand angegeben, bei den Zerreiversuchen an Muskelfasern die Länge bei einer Vorspannung von ungefähr 4 p/mm².

Als *Dehnung* ε wird die relative Längenänderung $\Delta l/l_0$ bezeichnet. Die *maximale Dehnung* (ε_{\max}) ergibt sich aus Ausgangslänge und Zerreilänge. Sie wird in Prozent der Ausgangslänge angegeben.

Als *Spannung* (σ) wird die Zugkraft pro Muskelquerschnitt definiert.

$$\sigma = \frac{\text{Kraft } P}{\text{Muskelquerschnitt } q} \left[\frac{\text{kp}}{\text{mm}^2} \right].$$

Als *Zerreifestigkeit* (Z) wird die Spannung bezeichnet, die gerade zum Abri führt.

Zur Kennzeichnung der elastischen Eigenschaften wird, einem Vorschlag von Buchthal (1942) und Pieper et al. (1951) folgend, die Kurvensteilheit im σ - ε -Diagramm als Steifheit S bezeichnet. Die *Steifheit* entspricht einem differentiellen Elastizitätsmodul nach der Gleichung

$$S = \frac{\Delta \sigma}{\Delta \varepsilon} \left[\frac{\text{kp}}{\text{mm}^2} \right].$$

Das Versuchsmaterial

Zu den Versuchen an *ganzen menschlichen Muskeln* wurde vorwiegend der *M. sartorius* verwendet, da er rasch zu entnehmen ist und längs seines Verlaufes ungefähr gleichen Querschnitt besitzt. Die Präparation erfolgte vorwiegend stumpf, die Fascie wurde entfernt. Dehnungen des Muskels wurden hierbei soweit wie möglich vermieden.

Die zu den Dehnungsversuchen verwendeten *totenstarren Fasern* wurden aus den Muskeln von totenstarren Leichen entnommen, welche in der Regel während der ersten Stunden nach Todeseintritt in einen Kühlraum gebracht worden waren; es wurden Fasern und Faserbündel von 3 bis 6 mm Länge und 70 bis 150 μ Durchmesser aus den totenstarren *Mm. psoas, rectus* und *sartorius* präpariert; der *M. psoas* erschien wegen seines niedrigen Bindegewebsgehaltes von nur 1% besonders geeignet, die übrige Skelettmuskulatur besitzt nach Bate-Smith (1939) 3 bis 4% Bindegewebe. Während der Präparation, die unter dem binocularen Lupenmikroskop durchgeführt wurde, befanden sich die Muskeln in feuchter Stickstoffatmosphäre. Mit feinen Messerchen (Rasierklingsstückchen) und Nadeln lieen sich unverletzte, einzelne Muskel-

fasern ohne größere Vordehnung isolieren. Trotz wasserdampfgesättigter Stickstoffatmosphäre neigten dünne Fasern zur Austrocknung, weshalb Einzelfasern mit einem Durchmesser von weniger als $50\ \mu$ nicht untersucht wurden.

Die *frischen Faserbündel* stammten aus bohnen großen Muskelexcisionen bei chirurgischen Eingriffen, die sofort nach der Entnahme aus dem Gewebeverband in physiologische Ringer-Glucose-Lösung gelegt wurden. Bei der Präparation ließen sich die einzelnen Fasern nur schwer voneinander trennen, ständige Kontraktionen und Verkrümmungen bei mechanischen Reizen erschwerten das Vorgehen. Ein Zusatz von 3 ppm Tubocuranin, wie ihn Hakanson (1956) angibt, erbrachte keine Verbesserung der Präparationsbedingungen. Zu den Dehnungsversuchen wurden nur frische Faserbündel ohne erkennbare Verletzungen von einer Länge von 3 bis 4 mm und einem Durchmesser von 100 bis $250\ \mu$ verwendet.

Versuche zur Bestimmung mechanischer Eigenschaften menschlicher Skelettmuskelfasern

Punktweises Ausmessen der Spannungs-Dehnungs-Kurve von Muskelfasern

Versuchsordnung

Die Versuche an Muskelfasern mit punktweiser Bestimmung der Spannungs-Dehnungs-Kurve und deren Reißfestigkeit wurden zusammen mit Heindl in einem für die Untersuchungen entwickelten Plexiglasgehäuse mit den Abmessungen $10 \times 12 \times 7$ cm durchgeführt. In das Versuchsgehäuse wurde ständig handelsüblicher, nachgereinigter Stickstoff eingeleitet, der vorgewärmt und wasserdampfgesättigt war. Die hohl gestalteten Wände des Versuchsgehäuses wurden von thermostatiertem Wasser durchströmt. Am Boden befand sich eine Fläche zum Präparieren mit einem Objektmikrometer zur Bestimmung des Faserquerschnittes. An den Seitenwänden des Meßraums war je eine gespannte Gummimembran angebracht; durch feine Löcher in den Membranen konnte mit den Präparationsinstrumenten die Präparationsfläche gut erreicht werden. Nach der Präparation wurden die Fasern sogleich untersucht. Zum Dehnversuch wurden die Fasern im Meßraum durch Klebstoff (verdünnter „Uhu hart“, aufgebracht mit Injektionsspritze) an zwei geriffelten Metallflächen (ca. 2×3 mm) befestigt. Die eine Befestigungsstelle befand sich am Boden des Meßraums, sie konnte zur Untersuchung verschieden langer Fasern in der Höhe verstellt werden. Die zweite, bewegliche Befestigungsstelle lag am unteren Ende eines Drahtgestänges, das die Zugkräfte auf die Fasern übertrug und durch ein Loch im Dach des Meßraums berührungsfrei nach außen geführt war. Die Grenzen der beiden Klebeflächen stellten die Meßpunkte für die Längenbestimmung der Fasern dar, ihre Längenänderung wurde mit einem Mikroskop mit geeichtem Ocularmikrometer bestimmt. Die zur Dehnung der Fasern benützte Kraft wurde durch einen Waagbalken übertragen und durch Gewichte erzeugt. Die kleinste Kraft, die reproduzierbar auf die eingespannten Fasern ausgeübt werden konnte, betrug 10 mp. Mit der Versuchsordnung konnten der mittlere Querschnitt und die Ruhelänge des Faserbündels, die Längenänderung bei Belastung und die belastende Kraft sowie die konstant gehaltene Temperatur während des Versuchs bestimmt werden. Außerdem konnten die Präparationen sowie sämtliche Meßvorgänge ohne Zutritt von Luft stattfinden, wobei ein Austrocknen der empfindlichen Fasern durch die wasserdampfgesättigte Atmosphäre weitgehend verhindert wurde.

Ergebnisse der Versuche an totenstarrten menschlichen Skelettmuskelfasern

Von 7 totenstarrten Leichen wurden Muskelproben entnommen, von jeder Probe unter Sauerstoffausschluß mehrere Fasern präpariert und die Fasern untersucht: Nach Bestimmung des mittleren Durchmessers (Genauigkeit $5\ \mu$) wurden die Fasern in der Dehnapparatur eingeklebt. Es wurde die Länge bei einer Belastung von 25 mp festgestellt und als Ruhelänge bezeichnet. Dies entspricht einer durchschnittlichen Spannung von etwa $4\ \text{p/mm}^2$. Die Fasern wurden in Schritten von je 25 mp zunehmend belastet. Wegen der elastischen Nachwirkungen wurde die Längenänderung erst 30 sec nach jeder Belastungsänderung abgelesen. Fasern mit Austrocknungserscheinungen (Farbveränderungen, Veränderungen der Transparenz) und Fasern, die an der Klebestelle abrissen, wurden nicht verwendet.

Tabelle 1a. Angaben über die totenstarrten Leichen, aus denen Muskelstücke entnommen worden sind, sowie über die untersuchten Muskelfasern. Jede Versuchsreihe entspricht einer Leiche

Versuchsreihe Nr.	Alter in Jahren, Geschlecht	Todesursache	Art des Muskels	Länge der Fasern (mm)	Querschnitt der Fasern (mm ²)	Messung (Stunden post mortem)
I	3 ♀	Kleinhirncysten	M. psoas	6,5—6,9	0,008—0,018	19— 22
II	8 ♀	Hirndruck	M. psoas	6,5—6,8	0,003—0,015	25— 29
III	46 ♀	Coma diabeticum	M. psoas	4,6—5,3	0,003—0,015	18— 24
IV	55 ♀	Ateminsuffizienz	M. psoas	4,6—5,1	0,002—0,039	10— 14
V	17 ♂	Brustkorbtrauma	M. psoas	4,6—5,0	0,002—0,018	72— 77
VI	41 ♂	Carotisverschluß	M. rect. abd.	4,6—5,0	0,003—0,015	82—104
VII	38 ♂	Hirnblutung	M. sartorius	4,7—5,1	0,003—0,011	18— 43

Tabelle 1b. Werte der maximalen Steifheit S_{\max} (größte Steilheit der Spannungs-Dehnungs-Kurve), der Zerreißfestigkeit Z und der maximalen Dehnung ϵ_{\max} der in der Tabelle 1a beschriebenen Muskelfasern bei langsamer Dehnungsgeschwindigkeit; es ist jeweils die mittlere Streuung der Einzelwerte angegeben

Versuchsreihe Nr.	Anzahl der unter- suchten Fasern	S_{\max} (p/mm ²)	Z (p/mm ²)	ϵ_{\max} (%)
I	7	188 ± 30	40,7 ± 9,1	51,5 ± 5,8
II	8	134 ± 24	48,9 ± 7,8	49,6 ± 10,1
III	11	255 ± 54	36,8 ± 9,2	31,8 ± 9,2
IV	13	399 ± 396	29,4 ± 27,9	16,0 ± 7,4
V	8	342 ± 97	40,6 ± 10,6	19,1 ± 6,8
VI	8	220 ± 68	30,4 ± 8,0	27,7 ± 8,1
VII	7	195 ± 27	38,6 ± 3,2	28,0 ± 8,0

In Tabelle 1a und 1b sind Angaben über die Leichen, aus denen Muskelstücke entnommen worden sind, über die untersuchten Fasern und die zusammengefaßten Versuchsergebnisse aufgeführt.

Aus den Werten der Versuchsreihen I—VII lassen sich folgende Gesamtmittelwerte errechnen:

mittlere maximale Steifheit: 223 p/mm²,

mittlere Zerreißfestigkeit: 32,9 p/mm²,

mittlere maximale Dehnung: 25,4%.

Die Ergebnisse der Versuchsreihe IV streuen erheblich, ihre Werte liegen auch außerhalb der übrigen Ergebnisse. Im Gegensatz zu allen anderen Versuchsleichen war die Leiche von Versuchsreihe IV bis zur Entnahme bei Zimmertemperatur gelagert.

Die Form der erhaltenen Kurvenscharen läßt sich aus Abb. 1 ersehen, die die Ergebnisse einer Versuchsreihe darstellt. Eine halbschematisierte Mittelwertskurve aus den gesamten Versuchsergebnissen aller Versuchsreihen ist in Abb. 2 wiedergegeben.

Die Spannungs-Dehnungs-Kurven der Muskelfasern zeigen zu Beginn des untersuchten Dehnungsbereiches ihre größte Steilheit; mit fortschreitender Dehnung wird der Kurvenverlauf flacher, schließlich reißen die Fasern. Die Bereiche ge-

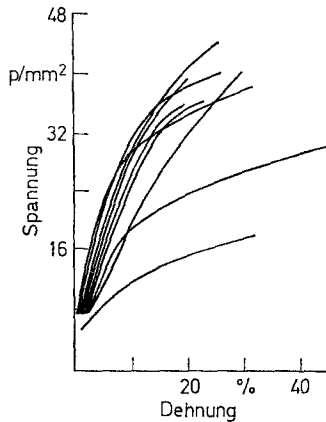


Abb. 1

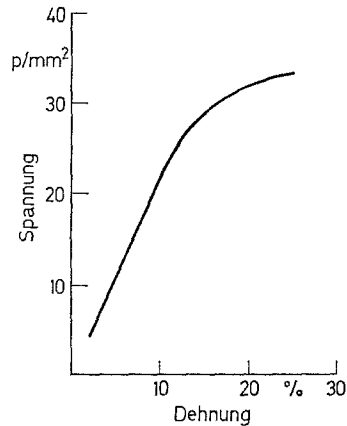


Abb. 2

Abb. 1. Typisches Verteilungsbild der Spannungs-Dehnungs-Kurven einer Versuchsreihe. Sämtliche Kurven stammen von Fasern an einem Muskel einer Leiche

Abb. 2. Halbschematische Spannungs-Dehnungs-Kurve totenstarrer menschlicher Skeletmuskelfasern bei mittleren und stärkeren Belastungen

ringer Dehnung wurden in diesen Versuchsreihen nicht untersucht, da wegen der Reibung im Kraftübertragungsmechanismus bei kleinen Kräften Fehler auftraten und die Ruhelänge nur ungenau bestimmbar war.

Ergebnisse der Versuche an Faserbündel aus überlebenden menschlichen Skeletmuskeln

In einer Versuchsreihe wurde geprüft, ob an isolierten, menschlichen, lebensfrisch entnommenen Muskelfasern nach einiger Zeit ebenfalls die für die Totenstarre typischen Veränderungen der mechanischen Eigenschaften auftreten. Es wurden Fasern vom *M. obliquus abdominis externus* eines 68 Jahre alten Mannes und Fasern vom *M. latissimus dorsi* eines 12jährigen Knaben verwendet. Ein Teil der präparierten Fasern wurde sofort untersucht, ein anderer Teil in Ringerlösung bei Zimmertemperatur aufbewahrt und 6 bis 9 Std nach der Entnahme aus dem durchbluteten Gewebeverband untersucht. Ein Beispiel der bei diesen Versuchen erhaltenen Spannungs-Dehnungs-Kurven ist in Abb. 3 aufgezeichnet.

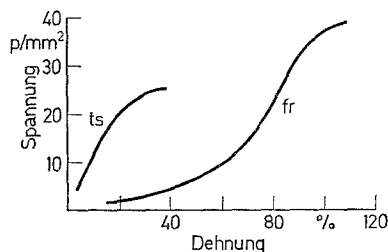


Abb. 3. Beispiel für Spannungs-Dehnungs-Kurven einer lebensfrischen (*fr*) und einer 7 Std gelagerten (*ts*) isolierten menschlichen Skeletmuskelfaser. Beide Fasern stammen vom *M. obliquus abdominis externus* derselben Leiche

Der Durchmesser konnte bei den vitalen Faserbündeln wegen der spontanen Kontraktionen und Verkrümmungen nicht genau bestimmt werden; er betrug bei diesen Versuchen 0,15–0,25 mm, ihre Länge lag zwischen 3 und 4 mm. Die Ruhelänge konnte bei den frischen Fasern wegen des flachen Verlaufs im Anfangsteil der Spannungs-Dehnungs-Kurve nicht exakt festgelegt werden. Die Versuche wurden bei einer Temperatur von 30–32°C durchgeführt.

Wegen der beschriebenen Schwankungsbreite einzelner Meßwerte bei dieser Versuchsreihe soll nur ein halb-quantitativer Vergleich der Ergebnisse bei frischen und alten Fasern erfolgen.

Aus den Versuchen ergibt sich, daß die kurz nach der Entnahme aus dem Gewebeverband untersuchten Maskelfasern bei unserer Versuchsanordnung Spannungs-Dehnungs-Kurven zeigen, wie sie für vitale Muskelfasern beschrieben werden (Buchthal, 1942). Die festgestellte Zugfestigkeit der frischen Fasern lag etwa 1,6–1,7mal höher als bei 6–9 Std alten Fasern. Keine erheblichen Veränderungen zeigte bei diesen Versuchen die maximale Kurvensteilheit. Dagegen fanden sich im Bereich geringer Belastungen deutliche Unterschiede der Steifheit zwischen frischen und älteren Fasern. Die maximale Dehnung der frischen Fasern lag um etwa das Doppelte über der von 6–9 Std alten Fasern.

Kontinuierliche Registrierung der Spannungs-Dehnungs-Kurve von Muskelfasern

Bei den soeben beschriebenen Versuchen mit punktuweisem Ausmessen der Spannungs-Dehnungs-Kurve konnten wegen der begrenzten Empfindlichkeit der Apparatur die Bereiche geringer Dehnung nicht untersucht werden. Es wurden deshalb in einer getrennten Versuchsreihe zusammen mit Freude Muskelfasern in einer Apparatur untersucht, die die Aufnahme kontinuierlicher Spannungs-Dehnungs-Kurven von Muskelfasern im Bereich geringer und mittlerer Dehnungen erlaubt.

Versuchsanordnung

In einem kastenförmigen Plexiglasrahmen wurde horizontal ein Plexiglasbalken (*B*) so angebracht (vgl. Abb. 4), daß er um sein eines Ende (*D*) schwenkbar war. Das andere Ende war mit einem Läufer (*L*) mit Innengewinde verbunden, der sich auf der Gewindespindel (*S*) auf und ab bewegen konnte. Die Gewindespindel war beiderseits gelagert und wurde über ein Teleskopkardan und Getriebe von einem Drehstrom-Synchromotor angetrieben, die Spindeldrehzahl betrug 7,5 Upm. Auf dem Balken *B* war die untere Einspannvorrichtung für die Muskelfaser *Mu* so angebracht, daß sich von unten ein Glasgefäß über die Einspannstelle stül-

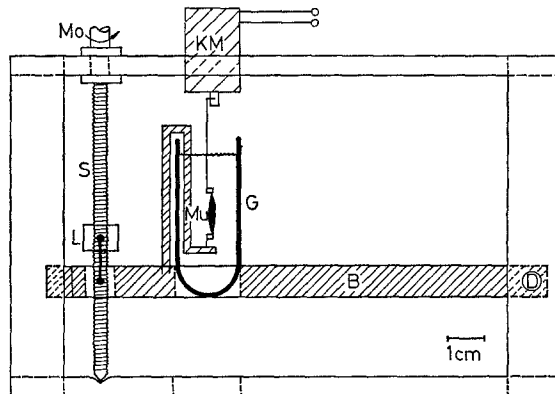


Abb. 4. Schematische Skizze der Apparatur zum kontinuierlichen Dehnen von Muskelfasern

pen ließ. Bei gefülltem Gefäß *G* (7 ml) tauchten untere und obere Spannklemmer in die Flüssigkeit ein, was zum Ausschalten der störenden Oberflächenspannung der Flüssigkeit erforderlich war. Die obere Spannklemmer hing an einer induktiven Kraftmeßdose (Hottinger-Baldwin-Meßtechnik, Typ Q 11/5, Nennlast 5 p), die am oberen Rahmen des Gehäuses befestigt war. Die Halteklammern waren aus 0,3 mm starkem, rostfreiem federhartem Stahldraht gebogen, je ein Greifarm war von Weichplastik überzogen. Der Abstand der Halteklammern änderte sich bei laufendem Motor mit einer Geschwindigkeit von 0,036 mm/sec. Der gesamte Apparat war von einem Plexiglaskasten umgeben, der mit wasserdampfgesättigtem, nachgereinigtem Stickstoff langsam durchströmt wurde.

Die Meßsignale wurden nach Vorverstärkung z. T. mit einem XY-Schreiber der Firma Moseley (Autograph 2 D), z. T. mit einem Philips Kompensographen aufgezeichnet. Die maximale Empfindlichkeit der Kraftmessung betrug etwa 10 mp/cm Schreiberausschlag, die Ansprechempfindlichkeit etwa 1 mp.

Ergebnisse

Die Versuche wurden in Tyrodelösung durchgeführt; der Durchmesser der Fasern betrug durchschnittlich etwa 100 μ . Es standen frische Fasern vom *M. rectus abdominis* eines 60jährigen Mannes (Länge 12 mm), vom *rectus abdominis* eines 53jährigen Mannes (Länge 5 mm) und von den *Mm. intercostales* einer 45jährigen Frau (Länge 8 mm) zur Verfügung. Die Spannungs-Dehnungs-Kurven der Fasern zeigten im frischen Zustand den monoton ansteigenden Verlauf, der aus der Muskelphysiologie bekannt ist. Etwa 4 Std nach der Entnahme kam es bei den untersuchten Fasern von einem Versuch zum nächsten innerhalb von 15 min zu einer Änderung der Kurvenform (Abb. 5).

Typisch für die Form der Kurve bei der „starren“ Faser ist der plötzliche Anstieg und rasche Übergang in einen etwa linearen Kurventeil. Die Steilheit beider Kurven ist im Bereich geringer Dehnungen verschieden; die maximale Steilheit ist bei beiden Kurven etwa gleich. Die Befunde entsprechen den Ergebnissen bei punktuweisem Ausmessen der Spannungs-Dehnungs-Kurven und vervollständigen die Spannungs-Dehnungs-Kurve von menschlichen Muskelfasern (Abb. 2) auch im Bereich geringer Dehnungen (vgl. Abb. 7).

Von Bedeutung ist noch ein weiterer Befund: Die festgestellte Änderung der Kurvenform mit Eintritt der Starre wurde auch über einen Zeitraum von 24 Std beibehalten. Auf eine längere Beobachtung wurde wegen beginnender makroskopisch sichtbarer Faserveränderungen (Aufquellung, Aufspaltung) verzichtet.

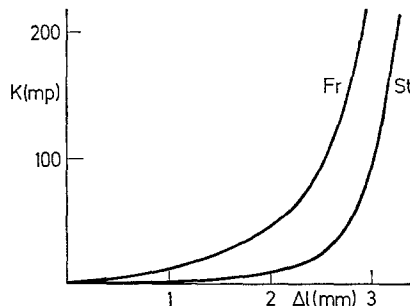


Abb. 5. Vergleich der Spannungs-Dehnungs-Kurve einer menschlichen Muskelfaser in frischem Zustand (*fr*) und nach 7 Std (*st*) im Bereich geringer und mittlerer Dehnungen (Querschnitt ca. 0,01 mm², Ruhelänge 8 mm). Vor Aufnahme der Kurven war die Faser mehrfach gedehnt worden. Die Kurve der starren Faser liegt rechts von der frischen; dies ist durch die bleibende Verlängerung bedingt, die die Faser während der Versuche erleidet

Versuche zur Bestimmung mechanischer Eigenschaften ganzer totenstarrer menschlicher Skelettmuskeln

Versuchsanordnung

Für die Dehnungsversuche am ganzen Muskel wurde eine Versuchsanordnung verwendet, die zur Untersuchung der Festigkeitseigenschaften menschlicher und tierischer Gewebe entwickelt worden ist und sich bei Versuchen an menschlicher Haut (Zink, 1965) bereits bewährt hat. Mit dieser Apparatur kann der Meßvorgang rasch durchgeführt werden; es können Kräfte bis zu 2000 kp erzielt werden, die maximal mögliche Längenänderung beträgt 60 cm, das Meßobjekt ist gut zugänglich. Die konstante Dehnungsgeschwindigkeit kann durch verschiedene Getriebe wahlweise zwischen 3 mm/min und 45 mm/sec verändert werden.

Um die Versuche bei konstanten Temperaturen durchführen zu können, wurden an die Eisenkonstruktion Kupferrohre aufgelötet, die mit thermostatiertem Wasser durchströmt werden können; der Versuchsraum ist mit 2,5 cm dicken Styroporplatten umgeben. Es können so Temperaturen zwischen 10 und 50°C innerhalb $\frac{1}{2}$ Std erreicht und auf $\pm 1^\circ\text{C}$ konstant gehalten werden. Zur Verhütung von Austrocknung und zum Ausschluß von Luftsauerstoff wurde in dem Meßraum wasserdampfgesättigter, thermostatischer, nachgereinigter Stickstoff eingeleitet. Zu der Einspannung der Muskeln wurde eine stabile Halterung verwendet, die wie ein Feilkloben wirkt; die Einspannflächen sind mit mehreren, senkrecht zur Zugrichtung verlaufenden, ineinandergreifenden, zum freien Ende hin flacher werdenden Rillen und mit einer Zahnreihe versehen. Die zwei Schrauben, die die Scharnierblätter zusammenpressen, begrenzen gleichzeitig die Einspannflächen seitwärts, so daß der im Bereich der Einspannung mit Bindfaden bandagierte Muskel durch die Haltevorrichtung rechteckig verformt wird. Auf diese Weise ist es möglich, starke Zugkräfte auf die Muskeln zu übertragen. Da es bei den Versuchen in der Regel nicht zum Abreißen der Muskeln an der Halterung kam, kann eine erhebliche, die gemessenen Eigenschaften verändernde Kerbwirkung durch die Einspannung ausgeschlossen werden.

Zur Kraftmessung diente eine Kraftmeßdose (Hottinger-Baldwin-Meßtechnik, Typ U_1) mit einer Nennlast von 50 kp, die mit Dehnungsmeßstreifen bestückt ist. Die erhaltenen elektrischen Signale wurden auf der Y-Achse eines XY-Schreibers (Moseley 2 D Autograph) registriert. Die Eichung der Kraftmessung erfolgte direkt mit geeichten Federwaagen; die Genauigkeit war besser als 1%. Die Längenänderung wurde mit einem induktiven Wegaufnehmer (GLC-Verlagerungsaufnehmer, Typ 1009 SS) gemessen, der parallel zur Zugrichtung des Muskels lag und mit den Muskelhalterungen verbunden war. Dieser Verlagerungsaufnehmer erzeugte die erforderliche Trägerfrequenz mit einem eingebauten Transistorzerhackter und lieferte über einen Weg von 10 cm eine Spannungsänderung von 1,0 V/cm bei einer Linearität von 0,2%. Die erhaltenen elektrischen Signale wurden mit der X-Achse des XY-Schreibers registriert.

Ergebnisse

Für die Versuche, die zusammen mit Beck durchgeführt worden sind, wurden 10 Muskeln (Mm. sartorius und gracilis) von verschiedenen totenstarrten Leichen verwendet. Die Muskeln wurden von Personen entnommen, die zwischen 7 und 72 Jahre alt geworden waren. Die nach der Entnahme aus der Leiche in einer feuchten Kammer aufbewahrten Muskeln wurden in den thermostatierten Meßraum (17–18°C) gebracht und in den Halterungen befestigt; der Abstand zwischen den Einspannstellen wurde so lange vergrößert, bis die Meßapparatur begann, eine Kraft zu registrieren (Belastung etwa 100 p); die zugehörige Muskellänge wurde als Ruhelänge bezeichnet und betrug zwischen 57 und 113 mm. Der Muskelquerschnitt lag zwischen 109 und 749 mm².

Die Versuche wurden mit einer gleichbleibenden Dehnungsgeschwindigkeit von 6 mm/sec durchgeführt. Die erhaltenen Spannungs-Dehnungs-Kurven hatten eine charakteristische Form, die wir bei allen Versuchen fanden (vgl. Abb. 6) und die sich in drei Bereiche einteilen läßt:

1. Bereich: die Spannungs-Dehnungs-Kurve steigt monoton an,
2. Bereich: die Spannungs-Dehnungs-Kurve verläuft etwa gradlinig,
3. Bereich: die Spannungs-Dehnungs-Kurve wird flacher und weicht vom gradlinigen Verlauf ab, schließlich zerreißt der Muskel.

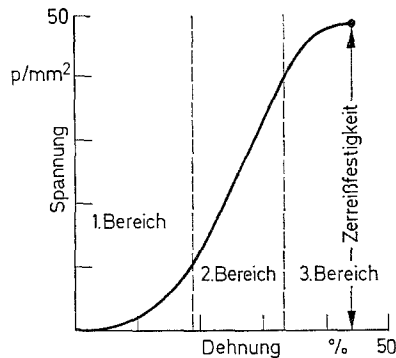


Abb. 6. Halbschematische Spannungs-Dehnungs-Kurve des totenstarrten menschlichen Skelettmuskels

Aus den einzelnen Spannungs-Dehnungs-Diagrammen läßt sich die Zerreißfestigkeit, die maximale Dehnung und die maximale Steifheit (Steilheit der steilsten Kurventangente) ablesen; aus den Einzelwerten errechnen sich für den totenstarrten menschlichen, nicht vorgedehnten Skelettmuskel folgende Mittelwerte, die mit der mittleren Streuung der Einzelwerte angegeben werden:

mittlere Zerreißfestigkeit:	$49 \pm 11 \text{ p/mm}^2$,
mittlere maximale Dehnung:	$44 \pm 6\%$,
mittlere maximale Steifheit:	$223 \pm 85 \text{ p/mm}^2$.

Einfluß von Vordehnungen und Dehnungsgeschwindigkeit

In zahlreichen Versuchen mit mehrfacher Dehnung von menschlichen Muskeln und mit unterschiedlicher Dehnungsgeschwindigkeit wurde festgestellt, daß Vordehnungen und Dehnungsgeschwindigkeit einen Einfluß auf die Kurvenform im σ - ϵ -Diagramm haben.

Dehnt man einen Muskel von der Ruhelänge aus mehrfach mit gleicher Dehnungsgeschwindigkeit um gleiche Beträge, so nimmt die Steilheit der erhaltenen Spannungs-Dehnungs-Kurven von der ersten zur zweiten Dehnung erheblich, etwa bis zum Doppelten zu, bei weiteren Dehnungen nur mehr geringfügig; die Steilheit (= Steifheit) strebt einem Grenzwert zu.

Bei Veränderungen der Dehnungsgeschwindigkeit zeigt sich ebenfalls, auch nach mehrfacher Vordehnung, eine Änderung der Kurvensteilheit, und zwar sind die Kurven bei großer Dehnungsgeschwindigkeit steiler als bei langsamer. Das läßt sich durch die plastischen Eigenschaften des Muskels erklären, die das Kurvenbild bei langsamer Dehnung stärker beeinflussen können. Beispielsweise nimmt die Steilheit bei Änderung der Dehnungsgeschwindigkeit von 1 mm/sec auf 0,01 mm/sec um etwa die Hälfte ab (totenstarrer menschlicher *M. sartorius*, Belastung bis 2 kp/cm²).

Diskussion

Allgemeines

Über das Wesen der Totenstarre liegt eine umfangreiche Literatur vor; Untersuchungen an isolierten Muskeln mit Messungen mechanischer Größen wurden u. a. von Nakamura, Schmidt, Forster, Döring, Schulz, Wöhlisch vorgenommen. Es handelte sich dabei vorwiegend um Experimente an tierischem Material. Sie ergaben, daß mit dem Eintritt der Starre am isolierten Muskel eine Zunahme der Steifheit (des Elastizitätsmoduls) verbunden ist. Seit den Untersuchungen von Forster wissen wir, daß mit der Erstarrung auch eine Kontraktion eintritt, die

von der Belastung abhängig ist. Durch Forsters Untersuchungen wurden die mechanischen Eigenschaften der totenstarrten Muskulatur wieder in den Blickpunkt gerückt.

Aufgabe der vorliegenden Arbeit war es, an Hand von Dehnungsversuchen an menschlichen Muskeln zu den Fragen Stellung zu nehmen, welche Unterschiede zwischen totenstarrten Gesamtmuskeln und totenstarrten Muskelfasern bestehen und wie sich der frische Muskel im Vergleich zum totenstarrten Muskel verhält.

Bei der Besprechung unserer Befunde wird neben dem Begriff der Zerreifestigkeit auch der Begriff der Steifheit wiederholt verwendet. Wie bereits im experimentellen Teil definiert, verstehen wir unter Steifheit, die dem Elastizitätsmodul entspricht, die Gröe der Steigung der Spannungs-Dehnungs-Kurve; bei groer Steifheit ist zum Dehnen viel Kraft nötig.

Vergleich des ganzen totenstarrten Muskels mit totenstarrten Muskelfasern

Bei den Versuchen mit in situ totenstarr gewordener, menschlicher ganzer Muskeln ergab sich in Übereinstimmung mit den Werten in der Literatur (z. B. Reichel, 1960) eine mittlere Zerreifestigkeit von 49 p/mm², eine Verlängerung des Muskels bis zum Ri um durchschnittlich 44% der Ausgangslänge und eine mittlere maximale Steifheit von 220 p/mm² (bei einer Belastung von etwa 15–40 p/mm²). Diese Werte wurden bei der verhältnismäßig hohen Dehnungsgeschwindigkeit von 6 mm/sec (5–10% der Ruhelänge pro Sekunde) erhalten.

Im Vergleich dazu fanden wir bei Untersuchungen mit in situ starr gewordener menschlicher einzelner Muskelfasern Werte in der gleichen Gröenordnung, nämlich eine Zerreifestigkeit von 33 p/mm² und eine maximale Steifheit von 220 p/mm² (bei einer Belastung von etwa 10–20 p/mm²). Die Verlängerung betrug nach einer durchschnittlichen Vorspannung von 4 p/mm² (ca. ein Zehntel der Reifestigkeit) bis zum Ri im Mittel 25%. Die Werte wurden durch zunehmende Belastung der Fasern mit Gewichten erhalten und gelten für eine sehr langsame Dehnungsgeschwindigkeit (ca. 2% der Ausgangslänge pro Minute).

Die Festigkeit und Steifheit von ganzen Muskeln und Muskelfasern stimmt innerhalb der Megenauigkeit der Verfahren und bei Berücksichtigung der unterschiedlichen Dehnungsgeschwindigkeit überein.

Bezüglich des Verlaufs der Spannungs-Dehnungs-Kurven bei ganzen Muskeln und Muskelfasern konnten wir die Befunde von Asmussen (1936), Ramsey u. Street (1940), Buchthal (1942) und Sten-Knudsen (1942) bestätigen, die schon an Tiermuskulatur nur geringfügige Unterschiede zwischen ganzen Muskeln und Muskelfasern gefunden hatten.

Vergleich noch nicht totenstarrer mit totenstarrten Muskeln

Aus früheren Untersuchungen ist bekannt, daß am isolierten lebensfrisch entnommenen Tiermuskel nach Ablauf einiger Stunden eine Verhärtung (verminderte Eindrückbarkeit, Mangold) und Versteifung (Ansteigen des Elastizitätsmoduls, u. a. Nakamura, Bate-Smith u. Bendall, Forster) zu finden ist.

Nach Eintritt dieser Vorgänge wird analog den Veränderungen an der Leiche von einer Totenstarre auch des isolierten Muskels gesprochen. Über das Ausma der Versteifung werden unterschiedliche Angaben gemacht (Nakamura 30–50%, Bate-Smith u. Bendall 10–40fach, Forster bei Zimmertemperatur etwa 3fach).

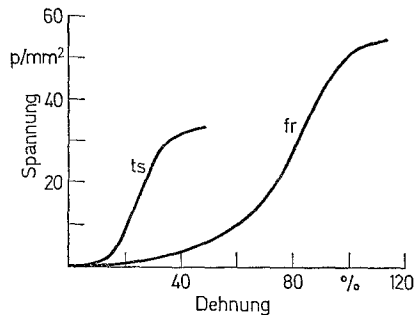


Abb. 7. Halbschematische Form der Spannungs-Dehnungs-Kurve frischer (*fr*) und totenstarrer (*ts*) menschlicher Skelettmuskelfasern. Als Ruhelänge ist die Länge gewählt, bei der der Dehnung eine gerade meßbare Kraft entgegengesetzt wird

Forster stellte fest, daß es bei Belastung der zu den Versuchen verwendeten Rattengastrocnemien mit Lasten um $0,1 \text{ p/mm}^2$ (Zimmertemperatur) gleichzeitig zu einer Kontraktion des Muskels kam; unbelastete Muskeln kontrahierten sich nicht.

Auch bei unseren Untersuchungen an menschlichen Muskelfasern stellte sich heraus, daß die Form der Spannungs-Dehnungs-Kurven im frischen und totenstarrten Zustand unterschiedlich ist.

Die Zerreißfestigkeit der frischen Muskelfaser lag um das 1,6—1,7fache höher als die der starren Fasern, bei den letzteren betrug sie 33 p/mm^2 . Dies bestätigt die Ergebnisse von Forster an ganzen Rattengastrocnemien; er fand eine Abnahme der Reißfestigkeit von über 8 kp/cm^2 beim frischen Muskel auf $4\text{—}6 \text{ kp/cm}^2$ nach Eintritt der Starre.

Aus Abb. 7 ergibt sich, daß sich die frische Muskelfaser bis zum Auftreten des Risses stärker dehnen läßt als die totenstarre. Die Abbildung zeigt weiter, daß im Bereich geringer Belastungen die deutlichsten Differenzen der Kurvensteilheit bestehen.

Überträgt man die Ergebnisse auf die Angaben, die sich über die Veränderung der Steifheit mit Starreeintritt in der Literatur finden, so lassen sich damit die unterschiedlichen Befunde erklären. Je nach der Belastung oder Dehnung, bei der die Steifheit gemessen wird, sind die Differenzen zwischen frischer und totenstarrer Muskulatur unterschiedlich. Hinzu kommt noch der Einfluß der Dehnungsgeschwindigkeit auf die Steilheit der Spannungs-Dehnungs-Kurve.

Die *maximale* Steifheit ist jedoch bei frischen und totenstarrten Muskeln etwa gleich; sie wird bei frischen Fasern erst nach stärkerer Dehnung und höherer Belastung (etwa bei 20 p/mm^2) als bei totenstarrten (ca. 10 p/mm^2) erreicht.

Wesentlich ist, daß die für totenstarre Muskelfasern typischen Spannungs-Dehnungs-Kurven sowohl bei Fasern zu finden waren, die bis zum Versuch im Verband des Muskelgewebes verblieben waren, als auch bei Fasern, die im lebensfrischen Zustand präpariert und mehrere Stunden in Ringer-Lösung aufbewahrt wurden. Dadurch ist bewiesen, daß die Versteifung der Muskulatur ihren Grund in einer Veränderung der Muskelfaser hat und nicht an den Gewebsverband gebunden ist.

Über den zeitlichen Verlauf der Totenstarre und die Vorgänge beim spontanen und gewaltsamen Lösen der Starre wird in einer weiteren Arbeit berichtet.

Literatur

- Abbott, B. C., Lowy, J.: Early tension changes during contraction of certain invertebrate muscles. *J. Physiol. (Lond.)* **133**, 8 (1956).
- Abbott, B. C., Lowy, J.: Contraction in molluscan smooth muscle. *J. Physiol. (Lond.)* **141**, 385 (1958).
- Asmussen, E.: Über die Längenspannungskurven des ruhenden und aktiven Muskels. *Skand. Arch. Physiol.* **74**, 129 (1936).
- Banus, M. G., Zetlin, A. M.: The relation of isometric tension to length in skeletal muscle. *J. cell. comp. Physiol.* **12**, 403 (1938).
- Bate-Smith, E. C.: Changes in elasticity of mammalian muscle undergoing rigor mortis. *J. Physiol. (Lond.)* **96**, 176 (1939).
- Bate-Smith, E. C., Bendall, J. R.: Rigor mortis and adenosine triphosphate. *J. Physiol. (Lond.)* **106**, 177 (1947).
- Bate-Smith, E. C., Bendall, J. R.: Delayed onset of rigor mortis after administration of myosin. *J. Physiol. (Lond.)* **107**, 2 P (1948).
- Bate-Smith, E. C., Bendall, J. R.: Factors determining the time of rigor mortis. *J. Physiol. (Lond.)* **110**, 47 (1949).
- Bate-Smith, E. C., Bendall, J. R.: Changes in muscle after death. *Brit. med. Bull.* **12**, 230 (1956).
- Beck, R.: Untersuchungen über die mechanischen Eigenschaften des totenstarren, menschlichen Skelettmuskels. *Med. Diss., Erlangen* 1968.
- Bethe, A.: Untersuchungen über die elastischen Eigenschaften der Muskeln bei verschiedenen funktionellen Zuständen. I. Mitteilung. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **205**, 63 (1924).
- Blix, M.: Die Länge und die Spannung des Muskels. *Skand. Arch. Physiol.* **3**, 295 (1892).
- Blix, M.: Die sekundären elastischen Erscheinungen des ruhenden Muskels. *Skand. Arch. Physiol.* **4**, 399 (1893).
- Buchthal, F.: The mechanical properties of the single striated muscle fibre at rest and during contraction and their structural interpretation. *Det. Kgl. Dansk. Vidensk. Selskab. Biol. Med.* **17**, 2 (1942).
- Casella, C.: Tensile force in total striated muscles, isolated fibre and sarcolemma. *Acta physiol. scand.* **21**, 380 (1951).
- Feneis, H.: Über die Anordnung und Bedeutung des Bindegewebes für die Mechanik der Skelettmuskulatur. *Morph. Jb.* **76**, 161 (1935).
- Feneis, H.: Zur Entfaltung des Skelettmuskels. *Morph. Jb.* **91**, 552 (1951).
- Forster, B.: The plastic and elastic deformation of skeletal muscle in rigor mortis. *J. forens. Med.* **10**, 91 (1963a).
- Forster, B.: The contractile deformation of skeletal muscle in rigor mortis. *J. forens. Med.* **10**, 133 (1963b).
- Forster, B.: The plastic, elastic and contractile deformation of the heart muscle in rigor mortis. *J. forens. Med.* **11**, 143 (1964).
- Freude, W.: Untersuchungen über den Eintritt der Totenstarre an isolierten menschlichen Skelettmuskelfasern und den Einfluß von ATP. *Med. Diss. Erlangen* 1970.
- Hanson, J., Huxley, H. E.: Structural basis of the striations in muscle. *Nature (Lond.)* **172**, 530 (1953).
- Hasselbach, W.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Muskelfibrillen bei totaler und partieller Extraktion des I-Myosins. *Z. Naturforsch.* **8b**, 449 (1953).
- Heindl, H.: Untersuchungen über die elastischen Eigenschaften von isolierten menschlichen Skelettmuskelfasern unter besonderer Berücksichtigung des Einflusses der Totenstarre. *Med. Diss., Erlangen* 1968.
- Honcke, P.: Investigations on the structure and function of living, isolated non striated muscle fibres of mammals. *Acta physiol. scand.* **15**, 9 (1947).
- Huxley, H. E.: Electron microscope studies of the organisation of the filaments in striated muscle. *Biochim. biophys. Acta (Amst.)* **12**, 387 (1953).
- Huxley, H. E.: The ultra-structure of striated muscle. *Brit. med. Bull.* **12**, 171 (1956).
- Mangold, E.: Der Verlauf der Totenstarre am isolierten und am in situ belassenen Skelettmuskel von Säugern. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **189**, 99 (1921).

- Mangold, E.: Die Totenstarre. *Naturwissenschaften* **10**, 895 (1922a).
- Mangold, E.: Untersuchungen über Muskelhärte, I. Mitteilung. Eine allgemein anwendbare Methode zur physiologischen Härtebestimmung. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **196**, 200 (1922b).
- Mangold, E.: Untersuchungen über Muskelhärte, II. Mitteilung. Die Härtmessung in Totenstarre und Wärmestarre. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **196**, 215 (1922c).
- Nagel, A.: Die mechanischen Eigenschaften von Perimysium internum und Sarkolemm bei der quergestreiften Muskelfaser. *Z. Zellforsch.* **22**, 694 (1935).
- Nakamura, I.: Untersuchungen über die elastischen Eigenschaften der Muskeln bei verschiedenen funktionellen Zuständen. II. Mitteilung. Die Änderungen der Zugresistenz des quergestreiften Kaltblütermuskels während der Toten- und Wärmestarre. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **205**, 92 (1924).
- Pieper, H., Reichel, H., Wetterer, E.: Das Verhalten des ruhenden Skelettmuskels unter dem Einfluß aufgezwungener sinusförmiger Längenänderungen. *Z. Biol.* **104**, 469 (1951).
- Ramsey, R. W., Street, S. F.: The isometric length tension diagram of isolated skeletal muscle fibres of the frog. *J. cell. comp. Physiol.* **15**, 11 (1940).
- Reichel, H.: Muskelelastizität. *Ergebn. Physiol.* **47**, 469 (1952).
- Reichel, H.: *Muskelphysiologie*. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1960.
- Rosza, G., Szent Györgyi, A., Wyckhoff, R.: The fine structure of myofibrils. *Exp. Cell Res.* **1**, 194 (1950).
- Schmidt, O., Forster, B., Döhring, G., Schulz, G.: Untersuchungen über die kontraktile, elastische und plastische Verformung des totenstarken Muskels und die Beziehung der Starre zum postmortalen Stoffwechsel. *Acta Med. leg. soc. (Liège)* **17**, 37 (1964).
- Sichel, I. M.: The elasticity of isolated resting skeletal muscle fibre. *J. cell. comp. Physiol.* **5**, 21 (1934).
- Sten-Knudsen, O.: Torsional elasticity of the isolated cross-striated muscle fibre. *Acta physiol. scand.* **28**, Suppl. 104 (1953).
- Sulzer, R.: Über das Verhalten des Skelettmuskels in Ruhe und in Kontraktur bei Dehnung. *Z. Biol.* **87**, 472 (1928).
- Ulbrecht, G.: Thermoelastische Analyse des gelben Anteils des Schließmuskels der Teichmuschel. *Z. Biol.* **103**, 278 (1950).
- Walter, W. G.: The tensile strength of striated muscle, investigated on the gastrocnemius muscle of the frog. *Arch. néerl. Physiol.* **28**, 655 (1948).
- Weber, E.: Muskelbewegung. In: R. Wagners *Handwörterbuch der Physiologie*. Bd. 3/2, S. 100. Braunschweig: Vieweg 1846.
- Weber, H. H.: Die Muskeleiweißkörper und der Feinbau des Skelettmuskels. *Ergebn. Physiol.* **36**, 109 (1934).
- Weber, H. H.: Der Feinbau und die mechanischen Eigenschaften des Myosinfadens. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **235**, 205 (1935).
- Wöhlisch, E., Mesnil de Rochemond, R. du, Gerschler, H.: Untersuchungen über die elastischen Eigenschaften tierischer Gewebe. I. Elastizitätsmodul, Zerreißfestigkeit, Arbeitsvermögen und elastische Vollkommenheit. *Z. Biol.* **85**, 325 (1926).
- Zink, P.: Methoden zur Bestimmung der mechanischen Eigenschaften der menschlichen Leichenhaut. *Dtsch. Z. ges. gerichtl. Med.* **56**, 349 (1965).
- Zink, P.: Über das Verhalten des menschlichen Skelettmuskels bei Dehnung während des Verlaufs der Totenstarre. *Habil.-Schrift*, Erlangen 1970.

Priv.-Doz. Dr. Dr. P. Zink
 Institut für Rechtsmedizin
 D-8520 Erlangen, Universitätsstraße 22
 Deutschland