**Elektrophysiologie / [Wilhelm Biedermann].**


**Contributors**

Biedermann, W. 1852-1929.

**Publication/Creation**

Jena : Fischer, 1895.

**Persistent URL**

https://wellcomecollection.org/works/ycvk6gpy

**License and attribution**

This work has been identified as being free of known restrictions under copyright law, including all related and neighbouring rights and is being made available under the Creative Commons, Public Domain Mark.

You can copy, modify, distribute and perform the work, even for commercial purposes, without asking permission.

wellcome collection

Wellcome Collection
183 Euston Road
London NW1 2BE UK
T +44 (0)20 7611 8722
E library@wellcomecollection.org
https://wellcomecollection.org

22101417025

Med
K8667

# ELEKTROPHYSIOLOGIE

VON

**W. BIEDERMANN,**

PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE IN JENA.

---

ERSTE ABTHEILUNG.

---

MIT 136 ABBILDUNGEN.

JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1895.

WELLCOME HISTORICAL MEDICAL LIBRARY

16778865

WELLCOME INSTITUTE LIBRARY
Coll. welMOmec
Call No. QT

Pierer'sche Hofbuchdruckerei. Stephan Geibel & Co. in Altenburg.

SEINEM HOCHVEREHRTEN LEHRER

# PROF. DR. EWALD HERING

IN DANKBARKEIT ZUGEEIGNET.

# Inhaltsverzeichniss.


Seite

Vorrede . . . . . VIII
Einleitung . . . . . 1
A. Bau und Structur der Muskeln . . . . . 2
a) Die Muskeln der Protisten (Zellenmuskeln) . . . . . 2
b) Die Muskeln der Metazoën (Muskelzellen) . . . . . 7
Literaturübersicht . . . . . 44
B. Die Formänderung des Muskels bei der Thätigkeit . . . . . 46
I. Abhängigkeit des Contractionsverlaufes von der Natur des Muskels . . . . . 49
II. Abhängigkeit der Muskelcontraction von der Stärke der Reizung 59
III. Einfluss der Belastung (Spannung) auf Grösse, Dauer und Form der Muskelcontraction . . . . . 65
IV. Einfluss der Ermüdung auf den Verlauf der Muskelcontraction 71
V. Einfluss der Temperatur auf die Muskelcontraction . . . . . 82
VI. Einfluss chemischer Substanzen auf die Muskelcontraction . . 89
Literaturübersicht . . . . . 94
VII. Reizsummation und Tetanus . . . . . 97
Literaturübersicht . . . . . 122
VIII. Das Leitungsvermögen der Muskeln . . . . . 123
Literaturübersicht . . . . . 147
C. Die elektrische Reizung der Muskeln . . . . . 149
a) Die elektrische Reizung des nicht fibrillär differenzirten Plasmas 255
b) Uebersicht der Ergebnisse . . . . . 266
Literaturübersicht . . . . . 271
D. Die elektromotorischen Wirkungen der Muskeln . . . . . 273
I. Der „Ruhestrom“ der Muskeln . . . . . 274
II. Die Actionsströme der Muskeln . . . . . 307
III. Die positive Schwankung des Muskelstromes . . . . . 368
IV. Die secundär-elektromotorischen Erscheinungen an Muskeln . 376
E. Die elektromotorischen Wirkungen von Epithel- und Drüsenzellen . . . . . 392
Literaturübersicht . . . . . 438

# Vorrede.

Seit den frühesten Zeiten der Entwicklung der Experimentalphysiologie waren es die wunderbaren Wirkungen des elektrischen Stromes auf die reizbaren thierischen Theile, sowie die elektrischen Kräfte, welche unter Umständen von diesen selbst ausgehen, welche immer wieder aufs Neue die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich zogen und zu einer Fülle von Untersuchungen Anlass gaben, die zu vermehren auch heute noch zahlreiche Forscher unablässig bemüht sind. Es erklärt sich dies leicht aus der grossen Bedeutung, welche man Anfangs dem Wirken elektrischer Kräfte im lebendigen Organismus zuzuschreiben geneigt war. Später, als diese Erwartungen sich nicht in dem erhofften Maasse erfüllt hatten, und das erstrebte Ziel einer „physikalischen" Erklärung der Muskelcontraction, der Nervenleitung u. s. w. weiter denn je hinausgerückt schien, da war es die Fülle der inzwischen bekannt gewordenen Thatsachen, sowie die Exactheit der Untersuchungsmethoden und die Ueberzeugung, dass es schliesslich bei consequentem Verfolgen des einmal betretenen Weges doch wohl gelingen müsste, auch von dieser Seite her der Lösung einiger der zahllosen Räthsel der lebendigen Substanzen sich zu nähern, wodurch der Forschungseifer immer aufs Neue angespornt wurde. Dazu kam ferner das Bestreben, die inzwischen viel und mit Erfolg geübte Anwendung der Elektricität in der praktischen Heilkunde auf eine sichere, feste Basis zu stellen und eine exacte, wissenschaftliche Elektrotherapie zu begründen. So ist es gekommen, dass die Litteratur der Elektrophysiologie im weiteren Sinne zu einem Umfang angeschwollen ist, der es dem Einzelnen, nicht gerade specieller mit dem Gebiete Vertrauten schwer, ja kaum möglich macht, zu einer Uebersicht und Beurtheilung des bisher Geleisteten zu gelangen.

Seit der letzten, zusammenfassenden Darstellung von Hermann in dem von ihm herausgegebenen Handbuche der Physiologie sind 15 Jahre vergangen, ein Zeitraum, lange genug, um bei den raschen Fortschritten, gerade auf dem in Betracht kommenden Gebiete, eine Neubearbeitung erwünscht zu machen. Die einzelnen Arbeiten sind so zerstreut und zum Theil so wenig zugänglich, dass eine Uebersicht nur sehr schwer zu gewinnen ist.

Seit lange und mit Vorliebe auf diesem speciellen Arbeitsgebiete thätig, hatte ich ausserdem oft Veranlassung, zum Zwecke von Vor-

lesungen mich näher, als es vielleicht sonst der Fall gewesen wäre, mit der einschlägigen Literatur zu beschäftigen, so dass ich schliesslich glauben durfte, hinlänglich vorbereitet zu sein, um den Versuch zu wagen, die Elektrophysiologie in einer zusammenfassenden Darstellung zu behandeln, eine Aufgabe, von der ich mir wohl bewusst bin, sie nur in unvollkommener Weise gelöst zu haben. Nichtsdestoweniger gebe ich mich aber doch der Hoffnung hin, nicht nur manchem Fachgenossen, sondern vielleicht auch einem Theile des ärztlichen Publicums einen Dienst geleistet zu haben, indem ich mich vor Allem bestrebte, die grundlegenden Thatsachen übersichtlich und im Zusammenhang darzustellen, wobei Einzelheiten der Versuchsmethodik und rein theoretische Speculationen nur insoweit berücksichtigt wurden, als es zum Verständniss unbedingt erforderlich schien. Besonders nachsichtiger Beurtheilung von Fachgenossen sei insbesondere das Capitel über die elektrischen Fische empfohlen, indem ich hier nur compilatorisch verfahren konnte, da mir eigene Erfahrungen nicht zu Gebote stehen. Wer indessen die weitzerstreute Literatur hierüber kennt, wird unter Berücksichtigung des gänzlichen Mangels einer zusammenfassenden Darstellung dieses so interessanten und wichtigen Gebietes über die Mängel des vorliegenden Versuches hinwegsehen. Für die vielleicht zu grosse Breite der Darstellung möge der Umstand als Entschuldigung dienen, dass das Buch aus Vorlesungen hervorgegangen ist, und dass ich nur so eine gewisse lehrbuchmässige Trockenheit zu vermeiden hoffen durfte. Zur Rechtfertigung der histologischen und allgemein physiologischen Abschnitte sei dagegen einerseits auf die innigen Wechselbeziehungen zwischen Bau und Function der Muskeln, Nerven und elektrischen Organe, sowie andererseits auf die Nothwendigkeit hingewiesen, die allgemeinen Bedingungen und die Erscheinungsformen der Thätigkeitsäusserungen irritabler Gebilde der Erörterung specieller Fragen vorauszuschicken. Es schien mir daher nicht nur erwünscht, sondern dringend geboten, die betreffenden Verhältnisse mit grösserer Ausführlichkeit, als es sonst wohl in physiologischen Schriften üblich ist, zu behandeln. Dadurch ist es freilich gekommen, dass das Buch über seinen naturgemäss enger gezogenen Rahmen vielleicht allzusehr herausgewachsen ist. Man wird es ferner wohl auch als einen Fehler bezeichnen wollen, dass die ganze Darstellung von einem bestimmten Standpunkte aus gegeben ist, wodurch einzelne Capitel eine vielleicht zu einseitige Behandlung erfahren. Es kam mir aber gerade weniger darauf an, eine subjective Färbung durch Aufgeben jedes bestimmten Parteistandpunktes ängstlich zu vermeiden, als vielmehr zu zeigen, wie die Erscheinungen unter jenen Gesichtspunkten sich darstellen, unter denen ich sie seiner Zeit durch meinen hochverehrten Lehrer Hering habe beurtheilen lernen. Indem ich ihm dieses Buch als geringes Zeichen meiner Dankbarkeit und Verehrung widme, bin ich mir wohl bewusst, nur das wiederzugeben, was ich seiner Zeit von ihm empfangen habe.

Jena, im November 1894.

# Einleitung.

In dem Umfange, in welchem die Elektrophysiologie hier abgehandelt werden soll, umfasst dieselbe einerseits die Lehre von der elektrischen Erregung der reizbaren Theile und anderseits die elektromotorischen Wirkungen der letzteren. Da zum Verständniss dieser eine möglichst genaue Kenntniss der Erregungserscheinungen und insbesondere der Wirkungsweise des Stromes auf die lebendige Substanz die nothwendige Vorbedingung bildet, so soll dieses Gebiet hier auch zunächst behandelt werden.

Während es in der Morphologie als selbstverständlich gilt, dass die Betrachtung vom Einfachen zum Complicirteren fortschreiten müsse, lehrt sowohl die Erfahrung wie einfache Ueberlegung, dass in der Physiologie vielfach der umgekehrte Weg erfolgreicher ist und rascher zum Ziele führt, was theils auf der Eigenart der anzuwendenden Untersuchungs-Methoden beruht, anderntheils aber in der physiologischen Differenzirung der einzelnen Elementarbestandtheile begründet liegt. Nicht immer ist das morphologisch Einfachere auch physiologisch am durchsichtigsten, ja man könnte in gewissem Sinne eher das Gegentheil behaupten. Wenn es richtig ist, dass im nicht weiter differenzirten Plasma etwa einer Amoebe alle Functionen höher entwickelter, vielzelliger Organismen so zu sagen potentia schlummern, so verbirgt sich unter der scheinbaren Einfachheit eine Mannigfaltigkeit der physiologischen Leistungen, die nicht zu vergleichen ist mit dem Falle, wo eine Zellenart nur einer ganz bestimmten Function angepasst erscheint, wie etwa eine Muskelzelle der Contraction, eine Drüsenzelle der Secretion u. s. w. Offenbar ist aber mehr Aussicht vorhanden, in einem solchen Falle etwas Genaueres über das eigentliche Wesen der betreffenden physiologischen Function zu erfahren, als wenn man sich an Elementarorganismen wendet, deren Plasma noch in gleicher Weise den verschiedensten Leistungen dient. So verspricht sicher das Studium der Drüsenzellen und Drüsen besseren Aufschluss über den Absonderungsvorgang, als etwa die Untersuchung derartiger Processe an einzelligen Organismen, und die Muskelphysiologie hat unsere Kenntnisse über den Contractionsvorgang und die sich dabei abspielenden Vorgänge unendlich mehr gefördert, als es jemals die mikroskopische Untersuchung niederer Organismen allein würde haben erreichen können. Dies mag zur Rechtfertigung dienen, wenn auch in dem vorliegenden Versuch einer zusammenfassenden Darstellung der Elektrophysiologie die höchstdifferenzirte Form contractilen Gewebes, die Muskeln, den Ausgangspunkt bilden.

## A. Bau und Structur der Muskeln.

Schon auf einer niederen Stufe der Differenzirung contractilen Plasmas begegnet man vielfach und in weiter Verbreitung fibrillärer Structur, und das Beispiel der Flimmerzellen und besonders der Spermatozoën beweist unzweifelhaft die grosse Bedeutung derartiger Structurverhältnisse für den Contractionsvorgang und die Bewegungserscheinungen plasmatischer Gebilde. Ohne nun der neuerdings besonders von Ballowitz (1) vertretenen Anschauung beizupflichten, „dass alle regelmässigen, in bestimmten Bahnen verlaufenden Contractionen contractiler Substanzen an das Vorhandensein regelmässiger, parallel oder annähernd parallel nebeneinanderliegender Fibrillen gebunden ist," gegen welche viele Thatsachen sprechen, bleibt es doch bemerkenswerth, dass fast in allen Fällen von energischer und besonders von rasch verlaufender Contraction auch ein fibrillärer Bau des Plasmas mehr oder weniger deutlich nachweisbar ist. Dies zeigt sich besonders klar an den am höchsten differenzirten Formen contractilen thierischen Plasmas, welche man als Muskelfibrillen, Muskelzellen und Muskelfasern bezeichnet.

Hier erscheint es vor Allem wesentlich und für die morphologische wie physiologische Auffassung des „Muskels" bedeutungsvoll, dass Gebilde, welche man ihrem Bau und ihrer Function entsprechend als Muskeln bezeichnen muss, stets zuerst in Form von einzeln verlaufenden oder in Bündeln geordneten Fibrillen auftreten. Dies gilt ebensowohl für die ontogenetische wie für die phylogenetische Entwicklung. Werfen wir zunächst einen Blick auf die letztere, so treten uns zweifellose Muskeln zuerst bei gewissen ciliaten Infusorien entgegen; denn ob man das Recht hat, die blitzschnell zusammenzuckenden feinen Protoplasmastrahlen gewisser Süsswasserheliozoën (Acanthocystiden), welche Engelmann (2) als „Myopodien" beschrieb, sowie die von Haeckel als Myophrysken bezeichneten ähnlichen Gebilde mancher Radiolarien als wirkliche Muskelfibrillen anzusprechen, erscheint wenigstens zweifelhaft. Jedenfalls darf man aber mit Engelmann in diesen Gebilden so zu sagen Uebergangsstufen zwischen Pseudopodien und echten Muskelfibrillen erblicken.

Untersucht man grössere möglichst durchsichtige Vorticellen mit starken Vergrösserungen, so bemerkt man leicht dicht unter der

Oberfläche hinziehende, zarte Fibrillen, welche der Längsaxe des Körpers parallel verlaufend, oft fein varicös erscheinen. Ob man dieselben nun mit Bütschli (3) lediglich als Längsreihen von Waben innerhalb des übrigen, gleichmässig alveolären Plasmas auffasst oder als besondere Einlagerungen betrachtet, unter allen Umständen handelt es sich um Producte einer Differenzirung des Ectoplasmas. (Fig. 1.)

Nach der Ansatzstelle des Stieles hin convergiren sämmtliche Fibrillen (Myoneme) und vereinigen sich endlich bei vielen zu einem cylindrischen Strang, der im optischen Querschnitt durchaus fibrillär zu sein scheint. Durch viel stärker entwickelte Muskelfibrillen zeichnen sich gewisse Heterotricha (Stentor, Spirostomum) und Holotricha (Holophrya, Prorodon, Opaliniden) aus. Bei Stentor, wo es Engelmann gelang, die Fibrillen zu isoliren, beträgt die Dicke derselben etwa 1 $\mu$. Hier lässt sich auch selbst die Andeutung einer feineren Structur erkennen, nämlich einer Art von Querstreifung (3. p. 1300).

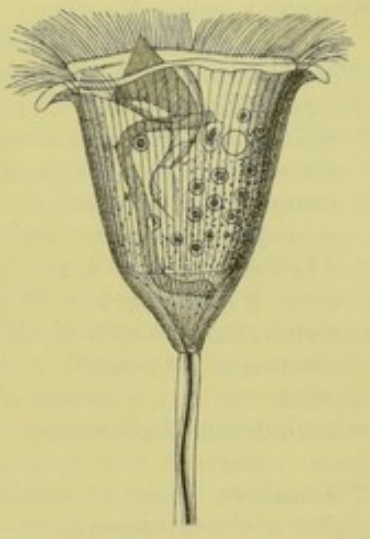


Fig. 1. Carchesium polypinum. (Nach Bütschli.)

Schon Lieberkühn erklärte die Fibrillen von Stentor für contractile Elemente, und zwar auf Grund der Beobachtung, dass sie bei contrahirten Stentoren durchaus gerade sind, jedoch einen wellig geschlängelten Verlauf annehmen, sobald das Infusor sich wieder zu strecken beginnt, indem sie sich, anscheinend erschlaffend, verlängern. Je weiter das Thier sich ausdehnt, desto flacher werden die Wellen. Endlich sind die Fibrillen wieder ganz gerade und werden nun bei fortschreitender Ausdehnung des Thieres immer dünner. Im Fuss, der sich am meisten verlängert, sind sie bald nicht mehr einzeln zu erkennen, im übrigen Körper erscheinen sie als äusserst feine Linien. „Ziehen die Thiere sich nicht zuckend, sondern, wie auch häufig geschieht, langsam, im Laufe einiger Sekunden zusammen, dann sind auch im maximal verkürzten Zustande die Fibrillen nicht gerade, kurz und dick, sondern stark wellig gebogen und nicht merklich dicker als sonst im mässig ausgedehnten Zustande des Thieres. Die Wellen sind oft so steil, kurz und hoch, dass die Fasern einander seitlich berühren: im ersten Augenblicke scheint dann die corticale Schichte wie aus einem Labyrinth von gekräuselten Fäserchen zu bestehen. Wenn die Thiere in Folge langsamer Zusammenziehung schon beinahe kugelig geworden sind, können sie noch etwas weiter zusammenzucken. Dabei nun sieht man auf einmal alle Fibrillen gerade, kurz und dick werden: an Stelle des Labyrinthes von kleinen Wellen zeigen sich plötzlich wieder dicke, gerade und parallel verlaufende, stark glänzende Längsstreifen."

Das Zusammenzucken der Stentoren kann, wie es scheint, ganz spontan, ohne nachweisbaren äusseren Reiz erfolgen. Engelmann (2. p. 447) sah bei Zutritt verdünnter Essigsäure (0,1 %) HCl (0,1 %), $H_2SO_4$ (4 %) u. a. anfangs häufig einzelne Fibrillen zucken, mitunter selbst noch, wenn sie sich mit dem schrumpfenden Endoplasma von

der Pellicula losgelöst hatten. Auch Aether und Chloroform bewirken zunächst immer eine plötzliche Contraction der Myoïde, ebenso äussert sich ferner die Wirkung des elektrischen Stromes. Dabei ist der Werth der unteren Reizschwelle für die verschiedenen Formen verschieden. So z. B. reagirt Stentor schon auf viel schwächere Ströme als Carchesium. Während der Dauer des Stromes bleiben die Protisten in der Regel im Zustande der Contraction, nur wenn der Strom schwach ist, findet meist während der Dauer desselben nach einiger Zeit wieder eine vollständige Streckung statt (so bei Stentor nach Verworn 4. p. 114).

Es ist nach alledem kein Zweifel, dass man es bei den Myoïden (Myonemen) der genannten Infusorien mit reizbaren, echter Zuckungen fähigen Fibrillen zu thun hat und ebensowenig Zweifel, dass diese Fibrillen es sind, auf deren rascher Verkürzung die Zuckungen des Leibes von Stentor und anderen Infusorien beruhen. Neben diesen kommen aber, wie schon erwähnt, auch langsamere Contractionen vor, welche darauf hinweisen, dass auch dem übrigen, nicht weiter differenzirten Ectoplasma Contractilität, und zwar in einer bestimmten Richtung, zukommt. Bei diesen Contractionen krümmen sich die Muskel-Fibrillen passiv wellenförmig zusammen, bleiben also erschlafft. Das Endoplasma kann dabei keine active Rolle spielen, da es, obschon contractil, doch stets in einer nach den verschiedensten Richtungen hin strömenden Bewegung begriffen ist, die auch während der langsamen Contractionen des Thieres anhält. Die Thatsache, dass es zahlreiche sehr contractile Ciliaten (Hypotricha) giebt, die demungeachtet nichts von Fibrillen erkennen lassen, beweist klar, dass die Differenzirung der letzteren mit einem ganz bestimmten Bewegungsmodus in ursächlichem Zusammenhang steht, indem nur rasche energische Zuckungen durch Muskel-Fibrillen vermittelt werden. Das bekannteste Beispiel hierfür liefert der sogenannte Stielmuskel der Vorticellen.

Es wurde schon oben erwähnt, dass die Fibrillen im hinteren Theil des Vorticellenkörpers sämmtlich der Ansatzstelle am Stiel zustreben. Bei den Contractilia mit schnellenden Stielen endigen nun die Fibrillen nicht an der Ansatzstelle, sondern vereinigen sich zu einem fadenförmigen Organe, das in das Stielinnere eintritt und es gewöhnlich der ganzen Länge nach durchzieht. Fast ausnahmslos verläuft dieser Stielfaden oder -muskel innerhalb der Stielscheide in einer sehr steilen Schraubenlinie. Die Scheide ist ein cylindrisches Rohr von mässigem Durchmesser, welches an dem vom Thier abgewendeten Ende fremden Körpern angewachsen ist. Sie besitzt eine dünne elastische Wand von chitinartiger Beschaffenheit. Das Innere des scheinbar hohlen Stieles wird ausgefüllt von einer homogenen, glasartig durchsichtigen Masse von wahrscheinlich gallertartiger Consistenz. Bei Vorticella und Carchesium durchzieht der Faden die Stielröhre in sehr hohen Schraubenwindungen, deren Zahl mit der Länge des Stieles zunimmt. Nach Czermak (5) schwankt die Zahl der Umgänge zwischen 0 und 12. Bei sehr kurz gestielten Vorticellen findet man oft nur $^1/_2$—1 Umgang. Bei Zoothamnium zieht der Muskelfaden nicht peripher an der Stielscheide hin wie bei Vorticella und Carchesium, sondern ohne deutliche Schraubenwindungen nahezu in der Axe, allseitig von der homogenen Marksubstanz umgeben.

Da der Muskelfaden durch Zusammentritt der Körpermyoneme entsteht, so lässt sich a priori vermuthen, dass er eine fibrilläre Structur besitzen wird. Bei den meisten Formen hat es den Anschein, als wenn sich die Fibrillen im Faden selbst nicht mehr erhielten, sondern zu einer homogenen Masse zusammenfliessen. Doch dürfte dies nur scheinbar sein, da der dicke Muskelfaden gewisser Zoothamnien sehr deutlich fibrillär erscheint. Voraussichtlich wird sich dies durch Methoden, denen ähnlich, welche Ballowitz zur Entdeckung der fibrillären Structur der Spermatosomengeissel führten, als allgemein herausstellen.

In Bezug auf die Contractionserscheinungen am Vorticellenstiel ist zu bemerken, dass dieselben unter normalen Verhältnissen immer sehr rasch und plötzlich („zuckend“) erfolgen. Gewöhnlich ergreift die Contraction den gesammten Stiel, der sich dabei zu einer niedrigen und eng gewundenen Schraube (Helicoide) zusammenzieht, deren Windungen sich meist dicht berühren. Der Thierkörper contrahirt sich gewöhnlich synchronisch mit dem Stiel. Es ist bemerkenswerth, dass sich der Stiel bisweilen nur theilweise contrahirt, und zwar scheint sowohl der obere wie der untere Stieltheil local und ohne Betheiligung des übrigen sich contrahiren zu können (Czermak, Kühne). Viel langsamer rollt sich der zusammengeschnellte Stiel wieder auf; auch dieser Vorgang kann verschieden verlaufen, d. h. bald oben, bald unten beginnen und gelegentlich unvollendet eine Zeit lang persistiren.

Dass in Uebereinstimmung mit der Funktion der Fibrillen des Körperplasmas nur der Stielfaden Sitz der Contractilität ist, wurde zuerst durch Czermaks Untersuchungen (l. c.) sicher festgestellt, während früher vielfach die Stielscheide als das eigentlich Contractile angesehen wurde. Den klarsten Beweis für die Richtigkeit der ersteren Ansicht liefern Vorticellen mit ganz oder theilweise zerstörtem Faden, da eine gänzliche Vernichtung desselben das Contractionsvermögen stets völlig aufhebt, eine theilweise aber nur soweit als die Zerstörung geht. Von Interesse ist in dieser Beziehung auch das Verhalten abgestorbener Stiele. Dieselben sind zunächst stets contrahirt (Todtenstarre), und ebenso bewirken alle Reagenzien, welche den Faden unter Gerinnung tödten (auch Hitze), eine Aufrollung, die so lange andauert, als noch der Faden vorhanden ist. Wird er durch Fäulniss oder Reagenzien zerstört, so streckt sich der Stiel wieder. Diese Erfahrungen beweisen also, dass die Streckung auf der Elasticität der Stielscheide beruht. Engelmann (l. c. p. 438 f.) konnte übrigens bei Zoothamnium Arbuscula direct beobachten, dass die hier gut sichtbaren Fibrillen des Stielmuskels im Momente der Contraction kürzer, dicker und gerade werden; beginnt dann die Erschlaffung, so strecken sie sich sehr rasch wieder und nehmen dabei, wenn die Stielscheide, durch zufällige äussere Widerstände aufgehalten, sich nur langsam wieder streckt, anfangs einen stark geschlängelten Verlauf an. Unzweifelhaft besteht demnach der Stielfaden der Vorticellen aus contractilen Fibrillen. Durch diese letzteren Beobachtungen scheint mir auch, ganz abgesehen von anderen später zu erörternden Gründen, die von Kühne (6) ausgesprochene Vermuthung widerlegt, dass nicht der Faden selbst, sondern die Fadenscheide, welche er dem von ihm „Glia“ genannten Bestandtheil der Muskel-

zellen höherer Thiere vergleicht, das Contractile, der Faden (d. i. die Fibrillen) dagegen ein elastisches Gebilde sei, das mit der Stielscheide zusammen die Streckung bewirke.

Auf Grund der Auffassung des Stielfadens als contractiles Element lässt sich auch die Thatsache der schraubigen Aufrollung und Wiederstreckung des Stieles leicht erklären, wie dies zuerst von Seite Czermaks versucht wurde. Der Stiel der Contractilia ist ein Cylinder mit dünner elastischer Wand, auf deren Innenfläche ein in steilen Schraubenwindungen herabziehender contractiler Faden befestigt ist. Wenn sich aber ein Cylinder längs einer an seiner Oberfläche hinziehenden Schraubenlinie contrahirt, so geht er in die Gestalt einer Schraube über.

Die Erfahrungen über künstliche Reizung des Stielmuskels der Vorticellen sind bisher äusserst spärlich. Kühne (7) sah Vorticellen-Bäumchen bei tetanisirender Reizung mit Inductionsströmen plötzlich zusammenzucken; sämmtliche Stiele blieben dann während der Dauer der Reizung contrahirt, und nur wenn die Ströme längere Zeit durch das Präparat gingen, rollten sich die Fäden auch während des Tetanisirens wieder auseinander, und die Thiere zuckten nur von Zeit zu Zeit ein wenig zusammen, konnten aber wieder ganz an ihren Anheftungspunkt mit der Glocke herangezogen werden, wenn die Reizung etwas verstärkt wurde. In ähnlicher Weise reagirten auch isolirte kopflose Stiele. Auch durch chemische Reizmittel (HCl 1 %, $NH_3$) lassen sich Vorticellen-Stiele zur Contraction bringen (Kühne l. c. p. 828). In einem wässrigen Aufguss von Veratrin ziehen sich die Stiele langsam zusammen und werden exquisit starr, wobei der innere Muskelfaden stärker lichtbrechend und in Folge dessen viel deutlicher wird. Wässrige (höchst verdünnte) Strychnin-Lösungen tödten die Vorticellen ebenfalls, aber unter ganz anderen Erscheinungen. Die Thiere verlieren ihre Erregbarkeit und liegen gerade gestreckt, aber mit fortdauernder Wimperbewegung ruhig da. In diesem Zustande bewirken auch die stärksten Inductionsschläge keine Bewegung mehr. Curare zeigt sich auch in stärksten Lösungen gänzlich wirkungslos (Kühne l. c.).

Einer genaueren Untersuchung bedarf auch noch die Leitung der Erregung im Stielmuskel. Dass unter normalen Verhältnissen die spontane Erregung sowohl wie die auf äussere Reize erfolgende Contraction vom Körper der Vorticellen ausgeht, kann wohl nicht bezweifelt werden. Direct lässt sich allerdings in Folge der grossen Schnelligkeit der Verkürzung des Muskelfadens nicht sehen, wo der Process seinen Anfang nimmt, der gleichmässig in allen Punkten zugleich einzutreten scheint. Dies ist selbst dann der Fall, wenn bei den verzweigten Colonien von Zoothamnium oder Carchesium durch mechanischen Reiz eines Individuums die ganze Colonie zurückschnellt. Bei Zoothamnium kann es sich um eine directe Reizleitung handeln, da alle Individuen unter einander durch die Stielmyoïde in reizleitender Verbindung stehen; bei Carchesium jedoch, wo dies nicht der Fall ist, wirkt offenbar nur die Erschütterung, die sich von jedem zuckenden Individuum auf die benachbarten überträgt als Reiz (Verworn 4). Um die Erscheinungen des Zusammenzuckens nicht nur der Vorticellen, sondern aller mit Myoïden ausgestatteten Ciliaten zu erklären, muss man nothwendig annehmen, dass von jeder Stelle des Körperplasmas aus die Erregung auf

sämmtliche demselben eingelagerte oder mit ihm in directem Zusammenhang stehende Muskelfibrillen übertragen werden kann; und zwar muss die Leitungsgeschwindigkeit der Erregung eine sehr beträchtliche sein, unter allen Umständen viel schneller als bei den **Rhizopoden.** Denn reizt man z. B. ein Spirostomum, einen Stentor, die sich ihrer langestreckten Form wegen nächst den Vorticellen am besten zu solchen Versuchen eignen, nur local an einem Ende, so tritt sofort ohne merkliches Latenzstadium Contraction des ganzen Körpers ein, ohne dass man die zweifellos vorhandene zeitliche Differenz in der Contraction des vorderen und hinteren Endes bemerken könnte (Verworn).

## Die Muskeln der Metazoën.

Nicht nur bei einzelligen Thieren, sondern auch bei Metazoën sehen wir typische „Muskeln" immer zunächst in Form von Fibrillen oder Fibrillenbündeln im Protoplasma gewisser Zellen auftreten, wobei in Bezug auf das Massenverhältniss und die relative Lage und Anordnung der contractilen Fibrillen und des Bildungsplasmas („Sarkoplasma"), dessen Differenzirungsproducte jene darstellen, eine ausserordentliche Mannigfaltigkeit in der Thierreihe herrscht. Da es zum Verständniss des Baues und der Functionen der hochdifferenzirten Muskeln ebenso wichtig erscheint, ihre phylogenetische Entwicklung, wie ihre ontogenetische Ausbildung zu berücksichtigen, so sollen im Folgenden in Bezug auf den ersteren Punkt einige besonders instructive Beispiele näher erörtert werden.

In einfachster Form treten uns Muskelzellen (Myoplasten)*) entgegen in den Epithelmuskeln („Neuro-Muskelzellen") niederer Coelenteraten.

So besteht bei Hydra das Ektoderm zum grossen Theil aus grossen stumpf-kegelförmigen Epithelzellen, deren nach innen gerichtete Spitze sich in einen oder mehrere Fortsätze auszieht, die sich dichotomisch verzweigen, und rechtwinklig umbiegend, Fibrillen darstellen, welche parallel der Körperaxe verlaufend, in ihrer Gesammtheit eine subepitheliale contractile Schicht („Muskellamelle") bilden. Auf dem Querschnitt erscheint daher zwischen dem Ektoderm und Entoderm eine schmale Zone, in welcher die querdurchschnittenen Fibrillen als eine Reihe stark lichtbrechender Punkte hervortreten.

Die Zellkörper nehmen also in diesem Falle an der Begrenzung der Körperoberfläche Theil und vermitteln in ähnlicher Weise wie das Plasma des Ciliatenkörpers die Beziehungen zur Aussenwelt, indem sie zur Aufnahme äusserer Eindrücke befähigt, d. h. reizbar sind. Die Erregung wird in beiden Fällen durch das Zellplasma (Sarkoplasma) auf die contractilen Fibrillen übertragen und dürfte sich wohl durch Leitung von Zelle zu Zelle über grössere Gebiete des Körpers verbreiten können (falls Nerven wirklich fehlen sollten).

---

*) Bei den oben erwähnten, als freilebende Einzelzellen zu betrachtenden ciliaten Infusorien kann man unter gleichen Verhältnissen ganz wohl von „Zellenmuskeln" sprechen.

Auch in den grossen vacuolisirten, mit je einer Geissel versehenen Entodermzellen von Hydra finden sich basal gelegene Muskelfibrillen. Aehnliche, aber schon mannigfaltigere Verhältnisse finden wir bei den Actinien.

Durchwegs handelt es sich auch hier um Muskeln epithelialen Ursprungs, um „Epithelmuskelzellen", welche an der äusseren oder inneren Begrenzung des Körpers theilnehmen oder, in die Tiefe gerückt, dort unverkennbar noch ihre Abstammung aus dem Epithel verrathen. Im einfachsten Falle zeigt ein durch das Entoderm geführter Querschnitt, ähnlich wie bei Hydra, unter einer einfachen Lage cylindrischer Epithelzellen, der Grenzlinie zwischen diesen und dem Mesenchym entsprechend, eine einfache Reihe von glänzenden Körnchen (Fig. 2 *a*). Wie Isolationspräparate lehren, handelt es sich wieder um Querschnitte von Muskelfibrillen (Fibrillenbündeln?), welche als das Differenzirungsproduct der Epithelzellen anzusehen sind. Je nach dem Contractionszustand der Leibeswand erhält man bald kubische, bald cylindrische, bald fadenförmige Zellkörper, die an ihren freien Enden entweder Flimmerhaare oder eine einzige Geissel tragen, während an ihrer etwas verbreiterten Basis Muskelfibrillen ausgeschieden sind (Fig. 2 *b*). Aus dieser ursprünglichsten Form lassen sich leicht die von Hertwig (9) als „intraepitheliale" Muskeln bezeichneten Formen ableiten, bei welchen die spindelförmigen Zellkörper sich nur noch theilweise zwischen die eigentlichen Epithelzellen einschieben, an der Oberflächenbegrenzung selbst aber keinen Antheil mehr nehmen. An diese Formen schliessen sich unmittelbar die „subepithelialen" Muskeln an, welche lange, schmale Bänder (Fibrillenbündel) darstellen, die auf ihrer, dem Epithel zugewendeten Seite nur mehr eine dünne Lage von Bildungsplasma besitzen.

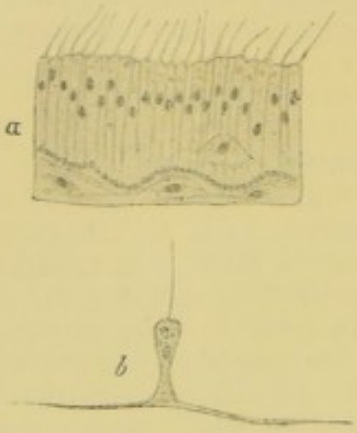



Fig. 2. *a* Querschnitt durch die Muskulatur eines Septums von Sagartia parasitica senkrecht auf die Längsaxe der basalen Fibrillen. *b* Epithelmuskelzelle (isolirt) von einer Actinie. (Nach Hertwig.)

Es kann nicht fraglich sein, dass hier die kernführende Plasmamasse dem Körper einer echten Epithelmuskelzelle entspricht.

Lediglich durch die Anordnung von den zuletzt erwähnten Muskeln verschieden sind die gänzlich vom Mesenchym umschlossenen Bündel von Muskelfibrillen, welche einer der Zahl der letzteren entsprechenden Vielheit von Myoplasten ihre Entstehung verdanken. Die einzelnen Elemente sind auch hier Fasern (Fibrillen) mit Plasma und Kern; sie liegen aber nicht einzeln neben einander, sondern sind zu Gruppen vereinigt, deren Peripherie von den contractilen Fibrillen, deren Axe von den zugehörigen Kernen und Plasma erfüllt wird (9).

Zwischen dieser und der ursprünglichen, flächenhaften Anordnung der Muskelfibrillen giebt es alle nur denkbaren Uebergänge, die durch Faltung der Muskellamelle vermittelt werden, deren Bedeutung offenbar in einer Vermehrung der Muskelmasse bei gleichbleibender

Körperoberfläche zu suchen ist. So lange die Faltenbildung der Muskellamelle nicht eine übermässige ist, werden die nach der freien Oberfläche zu entstehenden Berge und Thäler durch die verschiedene Länge der Epithelzellen ausgeglichen. Ebenso dringt von innen her das stützende Mesenchym in alle Falten ein. Wie schon erwähnt, kann die Einfaltung sehr verschiedene Grade erreichen. Oft kommt es zur Bildung von „Muskelblättern", die senkrecht zur Körperoberfläche gestellt, wie die Blätter eines Buches neben einander gelagert sind (Fig. 3). Jedes Blatt enthält eine dünne Stützlamelle vom Mesenchym, die beiderseits mit Muskelzellen besetzt ist. Es ist leicht ersichtlich, wie durch einen solchen noch einen Schritt weiter gehenden Einfaltungs- und Abschnürungsprocess jene gänzlich vom Mesenchym umhüllten cylindrischen Muskelbündel entstehen, welche bereits oben erwähnt wurden.

Fig. 3. Querschnitt durch die Muskulatur der Körperwand von Cerianthus membranaceus. (Nach Hertwig.)

Ganz analogen Verhältnissen, wie bei den Actinien, begegnen wir auch bei den Medusen, deren oft quergestreifte Muskelfibrillen überall basal gelegene Differenzirungen ektodermaler Epithelzellen darstellen, welche letztere in vielen Fällen noch an der Oberflächenbegrenzung des Körpers theinehmen.

Bau und Entwicklungsverhältnisse der Muskeln, welche mit den bei Cnidariern geschilderten vielfach Aehnlichkeit besitzen, finden sich dann vor Allem bei vielen Würmern (Annulaten), wo in den einfachsten Fällen der epitheliale oder wenigstens epitheloïde Charakter der Muskeln noch unmittelbar hervortritt. Oft bestehen hier die Längsmuskelfasern aus einkernigen, langgestreckten Zellen, die nach Art eines einschichtigen Epithels angeordnet sind. Jede Muskelzelle lässt isolirt oder im Querschnitt zwei deutlich von einander gesonderte Substanzen erkennen, einen nach innen gekehrten plasmatischen Theil und die nach aussen liegende contractile Substanz, welche sich wieder als aus zahlreichen, glatten Fibrillen zusammengesetzt erweist, die parallel der Längsaxe der Zelle verlaufen und, wie Querschnitte zeigen, in Form von nebeneinander liegenden Platten angeordnet sind, wodurch die contractile Schicht zart radiär gestreift erscheint. Jeder einzelne Streifen entspricht einer Reihe hinter einander liegender Fibrillen von punktförmigem Querschnitt (Fig. 4 *B*).

Sehr wechselnd gestaltet sich bei verschiedenen Wurmmuskeln die gegenseitige Anordnung der contractilen Schicht und des Bildungsplasmas (Sarkoplasma). Im einfachsten Falle bildet jene eine ebene Platte, welcher das kernführende Plasma wie eine Kappe aufsitzt (Fig. 4 *B*). Es entspricht dieses Verhalten, wobei die Fibrillen der Längsmuskeln in ihrer Gesammtheit einen unter der Hypodermis gelegenen Cylindermantel bilden, offenbar der einfachen, ebenen, nicht gefalteten Muskellamelle vieler Cnidarier. Hier wie dort macht sich dann bei weiterer Massenzunahme der contractilen Substanz eine Faltenbildung und zwar bei den Nematodenmuskeln an jeder einzelnen Zelle bemerkbar, indem sich die ursprünglich ebene flache Fibrillenschichte zu einer Rinne einkrümmt, deren nach dem Coelom geöffnete Höhlung von dem Bildungsplasma erfüllt wird. So lassen sich nach

Rhode (8) besonders schön in der Längsmuskelschichte von Branchiobdella parasitica alle Uebergangsformen zwischen dem schon

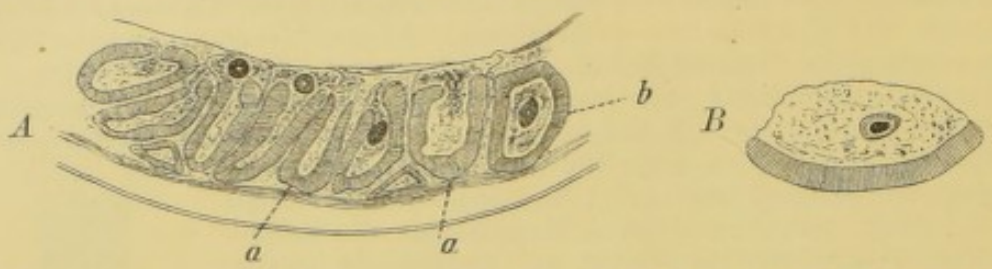



Fig. 4. *A* Branchiobdella parasidica; Querschnitt durch die Muskulatur der Körperwand. *a* coelomyare, *b* holomyare Muskelzellen. *B* Querschnitt einer platymyaren Muskelzelle von Ascaris lumbricoides. (Nach Rhode.)

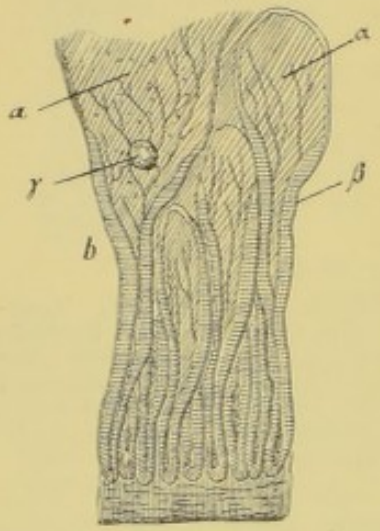



Fig. 5 *A*.

Fig. 5. *A* Querschnitt eines Theiles der Muskelschichte von Ascaris lumbricoides; *α* blasig sich vorwölbendes Sarkoplasma, *β* contractile Substanz, *γ* Zellkern. (Nach R. Leukart.) — *B* Isolirte Muskelzelle einer Ascaride des Aales. (Nach Hertwig.)

Fig. 5 *B*.

geschilderten „platymyaren" Zustand der Muskelzellen, wobei die contractile Fibrillenschichte eine ebene Platte bildet und dem „coelomyaren" mit rinnenförmiger Fibrillenschichte finden. (Fig. 4 *A a*.)

Von diesen letzteren bis zu völlig geschlossenen, röhrenförmigen Muskelzellen, bei welchen das Bildungsplasma einen axialen, von den contractilen Fibrillen allseitig umhüllten Strang bildet, ist wieder nur ein kleiner Schritt.

Unter den coelomyaren Muskelzellen beanspruchen die Längsfasern des Hautmuskelschlauches der Ascariden besonderes Interesse. Hier ist der Process der Umwallung des Sarkoplasmas von Seite der contractilen Substanz an den Enden vieler Muskelzellen bereits vollzogen, während in der Mitte das (von einem Sarkolemm umhüllte) Bildungsplasma mit dem Kern bruchsackförmig sich vorwölbt und im Vergleich zur Fibrillenschichte oft riesige Dimensionen erreicht (Fig. 5 *A*, *B*). Legt man durch die Mitte einer solchen Zelle einen Querschnitt, so bildet die contractile Substanz eine hufeisenförmige Figur, aus deren Innerem das Sarkoplasma hervorquillt; Querschnitte unweit der Enden der

Faser zeigen dagegen nur einen Ring aus contractiler Substanz, der einen spaltförmigen, mit Plasma erfüllten Raum umschliesst. In manchen Fällen ist die Aehnlichkeit in der Anordnung der Fibrillen auf dem Querschnitt der Längsmuskelschichte der Würmer und der gefalteten Muskellamelle gewisser Cnidarier ausserordentlich auffallend.

Die Muskelzellen der meisten übrigen Würmer stimmen in Bezug auf ihren feineren Bau mit den eben geschilderten Formen überein und zeigen entweder platymyaren, coelomyaren oder am häufigsten röhrenförmigen Typus. Unterschiede machen sich nur hinsichtlich der Grösse und Anordnung der einzelnen Muskelelemente, sowie in Bezug auf die relative Massenentwicklung des Sarkoplasmas und der contractilen Substanz geltend. Der fibrilläre Bau der Letzteren ist nicht in allen Fällen leicht zu erkennen, scheint aber, wie insbesondere die Untersuchungen von Rhode (l. c.) über die Muskulatur der Chaetopoden gezeigt haben, ganz allgemein verbreitet zu sein. Die einzelnen Primitivfibrillen werden von dem Bildungsplasma der Muskelzelle nur selten in einfacher Schichte, sondern meist in grosser Zahl ausgeschieden und liegen dann zu Platten angeordnet, welche, wie schon erwähnt wurde, die contractile Schichte auf dem Querschnitt radiär gestreift erscheinen lassen.

Während auf einer höheren Stufe der Entwicklung der feinere Bau der einzelnen Muskelzelle bei den Annulaten keine wesentliche Veränderung erleidet, herrscht andererseits eine grosse Mannigfaltigkeit in Bezug auf die Anordnung der Muskelelemente zu Bündeln und Strängen. Durchwegs finden wir auch hier wieder das Princip der Oberflächenvergrösserung durch Faltenbildung vertreten, und wie bei der einzelnen Muskelzelle durch Einkrümmung der ursprünglich ebenen Fibrillenplatte zu grösserer Massenentwicklung der contractilen Substanz Raum geschaffen wird, so sehen wir den gleichen Process sich wiederholen bei der Gruppirung einer Vielheit von Muskelzellen in der Längsmuskelschichte zahlreicher Annulaten. So zerfällt dieselbe bei Lumbricus agricola durch secundäre Einfaltung in Bündel, welche so zu sagen im Groben den Bau der coelomyaren Muskelzellen wiederholen. Wie hier die Gesammtheit der Fibrillen, so umschliesst bei den Längsmuskelbündeln von Lumbricus die Gesammtheit der Muskelzellen einen centralen Hohlraum, so dass, da die einzelnen Falten durch bindegewebige Scheidewände von einander getrennt sind, gesonderte Muskelstränge („Muskelkästchen") entstehen. Bei anderen Lumbriciden ist die Anordnung der Muskelzellen innerhalb eines „Kästchens" eine noch viel regelmässigere, indem dieselben in einfacher Schichte den centralen Spaltraum umgeben, wodurch der Querschnitt federförmig erscheint. Die dem Federschaft entsprechende Axe ist beiderseits besetzt von den schief gestellten Querschnitten der Myoplasten, welche die einander zugekehrten Flächen je zweier Kästchen bedecken (Fig. 6). Im Gegensatze hierzu bilden die Längsmuskelfasern bei Lumbricus olidus und vielen Oligochneten eine regellos geschichtete oder durch bindegewebige Septen in kleinere Gruppen getheilte Masse, wie dies auch bei den Hirudineen der Fall ist. Der ursprüngliche, epitheliale Charakter der Längsmuskeln erscheint daher in diesen und anderen Fällen nicht mehr deutlich in der Anordnung der einzelnen Elemente ausgeprägt; im Uebrigen stimmt der Bau der einzelnen Zelle in allen Fällen überein. Stets lässt sich eine contractile, fibrillär gebaute

Rindenschichte und eine ganz oder theilweise von jener umschlossene Marksubstanz (Sarkoplasma) unterscheiden. Der meist in Einzahl vorhandene Kern liegt entweder seitlich an der Kante oder Fläche der einzelnen Faser oder (wie besonders bei den Hirudineen) im Innern des centralen Plasmaraumes.

Wie bei den Cnidariern die Faltenbildung der Muskellamelle eine oft ganz ungemeine Entwicklung erreicht und sehr complicirte Querschnittsbilder bedingt, so ist dasselbe auch bei vielen Annulaten der Fall, und es zeigen insbesondere manche Polychaeten bei geringer Grösse der einzelnen platt bandförmigen Muskelzellen eine ausserordentlich verwickelte Anordnung derselben, so dass der Querschnitt der Längsmuskelschicht nicht selten geradezu ein dendritisches Aussehen gewinnt (Fig. 7).

Fig. 6. Querschnitt durch die Körpermuskulatur von Lumbricus maximus. (Nach Rhode.)

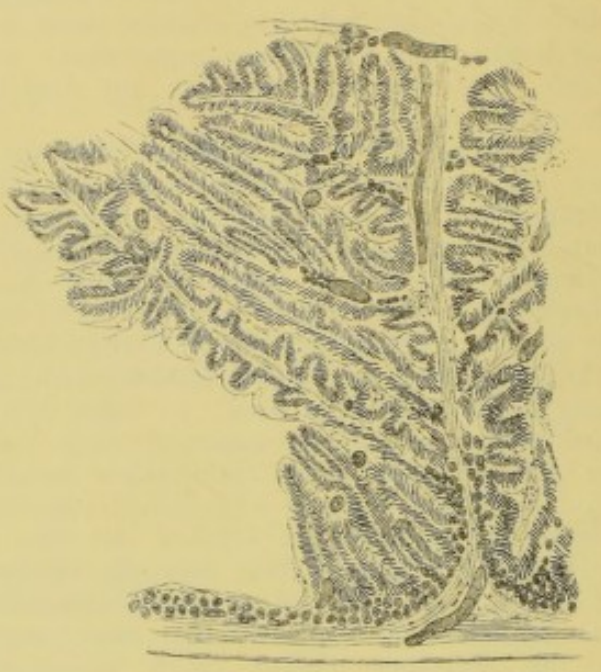


Fig. 7. Querschnitt der Körpermuskulatur von Protula protensa. (Nach Rhode.)

Als ein in mehrfacher Hinsicht besonders bemerkenswerthes Beispiel von Muskelzellen wirbelloser Thiere sollen hier noch die Muskelfasern der Cephalopoden genannt werden, deren eigenthümlicher Bau in neuester Zeit von Ballowitz eingehend untersucht wurde (10).

Isolirt stellen die Elemente der Cephalopodenmuskeln 1—2 mm lange schmale, etwas platte Spindelfasern dar, in deren Mitte ein länglich ovaler Kern liegt. Stets lässt sich bei stärkerer Vergrösserung leicht wieder die rings geschlossene Rindensubstanz und ein axialer Sarkoplasmastrang nachweisen. Die erstere zeigt eine sehr zierliche Structur, indem bei hoher wie bei tiefer Einstellung je ein System paralleler und in entgegengesetzter Richtung schräg verlaufender Linien erscheint, welche, wie eine mittlere Einstellung zeigt, direct in einander übergehen (Fig. 8). Dass es sich hier um den optischen

Ausdruck von Fasern handelt, welche „in continuirlichen Spiraltouren in der Rinde um die Marksubstanz herumlaufen", ergiebt sich besonders aus der Untersuchung theilweise zerrissener Muskelzellen. Je nach dem Contractionszustande ist die Steilheit der Windungen eine sehr wechselnde. Bei sehr flachen Muskelzellen scheinen beide Streifensysteme fast in derselben Ebene zu liegen, und es entsteht so das Bild der „doppelschräggestreiften" Muskelfasern, wie sie zuerst von Schwalbe (11) bei mehreren Evertebraten beschrieben wurden.

Schwalbe deutete diese Bilder in der Weise, dass er eine Zusammensetzung der Fasern aus rhombischen „Fleischtheilchen" annahm, während später Engelmann (12) die fibrilläre Structur

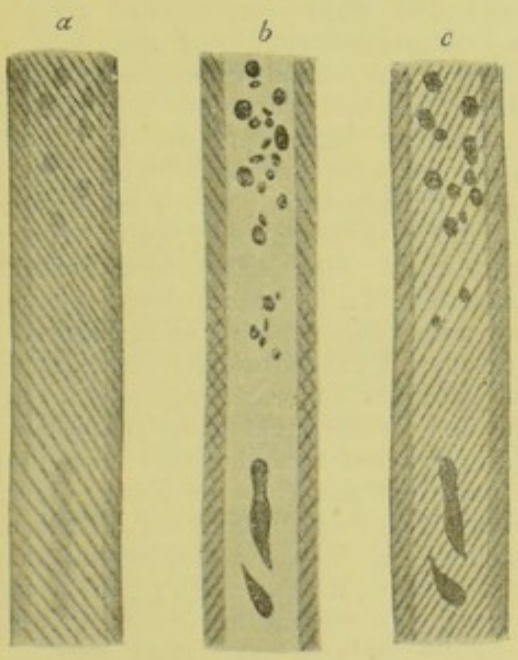



Fig. 8. Segment einer isolirten Muskelzelle von Sepiola Rondeletii bei hoher (*a*), mittlerer (*b*) und tiefer (*c*) Einstellung. (Nach Ballowitz.)

Fig. 9. Querschnitte durch Muskelzellen aus dem Mantel von Eledone moschata. (Nach Ballowitz.)

nachwies und annahm, dass „jede doppelschräggestreifte Faser aus zwei Systemen von Fibrillen besteht, welche in zur Faseroberfläche parallelen, concentrischen Lagen entgegengesetzt gewundene Schraubenlinien um die Faseraxe beschreiben." Weitere Aufschlüsse über den feineren Bau dieser Muskelzellen geben Querschnitte, die zunächst erkennen lassen, dass das Verhältniss zwischen Rinden- und Marksubstanz bei verschiedenen Elementen eines und desselben Schnittes ein ausserordentlich wechselndes ist. „Die Rinde kann schmal sein und dann einen grösseren axialen Hohlraum umschliessen; andere oft unmittelbar daneben liegende Querschnitte zeigen einen breiten Ring mit engem centralen Lumen" (verschiedene Contractionszustände). Fast bei allen Muskelzellen macht sich, besonders an gefärbten Querschnitten, eine radiäre Streifung der Rindensubstanz ganz ähnlicher Art bemerkbar, wie sie bereits oben an den Muskelzellen der Nematoden und Annulaten geschildert und als Ausdruck fibrillärer Structur gedeutet

wurde (Fig. 9). Dunkle und helle Querlinien wechseln in regelmässigster Weise ab, und es lässt sich nun leicht zeigen, dass die ersteren den Querschnitten durch die Spiralfasern entsprechen, welche demzufolge eine platt bandförmige Gestalt haben müssen, während die ungefärbten Radien eine Zwischensubstanz darstellen. Es ergiebt sich dies unter Anderem aus dem Umstande, dass sich bei Einstellung auf einen dickeren Querschnitt einer Muskelfaser „die dunklen Linien alle gleichzeitig in derselben Richtung gleich den Speichen eines Rades verschieben", wenn man den Tubus des Mikroskopes allmählich senkt. Es bilden demnach die Spiralfasern der Rinde platte Bänder, welche in einfacher Lage die ganze Dicke der Rinde durchsetzen. Wie man ohne Weiteres sieht, entsprechen diese Spirallamellen den radiären „Fibrillenplatten" der oben beschriebenen Muskelformen und zeigen demgemäss auch noch eine weitere Zusammensetzung aus ganz homogenen, feinen Fibrillen, den eigentlichen Elementarbestandtheilen der Rinde. Von grossem Interesse, besonders mit Rücksicht auf später noch zu erwähnende Thatsachen, ist das Verhalten der in Rede stehenden Muskelfasern gegen Goldchlorid. Es färbt sich dabei unter gewissen Umständen nur das axiale Sarkoplasma, sowie die durch andere Farbstoffe nicht tingirbare, die Windungen der Spirallamelle von einander trennende Zwischensubstanz. Jene selbst bleibt völlig ungefärbt. Wie aus den noch folgenden Mittheilungen hervorgehen wird, handelt es sich dabei um eine ganz allgemein bei allen Muskeln nachweisbare Reaction der plasmatischen Grundsubstanz (des Sarkoplasmas) einerseits, der contractilen Fibrillen andererseits, welche ein werthvolles Mittel für das Studium der Vertheilung beider innerhalb einer Faser an die Hand giebt. Man wird auf Grund dieser Reaction nicht fehlgehen, wenn man die natürlich ebenfalls in Form einer Spirallamelle angeordnete interfibrilläre Zwischensubstanz als identisch mit dem axialen Sarkoplasma bezeichnet, so dass die Rindensubstanz wohl auch in anderen Fällen nebst den contractilen Fibrillen noch Bildungsplasma enthalten dürfte, worauf ja die radiäre Streifung am Querschnitt unmittelbar hinweist. Leider fehlt es aber noch sehr an ausgedehnteren, vergleichenden und mit den neueren Hülfsmitteln angestellten Untersuchungen über den feineren Bau der Evertebratenmuskeln.

In seiner Abhandlung über protoplasmaarme und protoplasmareiche Muskelfasern theilt Knoll (13) zahlreiche Beobachtungen mit, welche sich allerdings weniger auf den feineren Bau der Rindensubstanz als auf das Verhältniss zwischen Sarkoplasma und contractiler Substanz sowohl der Muskeln von Wirbellosen wie auch von Wirbelthieren beziehen. Es lässt sich aus denselben unschwer erkennen, dass ein ähnlicher Bau, wie er eben von den Cephalopodenmuskeln geschildert wurde, auch den Muskelzellen der Lamellibranchier und Gastropoden in sehr vielen Fällen zukommt, wie dies ja auch aus Angaben früherer Forscher (H. Fol. 14) gefolgert werden durfte. Von besonderem Interesse erscheint das Vorkommen doppelschräggestreifter (in manchen Fällen auch quergestreifter) Muskelzellen im Schliessmuskel der Lamellibranchier. Hier hatte bereits vor Ballowitz Fol eine ganz analoge Auffassung der betreffenden Structurverhältnisse geltend gemacht, indem er die contractile Hülle der Spindelzellen als aus Fibrillen bestehend beschrieb, welche um die plasmatische Axe spiralig verlaufen. Das Bild der quadratischen oder

rhombischen Feldchen, welches Schwalbe zuerst beschrieb, führt Fol wie Ballowitz einfach auf die Kreuzung der beiden Hälften der Spiraltouren und zwar der oberhalb und unterhalb der Axe gelegenen zurück. Auch Rhode (l. c.) vertritt die gleiche Anschauung hinsichtlich der doppelschräggestreiften Muskelzellen mancher Würmer (Arenicola, Nephthys). In sehr vielen Fällen lässt der Schliessmuskel der Muscheln auf dem Durchschnitt schon makroskopisch zwei deutlich durch ihre Färbung und ihr sonstiges Aussehen von einander gesonderte Theile erkennen, deren einer meist weisslich, sehnenartig, der andere glasig durchscheinend, grau oder gelblich erscheint. Die spindelförmigen Muskelzellen des ersteren zeigen meist eine sehr ausgeprägte Längsstreifung als Ausdruck fibrillärer Structur, während die gestreckteren platten Fasern des grauen Antheiles sehr häufig doppelschräggestreift sind (Ostrea, Anodonta etc.) und in manchen Fällen sogar eine sehr deutliche Querstreifung erkennen lassen (Lima, Pecten). Wie später gezeigt werden soll, hängen diese Unterschiede der Structur mit Verschiedenheiten der Function eng zusammen, und es darf wenigstens für Pecten und Lima als sichergestellt betrachtet werden, dass die raschen klappenden Bewegungen, welche diese Thiere auszuführen im Stande sind, durch den quergestreiften Antheil des Schliessmuskels bewerkstelligt werden, während die glatten Fasern die dauernde, anhaltende Schliessung vermitteln. Die Beziehung der Querstreifung der Muskelfibrillen zur Raschheit der auszuführenden Bewegung zeigt sich auch schon bei den Epithelmuskeln der Cnidarier, wo, wie erwähnt, die verhältnissmässig raschen Schwimmbewegungen der Medusen durch quergestreifte Fibrillen vermittelt werden. Von dem gleichen Gesichtspunkte aus erklärt sich dann auch die fast ausnahmslos vorhandene Querstreifung der Muskelzellen des Herzens und des Kauapparates der Mollusken, die sich im Uebrigen hinsichtlich des feineren Baues der einzelnen Elemente den bereits geschilderten Muskelzellformen unmittelbar anschliessen. Immer handelt es sich um spindelförmige, oft verzweigte, geflechtbildende Faserzellen, welche, wie besonders Querschnitte zeigen, meist sehr reich an axial gelegenem Sarkoplasma sind, das von der schmalen fibrillären Rindenschichte in der Regel vollkommen, bisweilen aber auch nur theilweise umschlossen

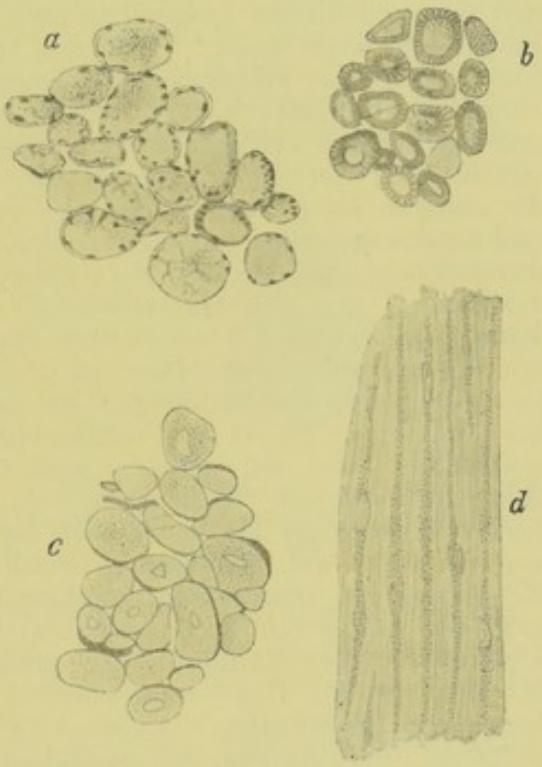



Fig. 10. Querschnitte durch Muskelzellen von Mollusken. (Nach Knoll.) *a* Herz von Aplysia punctata; *b* Herz von Aplysia limacina; *c* Buccalmasse von Carinaria; *d* Längsansicht von Muskelzellen aus der Buccalmasse von Aplysia punctata.

wird; diese letztere zeigt am Querschnitt wieder sehr häufig eine deutliche radiäre Streifung als Ausdruck einer regelmässigen Abwechslung von Schichten fibrillärer Substanz und Sarkoplasma. Bisweilen umgeben die Fibrillen-(bündel?) nur wie ein einfacher Kranz von Punkten den Plasmakörper der Zelle (Fig. 10, *a*); in anderen Fällen wieder scheint die Rindenschichte einer zusammenhängenden Lage contractiler Substanz zu entsprechen (Fig. 10, *c*).

Wie eine auch nur oberflächliche Vergleichung von Querschnitten durch die Herz- oder Kaumuskulatur einerseits, den Schliess- beziehungsweise Fussmuskel der Lamellibranchier und Gastropoden andererseits zeigt, gestaltet sich das Massenverhältniss zwischen dem Sarkoplasma und den von diesem ausgeschiedenen contractilen Fibrillen in beiden Fällen sehr verschieden. Während bei den Zellen des Schliess- und Fussmuskels das Bildungsplasma gegenüber der contractilen Substanz vergleichsweise sehr in den Hintergrund tritt, überwiegt dasselbe umgekehrt bei den Herz- und Kaumuskeln sehr beträchtlich. Man kann mit Knoll, der diese Unterschiede zuerst systematisch untersuchte, die ersteren als plasmaarme (helle) den plasmareichen Herz- und Kaumuskelzellen gegenüberstellen, welche deshalb auch viel weniger durchsichtig, „trüb" erscheinen. Fragen wir, ob auch diesem Structurverhältniss, wie der Querstreifung eine functionelle Bedeutung zukommt, so kann die Antwort nach den vergleichenden Untersuchungen von Knoll nicht zweifelhaft sein, besonders wenn man später noch zu erwähnende Beobachtungen an den Muskeln höherer Thiere mit berücksichtigt. Es ist von vornherein klar, dass die Herz- und Buccalmuskulatur eine viel grössere und vor Allem eine viel anhaltendere Arbeitsleistung zu vollbringen hat, als der nur zeitweise thätige Schliessmuskel der Muscheln oder die Fussmuskulatur der Schnecken, und da nun, wie noch gezeigt werden soll, das Bildungsplasma zur Ernährung der contractilen Substanz in nächster Beziehung steht, so erscheint das erwähnte Verhalten leicht begreiflich. Eine wesentliche Unterstützung erhält diese Anschauung durch die Thatsache, dass die Muskeln des zur Flosse umgestalteten und in fortdauernder Bewegung begriffenen Fusstheiles von Carinaria sowohl hinsichtlich der Querstreifung der Fibrillen wie bezüglich des grossen Sarkoplasmareichthumes dem Typus der trüben, plasmareichen Muskelzellen entsprechen, welcher für die Buccal- und Herzmuskeln der Mollusken charakteristisch ist. Hand in Hand mit dem grösseren Sarkoplasmareichthum geht oft eine mehr oder weniger ausgeprägte Färbung der betreffenden Muskelelemente. So erscheint der Herzmuskel wie auch die Kaumuskeln vieler Mollusken gelblich, röthlich oder selbst tiefroth gefärbt.

Ein besonders interessantes Beispiel plasmareicher Muskelzellen bieten unter den Wirbellosen nach den Untersuchungen von Knoll die dünnen Muskelbänder des Mantels der Salpen (S. maxima, africana, Pelesii). Die quergestreiften, cylindrischen Fasern sind sehr lang und an den Enden kegelförmig zugespitzt. Sie lassen sich der Länge nach sehr leicht in feinere Bündel und Fibrillen spalten, was durch das ausserordentlich reichlich vorhandene, die Fibrillenkomplexe trennende Sarkoplasma bedingt wird, welches, wie Querschnitte zeigen, nicht nur in der Axe jeder Faser eine mächtige Ansammlung bildet, sondern sich auch in breiten, radiären Zügen nach der Peripherie erstreckt und so die contractile, deutlich fibrilläre Rindenschichte in

einzelne Blätter sondert (Fig. 11). Es wiederholt sich hier gewissermaassen im Groben dasselbe Structurverhältniss wie bei der nur sehr viel feiner radiär gestreiften Rindenzone der Muskelzellen vieler Würmer und Mollusken. Ein sehr wesentlicher Unterschied zeigt sich aber darin, dass hier die contractile Substanz nicht wie in allen bisher besprochenen Fällen ausschliesslich an der Peripherie der Bildungszelle zur Ausscheidung gelangt, sondern auch innerhalb des centralen Sarkoplasma in Form von grösseren und kleineren Bündeln („Muskelsäulchen"). Es bilden in Folge dessen, wie Knoll richtig hervorhebt, die Salpenmuskeln gewissermaassen einen Uebergang zu gewissen Arthropoden und Wirbelthiermuskeln, bei welchen ähnliche Structurverhältnisse vorkommen. So zeigen beispielsweise Querschnitte durch die Herzmuskulatur von Crustaceen in Bezug auf die Anordnung des Sarkoplasmas und der contractilen Substanz oft eine unverkennbare Aehnlichkeit mit den eben beschriebenen Salpenmuskeln; nur ist das Sarkoplasma womöglich noch reichlicher entwickelt und

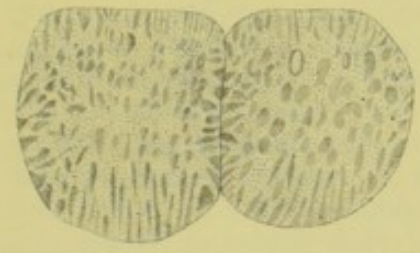


Fig. 11. Querschnitte durch zwei Muskelzellen von Salpa Pelesii. (Nach Knoll.)

Fig. 12. Querschnitt durch eine Muskelzelle aus dem Herzen vom Hummer. (Nach Knoll.)

liegen alle „Muskelsäulchen" im Innern der Bildungszelle (Fig. 12). Der ungewöhnliche Plasmareichthum erklärt sich in beiden Fällen wieder durch die fortdauernde, angestrengte Arbeitsleistung, welcher diese Muskeln genügen müssen.

Aus dem Vorstehenden ergiebt sich mit völliger Bestimmtheit, dass zwischen den verschiedenen Muskelzellen bei Wirbellosen (von den Muskelfasern der Arthropoden abgesehen) keine sehr durchgreifenden Unterschiede in Bezug auf den Bau bestehen, ein Satz, der, wie die folgenden Mittheilungen zeigen werden, für die Muskeln der Wirbelthiere nicht in gleicher Weise gilt, indem hier die Muskeln der vegetativen Organe sich in der Regel sehr auffallend, sowohl in Bezug auf die morphologischen wie physiologischen Eigenschaften von den Elementen der animalen Muskeln unterscheiden. Hiermit deckt sich im Allgemeinen die gewöhnliche Eintheilung der Wirbelthiermuskeln in zwei Hauptgruppen, die der glatten und quergestreiften. Die letzteren werden ihrer grösseren Länge wegen gewöhnlich als Muskelfasern im engeren Wortsinne den einkernigen Muskelzellen gegenübergestellt.

Den glatten und quergestreiften einkernigen Muskelzellen der Evertebraten schliessen sich naturgemäss die glatten Muskeln und die quergestreiften Zellen des Herzmuskels der Wirbelthiere an, mit jenen darin übereinstimmend, dass es sich meist um kürzere, fast immer einkernige Elemente von mehr oder weniger deutlich fibrillärer Structur handelt, welche, von der Fläche gesehen, in der Mehrzahl der Fälle gestreckt spindelförmig erscheinen. Was speciell die glatten Muskel-

zellen anlangt, so sind dieselben nicht selten faserartig in die Länge gezogen, ohne dass damit jedoch eine Kernvermehrung verbunden wäre.

Im Querschnitt erscheinen die contractilen Faserzellen entweder rundlich (wenn einzeln verlaufend), oder durch gegenseitige Abplattung der dicht gedrängten Elemente polygonal und nicht selten bandförmig abgeflacht. Der länglich-ovale, oft „stäbchenförmige" Kern liegt stets in der Mitte der Zelle, umgeben von einer etwas reichlicheren Ansammlung von Bildungsplasma. Sofern die bereits erwähnte fibrilläre Structur gut zu erkennen ist, was nicht immer zutrifft, erscheinen die Fibrillen als eine sehr grofse Zahl feiner, der Längsaxe der Zellen parallel verlaufender glatter cylindrischer Fasern, welche, wie besonders Querschnitte zeigen, in eine homogen erscheinende Masse (Sarkoplasma) eingebettet liegen (Fig. 13). Während aber in fast allen bisher betrachteten Fällen (bei Wirbellosen) die Fibrillen nur einen Theil des Querschnittes ausfüllen, das Sarkoplama ringförmig oder segmental umfassend, erscheinen die Fibrillen auf dem Querschnitt der glatten Muskelzellen der Vertebraten in der Regel gleichmässig über die ganze Fläche vertheilt. Es muss als im höchsten Grade wahrscheinlich bezeichnet werden, dass Fibrillen auch in den Fällen vorhanden sind, wo sie bisher nicht dargestellt werden konnten. Bisweilen sind sie aber ausserordentlich deutlich und erscheinen beispielsweise an Fasern des Froschmagens nach Engelmann (12) auf dem Querschnitt bei scharfer Einstellung als kleine kreisrunde Punkte oder Felder, die beim Heben und Senken des Focus nicht verschwinden. Die Zahl der Fibrillen am Querschnitt nimmt nach dem Ende jeder Zelle hin ab, was durch die ungleiche Länge derselben bedingt wird (Engelmann). Da die Fibrillen sehr stark lichtbrechend sind, so lassen sich die Grenzen benachbarter Zellen bisweilen kaum erkennen, so dass stellenweise eine solche Muskelschichte eine einzige ungegliederte Fibrillenmasse zu sein scheint.

Fig. 13. Mittlerer Theil einer isolirten glatten Muskelzelle des Froschmagens (nach Engelmann).

In der Mehrzahl der Fälle kommen glatte Muskelfasern nicht vereinzelt, sondern in der mannigfaltigsten Weise zu Strängen, Bündeln, Häuten oder auch umfangreichen Massen verbunden vor. Oft findet man dünnere und lockere Muskel-Zellenbündel zu einem Muskelnetze mit engeren oder weiteren Maschen vereinigt, indem benachbarte Züge sich durch Aeste mit einander verbinden. Als Beispiel eines solchen schönen und weitmaschigen Netzes kann die Blase der Amphibien dienen. Bei Wirbellosen findet man ähnliche Geflechte einkerniger Muskelzellen beispielsweise im Herzen von Mollusken, in den Saugfüsschen der Echinodermen u. a. a. O.

Als Beispiel des Baues einer aus glatten Muskelzellen bestehenden Haut kann am besten der Darm der Wirbelthiere dienen, wo die Anordnung der Faserzellen in zwei sich rechtwinklig überkreuzende Schichten, die für die meisten Hohlorgane, in deren Wand glatte Muskelfasern eingelagert sind, charakteristisch ist, besonders deutlich

hervortritt. Aehnliche Verhältnisse, d. i. eine Längs- und Ringmuskelschichte, innerhalb deren die Faseraxen senkrecht zu einander stehen, findet man z. B. auch am Ureter und unter den Wirbellosen im Hautmuskelschlauch der Würmer.

Eine Frage, welche physiologisch von grösstem Interesse ist, betrifft die anatomischen Beziehungen benachbarter Muskelzellen zu einander.

Eine Reihe physiologischer Thatsachen schien auf das Vorhandensein einer directen Leitung von Zelle zu Zelle innerhalb gewisser glattmuskeliger Theile hinzuweisen, lange bevor von Seite der Histologen dieser Vermuthung eine begründete Unterlage gegeben wurde. Der Gedanke eines directen, durch Plasmabrücken vermittelten Zusammenhanges benachbarter zelliger Elemente, der ja keineswegs neu ist, hat bekanntlich auf botanischem Gebiete in neuerer Zeit in ausgedehntester Weise Bestätigung gefunden, und auch in der thierischen Histologie sind solche Zellbrücken an gewissen Objecten seit langem bekannt (Stachel- oder Riffzellen im Epithel). Ganz analoge Structurverhältnisse wurden in neuerer Zeit auch an glatten Muskelzellen beschrieben. Auf Querschnitten durch dichtere Anhäufungen derselben scheinen die einzelnen Elemente durch eine homogene Kittsubstanz mit einander verbunden zu sein, die sich ihren Reactionen zufolge ähnlich der Kittsubstanz der Endothelien verhält. Unter Anwendung bestimmter, sehr schonender Härtungsmethoden lässt sich jedoch bei starker Vergrösserung erkennen, dafs die einzelnen Zellen in der Querrichtung mittels zarter protoplasmatischer Brücken zusammenhängen, zwischen denen kleine Intercellularräume übrig bleiben (Fig. 14).

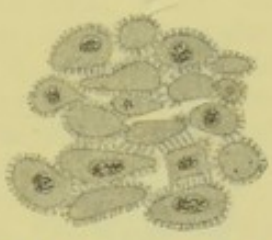


Fig. 14. Querschnitt durch die Blasenmuskulatur der Ratte (Zellbrücken). (Nach C. de Bruyne, Arch. de Biol. par van Beneden. Tom. XII. 1892.)

So häufig eine starke Pigmentirung einkerniger Evertebratenmuskeln vorkommt, so selten findet sich eine ausgeprägtere Färbung bei glatten Muskelzellen der Wirbelthiere. Zu erwähnen wären etwa die lebhaft rothen Muskeln im Muskelmagen vieler Vögel, sowie auf der anderen Seite die dicht mit schwarzbraunen Pigmentkörnchen erfüllten contractilen Faserzellen in der Iris vieler Fische und Amphibien, welchen diese nach Steinach ihre directe Reizbarkeit durch Licht verdankt (15).

Einer besonderen Erwähnung bedürfen gewisse sehr eigenthümliche Bilder, welche man von glatten Muskelfasern erhält, die im Zustande der Contraction fixirt wurden. Es zeigt sich dann oft eine sehr regelmässige Querstreifung, welche offenbar durch Contractionswülste bedingt wird, die in regelmässigen Abständen einander folgen.

Nachdem Heidenhain schon 1861 (16) auf derartige Bilder aufmerksam gemacht hatte, wurde neuerdings auf diese leider nicht genügend untersuchten Verhältnisse von Drasche hingewiesen (17).

Er beobachtete an der contrahirten Muskelhülle der Giftdrüsen des Salamanders eine sehr regelmässige Querstreifung der einzelnen Faserzellen, welche dadurch bedingt war, dass durch die Contraction an der unteren Fläche der Muskeln sehr zierliche Querleistchen, ja grosse, quergestellte Flügel auftreten! Ich selbst habe ähnliche, sehr zierliche Bilder an den Muskelzellen eines Katzendarmes, der in Al-

kohol gehärtet worden war, beobachtet. Mir machten die überaus scharf begrenzten, stark lichtbrechenden Querwülste durchaus den Eindruck von lokalen (fixirten) Contractionswellen, wie solche auch an gewissen quergestreiften Muskeln unter Umständen hervortreten.

Wenn man von den Arthropoden absieht, welchen einkernige Muskelzellen überhaupt gänzlich zu fehlen scheinen, so bildet, wie die oben gegebene Uebersicht lehrt, der Befund echter Querstreifung, d. i. eine Abgliederung jeder einzelnen Fibrille in Schichten von verschiedenem optischen Verhalten bei Muskelzellen eine relativ seltene Ausnahme, auf deren physiologische Bedeutung schon oben hingewiesen wurde.

Die viel häufigere Schrägstreifung steht nach dem bereits hierüber Bemerkten mit der Querstreifung in keinerlei Beziehung, indem hierbei die einzelne Fibrille keine weitere Differenzirung erkennen lässt und nur durch Richtung und Verlauf von dem gewöhnlichen Verhalten abweicht. Den von Knoll(18) neuerdings vertretenen Anschauungen, wonach zwischen Schrägstreifung und echter Querstreifung keine scharfen Grenzen bestehen würden, so dass eine und dieselbe Zelle in verschiedenen Zuständen bald schräg, bald quergestreift erscheinen kann, vermag ich mich zunächst nicht anzuschliessen, glaube vielmehr, dass es sich hierbei theils um verschiedene Contractionszustände benachbarter Fibrillen, theils um Verschiebungen derselben in der Längsrichtung (Verwerfungen) handelt.

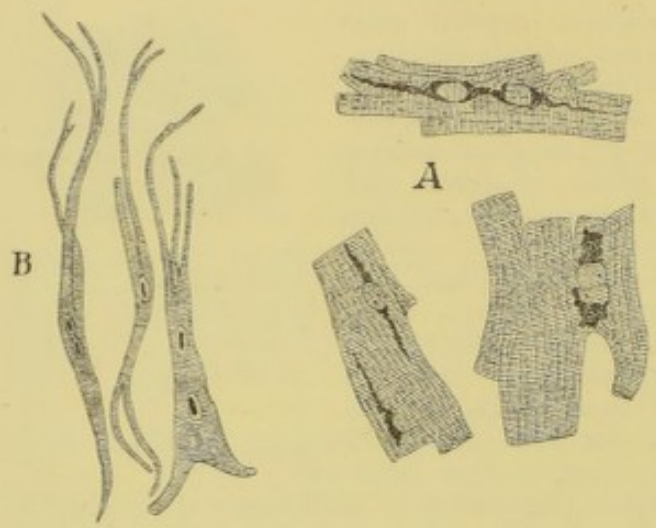



Fig. 15. Isolirte Herzmuskelzellen. *A* vom Menschen, *B* von Rana temporaria. (Nach Schiefferdecker.)

Auch bei den Wirbelthieren kommen im entwickelten Zustande quergestreifte, ein- oder zweikernige Muskelzellen nur ausnahmsweise vor, so insbesondere im Herzmuskel und in einer sehr eigenthümlichen Entwickelung im Endocard der Wiederkäuer, des Pferdes, Schweines und anderer Säugethiere, sowie gewisser Vögel. In Bezug auf die Form stimmen die Elemente des Herzmuskels entweder im Allgemeinen mit den spindelförmigen, glatten Faserzellen überein (Fische, Amphibien), obschon sie vielfach Unregelmässigkeiten (Verzweigung und Ausläufer) zeigen, oder sie bilden ziemlich unregelmässige, cylindrische oder abgeplattete Zellkörper, welche an ihren Enden durch kurze, breite, mit ebenen Flächen aneinanderstossende Fortsätze mit benachbarten Zellelementen zu netzförmig anastomosirenden Balken verbunden sind (Säuger, Vögel, Reptilien) (Fig. 15). In manchen Fällen lassen diese letzteren noch deutlich die sie zusammensetzenden Zellen erkennen (Fische, Amphibien), während dieselben an-

dere Male kaum mehr oder nur schwer zu erkennen sind. Die erwähnten Haupttypen der Herzmuskelzellen sind durch zahlreiche Uebergangsformen mit einander verbunden. Wie in vielen Fällen die glatten Muskelelemente, so bilden auch die Herzmuskelzellen unter einander nicht nur im anatomischen, sondern auch im physiologischen Sinne ein Continuum, indem sie ähnlich wie viele Epithelien und Endothelien durch eine mit $AgNO_3$ sich schwärzende Kittsubstanz mit einander verbunden sind, durch welche hindurch die Leitung des Erregungsvorganges möglich scheint. Ob es sich auch hier um ein ähnliches Anastomosiren benachbarter Zellkörper durch Plasmabrücken handelt, wie bei manchen glatten Muskeln, ist nicht sicher festgestellt.

Sehr bemerkenswerth ist die Gruppirung der quergestreiften Fibrillen innerhalb des Bildungsplasmas (Sarkoplasmas), welches stets sowohl bei Wirbellosen, wie bei Wirbelthieren in reichlicher Menge vorhanden ist, so dass die übrigens membranlosen Herzmuskelzellen zu den ausgeprägt „trüben" Muskeln zu rechnen sind, womit ihre leichte Spaltbarkeit in Fibrillen und Fibrillenbündel im Einklang steht. In Bezug auf das Querschnittbild schliessen sich die Herzmuskelzellen der Fische und Amphibien denen der Cephalopoden und Gastropoden unmittelbar an, indem jede Spindelzelle eine reich entwickelte centrale, den Kern einschliessende Marksubstanz erkennen lässt, welche von der aus quergestreiften, oft in radiären Blättern angeordneten Fibrillen bestehenden Rindensubstanz rings umschlossen wird.

Aehnlich verhält es sich auch bei dem Herzen der Reptilien und Vögel, und erscheint insbesondere die contractile Rinde bei den letzteren oft sehr deutlich radiär gestreift. Auch bei den Säugethieren gehören die Elemente des Herzmuskels, der, wie auch bei den anderen Wirbelthieren, immer tiefroth gefärbt ist, zu den protoplasmareichsten des Körpers. In Bezug auf die Vertheilung von Sarkoplasma und Fibrillen gleichen dieselben sehr den oben beschriebenen Spindelzellen der Salpen, indem die Fibrillenbündel („Muskelsäulchen" Kölliker's) nicht nur eine periphere Rindenzone bilden, sondern auch innerhalb des centralen, kernführenden Axenplasmas zur Entwickelung gelangen (Fig. 16). Das letztere bildet um den etwa in der Mitte der einzelnen Zelle gelegenen Kern in der Regel eine etwas grössere Anhäufung. Die Fibrillenbündel (Muskelsäulchen) zeigen bei verschiedenen Säugethieren eine ziemlich wechselnde Form und Anordnung. Sehr häufig sind auch hier wieder radiär gestellte bandförmige, im Querschnitt streifenförmige Fibrillenbündel, wie solche zwar häufig bei Evertebraten, sowie gewissen Muskeln niederer Wirbelthiere vorkommen, bei Säugethieren aber nur im Herzen gefunden werden (Meerschweinchen, Hund). Oft findet man neben diesen bandförmigen Muskelsäulchen, welche eine im Querschnitt radiär gestreifte blättrige Rindenzone bilden, auch noch prismatische von rundlichem oder polygonalem Querschnitt im Centrum der Muskelzelle

Fig. 16. Querschnitte einiger Muskelzellen des Herzens vom Menschen. (Nach Kölliker.)

(Pferd, Mensch) (Fig. 16). In manchen Fällen endlich (Schwein) kommen überhaupt nur solche vor.

Im Allgemeinen wird man daher sagen müssen, dass mit Rücksicht auf ihre histologische Structur die Herzmuskelzellen eine grosse Aehnlichkeit mit gewissen Muskeln niederer Thiere, bezüglich Entwickelungsstadien quergestreifter, vielkerniger Muskelfasern zeigen und daher in gewissem Sinne einen embryonalen Charakter behalten haben. Dies gilt nicht nur hinsichtlich des so sehr in die Augen fallenden Reichthums an Sarkoplasma, sondern auch in Bezug auf Form und Anordnung der „Muskelsäulchen" und die centrale Lage des Zellkernes.

Mit den quergestreiften einkernigen Muskelzellen der Evertebraten bilden die Elemente des Herzmuskels der Wirbelthiere und besonders der Säuger den Uebergang zu der in anatomischer und physiologischer Beziehung höchststehenden Form der Muskeln, den

## Quergestreiften vielkernigen Muskelfasern,

welche unter den Wirbellosen nur den Arthropoden zukommen, bei den sämmtlichen Wirbelthieren dagegen die Hauptmasse der Muskeln bilden.

Man nahm früher, hauptsächlich gestützt auf die Vielkernigkeit der quergestreiften Muskelfasern, vielfach an, dass dieselben einer verschmolzenen Reihe mehrerer Zellen (einem „Syncytium") entsprechen, doch ist es gegenwärtig als sichergestellt anzusehen, dass jeder quergestreiften Muskelfaser der Werth einer einfachen Zelle zukommt, indem sie sich aus einer solchen entwickelt. Ursprünglich handelt es sich um einkernige, spindelförmige Zellen, die sich ungemein verlängern, während der Kern sich durch wiederholte Theilung rasch vermehrt. In der Folge wachsen dann die langen vielkernigen Spindeln nicht nur noch weiter in die Länge, sondern sie werden auch viel breiter, während sich aus dem an Masse zunehmenden Protoplasma (Sarkoplasma) allmählich quergestreifte Fibrillen differenziren, welche, wie sich schon in der Längsansicht, besser noch auf Querschnitten erkennen lässt, zunächst nicht die ganze Dicke der Fasern durchsetzen, sondern stets oberflächlich als eine röhrenförmige Scheide oder (wie bei manchen niederen Wirbelthieren) in Gestalt eines seitlich gelegenen Segmentes angeordnet sind, so dass das kernführende Bildungs(Sarko-)plasma wie in einem Canal oder in einer Rinne eingeschlossen liegt (Fig. 17). Es besteht somit ein ganz ähnliches Verhältniss zwischen dem letzteren und den ausgeschiedenen Fibrillen **vorübergehend**, wie es bei den zeitlebens einkernigen Myoplasten der Mehrzahl der Evertebraten dauernd gefunden wird. Im Verlaufe der Entwickelung nimmt die Anfangs ausserordentlich dünne periphere Schicht von Fibrillen auf Kosten des Sarkoplasmas

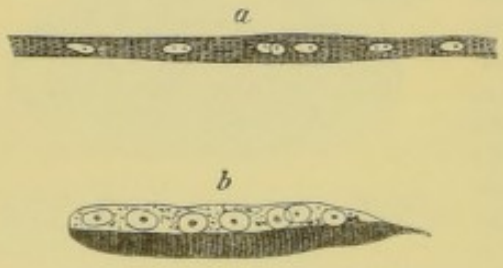



Fig. 17. Embryonale Muskelfasern; *a* vom Menschen, *b* vom Frosch. (Nach Kölliker.)

mehr und mehr an Masse zu, so dass schliesslich in der Regel das umgekehrte Verhältniss wie im Beginn besteht, indem die Fibrillen die Hauptmasse der völlig entwickelten Muskelfaser bilden, während Reste des Bildungsplasmas nebst zahlreichen Kernen in wechselnder Menge und Anordnung die Fibrillenmasse durchsetzen. Jede Faser stellt dann ein langes, cylindrisch-prismatisches Gebilde mit conisch zulaufenden oder abgestumpften Enden dar. In der Regel ungetheilt, kommen auch mehr oder weniger reich verzweigte vielkernige Muskelfasern, ja selbst Netze von solchen vor.

Die vielkernigen quergestreiften Muskelfasern gehören zu den grössten Zellen, welche überhaupt vorkommen. Schon die noch einkernigen spindelförmigen Myoplasten menschlicher Embryonen von 7—8 Wochen erreichen nach Kölliker eine Länge von 132—176 $\mu$ und wenig später von mehr als 300 $\mu$.

Nach Felix finden sich unter den voll entwickelten Muskelfasern solche, die sicher länger sind als 12 cm, wobei zu berücksichtigen ist, dass die Faser dabei nicht einmal in ihrer ganzen Länge erhalten war. Die Dicke ist im Verhältniss hierzu sehr gering, am grössten in einem früheren Entwickelungsstadium. So erreichen nach Felix beim Menschen schon im dritten Monat die Muskelfasern den erheblichen Durchmesser von 13—19 $\mu$, was bei älteren Embryonen nur selten und erst wieder bei Neugeborenen beobachtet wird.

Die Länge der einzelnen Primitivfasern steht in keinem regelmässigen Verhältniss zu der Länge der aus ihnen bestehenden Muskeln. Während man früher der Meinung war, dass die Muskelfasern in ihrer Länge im Allgemeinen den gröberen Muskelbündeln, bezw. dem ganzen Muskel entsprechen, ist es gegenwärtig als sichergestellt zu betrachten, dass besonders in längeren Muskeln zahlreiche Fasern frei enden, also kürzer sind, als der Gesammtmuskel. Dabei sind entweder beide freien Enden zugespitzt, die ganze Faser daher spindelförmig, oder es ist nur ein Ende frei, während das andere abgestumpfte mit der Sehne in Verbindung steht. In kleinen Muskeln besitzen dagegen nach Kölliker alle Muskelfasern die Länge des Gesammtmuskels und enden meist beiderseits abgerundet.

Fast alle quergestreiften vielkernigen Muskelfasern (eine Ausnahme bilden nur gewisse Arthropodenmuskeln) besitzen eine deutlich nachweisbare Hülle, das Sarkolemma, welches eine dünne durchsichtige, völlig structurlose Membran darstellt, die den Inhalt des Primitivbündels (Sarkoplasma mit den Kernen und Fibrillen) unmittelbar und dicht umschliesst; es ist daher auch nur an Stellen gut sichtbar, wo entweder in Folge von Verletzungen der Faser oder sonstigen Einwirkungen der Inhalt des Muskelschlauches sich von der Wand zurückgezogen oder umgekehrt die letztere sich blasig abgehoben hat (durch eingedrungenes Wasser).

Das Sarkolemma, welchem nach Kölliker bei den Wirbelthieren die Bedeutung einer echten Zellmembran zukommt, ist schon in frühen Entwickelungstadien der Muskelfasern als ein äusserst zartes Häutchen nachweisbar, welches von Anderen als ein Product des die Muskelzelle umgebenden Bindegewebes angesehen wird.

Der gewöhnlich üblichen Bezeichnung entsprechend, erscheinen die vielkernigen Muskelfasern in der Regel mehr oder weniger deutlich quer, d. i. senkrecht zur Faseraxe gestreift, eine Eigenthümlichkeit,

welche sie mit manchen einkernigen Muskelzellen der Evertebraten und Wirbelthiere teilen, und die auch in beiden Fällen, wie gezeigt werden wird, auf dieselben Ursachen zurückzuführen ist.

Fast in allen Fällen bemerkt man nebst der Querstreifung auch noch eine auf den fibrillären Bau zurückzuführende Längsstreifung, welche bald sehr fein ist, bald wieder den Faserinhalt in relativ grobe Bündel theilt. Auch ist das Verhältniss der Deutlichkeit, mit welcher die Quer- und Längsstreifen gleichzeitig ausgeprägt erscheinen, bei verschiedenen Muskelfasern ein ausserordentlich wechselndes. Während in manchen Fällen die Querstreifung kaum merklich, dagegen die Längsstreifung sehr ausgeprägt hervortritt, beobachtet man in anderen Fällen ein gerade gegentheiliges Verhalten. Selbst verschiedene Stellen einer und derselben Faser können in dieser Beziehung ein sehr wechselndes Aussehen darbieten.

Es hängt dies im Wesentlichen ab von dem Verhältniss zwischen den contractilen Fibrillen und dem zwischen ihnen befindlichen Sarkoplasma, welches, wie insbesondere neuere Untersuchungen gezeigt haben, sich sowohl bei den Muskeln verschiedener Thiere, wie auch bei verschiedenen Muskeln einer Thierspecies ausserordentlich wechselnd gestalten kann. Wie schon erwähnt, giebt hierüber die Untersuchung des Querschnittes den besten und sichersten Aufschluss. Was an einem solchen unter allen Umständen auffällt, ist die auch in der völlig entwickelten Faser ungleichmässige Vertheilung der Fibrillen über den Querschnitt. Es sind dieselben zu kleineren oder grösseren Bündeln (Muskelsäulchen) zusammengeordnet, welche durch mehr oder weniger dicke Scheiden (in der Längsansicht Streifen) von Sarkoplasma (Zwischensubstanz, interfibrilläre Substanz, Sarkoglia) von einander getrennt sind, wie dies auch bekanntlich bei vielen glatten und quergestreiften einkernigen Muskelzellen der Fall ist. Je reichlicher das Sarkoplasma vorhanden ist, um so leichter zerfällt bei dem Versuche der Zerfaserung ein Primitivbündel in „Muskelsäulchen" d. i. Fibrillenbündel, die durch geeignete Mittel noch weiter in die eigentlichen elementaren Fibrillen gespalten werden können. Wie bei den einkernigen Muskelzellen, so lassen sich auch bei den vielkernigen Muskelfasern im Allgemeinen zwei verschiedene Formen oder Typen von „Muskelsäulchen" unterscheiden. Entweder bilden dieselben, wie bei vielen Evertebratenmuskeln, plattbandförmige Bündel, welche nur aus einer oder wenigen Reihen von Fibrillen zusammengesetzt sind oder (und es ist dies der häufigere Fall) die Bündel erscheinen cylindrisch oder prismatisch, auf dem Querschnitt also kreisrund oder polygonal.

Wenn, wie in der Mehrzahl der Fälle, prismatische Muskelsäulchen durch eine verhältnissmässig geringe Menge von „Zwischensubstanz" von einander getrennt sind, entsteht auf dem Querschnitt das Bild einer Mosaik polygonaler Feldchen, welches zuerst von Cohnheim beschrieben wurde; man bezeichnet daher wohl auch diese Querschnitte der Muskelsäulchen als „Cohnheimsche Felder" (Fig. 18 *a*, *b*). Ob das die Muskelsäulchen rings einscheidende Sarkoplasma auch zwischen die einzelnen Fibrillen selbst eindringt, ist fraglich; Rollett bestreitet dies, während Kölliker ein in äusserst geringer Menge vorhandenes, mit dem Sarkoplasma identisches Querbindemittel annimmt, das jedoch nur bei ganz starken

Vergrösserungen erkannt wird und jede Fibrille ihrer ganzen Länge nach umhüllt und bekleidet.

Von diesem letzteren Gesichtspunkte aus lässt sich daher jede Muskelfaser auffassen als ein Bündel von Fibrillen, die durch eine stellenweise reichlicher angehäufte Zwischensubstanz zusammengehalten werden. „Je nachdem diese Ansammlungen zahlreicher oder minder häufig sind, sind auch die Muskelsäulchen grösser oder kleiner, schärfer oder schwächer ausgeprägt.“ (Kölliker.)

Das Mengenverhältniss zwischen den beiden Hauptbestandtheilen des Inhalts einer Muskelfaser, den Fibrillen (der „Rhabdia“ Kühne's) und dem Sarkoplasma, ist, wie schon erwähnt wurde, bei verschiedenen Thieren und bei verschiedenen Muskeln desselben Thieres ein äusserst verschiedenes, und das Gleiche gilt auch hinsichtlich der Lage der Kerne. Man kann in dieser Beziehung wieder zwei Gruppen von quergestreiften Fasern der Wirbelthiere unterscheiden, solche mit reichlich vorhandenem und solche mit spärlichem

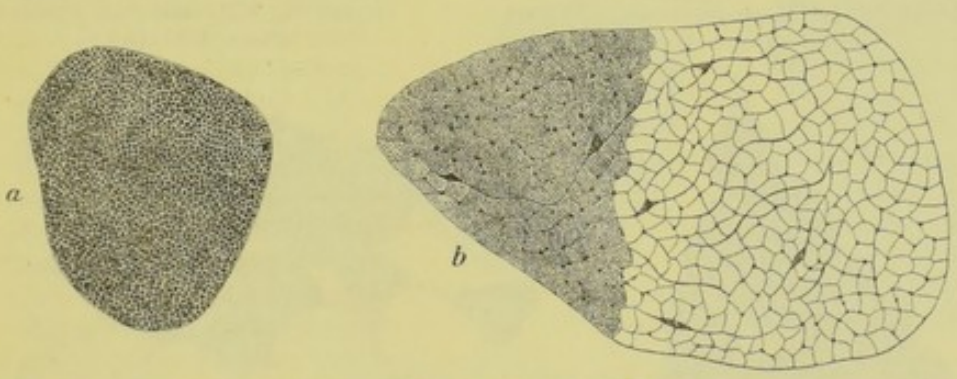



Fig. 18. *a* Querschnitt durch eine Muskelfaser vom Kaninchen (Fibrillenbündel dunkel, Sarkoplasma hell). (Nach Kölliker.) — *b* Querschnitt durch eine Muskelfaser vom Frosch; links sind die Querschnitte der Fibrillen eingezeichnet. (Nach Schiefferdecker.)

Sarkoplasma. Die ersteren erscheinen in Folge der gewöhnlich reichlich im Sarkoplasma eingebetteten „insterstitiellen Körnchen“ bei mikroskopischer Betrachtung in der Regel ziemlich trübe, mit undeutlicher Quer-, dagegen sehr ausgeprägter Längsstreifung.

Demgegenüber erscheinen die plasmaarmen Fasern heller durchscheinend und gewöhnlich sehr scharf quergestreift. In ganz demselben Sinne haben wir bereits oben bei Erörterung des Baues der einkernigen Muskelzellen der Evertebraten und Wirbelthiere helle und trübe, plasmaarme und plasmareiche Elemente zu unterscheiden Veranlassung gehabt und insbesondere die Herzmuskelzellen als durchweg „trübe“ und plasmareich kennen gelernt. Ein besonders typisches Beispiel plasmareicher, vielkerniger Muskelfasern von Wirbelthieren bieten die Flossenmuskeln des Seepferdchens (Hippocampus). Auf dem Querschnitt sieht man ähnlich wie bei den oben beschriebenen Muskeln der Salpen oder der Muskulatur des Herzens von Crustaceen bandförmige und platte Fibrillenbündel (Muskelsäulchen) in ziemlich unregelmässig verschlungenen Gruppen und Säulen in das überaus reichlich entwickelte Sarkoplasma eingebettet, das auch eine dicke Rindenschicht bildet, innerhalb deren die Kerne

gelegen sind (Fig. 19). Aehnliche bandförmige Muskelsäulchen finden sich in den Muskeln der Seitenlinie des Karpfens, die sich ebenso auch durch eine mächtige Ansammlung von kernführendem Sarkoplasma dicht unter dem Sarkolemma auszeichnen (Fig. 20).

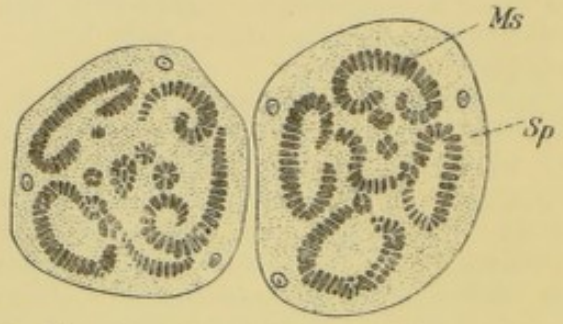



Fig. 19. Querschnitte durch zwei Flossenmuskelfasern von Hippocampus; *Ms* Fibrillenbündel (Muskelsäulchen), *Sp* Sarkoplasma. (Nach Rollett.)

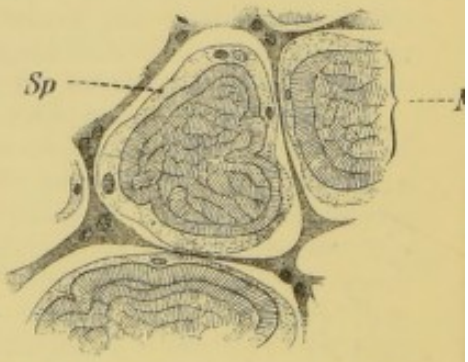



Fig. 20. Querschnitte von Muskelfasern der Seitenlinie des Karpfens. (Nach Kölliker.)

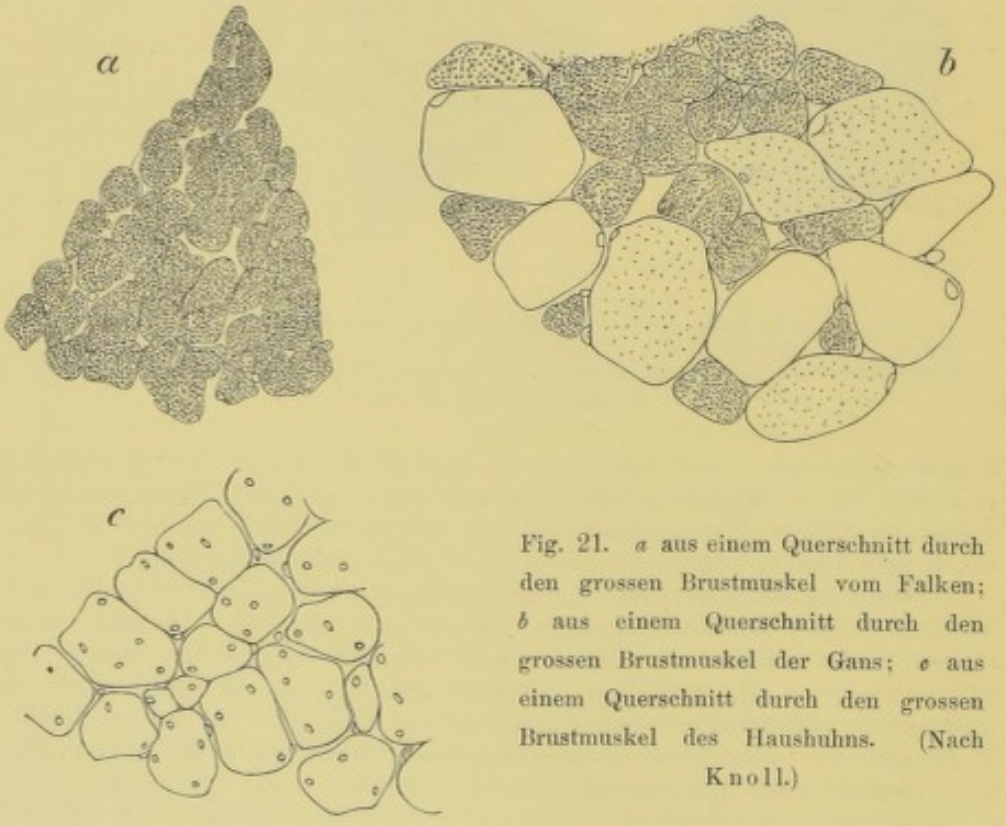



Fig. 21. *a* aus einem Querschnitt durch den grossen Brustmuskel vom Falken; *b* aus einem Querschnitt durch den grossen Brustmuskel der Gans; *c* aus einem Querschnitt durch den grossen Brustmuskel des Haushuhns. (Nach Knoll.)

Bei demselben Fisch finden sich ferner auch Muskelfasern (Seitenrumpfmuskeln), welche wie manche Herzmuskelzellen (Mensch, Pferd) eine periphere Schicht von platten, bandförmigen Fibrillenbündeln aufweisen, während das Innere von polygonalen erfüllt ist; auch hier liegen die Kerne in der die ganze Faser umhüllenden Sarkoplasma-

schichte. Einen analogen Bau zeigen auch die entsprechenden Muskeln vieler anderer Fische.

Bei höheren Wirbelthieren zeigt der Querschnitt der Stammesmuskeln in der Regel polygonale Felder, welche nur durch geringe Mengen von Sarkoplasma getrennt sind (Cohnheimsche Felder, Fig. 18 *a*). Doch giebt es auch hier noch Unterschiede, entsprechend den trüben und hellen Muskeln, der reichlicheren oder spärlichen Entwickelung des Sarkoplasmas. Bei den Amphibien herrschen im Allgemeinen die hellen Fasern vor; eine Ausnahme bildet jedoch die Kehlmuskulatur der Batrachier; einen erheblichen Reichthum an Sarkoplasma fand Knoll auch in den Fasern der Kiefermuskeln der Reptilien, sowie in den Extremitätenmuskeln von Lacerta und Cistudo. Umgekehrt überwiegen bei den Vögeln bei weitem trübe, protoplasmareiche Fasern, die insbesondere die beim Fluge betheiligten Muskeln (Brustmuskeln) zusammensetzen. Bei dem Haushuhn enthalten jedoch gerade die Brust- und Rückenmuskeln ausschliesslich helle Fasern, die bei der Gans und Taube an gleicher Stelle nur spärlich vorkommen und beim Falken, dem Sperling, der Dohle gänzlich fehlen (Fig. 21). Von den Vögeln aufwärts herrschen im Allgemeinen die trüben Fasern vor. Besonders ausgezeichnet durch ihren Reichthum an Sarkoplasma fand Rollett die Elemente der Stammesmuskulatur der Fledermäuse. Hier bildet das Sarkoplasma auf dem Querschnitt zahlreiche grobe, unregelmässig gestaltete, nach der einen oder anderen Richtung ausgezogene Knoten, welche durch dünne, zarte Plasmabalken mit einander verbunden sind; in den Zwischenräumen liegen die Muskelsäulchen (Fig. 22 *a*). Von der Fläche gesehen, erscheinen die Fasern dementsprechend grob, längsgestreift, bedingt durch den Wechsel der Sarkoplasmaschichten und der Muskelsäulchen (Fig. 22 *b*). Bei den meisten anderen Säugethieren finden sich trübe, relativ plasmareiche Fasern vielfach mit hellen untermischt als Bestandtheile der Stammesmuskulatur. Durch ihren Reichthum an „trüben" Fasern ausgezeichnet fand Knoll besonders die Augen-, Kau- und Athmungsmuskeln (besonders das Zwerchfell). Fast in allen Fällen erscheinen bei Wirbelthieren die trüben Fasern schmaler als die hellen. Dies macht sich besonders auf Querschnitten von Muskeln bemerkbar, welche beide Faserarten gemischt enthalten (Brustmuskel der Taube, die meisten Amphibien- und Säugethiermuskeln) (Fig. 21). Ausserdem zeichnen sich in sehr vielen Fällen die „trüben" Muskelfasern zugleich auch durch eine intensiv rothe Färbung aus, während die „hellen" mehr weiss erscheinen. So ist bei vielen Fischen die „trübe" Muskulatur an

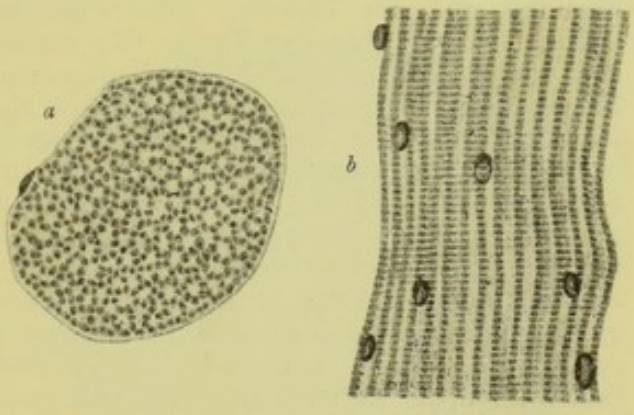



Fig. 22. Quer- und Längsschnitt durch eine Muskelfaser der Fledermaus. Sarkoplasma hell, Fibrillenbündel (Muskelsäulchen) dunkel. (Nach Rollett.)

den Seitenlinien, sowie auch die Flossenmuskulatur (und das Herz) zugleich intensiv roth gefärbt, ebenso sind bei Rana escul. und temp. die Muskeln der Kehlhaut (und das Herz) trüb und roth.

Die quergestreifte Muskulatur der Säugethiere ist bekanntlich zumeist roth und enthält, abgesehen von den durchweg trüben Herzmuskelzellen und den Muskeln der Fledermäuse, gewöhnlich trübe und helle Fasern unter einander vermengt.

Sehr auffallend ist der Farbenunterschied verschiedener Muskeln besonders bei domesticirten Thieren. So ist die weisse Farbe der ausschliesslich aus hellen Fasern bestehenden Brust- und Rückenmuskeln des Huhnes allbekannt (Fig. 21 *c*), während die Extremitätenmuskeln roth und trübe erscheinen; auch beim zahmen Kaninchen und Meerschweinchen finden sich neben rein rothen (Herz, Zwerchfell u. a.) auch weisse, blasse Muskeln; erstere enthalten wieder vorwiegend trübe, letztere vorwaltend helle Fasern, doch steht die Intensität der Färbung und der Trübung nicht durchweg im Verhältniss zu einander. So sind bei der Taube die rothen Flugmuskeln vorwiegend aus trüben, die ebenfalls rothen Beinmuskeln dagegen aus hellen Fasern zusammengesetzt, und auch beim Kaninchen unterscheidet sich in Bezug auf den Plasmareichthum der intensiv rothe Soleus nur wenig von dem weissen Adductor magnus. Auch bei Triton und Salamandra ist die Muskulatur der Extremitäten röthlich; jedoch nur in einzelnen Fasern ausgeprägt trüb; die übrigen Muskeln sind dagegen wieder weiss und hell. Auch in Bezug auf Zahl und Vertheilung der Kerne würden sich nach Ranvier Unterschiede zwischen rothen und blassen Muskelfasern ergeben, doch scheint es sich hier nach Knoll nicht um eine durchgreifende Regel zu handeln. Er fand in allen untersuchten Säugethiermuskeln „ganz vorwaltend" randständige, in einzelnen Fasern aber stets auch innenständige Kerne, und zwar nicht nur in rothen Muskeln, wie Ranvier angiebt, sondern auch in ausgeprägt weissen Fasern (wie z. B. dem Adductor magnus des Kaninchens). Im Allgemeinen entspricht die centrale Lage der Kerne einem niedrigeren Entwickelungsgrad der Muskelfasern und man findet sie demgemäss auch als Regel nur bei Fischen und Amphibien, bei welch letzteren sich zahlreiche Kerne oft zu Längsreihen verbunden finden, während bei den Muskelfasern der Vögel und Säuger die Kerne meist nur peripher dicht unter dem Sarkolemma liegen; doch kommen, wie erwähnt, auch hier Ausnahmen vor.

Innerhalb des Sarkoplasmas, welches, wie aus seiner Entwickelung sich ergiebt, als Rest des ursprünglichen Bildungsplasmas zu denken ist, liegen die von Kölliker als „interstitielle Körner" bezeichneten Gebilde, durch deren starkes Lichtbrechungsvermögen, hauptsächlich, wenn sie in grösserer Menge zwischen den Fibrillenbündeln angehäuft sind, die „trübe" undurchsichtige Beschaffenheit gewisser Muskelfasern bedingt wird.

Die grösste Mannigfaltigkeit in Bezug auf die Massenentwickelung und das gegenseitige Verhältniss zwischen Sarkoplasma und Fibrillen bieten die anatomisch und functionell höchststehenden quergestreiften Muskelfasern der Arthropoden dar. Mit Rücksicht auf gewisse sehr grosse Unterschiede des Baues, denen zweifellos nicht minder bedeutende funktionelle Verschiedenheiten entsprechen dürften, kann man hier zwei Haupttypen quergestreifter Fasern unterscheiden, die allerdings nur bei gewissen Arthropoden, dann aber stets räumlich

gesondert, vorkommen. Es sind dies die von Kölliker als „typische“ und „atypische“ bezeichneten Fasern, von denen die ersteren wesentlich denselben Bau wie diejenigen der Wirbelthiere zeigen, während die letzteren, welche einzig und allein die Thoraxmuskeln der fliegenden Insecten bilden, eine sehr abweichende Structur zeigen. Was zuächst die ersteren anlangt, so kann man wie bei den Wirbelthieren, Fasern mit prismatischen, im Querschnitt polygonalen Muskelsäulchen und andererseits solche mit bandförmigen, platten Fibrillenbündeln unterscheiden. Ein typisches Beispiel für den ersteren Fall bieten die Muskeln der Crustaceen (Astacus), welche im Querschnitt ein ganz ähnliches Bild einer Mosaik polygonaler Cohnheimscher Felder darbieten, wie die meisten Wirbelthiermuskelfasern (Fig. 18 *b*). Immerhin ist jedoch das Sarkoplasma reichlicher vorhanden; es werden durch dasselbe nicht nur jedes einzelne, sondern auch grössere Gruppen von Muskelsäulchen

Fig. 23. Theil eines Querschnittes durch eine Muskelfaser von Maja squinado; *S* Sarkoplasma, *M* Muskelsäulchen. (Nach Schieferdecker.)

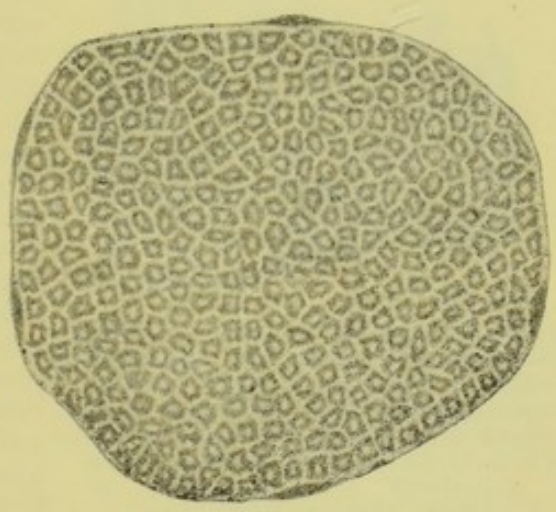


Fig. 24. Querschnitt durch eine Muskelfaser von Hydrophilus; Sarkoplasma hell, Muskelsäulchen dunkel. (Nach Rollett.)

eingescheidet, indem (ähnlich wie auch bei Muskelfasern von Amphibien) dickere, meist kernführende Lamellen das Muskelinnere durchziehen; ausserdem bildet das Sarkoplasma (wie bei gewissen Muskelfasern der Fische) auch direct unter dem Sarkolemma eine zusammenhängende, mehr oder weniger dicke Schicht. Sehr schön lässt sich dieser Bau der Fasern an den Muskeln von Maja Squinado erkennen (Fig. 23). Bei Käfern kommen polygonal-prismatische Muskelsäulchen sehr häufig vor; dabei kann die Vertheilung des Sarkoplasmas entweder eine gleichmässige sein, oder man sieht auf dem Querschnitt stellenweise stärkere knotige Anhäufungen derselben. Bisweilen findet sich auch ein Strang von Sarkoplasma innerhalb jedes einzelnen, in diesem Falle hohlen prismatischen Muskelsäulchens, so z. B. bei Hydrophilus (Fig. 24). Die Kerne liegen bei Käfermuskeln mit polygonalen Cohnheimschen Feldern entweder peripher dicht unter dem Sarkoplasma oder (seltener) im Innern eines oder mehrerer, das Innere der Faser der Länge nach durchziehender Sarkoplasmastränge.

Bisweilen findet sich das Sarkoplasma nur in der Mitte der Faser innerhalb eines rundlichen oder spaltförmigen Raumes in grösserer Menge angehäuft, während die in diesem Falle sehr breiten, bandförmigen Muskelsäulchen radiär, wie die Blätter eines Buches die centrale kernführende Plasmamasse umstellen und nur durch ganz dünne Lamellen von Sarkoplasma von einander getrennt werden, ein Verhalten, wie es auch in ähnlicher Weise von einkernigen Muskelzellen vieler Evertebraten bekannt ist. Directe Uebergänge zu diesem für die Dyticidenmuskeln charakteristischen Bau liefern nach Rollett zahlreiche kleinere Carabiden, z. B. Brachinus und Wespen, deren Muskelfasern im Querschnitt mehr oder weniger langgestreckte und mit ihren langen Durchmessern radiär gestellte Cohnheimsche Felder aufweisen. Retzius (19) gebührt das Verdienst, das erwähnte äusserst zierliche Querschnittbild der Muskelfasern von Dyticus marg. auf Grund von Goldpräparaten, auf die wir noch zu sprechen kommen, zuerst beschrieben zu haben (Fig. 25). Seine Deutung der Bilder, der sich später Bremer, v. Gehuchten und Ramon y Cajal anschlossen, muss jedoch hauptsächlich auf Grund der classischen Untersuchungen Rollett's entschieden als eine irrthümliche bezeichnet werden. Retzius fasste die centralen Muskelkerne mit dem sie umhüllenden Sarkoplasma als wirkliche Zellen (analog Schultze's „Muskelkörperchen") mit feinsten Fortsätzen auf und glaubte, dass solche in der Muskelfaser horizontal ausgespannte Fadennetze in regelmässigen Abständen über einander angeordnet wären, in deren Maschen die Fibrillen zu liegen kommen. Dieser Auffassung zufolge würden daher die Grenzen der Cohnheimschen Felder, wie dieselben auch immer im Einzelnen gestaltet sein mögen, nicht als optischer Ausdruck des an den Grenzen der Muskelsäulchen stärker angehäuften Sarkoplasmas anzusehen sein, welches als ein Netz von Scheidewänden die ganze Länge der Muskelfasern durchsetzt, sondern als das Flächenbild der über einander gelagerten Fadennetze, welche von den Zellfortsätzen der Muskelkörperchen gebildet werden und in der Längsrichtung nur durch feine Fäserchen mit einander verbunden sein sollten. Abgesehen davon, dass das Aussehen optischer Querschnitte einer Muskelfaser dann in verschiedenen Tiefen ein wechselndes sein müsste, je nachdem auf ein Querfadennetz oder zwischen je zwei solche eingestellt wird, indem im ersten Falle Cohnheimsche Felder, im anderen nur ein System von Punkten, den Querschnitten der verbindenden Längsfasern entsprechend, hervortreten müsste, was keineswegs der Fall ist, spricht, wie mir scheint, vor Allem auch eine vergleichende Betrachtung der Entwickelung und des Baues der entwickelten Muskelfasern und -Zellen verschiedener

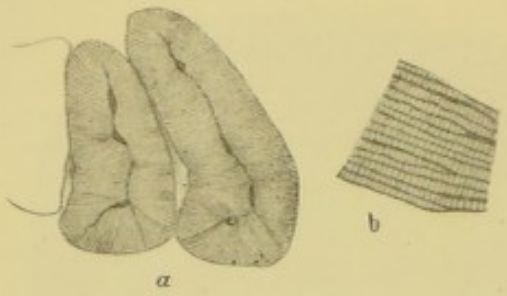



Fig. 25. *a* Querschnitte durch zwei Muskelfasern (Extremitäten) von Dyticus marginalis; *b* Theil des Querschnittbildes im Moment der Einwirkung verdünnter Säure. Zwischen den primären Sarkoplasmaleisten sieht man kleine secundäre Leistchen, welche die Querschnitte einzelner Fibrillen abgrenzen. (Nach v. Limbeck.)

Thiere ganz entschieden gegen die erwähnte Auffassung. Im Uebrigen darf auf die ausführliche Kritik von Rollett verwiesen werden (20).

Sehr eigenthümliche Verhältnisse findet man bei den Mukeln der Fliegen (Fig. 26). Wie der Querschnitt zeigt, sind auch hier die Fibrillenbündel platt bandförmig, durchschnittlich nur aus einer Lage von Fibrillen bestehend; dabei liegen aber dieselben derartig in Reihen zusammengeordnet, dass gewissermaassen zwei, mitunter auch drei Röhren entstehen, die in einander stecken und durch Schichten von Sarkoplasma aussen umgeben, von einander getrennt und innen erfüllt werden. In dem innersten axialen Plasmacylinder liegen die Kerne; dementsprechend gestaltet sich auch das Bild des Längenschnitts einer solchen Faser. Diese wenigen Beispiele dürften genügen, um von der Mannigfaltigkeit der Querschnittsbilder dieser „typischen" Athropodenmuskeln eine annähernde Vorstellung zu geben. Ehe wir zur Besprechung des Baues der „atypischen" Flugmuskeln (Thoraxfibrillen) der Insecten übergehen, soll noch kurz die Frage der Zusammensetzung der „Muskelsäulchen" aus „Fibrillen" erörtert werden.

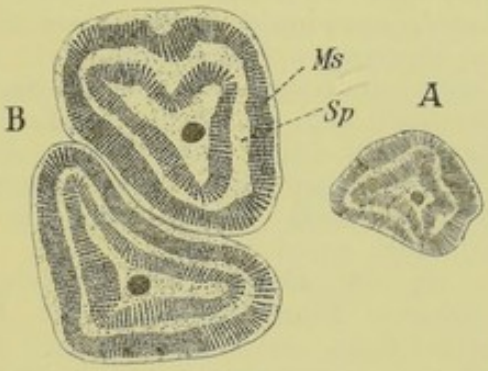



Fig. 26. Querschnitte durch quergestreifte Muskelfasern von Musca domestica. *A* schwach, *B* stark vergrössert, *Ms* bandförmige Muskelsäulchen (Fibrillenbündel), *Sp* Sarkoplasma. (Nach Schiefferdecker.)

Der directe Nachweis ist hier, wie bei den Wirbelthiermuskeln, vielfach schwerer zu führen, als bei manchen Muskeln der Evertebraten. Selbst unter den günstigsten Bedingungen, wie z. B. nach Behandlung mit Goldchlorid, wodurch das Sarkoplasma intensiv roth oder schwärzlich gefärbt wird, während die Substanz der Fibrillen ungefärbt bleibt, so dass die Cohnheimschen Felder sich auf das Schärfste von einander abgrenzen, lässt sich innerhalb derselben auch bei den stärksten Vergrösserungen in der Regel keine weitere Differenzirung wahrnehmen; sie erscheinen vielmehr vollkommen homogen. Nichtsdestoweniger gelingt es bei Anwendung geeigneter Mittel (Alkohol, Säuren), welche den Zerfall der Muskelfasern in Fibrillen begünstigen oder eine Quellung derselben bewirken, diese letzteren auch auf dem Querschnitt zu sehen. Es erscheinen dann die Cohnheimschen Felder selbst wieder in dicht neben einander liegende rundliche Feldchen getheilt (Fig. 25 *b* und 26 *B*). Auch auf dem Längsschnitt lässt sich unter diesen Umständen die fibrilläre Structur der Muskelsäulchen wenigstens stellenweise deutlich erkennen. Immerhin wird man aber zugeben müssen, dass im Vergleich zu der Sicherheit, mit welcher der Nachweis der Muskelsäulchen gelingt, die Natur derselben als Fibrillenbündel ausserordentlich viel schwerer zu erweisen ist.

Wenn der Reichthum an Sarkoplasma schon bei den „typischen" Arthropodenmuskeln gegenüber den meisten Skelettmuskeln der Wirbelthiere deutlich hervortritt, ist dies doch in einem noch unverhältnissmässig höheren Grade der Fall bei den „atypischen" Thoraxmuskeln der Insecten, die man jenen gegenüber als „trübe" Muskeln bezeichnen müsste, was um so gerechtfertigter erscheint, als

sich dieselben gerade wie die plasmareichen Muskelzellen und -fasern der Wirbelthiere und vieler Evertebraten, in der Regel auch durch eine dunklere (röthliche oder bräunlich-gelbe) Färbung vor den hellen weisslichen Extremitätenmuskeln auszeichnen. Vor Allem aber sind die von Siebold entdeckten und von Kölliker zuerst näher beschriebenen Flugmuskeln der Insecten (Thoraxfibrillen) dadurch ausgezeichnet, dass sie ausserordentlich leicht in sehr breite (1—4 $\mu$) Fibrillen zerfallen, welche in Lücken des aussergewöhnlich reich entwickelten Sarkoplasmas stecken. Dieses letztere ist in der Regel reichlich durchsetzt von „interstitiellen Körnern", die oft eine ungewöhnliche Grösse erreichen und in regelmässigen Längsreihen zwischen den Fibrillen angeordnet sind.

Vielfach fällt ferner bei der Untersuchung frischer Präparate der Reichthum an Tracheen auf, welche die Fibrillenbündel nicht nur von Aussen umspinnen, sondern, wie man sich besonders an Querschnitten zu überzeugen Gelegenheit hat, auch ins Innere der einzelnen Fasern eindringen und sich im Sarkoplasma aufs Reichste verzweigen. Innerhalb der Maschen des Tracheennetzwerkes erkennt man am Querschnitt leicht eine Mosaik von Kreisen, welche den einzelnen Fibrillen entsprechen, deren Durchmesser im Vergleich zu den so überaus feinen Elementarfibrillen der Extremitätenmuskeln ausserordentlich gross ist.

In der Regel fehlt den als Muskelfasern anzusprechenden grösseren Fibrillenbündeln der Flugmuskulatur der Insecten ein Sarkolemma, und sie werden nur durch die umgebende lockere Bindesubstanz begrenzt und im Innern gestützt durch das System verzweigter Tracheen. Die Tracheenäste bilden so gleichsam das Skelett eines Fibrillenbündels, während das Sarkoplasma die Lücken ausfüllt, welche noch zwischen den Fibrillen und den Tracheenästen frei bleiben.

Ueberblickt man die Reihe der mitgetheilten Thatsachen betreffs der Massenentwickelung des Sarkoplasmas im Verhältniss zur eigentlichen contractilen Substanz der Fibrillen, bei einkernigen sowohl wie vielkernigen Muskelzellen, so scheint sich im Allgemeinen zu ergeben, dass durch die sarkoplasmareichsten Elemente sich stets jene Muskeln auszeichnen, welche am anhaltendsten oder am stärksten in Anspruch genommen sind. (Herz- und Kaumuskeln der Evertebraten und Wirbelthiere, Flossenmuskeln von Hippocampus und anderen Fischen, ein Theil der Seitenrumpfmuskeln der Fische besonders in der für die Ortsbewegung wesentlicheren Schwanzgegend.)

Auf einen hierher gehörigen bemerkenswerthen Fall von Verschiedenheit der Schwanzmuskulatur bei Torpedo und Raja hat Knoll (13. pag. 47) aufmerksam gemacht; während bei ersterer beiderseits je ein starker Streif rother, trüber Muskulatur sich findet, fehlt dieselbe bei Raja vollkommen; dem entsprechen Verschiedenheiten der Schwimmbewegungen beider Thiere, indem bei Torpedo der geschmeidige Schwanz hierbei heftige, seitlich schnellende Bewegungen ausführt, während dies bei der Raja nicht der Fall ist. Beispielsweise sind hier noch zu erwähnen die Flugmuskeln der Insecten und Vögel; die besten Flieger haben im grossen Brustmuskel ausschliesslich oder fast ausschliesslich plasmareiche, die schlechtfliegenden Hühnervögel ganz vorwaltend plasmaarme Fasern; in

den der Ortsbewegung dienenden Muskeln der Amphibien, Reptilien und Säuger finden sich plasmaarme und plasmareiche Fasern vermengt; letztere sind bei den wild lebenden Arten der Säugethiere hier zahlreicher, als bei den domesticirten, wo sie bei den Nagern (Kaninchen) in gewissen Abschnitten der Extremitätenmuskulatur gar nicht oder nur äusserst spärlich zu finden sind; bei den Fledermäusen andererseits sind die Fasern der gesammten Muskeln durchaus plasmareich.

So gewinnt es den Anschein, dass eine ganz directe Beziehung besteht zwischen der Ausdauer und Kraft der contractilen Fibrillen und der Menge des sie umgebenden Sarkoplasmas (Knoll).

Vermittelt dieses, wie schon Sachs vermuthete, wesentlich die Ernährung und den Stoffwechsel der Muskelfibrillen (d. i. der contractilen Substanz), so würde eine solche Beziehung leicht verständlich sein. In der That kann nicht bezweifelt werden, dass im Sarkoplasma lebhafte chemische Umsetzungen stattfinden, was sich unter Anderem aus dem so häufigen Auftreten von Fetttröpfchen in demselben ergibt, die zu den obenerwähnten interstitiellen Körnchen in naher genetischer Beziehung zu stehen scheinen (Knoll); ferner wurde auch gezeigt, dass gewisse Stoffe, welche in die Muskelfasern eindringen, sich im Sarkoplasma weiter verbreiten; so fand Leo Gerlach (21) an Muskelfasern von Fröschen, welche mehrere Tage mit Indigocarmin behandelt worden waren, eine blaue Sprenkelung, besonders nach dem Sehnenende der Fasern zu, welche durch die Aufnahme von Indigo bedingt wird und oft deutlich eine reihenweise Anordnung zeigte. Die Reihen blauer Körnchen liegen, wie in anderen Fällen die Fetttröpfchen, zwischen den Fibrillen im Sarkoplasma; es musste sonach das Indigocarmin von diesem in gelöster Form aufgenommen worden sein. Wenn somit dem interfibrillären Plasma wahrscheinlich die Rolle zufällt, die Ernährung der contractilen Substanz zu vermitteln, so erscheint der grössere Reichthum der am stärksten und ausdauernd arbeitenden Muskeln an Sarkoplasma wohl verständlich. In einem nahen Zusammenhang hiermit scheint dann auch die so häufige Pigmentirung der „trüben" plasmareichen Muskelfasern zu stehen, für welche im Vorstehenden genügend Beispiele genannt wurden. Es sei hier nur erinnert an die im Gegensatz zur Leibesmuskulatur tief purpurroth gefärbten Buccalmuskeln mancher Schnecken (Chiton, Haliotis, Limnäus, Trochus, Paludina, Littorina, Patella), die Herzmuskeln vieler Wirbellosen und aller Wirbelthiere, sowie die haemoglobinhaltigen trüben rothen Muskeln.

Zu einer ganz anderen Eigenschaft der Muskelelemente, nämlich der Schnelligkeit der Contraction, scheint dagegen die im Folgenden noch näher zu erörternde feinere Structur der einzelnen Elementarfibrillen in Beziehung zu stehen. Es wurde schon früher hervorgehoben, dass eine deutlich ausgeprägte Querstreifung der Fibrillen bei den einkernigen Muskelzellen der Evertebraten nur ausnahmsweise vorkommt, und stets handelt es sich dann (wie z. B. bei den Medusen, bei dem Schliessmuskel von Pecten u. s. w.) um relativ rasch sich zusammenziehende Muskeln. So bemerken auch O. und R. Hertwig (22), dass das Einzelthier des Hydroïdstöckchens glatte Muskelfibrillen hat, so lange es als träger Hydroïdpolyp am Stocke sitzen bleibt; „es erhält dagegen querge-

streifte Fibrillen, wenn es sich als behende Meduse zu einem frei beweglichen Dasein ablöst.“ Es sind ferner die Muskeln des Tentakelapparates der Ctenophoren für gewöhnlich glatt, und nur die Seitenfäden von Euplocamis, die sich besonders kräftig und rasch zusammenziehen können, enthalten quergestreifte Muskeln. Bei den Wirbelthieren besteht dagegen die Hauptmasse der Muskulatur aus quergestreiften Fasern, und nur die träge reagirenden Muskeln des Darmtractus, des Urogenitalapparates, der Gefässe sind „glatt“, d. i. die Fibrillen lassen keine weitere Differenzirung erkennen. Bei den im Allgemeinen durch die Schnelligkeit ihrer Bewegungen ausgezeichneten Arthropoden endlich sind sämmtliche Muskeln quergestreift, und gerade bei ihnen findet man auch die am raschesten zuckenden Fasern (Thoraxfibrillen der Insecten).

Wie leicht zu zeigen ist, beruht die Querstreifung einer Muskelzelle oder Faser auf der Querstreifung der einzelnen Fibrillen. Jede derselben erscheint der Länge nach in der regelmässigsten Weise gegliedert oder richtiger aus einzelnen Schichten aufgebaut, welche nicht nur in Bezug auf ihre optischen Eigenschaften, sondern auch in ihrem Färbungsvermögen, sowie überhaupt in ihrem chemischen und physikalischen Verhalten wesentliche Unterschiede zeigen. Am leichtesten lässt sich dieser Bau an den dicken Thoraxfibrillen der Insecten erkennen, sowie an den als „Muskelsäulchen“ bezeichneten Fibrillenbündeln, welche in Folge der regelmässigen Nebeneinanderlagerung der einzelnen, oft äusserst feinen Fibrillen genau dieselbe quere Bänderung zeigen müssen, wie wir sie in diesem Falle jeder Elementarfibrille zuschreiben. Optisch charakterisirt sich die Querstreifung im Allgemeinen als eine regelmässige Aufeinanderfolge von hellen und dunklen Schichten, die wie die Münzen in einer Geldrolle übereinanderliegen. Im Einzelnen kann diese Schichtenfolge eine sehr complicirte werden, indem vielfach eine ganze Folge heller und dunkler Lagen gewissermaassen zu einer Einheit höherer Ordnung zusammengefasst erscheint; immer jedoch ist der regelmässige periodische Wechsel der einzelnen Glieder charakteristisch. Da, wie später gezeigt werden soll, die einzelnen Schichten sich im Zustande der Ruhe und der Contraction ganz wesentlich verschieden verhalten, so soll hier zunächst nur die Schichtung im Ruhezustande besprochen werden.

An einer erschlafften quergestreiften Muskelfaser oder einem Fibrillenbündel fallen sowohl bei Evertebraten, wie bei Wirbelthieren bei einer gewissen Einstellung breite dunkle Querstreifen auf, welche durch schmälere helle von einander getrennt werden, die, wie sich an geeigneten Präparaten unmittelbar erkennen lässt, durch das regelmässige Aufeinandertreffen gleichartiger Glieder der die Muskelfaser bezw. die Muskelsäulchen zusammensetzenden Fibrillen zwischen zwei Querschnittebenen der Faser entstehen. Jedes dunkle Querband erscheint in den einfachsten Fällen durch eine helle, verwaschene, jedes helle durch eine dunkle Querlinie in zwei Hälften getheilt (Fig. 27, I, *h* u. *Z*), in vielen Fällen, besonders deutlich, bei Arthropodenmuskeln ist die Gliederung jedoch eine viel complicirtere (Fig. 27, II u. III). Es empfiehlt sich, mit Rollett eine Buchstabenbezeichnung für die einzelnen Glieder der Fibrillen bezw. für die durch sie erzeugten Querbänder oder Querscheiben der ganzen Faser zu wählen. Die grossen, bei tiefer Einstellung dunklen Abschnitte (*Q*) zerfallen durch das unter gleichen Umständen helle, in

seiner Breite sehr wechselnde und meist nicht sehr scharfbegrenzte Band (*h*) in je drei Abtheilungen, die beiden „Querschichten“ und die schwächer lichtbrechende „Hensensche“ Mittelscheibe (*h*), die übrigens bisweilen überhaupt nicht wahrnehmbar ist. Als „Mittelschicht“ (*M*) bezeichnet Schiefferdecker eine sehr schmale von Heusen zuerst genauer gesehene dunkle Linie, welche bisweilen die vorhin erwähnte „Mittelscheibe“ (*h*) durchsetzt, aber auch nicht immer sichtbar ist. Die Glieder (*Q*) sind bei den Arthropodenmuskeln in der Regel länger als bei den Wirbelthieren, so dass bei gleichzeitig sichtbarer fibrillärer Längsstreifung die Muskelfassern das Bild gewähren, als beständen sie aus langen dunklen Stäbchen und Körnerreihen (Fig. 31). Mit (*Z*) „Zwischenschicht“ (Zwischenscheibe Engelmann) ist der dunkle Streifen bezeichnet, welcher die bei tiefer Einstellung hellen Segmente halbirt und schon von Amici gesehen

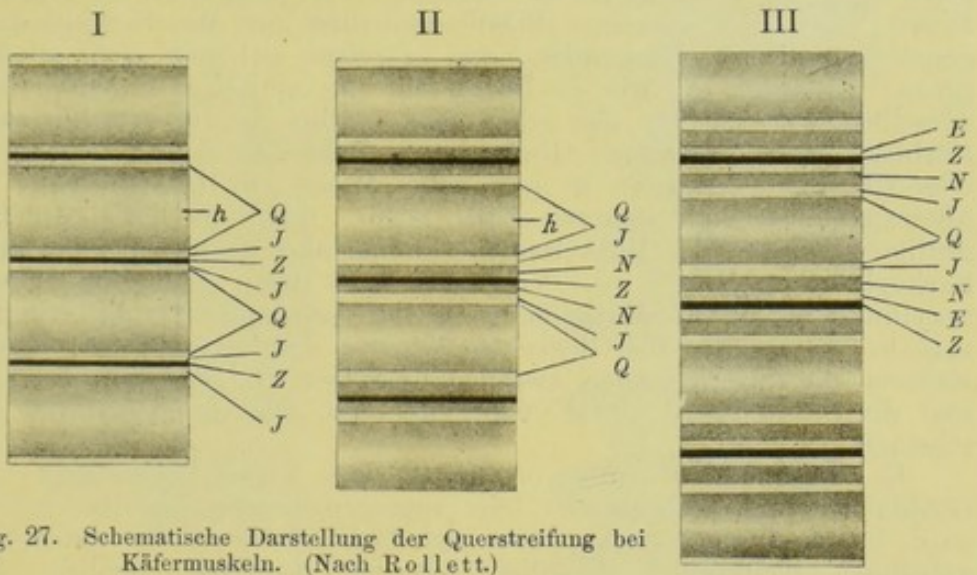



Fig. 27. Schematische Darstellung der Querstreifung bei Käfermuskeln. (Nach Rollett.)

wurde; Krause beschrieb diesen Streifen als „Querlinie“ und „Grundmembran“ seiner noch zu erwähnenden „Muskelkästchen“. Zwischen (*Z*) und die beiden, im einfachsten Falle (Fig. 27, I) nur durch diese Schicht getrennten hellen Segmente (*J*) schieben sich nun bisweilen zwei dunkle Schichten ein, welche, in ihrem Vorkommen sehr inconstant, von Rollett mit dem Buchstaben (*N*) bezeichnet werden und Engelmann's „Nebenscheiben“ entsprechen (Schema II, Fig. 27).

Endlich kann (Schema III) die dunkle Schicht (*N*) inmitten der hellen Segmente (*J*) auftreten, so dass die Zwischenscheibe (*Z*) beiderseits zunächst von einer hellen Linie (*E*) begrenzt wird, worauf (*N*) und dann wieder eine helle Linie (*J*) folgt, so dass die ganze Schichtenfolge (Periode) eines zwischen zwei (*Z*) eingeschlossenen Fasersegmentes aus folgenden Lagen besteht: *Z, E, N, J, Q, J, N, E, Z;* der nächst einfachere Fall wäre: *Z, N, J, Q, J, N, Z;* der einfachste endlich: *Z, J, Q, J, Z.* Es muss vor Allem bemerkt werden, dass die eine oder andere der eben erwähnten verschiedenen Schichtenfolgen keineswegs als eine charakteristische Eigenthümlichkeit aller Muskelfasern einer bestimmten Thierart betrachtet werden darf; vielmehr

können die in den beistehenden schematischen Figuren dargestellten drei Zustände der Querstreifung an einer und derselben Faser vorkommen und in einander übergehen, wie dies insbesondere an Insectenmuskeln von Engelmann constatirt wurde. Es handelt sich dabei in erster Linie um verschiedene Contractionszustände der Fasern, und zwar entspricht die complicirteste Art der Querstreifung stets dem Zustand der grössten Erschlaffung der Faser. Damit soll jedoch keineswegs gesagt sein, dass es specifische Verschiedenheiten der Querstreifung überhaupt nicht gäbe; vielmehr weisen alle Beobachtungen darauf hin, dass man, wenn es möglich wäre, Muskelfasern verschiedener Thiere oder verschiedene Muskelfasern desselben Thieres in vollkommen erschlafftem Zustande oder bei dem gleichen Grade der Dehnung zu untersuchen, sehr verschiedene Bilder erhalten würde.

Von allergrösstem Interesse sowohl in morphologischer wie in physiologischer Hinsicht ist das Verhalten der quergestreiften Muskelfasern, bezw. der einzelnen Fibrillenschichten und des Sarkoplasmas gegen verschiedene Reagentien, und es zeigen sich hier nicht minder grosse Unterschiede, wie in Bezug auf die optischen Eigenschaften derselben. Dies prägt sich schon sehr deutlich in der verschiedenen Färbbarkeit der einzelnen Glieder aus. Behandelt man Querschnitte oder ganze Muskelfasern in geeigneter Weise mit Hämatoxylin, so überzeugt man sich ersteren Falls leicht, dass nur die contractile fibrilläre Substanz der Muskelsäulchen, nicht aber das zwischenliegende Sarkoplasma gefärbt wird. Vergleicht man damit gelungene Hämatoxylintinctionen von Muskelfasern in der Längsansicht, so erkennt man leicht, dass nur die Glieder *Q*, *N* und *Z* den Farbstoff aufnehmen, während die Zwischenräume zwischen denselben (d. i. das Sarkoplasma) und die Streifen *h*, *J* und *E* nicht oder nur sehr wenig gefärbt erscheinen.

Es wurde schon früher erwähnt, dass durch Behandlung mit Goldchlorid unter Umständen ein entgegengesetztes Resultat erzielt wird, indem nur das Sarkoplasma sich färbt, während die darin eingebetteten contractilen Fibrillen gänzlich ungefärbt bleiben. So kommt es, dass auf dem Querschnitt, wie Thin, ich selbst, Gerlach, Retzius u. A. gezeigt haben, die Cohnheimschen Felder farblos innerhalb des bekanntlich sehr verschieden gestalteten rothen Netzwerkes von Sarkoplasma erscheinen. Auf dem Längsschnitt ist das Bild, welches vergoldete Muskelfasern gewähren, ein kaum minder wechselndes. Gerlach, welcher blos Wirbelthiermuskeln untersuchte, beschreibt dasselbe als „Sprenkelung"; jede Faser erscheint in ihrer ganzen Dicke durchsetzt von einer Unzahl dunkler, rother bis schwarzer Punkte und Striche, die, wie Gerlach richtig hervorhebt, stellenweise ganz den Eindruck continuirlicher, oft varicöser Fasern machen, so dass eine Verwechselung mit feinsten Nervenfibrillen nur zu nahe liegt (Fig. 28). Viel regelmässiger gestaltet sich das Goldbild im Allgemeinen bei Arthropodenmuskeln, wo man auch hinsichtlich der Auffassung desselben leichter unzweideutigen Aufschluss gewinnt.

Vor Erörterung der betreffenden Thatsachen scheint es jedoch erforderlich, die einfache Säurewirkung an sich in Kürze zu besprechen, da dieselbe mit der Goldbehandlung stets combinirt ist.

Die erste Wirkung einer Behandlung mit ganz schwachen Säuren (Essigsäure, Ameisensäure, Salzsäure u. s. w.) lässt sich am besten an Muskelfasern studiren, welche vorher einige Zeit (24 Stunden) in

starkem (93%) Alkohol verweilten; man sieht dann stets die ersten und auffallendsten Veränderungen innerhalb der Schichtenfolge (*Q h Q*) hervortreten; dieselbe quillt und erscheint in Folge dessen am Rande der Faser (bezw. des Muskelsäulchens) hervorgewölbt; dies kann bei Anwendung einer etwas stärkeren Säure so weit gehen, dass die Schichten *N Z* wesentliche Veränderungen erleiden und zwischen den stark verbreiterten und vollkommen homogen gewordenen *Q* in sehr eigenthümlicher Weise gewissermaassen eingezwängt liegen (Fig. 29).

Es kann anderseits in Folge der raschen Quellung der Schichtenfolge (*Q h Q*) in einem weiter vorgeschrittenen Stadium der Säurewirkung auch bisweilen zu einem geradezu explosionsartig eintretenden Scheibenzerfall der Muskelfasern kommen, indem innerhalb (*Q*) eine Conti-

Fig. 28. Flächenbild einer vergoldeten Muskelfaser vom Frosch mit der Gerlachschen „Sprenkelung". (Nach Biedermann.)

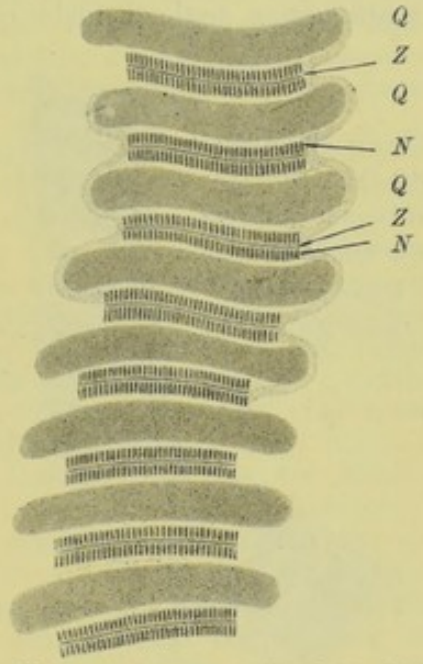



Fig. 29. In Scheiben zerfallende Muskelfaser von Aphodius rufipes (Alkohol) nach schwacher Säurewirkung; Quellung der Schichten *Q*. (Nach Rollett.)

nuitätstrennung erfolgt, wodurch eventuell die Schichten *J N E, Z, E N J* auseinanderweichen und in Form von Scheiben isolirt werden. Die Veränderungen, welche das Längsschnitt-Bild der Muskelfaser unter dem Einfluss stärkerer Säureeinwirkung erleidet, sind dem Gesagten zufolge theils auf die durch eine verschiedene Quellbarkeit der einzelnen Fibrillenglieder bedingten Formänderungen der Muskelsäulchen (bezw. Fibrillen) zurückzuführen, mit welchen Veränderungen des Lichtbrechungsvermögens Hand in Hand gehen; anderentheils nimmt aber auch das Sarkoplasma an denselben Theil, indem es seinerseits ebenfalls Veränderungen, sowohl in Bezug auf seine räumliche Vertheilung, wie auch hinsichtlich seines Lichtbrechungsvermögens, erleidet.

Da die einzelnen Schichten der Fibrillen bezw. Muskelsäulchen in verschiedenem Grade quellen, so dass jedes Element abwechselnd verdickt und wieder halsartig eingeschnürt erscheint (eine Form, die

übrigens Rollett oft auch noch an sich contrahirenden frischen Muskelfasern beobachtete), so ist leicht ersichtlich, dass das die Muskelsäulchen einscheidende Sarkoplasma aus den Zwischenräumen der bauchig anschwellenden Abschnitte theilweise verdrängt werden muss, während es sich in den Zwischenräumen der verengten Abschnitte ansammelt. Nimmt man noch hinzu, dass am gesäuerten, gequollenen Muskel die Substanz der Fibrillen (Muskelsäulchen) hell, das Sarkoplasma aber (wie bei hoher Einstellung auf eine normale Faser) dunkel erscheint, so erklärt sich das ganze Säurebild sehr einfach.

Den eben geschilderten einfachen Säurebildern entsprechen, wie insbesondere wieder Rollett gezeigt hat, in allen wesentlichen Punkten die Goldbilder, nur dass bei diesen letzteren die dunkleren Sarkoplasma-Knoten, sowie die verbindenden Linien in Folge der Metallimprägnation zugleich mehr oder weniger intensiv gefärbt erscheinen, während die Fibrillensubstanz ungefärbt bleibt, wodurch das Längsschnittbild der Faser natürlich noch wesentlich an Uebersichtlichkeit und Schärfe gewinnt.

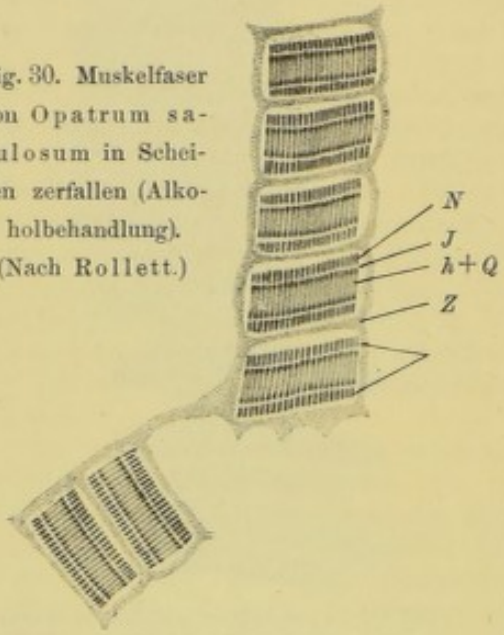



Fig. 30. Muskelfaser von Opatrum sabulosum in Scheiben zerfallen (Alkoholbehandlung). (Nach Rollett.)

Eine von der geschilderten wesentlich verschiedene Art des Scheibenzerfalls quergestreifter Muskelfasern wurde seinerzeit von Bowmann beschrieben und neuerdings von Rollett an Insectenmuskeln genauer untersucht. Es handelt sich dabei um eine eigenthümliche Wirkung starken Alkohols (93 %), in welchem die Muskeln längere Zeit (24 Stunden bis 14 Tage) verweilen müssen.

Die Bilder, welche man au diese Weise gewinnt, sind sehr charakteristisch (Fig. 30). Handelt es sich um Fasern, deren Querstreifung dem einfachsten Schema (*Z J Q h Q J Z*) entspricht, so findet man als Querscheiben die Schichten (*Q h Q*) entweder vollkommen isolirt oder noch innerhalb des Sarkoplasmas liegend, das mehr oder weniger aufgebläht, durch zarte, den Schichten *Z* entsprechende Scheidewände in einzelne, der Länge nach aneinander gereihte Kästchen oder Fächer getheilt wird, deren jedes eine Querscheibe enthält, die in anderen Fällen der Schichtenfolge (*N J Q h Q J N*) entspricht. Bemerkenswerth ist hierbei, dass die Schichten (*Q h Q*) keineswegs wie bei Säurebehandlung gequollen, sondern nur durch Veränderungen innerhalb der Schicht *Z* von einander getrennt sind. Wo sich die Querwände ansetzen, erscheint das Sarkoplasma eingezogen, während dazwischen die Wände des Kästchens ausgebaucht sind.

Bowmann erklärte diese Hervorwölbungen, die schon vor dem endgültigen Scheibenzerfall sichtbar werden, durch Abheben des Sarkoplasmas von der Mantelfläche seiner „Discs“, zwischen welchen dasselbe fester adhärire.

Rollett macht dagegen mit Recht darauf aufmerksam, dass sich

nicht allein das Sarkolemma, sondern mit diesem auch ein Theil des Sarkoplasmas ablöst, welches in mehr oder weniger dicker Schicht die Innenseite des ersteren überzieht, so dass man es vielmehr mit einer localen Vacuolisirung der Muskelsubstanz zu thun hat.

Mit Rollett, dessen Darstellung des Alkoholscheibenzerfalls ich nach eigenen Erfahrungen als eine durchaus zutreffende bezeichnen muss, könnte man sich vorstellen, dass der endosmotische Druck der Flüssigkeit in den anfänglich um den Muskel entstandenen, ringförmigen Canälen sehr stark zunehme, dabei aber die Schicht (*Z*) eine besondere Festigkeit und Resistenz besitze, während die daran stossende Schicht *E* (bezw. *J*) besonders weich und darum auch einer Maceration durch die Flüssigkeit besonders zugänglich ist. Das Resultat wird dann das Freiwerden der zwischenliegenden Schichten in Form einer Scheibe innerhalb eines Faches sein, dessen Wände oben und unten von einer Schicht *Z*, an den Seiten von der gewölbten Wand des zuerst entstandenen Canales gebildet werden. Eine besondere Resistenz der Schicht *Z* ergab sich übrigens schon aus den Untersuchungen von Engelmann.

Die Bilder, welche durch den eben geschilderten Scheibenzerfall der Muskelfasern entstehen, könnten, wie man leicht sieht, zu Gunsten der von W. Krause vertretenen Anschauung gedeutet werden, der zufolge jedes Muskelsäulchen sich aus über einander geschichteten „Muskelkästchen“ aufbaut, durch deren Nebeneinanderlagerung die „Muskelfächer“ der ganzen Faser entstehen; jedes Muskelkästchen, unten von *Z*, der „Grundmembran“, begrenzt, enthält in seinem Innern ausser Flüssigkeit, (*J*) entsprechend, ein „Muskelprisma“, welches wie die Bowmann-„Discs“ durch die Schichtenfolge (*Q h Q*) repräsentirt wird; der fibrillären Structur der Muskelfaser trägt Krause nur insofern Rechnung, als er eine Zusammensetzung des Muskelprismas aus „Muskelstäbchen“ (Bowmann's „Sarcous elements“) annimmt, welche im Sinne der oben gegebenen Darstellung nur den Fibrillenabschnitten (*Q h Q*) entsprechen. Die Unhaltbarkeit dieser Theorie, nach welcher nicht die Fibrille, sondern die Muskelkästchen Elementarbestandtheil der Muskelfaser sein würden, ergiebt sich aus den bisher mitgetheilten Thatsachen ganz von selbst, und ist insbesondere auch der durch Säuren bewirkte Scheibenzerfall innerhalb der Schicht *Q* selbst sehr beweisend dagegen. Ebensowenig Berechtigung haben auch die Muskelelemente Merkels, welche von je zwei *Z*, die natürlich als theilbar angenommen werden mussten, begrenzt wären.

Auf zahlreiche andere im Laufe der Zeit geäusserte Ansichten über die viel umstrittene feinere und feinste Structur quergestreifter Muskeln, insbesondere auch auf Bütschli's „Wabentheorie“, hier näher einzugehen, würde wohl kaum am Platze sein.

Von den optischen Eigenschaften der Muskelfibrillen und speciell der quergestreiften war schon mehrfach die Rede. Schon durch die Untersuchung im gewöhnlichen Lichte stellt sich heraus, dass die verschiedenen Schichten der quergestreiften Fibrillen sich durch ein sehr verschiedenes Lichtbrechungsvermögen auszeichnen, und zwar kann man mit Bezug auf die Rollett'sche Buchstabenbezeichnung der einzelnen Glieder sagen, dass alle mit Consonanten bezeichneten Schichten stärker lichtbrechend und zugleich doppelbrechend (anisotrop) sind, wenngleich in sehr verschiedenem Grade.

Wie schon früher bemerkt wurde, erscheinen bei einer gewissen (tiefen) Einstellung die Streifen *Z* und *N* viel dunkler als *Q*, und es verdankt insbesondere *Z* seinem sehr starken Lichtbrechungsvermögen die leichte Wahrnehmbarkeit selbst an sonst wenig günstigen Präparaten. Die mit Vocalen *J* und *E* bezeichneten Schichten sowie (*h*) sind dagegen schwächer lichtbrechend und zugleich einfachbrechend (isotrop); sie erscheinen unter denselben Bedingungen, wie die mit Consonanten bezeichneten Streifen dunkel aussehen, hell und umgekehrt. Die doppelbrechende Eigenschaft der quergestreiften Muskelfasern wurde 1839 von Boeck entdeckt, aber erst von Brücke 1857 genauer untersucht.

Unter dem Polarisations-Mikroskop erscheinen bei gekreuzten Nicols die im gewöhnlichen Lichte (bei tiefer Einstellung) dunklen anisotropen Schichten *Z N* und *Q* hell glänzend, im dunklen Gesichtsfelde scharf sich abhebend, während die isotropen Schichten *J E* und *h* unter gleichen Umständen dunkel bleiben. Besonders schöne Bilder liefern Muskelfasern im polarisirten Lichte, wenn das Gesichtsfeld durch eine Glimmer- oder Gypsplatte von entsprechender Dicke gefärbt ist. Je nach der Lage der Faser erscheinen dann die anisotropen Schichten lebhaft complementär gefärbt. Licht, welches parallel der Längsaxe der Fibrillen einfällt, wird einfach gebrochen. Ein genau senkrecht zur Faseraxe geführter Querschnitt bleibt daher zwischen gekreuzten Nicols in allen seinen Theilen und in allen Azimuten dunkel und ändert ebensowenig auf Gypsgrund irgendwo die Farbe.

Die anisotropen Theile sind also einaxig. Dass sie positiv sind, stellte Brücke mittels verschiebbarer Quarzkeile fest; jede Muskelfaser wirkt wie die Verdickung eines Quarzkeiles, dessen Axe sie parallel liegt, ist also positiv wie Quarz.

Neuerdings hat Rollett spectral zerlegtes, polarisirtes Licht zur Untersuchung verwendet und konnte mittels des „Spectropolarisators" zunächst die schon von Engelmann gemachte Beobachtung bestätigen, dass *Z* und *N* schwächer doppelbrechend sind, als die schwächer lichtbrechenden Schichten *Q*. Doch lassen die ausserordentlich klaren und scharfen Bilder, welche dieses Verfahren liefert, keinen Zweifel übrig, dass die Nebenscheiben *N* ganz ebenso durch doppelbrechende Glieder der Fibrillen erzeugt werden, wie *Q* oder *Z*. Alle Sarkoplasma-Durchgänge erscheinen dagegen im polarisirten Licht vollkommen dunkel, so dass die doppelbrechenden Glieder der Muskelsäulchen in der Längsansicht der Faser „wie vollständig isolirt auf schwarzem Grunde in regelmässiger Anordnung nebeneinanderliegen".

Engelmann (2) hat darauf aufmerksam gemacht, dass Doppelbrechung eine sehr weit verbreitete Eigenthümlichkeit contractilen Plasmas ist und schon bei den Protisten wahrgenommen werden kann. So zeigt der Stielmuskel der Vorticellen starke Doppelbrechung, und zwar verhalten sich die Fibrillen gerade wie die Fibrillen quergestreifter Muskeln einaxig mit einer der Längsrichtung der Fasern parallelen Axe. Bei Stentor erwies sich übrigens nebst den Muskelfibrillen auch die corticale Plasmaschicht in ihrer ganzen Dicke als doppelbrechend; sehr deutlich ist die Doppelbrechung auch an den Strahlen von Actinosphaerium, und auch hier wirkt wieder jeder Plasmastrahl wie eine doppelbrechende Faser mit einer optischen Axe, die der Längrichtung der Faser, also auch im Allgemeinen der Verkürzungsrichtung ihres Plasmas parallel ist. Durch dieselben

Eigenschaften zeichnen sich ferner auch die Fibrillen der Epithelmuskeln von Hydra aus. Sehr bemerkenswerth ist das Verhalten der doppelt schräg gestreiften Muskelzellen vieler Wirbellosen im polarisirten Lichte; nach Engelmann fällt nämlich „die optische Axe der Fibrillen nicht, wie nach aller Analogie zu erwarten war, mit der Längsrichtung der Fibrillen, sondern unter allen Umständen mit der Längsaxe der Muskelfasern zusammen"; stets erscheinen die letzteren, welchen Winkel auch immer die Fibrillen mit der Faseraxe bilden mögen, maximal hell, wenn zwischen den gekreuzten Nicols die letztere unter einem Winkel von 45° gegen die Polarisationsebenen orientirt ist.

Es scheint hiernach, dass in allen Fällen, wo contractile Plasmatheilchen dauernd in einer bestimmten Richtung orientirt bleiben, Doppelbrechung als eine charakteristische Eigenschaft derselben hervortritt, und zwar scheint es sich durchwegs um einaxige Theilchen zu handeln, deren optische Axe mit der Richtung der Verkürzung zusammenfällt. Die quergestreiften Fibrillen würde man sich nach Engelmann vorzustellen haben als im Wesentlichen aus einer isotropen, in der Längsrichtung durchlaufenden Grundsubstanz bestehend, in welche in regelmässigen, den metabolen Gliedern entsprechenden Schichten doppelbrechende, als Sitz der verkürzenden Kräfte zu betrachtende Theilchen eingelagert sind.

In Kürze soll hier noch der Veränderungen gedacht werden, welche in Bezug auf die Querstreifung während der Contraction der Muskelfaser hervortreten, da dieselben fast ebensosehr morphologisches wie physiologisches Interesse haben. Wie die Beobachtung unmittelbar lehrt, besteht die Formänderung eines Muskels bezw. einer Faser oder Fibrille in Verkürzung und Verdickung; dies gilt natürlich nicht nur für die ganze Fibrille, sondern für jede einzelne Strecke derselben, für jede einzelne Querschicht.

Richtet man die Aufmerksamkeit auf eine contrahirte Stelle einer lebenden Muskelfaser, wie dies besonders bei Insectenmuskeln gelingt, über welche nach dem Herauspräpariren oft noch lange kurze Contractionswellen mit relativ sehr geringer Geschwindigkeit hinziehen, so überzeugt man sich leicht, dass innerhalb einer solchen Welle sich zweierlei Querstreifen darbieten, schmale, die immer sehr dunkel erscheinen, und helle, etwas breitere. Die contrahirte Faser zeigt daher im Allgemeinen ein ähnliches Aussehen, wie die ruhende, d. i. eine regelmässige Abwechslung dunkler und heller Querbänder, nur sind die einzelnen Streifen einander viel näher gerückt und insbesondere die dunklen viel schmaler, als an der erschlafften Faser.

Auch ist leicht zu erkennen, dass die dunklen, sehr scharf ausgeprägten Streifen dort auftreten, wo im erschlafften Muskel sich die Schichten *J Z J*, bezw. *J N E Z E N J* befinden, und dass die hellen Streifen im Wesentlichen verkürzten Streifen (*Q h Q*) entsprechen.

Muskelfasern von Insecten, welche in starkem Alkohol getödtet wurden, zeigen sehr oft derartige locale Contractionen („fixirte Contractionswellen"), an welchen sich dann unter Zuhülfenahme von Färbungsmethoden und Reagentien die histologischen Veränderungen, welche die quergestreiften Fibrillen beim Uebergang aus dem Ruhezustand in die Contraction erleiden, sehr genau feststellen lassen. Da diese, allerdings sehr subtilen Erscheinungen doch in theoretischer Beziehung von grösstem Interesse sind, so muss hier noch etwas näher darauf eingegangen werden.

Wir folgen dabei wiederum den ausgezeichneten Untersuchungen Rolletts (22).

Betrachtet man z. B. eine gut fixirte Contractionswelle an einer Faser von Otiorhynchus mastix nach Färbung mit Hämatoxylin (Fig. 31), so tritt zunächst wieder ganz überzeugend hervor, dass der dunkelblaue Streifen *C* des contrahirten Theiles der Faser, Nasse's „Contractionsscheibe" entsprechend, aus der Umbildung der Schichtenfolge (*J N E Z E N J*) hervorgegangen ist, also demjenigen Abschnitt, welchen Engelmann als „isotrope", Rollett als „arimetabole" Schicht ($\alpha$) bezeichnet hat.

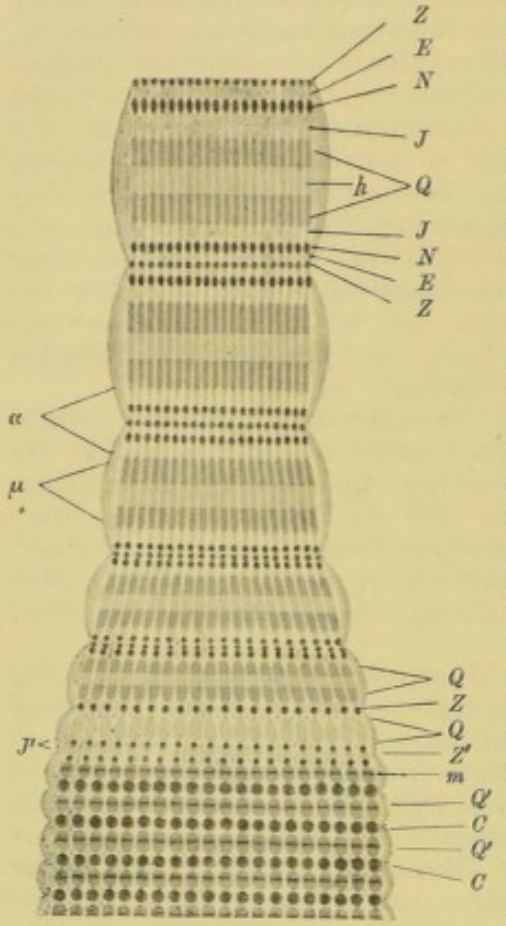



Fig. 31. Muskelfaser mit einer angelegten Contractionswelle von Otiorhynchus mastix. (Nach Rollett.)

In den erschlafften arimetabolen Schichten sind die Streifen *Z* und *N* stark gefärbt, die Streifen *E* und *J* gar nicht oder nur sehr schwach; in den erschlafften „metabolen" Abschnitten (*Q h Q*) (Engelmann's „anisotrope" Schicht), welche Rollet mit ($\mu$) bezeichnet, sind bekanntlich die Enden von *Q* immer intensiver gefärbt als die Mitte (*h*) (der Hensensche Streifen). Man sieht nun bei zunehmender Verkürzung der Abschnitte $\alpha$ die sich verschmälernden Streifen *N* immer näher an *Z* heranrücken, bis endlich die beiden *E* zwischen *N* und *Z* nicht mehr zu sehen sind, ähnlich wie das bei den weniger reich gestreiften Fasern von vornherein der Fall ist. Eine sehr auffallende Veränderung tritt nun im folgenden Stadium innerhalb der Schichtenfolge $\alpha$ auf. An Stelle der bis dahin farblosen Schichten *J* treten zwei stark gefärbte Streifen, während zwischen diesen an Stelle von *Z* ein helles Band erscheint.

Rollett bezeichnet die ersteren mit *J'* und den letzteren mit *Z'*, da dieselben zweifellos aus *J* und *Z* hervorgegangen sind, wofür insbesondere auch das Verhalten im polarisirten Lichte spricht, indem die dunklen *J'* gerade so wie die hellen *J* einfach brechend, das helle *Z'* dagegen wie *Z* doppeltbrechend sich erweisen. Wenn, wie es bisweilen der Fall ist, vor Ausbildung des eben geschilderten Stadiums die Schichten *J'* noch nicht ganz dunkel, die Schichten *Z'* dagegen noch nicht ganz hell und daher einander ähnlich erscheinen, so zeigt die Muskelfaser an den betreffenden Stellen der Contractionswelle die undeutlichste Querstreifung; es ist dann das sogenannte „homogene" Stadium früherer Autoren vorhanden, welches den Uebergang zur Schichtenfolge *J'* und *Z'* + *J'* vermittelt, welche ihrerseits wieder das häufigste Uebergangsstadium zu der Streifenfolge des vollkommen

contrahirten Muskels bildet. Indem nämlich das helle $Z'$ zwischen den dunklen $J'$ verschwindet, verschmelzen die letzteren zu dem schon von Nasse beschriebenen „Contractionsstreifen“ $C$, der stark lichtbrechend, immer sehr dunkel und bei Hämatoxylinfärbung intensiv blau erscheint. Er entspricht, wie ohne Weiteres ersichtlich ist, der Schichtenfolge $J + Z + J$ oder $J + N + E + Z + E + N + J$ der erschlafften, ruhenden Faser, aus deren Umwandlung er hervorgegangen ist.

Die Veränderungen innerhalb der (metabolen) Schichtenfolge $(Q\,h\,Q)$ sind Anfangs weniger auffallend, und auch die Verkürzung ist eine geringere. Später tritt eine Aufhellung ein, der Unterschied zwischen den dunkleren $Q$ und $h$ verwischt sich mehr und mehr und schliesslich tritt an die Stelle des letzteren (wenigstens in vielen Fällen) ein dunkler, schlecht begrenzter Streifen (m. Rolletts). Die ganze veränderte Schichtenfolge $(Q\,h\,Q)$ der contrahirten Faser bezeichnet Rollett mit $(Q')$. Oft erfolgt der Uebergang zwischen dem erschlafften und contrahirten Theil einer Faser nicht so rasch wie in dem der vorstehenden Schilderung zu Grunde gelegten Beispiel, sondern viel langsamer, so dass die einzelnen Stadien sich über mehrere Segmente der Faser erstrecken, ein Umstand, der die Deutlichkeit der Bilder noch vielfach erhöht.

Die Polarisationserscheinungen während der Contraction lassen sich an frischen Muskelfasern schwer verfolgen, doch konnte Rollett (22) sich trotzdem mit Sicherheit von einem Sinken der Doppelbrechung während der Contraction überzeugen, einer Thatsache, welche sich auch an fixirten Contractionswellen feststellen lässt und die schon Engelmann (23) vermuthete (vergl. Ebner 24, p. 233).

Sie ergiebt sich unmittelbar aus dem Umstande, dass solche mit fixirten Contractionswellen versehene Muskelfasern auf Gypsgrund in der Additions- und Subtractionslage betrachtet, mit ihren contrahirten Partieen keine auffallend andere Farbenänderung hervorrufen, als mit ihren erschlafften Partien, obschon sonst eine Zunahme der Dicke der Muskelschicht die Farbe sehr erheblich steigert (wenn sich z. B. zwei erschlaffte Fasern theilweise decken). Selbst sehr hohe Contractionswellen zeigen im Vergleich mit den erschlafften Theilen der Faser keine oder nur geringe Abweichungen im Sinne steigender oder sinkender Farben in der Additions- oder Subtractionslage. Diese Thatsache lässt nur die Deutung zu, dass in contrahirten Muskelfasern die Farbensteigerung, welche mit der Verdickung der Faser einhergehen sollte, compensirt oder übercompensirt wird durch ein mit der Contraction einhergehendes Sinken der Doppelbrechung.

Die Untersuchung im polarisirten Lichte giebt noch über ein weiteres wichtiges Verhalten quergestreifter Muskelfasern bei der Contraction Aufschluss. Vergleicht man nämlich an geeigneten Präparaten (Fig. 32) bei gekreuzten Nicols die Höhe der metabolen und arimetabolen Schichten beim Uebergang von erschlafften Theilen der Faser zu den contrahirten, so bemerkt man, dass mit zunehmender Verkürzung die Höhe der isotropen (arimetabolen) Schichten mehr als die der anisotropen (metabolen) abnimmt, das Volumen der letzteren also — da das Gesammtvolumen des betreffenden Faserabschnittes, wie das der ganzen Faser constant bleibt — auf Kosten der ersteren

wächst. Engelmann hat an geeigneten Objecten diese Thatsache auch durch mikrometrische Messungen sichergestellt. Zur Erklärung dieser Erscheinung nimmt Engelmann an, das bei der Contraction Flüssigkeit aus der isotropen in die anisotrope Substanz übertritt; die anisotrope Substanz quillt, die isotrope schrumpft. Dieser Wassertausch zwischen den metabolen und arimetabolen Schichten muss natürlich zwischen den diesen Schichten entsprechenden Gliedern der Muskelsäulchen, bez. der einzelnen Fibrillen angenommen werden. Da bei der Erschlaffung die umgekehrten Volumenänderungen wie bei der Verkürzung stattfinden, so folgt, dass bei der Erschlaffung die übergetretene Flüssigkeit sich wieder in die isotrope (arimetabole) Schichtenfolge zurückbegiebt. Diese Annahme wird nicht nur durch die beschriebenen Volumenänderungen der beiden Hauptschichtenfolgen jeder Fibrille nahegelegt, sondern sie erfährt auch eine wesentliche Stütze durch die oben erwähnte Abnahme der Doppelbrechung bei der Contraction, sowie dadurch, dass dann auch im gewöhnlichen Lichte die isotrope (arimetabole) Schichte dunkler, undurchscheinender, die anisotrope dagegen (mit Ausnahme der Mittelscheibe) heller, durchsichtiger wird. In dem Maasse, als die Schichten *Q* (Querscheiben) Wasser aus der isotropen Schichtenfolge imbibiren, müssen sie nicht nur voluminöser, sondern auch schwächer lichtbrechend, heller, sowie auch schwächer doppeltbrechend, die isotropen Schichten dagegen umgekehrt kleiner und stärker lichtbrechend, scheinbar dunkler werden, wie man es thatsächlich auch findet. Endlich steht auch die veränderte Färbbarkeit der contrahirten Faserabschnitte mit der Annahme einer Quellung der anisotropen Schichten auf Kosten der isotropen in guter Uebereinstimmung. Es ist bekannt, dass die Tingirbarkeit quellbarer Körper ausser von ihrer chemischen Zusammensetzung auch noch in hohem Maasse von dem jeweiligen Quellungsgrade abhängt. Für jede einzelne quellungsfähige, tingirbare Masse gilt die Regel, dass dieselbe sich um so intensiver färbt, je geringer ihr Gehalt an Imbibitionswasser ist. In der That beobachtet man nun bei der Contraction eine gesteigerte Tingirbarkeit der arimetabolen (isotropen) Schichten, während die metabolen (anisotropen) Schichten durch Hämatoxylin sehr viel schwächer als im Ruhezustande gefärbt werden.

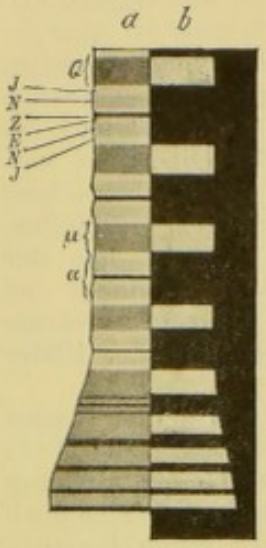



Fig. 32. Muskelfaser (von Telephorus) während der Contraction *a* im gewöhnlichen, *b* im polarisirten Licht. (Nach Engelmann aus Foster's Lehrbuch der Physiologie.)

## LITERATUR.

1. **Ballowitz,** Fibrilläre Structur und Contractilität (Pflüger's Arch. 46. Bd. p. 433).
2. **Engelmann,** Pflüger's Arch. 11. Bd. Ueber Contractilität und Doppelbrechungsvermögen. 1875.

3. **Bütschli**, Bronn's Klassen und Ordnungen der Thiere (Protozoa II).
4. **M. Verworn**, Psychophysiologische Protistenstudien. Jena 1889.
5. **Czermak**, Zeitschr. f. wiss. Zool. IV. 1853.
6. **Kühne**, Zeitschr. f. Biologie. N. F. 23. 1886. p. 93 ff.
7. **Kühne**, { Reichert's Archiv. 1859. p. 824.
{ Myologische Untersuchungen. Leipzig 1860. p. 23.
8. **Rhode**, Die Muskulatur der Chaetopoden (Zoolog. Beiträge von A. Schneider. I.).
9. **O. und R. Hertwig**, Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. XV. 1881. p. 1 ff.
10. **E. Ballowitz**, Archiv f. mikrosk. Anatomie. 39. Bd. p. 291 ff.
11. **G. Schwalbe**, Archiv. f. mikrosk. Anatomie. 5. Bd. 1869.
12. **Engelmann**, Pflüger's Arch. 25. Bd. 1881. (Ueber den faserigen Bau der contractilen Substanzen u. s. w.)
13. **Knoll**, Denkschriften der math.-naturwiss. Klasse der kais. Akademie der Wiss. in Wien. LVIII. 1891. p. 634.
14. **H. Fol**, Compt. rend. Tom. 106. p. 306. 1888.
15. **Steinach**, Pflüger's Arch. 52. Bd. 1892.
16. **Heidenhain**, Studien des physiolog. Instituts zu Breslau. Heft I. 1861.
17. **Drasche**, Verhandl. der anatom. Ges. 1892. p. 250.
18. **Knoll**, Sitzungsber. der Wiener Akademie. CI. Abth. III. 1892. p. 498.
19. **Retzius**, Biolog. Untersuchungen. 1881.
20. **Rollett**, Untersuchungen über den Bau der quergestr. Muskelfasern. I. und II. Aus den Denkschr. d. mathem.-naturwiss. Klasse der Wiener Akademie. XLIX. und LI. 1885.
21. **Leo Gerlach**, Ueber das Verhalten des indigoschwefelsauren Natrons im Knorpelgewebe lebender Thiere. Habilitationsschrift. 1876.
22. **Rollett**, Denkschriften der Wiener Akademie. LVIII. 1891. (Unters. über Contraction und Doppelbrechung der quergestr. Muskelfasern.)
23. **Engelmann**, Pflüger's Arch. VII. p. 174.
24. **V. v. Ebner**, Untersuchungen über die Ursache der Anisotropie organ. Substanzen. Leipzig 1882.

## B. Die Formänderung des Muskels bei der Thätigkeit.

Ein Theil der die Muskelthätigkeit begleitenden Erscheinungen, wie insbesondere die in ihrem Gefolge auftretenden Veränderungen der optischen Eigenschaften fanden bereits im Vorhergehenden Besprechung. In Bezug auf die chemische Zusammensetzung der Muskelsubstanz und deren Aenderungen bei der Thätigkeit darf wohl auf die neueren Lehrbücher der physiologischen Chemie verwiesen werden. Es bleibt noch übrig, die bei Weitem auffallendste Erscheinung der Muskelthätigkeit, nämlich die Formänderung (Contraction), näher ins Auge zu fassen. Das Wesentlichste hierbei, die Verkürzung in der Längsrichtung unter gleichzeitiger Verdickung (Zunahme des Querschnittes) tritt natürlich in allen Fällen hervor, wo contractile Plasmatheilchen dauernd oder wenigstens zeitweise in einer bestimmten Richtung orientirt sind. So wurde schon oben auf die mehr oder weniger rasch, bisweilen blitzschnell erfolgende Verkürzung und Verdickung gewisser Pseudopodienformen (Myopodien, Myophrysken), sowie der schon als echte Muskeln zu bezeichnenden Myoïde oder Myoneme gewisser Infusorien hingewiesen, und in der That lassen sich hier sozusagen in elementarer Weise dieselben Formänderungen an einzelnen Fibrillen (oder Fibrillenbündeln) beobachten, welchen wir auch wieder bei den aus zahlreichen Zellen zusammengesetzten, hochcomplicirten Organen begegnen, die man gewöhnlich als Muskeln der höher organisirten Thiere zu bezeichnen pflegt. In allen Fällen beruht aber der mechanische Effect der Formänderung eines Muskels auf der Verkürzung desselben in der Längsrichtung, niemals auf der Verdickung. Daher pflegt man in der Regel auch nur von Verkürzung oder Contraction zu sprechen, wenn von Muskelthätigkeit die Rede ist.

Es wurde bereits bei Erörterung der Thätigkeitsäusserungen der Myoïde hervorgehoben, dass ein einmaliger Reiz von sehr kurzer Dauer, wie etwa eine einfache rasche Dichtigkeitsschwankung eines elektrischen Stromes oder ein möglichst kurzer mechanischer Anstoss, eine ebenfalls sehr rasch ablaufende Contraction mit darauffolgender langsamerer Wiederverlängerung bewirkt; man bezeichnet einen solchen rasch verlaufenden Contractionsvorgang, wie er besonders für quergestreifte Muskeln charakteristisch ist, als „Zuckung“. Es ist aber diese elementare Thätigkeitsform keineswegs den Muskeln allein

eigenthümlich, denn einerseits kann man die rythmischen oder auch arrythmischen Bewegungen eines Flimmerelementes als aus einzelnen, aufeinanderfolgenden Zuckungen bestehend auffassen, sowie auch Geisseln in vielen Fällen „zuckend" sich contrahiren, andererseits giebt es zahlreiche Muskeln, vor Allem die einkernigen, glatten Muskelzellen, welche sich so langsam verkürzen, dass man hier ebensowenig von „Zuckungen" sprechen kann, wie etwa bei der noch viel trägeren Verkürzung der Pseudopodien bei den meisten Rhizopoden.

Stets aber ist, wie es scheint, eine „zuckende" Contraction an das Vorhandensein fibrillärer Structur (besonders mit Querstreifung) geknüpft, obschon, wie das Beispiel der glatten Muskelzellen lehrt, nicht umgekehrt die Differenzirung von Fibrillen auch immer eine sehr rasch verlaufende Contraction bedingt.

In den ausgeprägtesten Fällen „zuckender" Contraction beginnt die Verkürzung für die unmittelbare Wahrnehmung scheinbar gleichzeitig mit der erregenden Ursache, erreicht in kürzester Zeit ihren grössten Werth, um dann sofort wieder langsamerer Erschlaffung zu weichen.

Der oft sehr grosse Unterschied, der sich in Bezug auf die Dauer der Verkürzung einerseits, der Wiederverlängerung anderseits bei contractilen, zuckenden Theilen niederster Thierformen geltend macht (Vorticellenstiel, Spirostomum, Myopodien etc.), ist zum grossen Theil durch die eigenthümlichen mechanischen Verhältnisse bedingt, unter welchen sich hier die Contraction und Erschlaffung vollzieht. Mehr oder weniger verhalten sich die zuckenden Fibrillen hier so wie etwa ein völlig unbelasteter, auf Quecksilber schwimmmender Muskel, der seine normale Länge auch nur wieder zu erreichen vermag, wenn eine dehnende Kraft einwirkt.

Der Verlauf einer einfachen Zuckung ist meist so rasch, dass es unmöglich ist, durch unmittelbare Beobachtung etwas Näheres über die zeitlichen Verhältnisse der Contraction und das Verhalten der contractilen Fasern in den einzelnen Stadien der Verkürzung zu erfahren. Vielmehr bedarf es feinerer Hülfsmittel der Zeitmessung, um das Verhältniss der verschiedenen Phasen innerhalb des kurzen Actes einer Zuckung festzustellen *).

Die erste genauere Untersuchung hierüber verdanken wir Helmholtz (1850). Ein Mittel zur Messung so kleiner Zeiten, wie sie hier in Betracht kommen, ist vor Allem die graphische Aufzeichnung des zu messenden Vorganges auf einer schnell bewegten Fläche. Denken wir uns eine solche (etwa eine berusste Glas- oder Papierfläche) mit genügender Geschwindigkeit an der Spitze eines Schreibhebels vorbeibewegt, der, mit dem zuckenden Muskel verbunden, der Contraction desselben folgt, so erhalten wir eine krumme Linie (Curve), deren Abscissenwerthe den Zeiten, deren Ordinaten dagegen der Grösse der Verkürzung (Verdickung) des Muskels entsprechen. Auf diesem Princip beruht das Myographion von Helmholtz, an dessen Stelle in der Folgezeit zahlreiche andere ähnliche Apparate getreten sind, deren Beschreibung in jedem grösseren Lehrbuche nachgesehen werden kann.

*) Vergl. v. Bezold, Untersuchungen über die elektrische Erregung der Nerven und Muskeln, 1861, S. 31 (Geschichtlicher Ueberblick über die Bestrebungen, die bei der Nerven- und Muskelaction ins Spiel kommenden kleinen Zeittheilchen zu messen).

Bei jeder so gewonnenen „Zuckungscurve“ lassen sich die Zeitwerthe der Abscissenlinie leicht bestimmen, wenn entweder die Geschwindigkeit der Schreibfläche bekannt ist, oder wenn gleichzeitig mit dem „Myogramm“ Stimmgabelschwingungen verzeichnet werden.

Die Anwendung der graphischen Methode setzt uns nun in den Stand, sofort und gleichzeitig die charakteristischen Eigenthümlichkeiten des zu untersuchenden Bewegungsvorganges in Bezug auf seine Grösse, Dauer und Form zu erkennen. Wenn der Moment der Reizung auf der Curventafel in geeigneter Weise markirt ist, so fällt in der Regel sofort auf, dass die Erhebung des Zeichenstiftes von der Abscisse nicht mit dem Momente des Reizes zusammenfällt, sondern merklich später beginnt, so dass demnach der Beginn der Muskelverkürzung nicht im Momente der Einwirkung des Inductionsschlages erfolgt, sondern eine gewisse Zeit vergeht, ehe die durch die Reizung bewirkte Veränderung im Muskel zu einer Verkürzung desselben führt, die sich durch eine Bewegung des Schreibhebels äussert (Fig. 33).

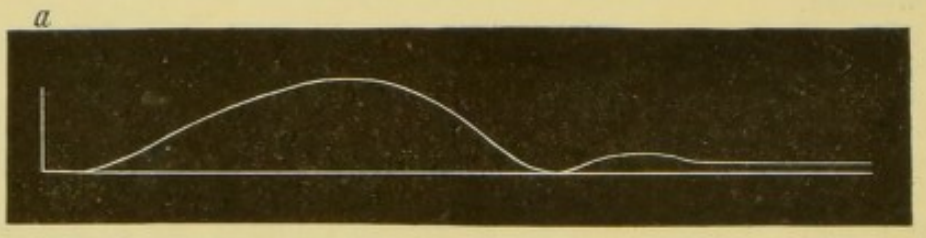



Fig. 33. Muskelzuckungscurve nach Helmholtz. *a* Moment der Reizung.

Die Länge dieser Zeit, welche durch das zwischen *a* und dem Anfang der Curve gelegene Stück der Abscisse gemessen wird, bestimmte Helmholtz für den durch einen Inductionsschlag direct gereizten, belasteten Froschmuskel zu etwa 0,01 Sekunde. Man nennt diese Zeit das Stadium der latenten Reizung (Latenzstadium), denn die Reizung bewirkt während derselben keinen merklichen mechanischen Effect. Hierauf beginnt die Verkürzung des Muskels, nachdem der auslösende Reiz bereits verschwunden ist, was durch die Erhebung des Zeichenstiftes bis zum Gipfel der Curve angezeigt wird. Von da ab verlängert sich der Muskel wieder, bis er endlich seine ursprüngliche Länge wieder erreicht. Die Zeit, welche vom Beginn der Verkürzung bis zum Maximum derselben verstreicht, heisst das Stadium der steigenden Energie, die Zeit von dem Maximum bis zur völligen Wiederausdehnung des Muskels das Stadium der sinkenden Energie; die Zeit endlich vom Beginn der Verkürzung bis zur vollständigen Wiederausdehnung entspricht der Zuckungsdauer.

Bezüglich der Grösse oder Höhe der Muskelzuckung darf man nicht ausser Acht lassen, dass es sich bei der graphischen Darstellung in der Regel um eine mehr oder minder beträchtliche Vergrösserung handelt, und man muss daher stets die Länge des zeichnenden Hebels berücksichtigen, wenn man die wahre Grösse der Verkürzung erfahren will. Die beiden Stadien der steigenden und sinkenden Energie lassen sich leicht bestimmen, indem man vom Gipfel der Curve eine senkrechte Ordinate auf die Abscisse zieht. In der Regel ist das erstere erheblich kürzer als letzteres, doch kann auch das Umgekehrte der Fall sein (z. B. bei Abkühlung). Hinsichtlich der Form der

Zuckungscurve ist zu bemerken, dass dieselbe oft nicht als der vollkommene Ausdruck des Bewegungsvorganges angesehen werden kann, indem in vielen Fällen der zeichnende Hebel (ganz abgesehen von möglichen Eigenschwingungen) so angeordnet ist, dass seine Spitze bei der Bewegung einen Kreisbogen beschreibt. Einen wesentlichen Einfluss auf die Form der Zuckungscurven hat natürlich auch die Geschwindigkeit der bewegten Schreibfläche, so dass eine und dieselbe Bewegung, durch denselben Hebel verzeichnet, sehr verschieden aussehende Curven liefern kann, je nachdem sich die Schreibfläche langsamer oder schneller bewegt.

## I. Abhängigkeit des Contractionsverlaufes von der Natur des Muskels.

Die ausserordentlichen Verschiedenheiten, welche in Bezug auf die Schnelligkeit der Bewegungserscheinungen bei verschiedenen Plasmaarten bekannt sind, lassen von vorneherein erwarten, dass ähnliche Unterschiede auch bei Muskeln verschiedener Thiere, sowie bei verschiedenen Muskeln einer und derselben Thierspecies hervortreten werden, worauf ja übrigens auch die sehr weitgehenden Structurdifferenzen ohne Weiteres schliessen lassen. In der That lehrt schon ein flüchtiger Ueberblick, dass, abgesehen von den noch zu besprechenden äusseren Einflüssen, Form und Verlauf der Contraction ganz wesentlich von der Natur des Muskels abhängen. Hier macht sich vor Allem der ganz enorme Unterschied zwischen glatten und quergestreiften Muskeln geltend. Ausnahmslos verkürzen sich die ersteren unvergleichlich viel langsamer als diese, so dass man kaum jemals von einer „Zuckung“ zu sprechen Gelegenheit hat, wenn ein Einzelreiz auf glatte Muskelelemente wirkt. Der ganze Contractionsverlauf ist sozusagen makroskopisch, indem sowohl das Latenzstadium, wie alle Phasen der Verkürzung und Wiederverlängerung bequem mit dem Auge ohne alle weiteren Hülfsmittel verfolgt werden können.

Mitten inne zwischen diesen träge sich contrahirenden, glatten und den „zuckenden“ quergestreiften Muskeln der Wirbellosen und Wirbelthiere steht der aus einkernigen, quergestreiften Elementen gebildete Herzmuskel, dessen Contractionsverlauf weder so träge ist wie der der glatten, noch so rasch wie jener der meisten quergestreiften Stammesmuskeln. Man war daher vielfach im Zweifel, ob es gerechtfertigt sei, jede einzelne durch einen Momentreiz ausgelöste Contraction des Herzens (die sich übrigens hinsichtlich ihres Verlaufes in keiner Weise von einem natürlichen „Herzschlag“ unterscheidet) der elementaren Einzelzuckung eines Stammesmuskels gleichzusetzen. Gleichwohl kann an der Berechtigung hierzu nicht im Mindesten gezweifelt werden. Denn es ist klar, dass die längere Dauer an sich in keiner Weise als Beweis dafür angesehen werden kann, dass die einmalige Contraction des Herzmuskels einer einfachen Zuckung nicht entsprechend sei. Es kommen eben, wie gezeigt werden wird, auch unter den quergestreiften Skeletmuskeln verschiedener Thiere und selbst unter den Muskeln eines Individuums sehr beträchtliche Verschiedenheiten in Bezug auf die Geschwindigkeit des Zuckungsverlaufes vor, und es lässt sich diese letztere leicht künstlich durch

verschiedene Eingriffe in noch viel höherem Maasse verzögern, als es bei der normalen Contraction des Herzens je der Fall ist.

Wir fassen demnach jede natürliche oder durch einen kurzdauernden künstlichen Reiz ausgelöste Einzelcontraction des Herzmuskels (der Wirbellosen und Wirbelthiere) als eine elementare, aber in allen Phasen verzögerte, gedehnte Zuckung auf.

Untersucht man unter möglichst vergleichbaren Bedingungen etwa am Frosch den zeitlichen Verlauf der Zuckung eines Skeletmuskels und des Herzens bei Reizung mit einem einzelnen Inductionsschlag mittelst der graphischen Methode, etwa durch einen aufgelegten leichten Hebel, so findet man, wie schon Marey (1) hervorhebt, dass die Herzcurve und die Muskelzuckungscurve bezüglich ihrer Form dieselben charakteristischen Eigenthümlichkeiten des rascheren Ansteigens und langsameren Absinkens darbieten. Doch findet man das Stadium der latenten Reizung ausnahmslos beim Herzen wesentlich länger als unter sonst gleichen Umständen beim Skeletmuskel, eine Thatsache, die um so auffälliger hervortritt, je grösser der Unterschied der Geschwindigkeit des Contractionsverlaufes zwischen den beiden quergestreiften Muskelarten desselben Thieres ist. Da dies bei den poikilothermen Wirbelthieren in einem höheren Maasse der Fall ist, als bei Warmblütern, so ist auch der Unterschied in der Grösse der Latenzstadien ersterenfalls bedeutender. So kann beim Frosch die Latenzzeit des Herzmuskels bis 0,28 Sek. dauern, während dieselbe beim Gastrocnemius desselben Thieres nach Helmholtz 0,01 Sekunde beträgt und nach neueren Untersuchungen noch wesentlich kürzer ist (0,005 Sekunde). Das Stadium der steigenden Energie beträgt für das Froschherz nach Marchand (2) 2—3 Sekunden, während derselbe Zeitraum für die Zuckung eines Skeletmuskels nur nach Bruchtheilen einer Sekunde misst. Durch einen ähnlich trägen Contractionsverlauf zeichnen sich auch die dem Herzmuskel noch in anderer Beziehung sehr nahe stehenden quergestreiften Muskeln der Medusen aus (Romanes 3).

In neuerer Zeit sind nun ähnliche, wenn auch nicht so weitgehende Unterschiede im zeitlichen Verlauf der Zuckung auch bei den quergestreiften Stammesmuskeln selbst und zwar nicht nur bei verschiedenen Thieren, sondern auch bei einem und demselben Individuum, ja sogar in einem und demselben Muskel nachgewiesen worden.

Im Allgemeinen kann man sagen, dass es im physiologischen Sinne zwei Arten vielkerniger, quergestreifter Muskelfasern giebt, solche, die sich durch einen raschen, und solche, die sich durch einen trägeren Contractionsverlauf auszeichnen („flinke“ und „träge“ Muskeln). Zwischen beiden giebt es zahllose Zwischenstufen.

So lässt sich leicht zeigen, dass die Skeletmuskeln einer Schildkröte oder des Chamäleons sich im Allgemeinen sehr viel langsamer zusammenziehen, als etwa die eines Frosches oder Warmblüters, und dass andererseits wieder gewisse Insectenmuskeln sich noch viel schneller contrahiren, als selbst die in dieser Beziehung am meisten begünstigten Warmblütermuskeln. Es ergiebt sich dies übrigens fast immer schon unmittelbar aus der Beobachtung der den betreffenden Thieren eigenthümlichen Bewegungen, und sei nur an die träge, langsame Locomotion der Schildkröte und andererseits an die ausser-

ordentlich raschen Schwingungen der Flügel vieler Insecten erinnert, wobei sich die bewegenden Muskelfasern oft mehrere hundert Mal in der Sekunde contrahiren müssen. Dementsprechend muss nun auch die Zuckungscurve solcher Muskeln unverhältnissmässig kürzer sein, als etwa die eines Frosch- oder gar Schildkrötenmuskels. Wahrscheinlich kann man, wie Hermann bemerkt (4, p. 38), in der Thierreihe eine continuirliche Scala in dieser Hinsicht aufstellen, welche nach Marey mit den äusserst rapiden Zuckungen der Flugmuskeln vieler Insecten beginnt; dann würden folgen die quergestreiften Skelettmuskeln der Vögel, Fische, Säugethiere, Frösche, Kröten und zu äusserst die der Schildkröte und des winterschlafenden Murmelthieres, dann die Herzmuskulatur und endlich die meisten glatten Muskelzellen, deren Contractionsverlauf, wie schon erwähnt, sozusagen makroskopisch ist.

Bei Froschmuskeln dauert die einzelne Zuckung bei gewöhnlicher Temperatur etwa 0,1—0,3 Sek., bei der Schildkröte oft mehr als 1 Sek., während bei den Flugmuskeln mancher Insecten die

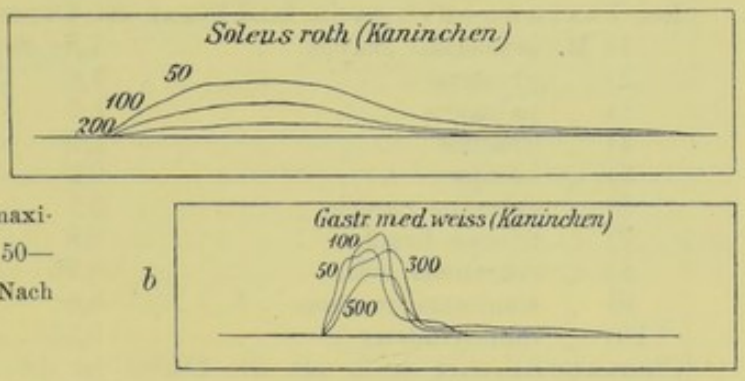



Fig. 34. *a* drei maximale Zuckungen bei 50, 100 und 200 gr Belastung; *b* vier maximale Zuckungen bei 50—500 gr Belastung. (Nach Cash.)

Zuckungsdauer bis auf $^1/_{300}$ Sekunde herabsinken, bei glatten Muskeln dagegen umgekehrt mehrere Sekunden betragen kann. Hand in Hand mit diesen Verschiedenheiten des Zuckungsverlaufes gehen auch Verschiedenheiten der Grösse des mechanischen Latenzstadiums, und zwar nimmt dasselbe mit wachsender Zuckungsdauer im Allgemeinen zu.

Von ganz besonderem Interesse ist nun die Thatsache, dass auch die quergestreiften Muskeln eines und desselben Thieres, wie sie in histologischer und chemischer Hinsicht verschieden sein können, auch in functioneller Beziehung ganz wesentliche Unterschiede erkennen lassen. Ranvier (5) machte zuerst die interessante Beobachtung, dass die rothen und blassen Muskeln des Kaninchens einen ganz verschiedenen Zuckungsverlauf zeigen, indem die ersteren durch eine verhältnissmässig lange Contractionsdauer und ein entsprechend längeres, mechanisches Latenzstadium vor den blassen Muskeln ausgezeichnet sind, welche nach einer kurzen Latenzzeit viel rascher zucken. Ranvier verglich bei Kaninchen insbesondere die Function des rothen M. semitendinosus mit der des blassen Vastus internus oder M. adductor magnus und fand, dass jener, durch einzelne Inductionsschläge gereizt, nicht wie der blasse Muskel rasche Zuckungen ausführt, sondern sich nach einem etwa vier Mal grösseren Latenzstadium allmählich verkürzt. Kronecker und Stirling (6) bestätigten diese Thatsache und fanden die Zuckungsdauer der

rothen Muskeln fast drei Mal so lang als die der weissen, während dagegen die Zuckungshöhe der ersteren im Vergleich zu jener der weissen immer sehr unbedeutend ist (Fig. 34 *a*, *b*).

Marey hatte ähnliche Beobachtungen an verschiedenen Muskeln des Frosches gemacht und z. B. den M. hyoglossus träger als den Gastrocnemius gefunden. Cash(7) stellte dann durch eingehende Versuche fest, dass sowohl beim Frosch wie bei der Schildkröte verschiedene Muskeln sich in ganz charakteristischer Weise durch Form und Verlauf der Zuckungscurve unterscheiden. Die mittleren Werthe der Contractionsdauer verschiedener Skeletmuskeln des Frosches sind in folgender Tabelle enthalten:

| | | | |
|---|---|---|---|
| 1) | M. hyoglossus . . . . . | 0,2—0,3 | Sekunde |
| 2) | „ rectus abdominis . . . . | 0,17 | „ |
| 3) | „ gastrocnemius . . . . . | 0,12 | „ |
| 4) | „ semimembranosus . . . . | 0,108 | „ |
| 5) | „ triceps . . . . . | 0,104 | „ |

Bei Testudo europaea fand Cash die Dauer der Zuckung von

| | | | |
|---|---|---|---|
| 1) | M. pectoralis mayor . . . . | 1,8 | Sekunde |
| 2) | „ glutaeus . . . . . | 1,6 | „ |
| 3) | „ palmaris . . . . . | 1,0 | „ |
| 4) | „ gracilis . . . . . | 1,0 | „ |
| 5) | „ biceps . . . . . | 0,9 | „ |
| 6) | „ splenius capitis . . . . . | 0,9 | „ |
| 7) | „ triceps brachii . . . . . | 0,8 | „ |
| 8) | „ retrahens colli . . . . . | 0,75 | „ |
| 9) | „ semimembranosus . . . . | 0,6 | „ |
| 10) | „ omohyoïdeus . . . . . | 0,55 | „ |

Charakteristischer noch als die Dauer ist die Art des Verlaufes (Form) der betreffenden Myogramme. Viele derselben haben so prägnante Formen, dass sie gewissermaassen zum Signalement der Muskelspecies dienen können. Die beistehende Figur (35 *a*) zeigt, wie ganz anders sich der Gastrocnemius verhält, als die Triceps- und

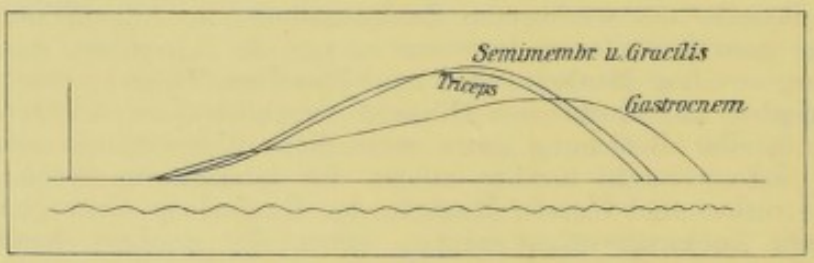



Fig. 35 *a*. Zuckungscurven von drei verschiedenen Froschmuskeln, unter gleichen Umständen aufgenommen. (Nach Cash.)

die Semimembranosus-Gracilis-Gruppe. Die letzteren Muskeln erreichen das Maximum der Verkürzung bald nach der Hälfte der Zeitdauer ihres gesammten Zuckungsverlaufes, während der Gastrocnemius $^2/_3$ seiner Zuckungszeit zur Verkürzung braucht und nur $^1/_3$ zur Verlängerung. Vergleicht man mit diesen Curven die beistehende Gruppe der trägsten Froschmuskeln (Fig. 35 *b*), so tritt der Unterschied sehr auffallend hervor.

Fast noch mehr geeignet, zu zeigen, wie formenreich die Zuckungscurven verschiedener quergestreifter Muskeln desselben Thieres sein können, ist Fig. 35 *c* von der Schildkröte. Am raschesten contrahirt sich der M. omohyoïdeus, entsprechend seiner Bestimmung, den Kopf des Thieres bei Gefahr schnell unter den schützenden Panzer zu ziehen, während der kraftvolle, zur Bewegung des schweren Thieres bestimmte Pectoralis mayor „mit energischem Anhube beginnt und ziemlich lange auf der Höhe der Zusammenziehung verharrt“. Aehnliche Unterschiede dürften sich hinsichtlich der rasch beweglichen Augen- und Zungenmuskeln und der trägen Skeletmuskeln des Chamäleons herausstellen.

Es muss noch besonders bemerkt werden, dass sowohl die relative wie absolute Zuckungshöhe der flinken Muskeln auch beim Frosch viel grösser ist, als die der trägen. Ein 32 mm langer Rectus abdominis von R. esculenta zog sich bei mittlerer Spannung etwa

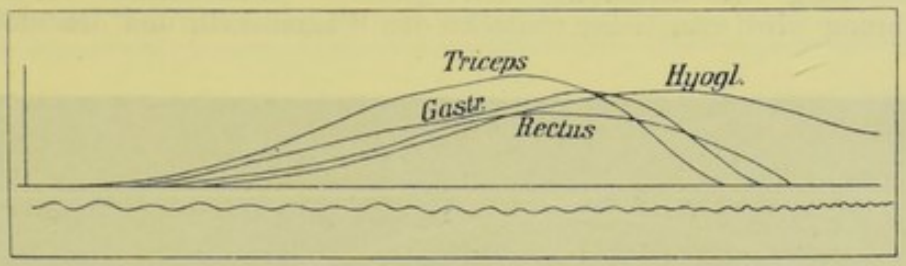



Fig. 35 *b*. Vier Zuckungscurven verschiedener Froschmuskeln. (Nach Cash.)

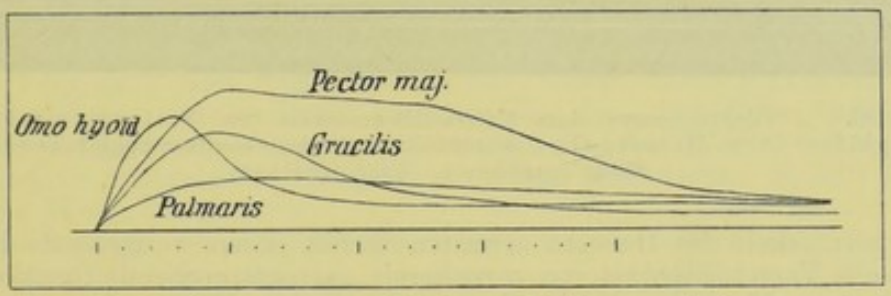



Fig. 35 *c*. Vier Zuckungscurven verschiedener Schildkrötenmuskeln, unter gleichen Umständen aufgenommen. Die Striche markiren ganze Sekunden.

2,6 Mal weniger zusammen, als der nur 28 mm lange Gastrocnemius. Die gezeichneten (vergrösserten) Hubhöhen betrugen 6 und 15 mm. Der 26 mm lange träge Hyoglossus hat bei annähernd proportionaler Spannung eine Zuckungshöhe von nur 1,5 mm (Grützner).

Ein sehr bemerkenswerthes Beispiel trägen Zuckungsverlaufes bei Warmblütermuskeln hat neuerdings Rollett (8) bekannt gemacht. Es wurde schon oben der Besonderheiten, insbesondere des Sarkoplasmareichthums gedacht, durch welchen sich die quergestreiften Muskeln der Fledermäuse auszeichnen. Reizversuche an denselben (mit einzelnen Inductionsschlägen) haben nun ergeben, dass der Zuckungsverlauf dieser ausgeprägt „trüben“ Muskeln (M. pectoralis mayor, biceps und triceps) auffallend träge ist. Rollett berechnet im Mittel für das Latenzstadium 0,025 Sekunde, für den aufsteigenden Curventheil 0,146, für den absteigenden 0,350 Sekunde, also für die ganze Zuckungsdauer 0,496 Sekunde. Es erscheinen demnach diese Muskeln träger als alle Froschmuskeln, aber flinker als alle Schild-

krötenmuskeln, flinker als die rothen Kaninchenmuskeln, aber viel träger als die weissen desselben Thieres.

Sehr auffallend sind die Unterschiede im Zuckungsverlauf verschiedener anatomisch getrennter Muskeln desselben Thieres auch bei vielen Wirbellosen. So fand Ch. Richet (9) die Zuckungscurven der Schwanz- und Scheerenmuskeln beim Flusskrebs sehr verschieden, gleichgültig ob die Contraction vom Centralorgan oder durch künstliche Reizung ausgelöst wurde. Bei den Schwanzmuskeln ist der Verlauf derselben sehr kurz und erinnert an die Zuckung des Gastrocnemius vom Frosch. Der Scheerenschliesser zeichnet dagegen eine weit gedehntere Curve, die von der der Schwanzmuskeln immer wesentlich verschieden ist. Auch hier steht diese Thatsache wieder in Uebereinstimmung mit dem normalen Bewegungsmodus der betreffenden Theile (rasches Wippen des Schwanzes, trägere, aber lange dauernde Schliessung der Scheeren). Die grössten Unterschiede in dieser Richtung wird man sicher zwischen den Flugmuskeln und den übrigen

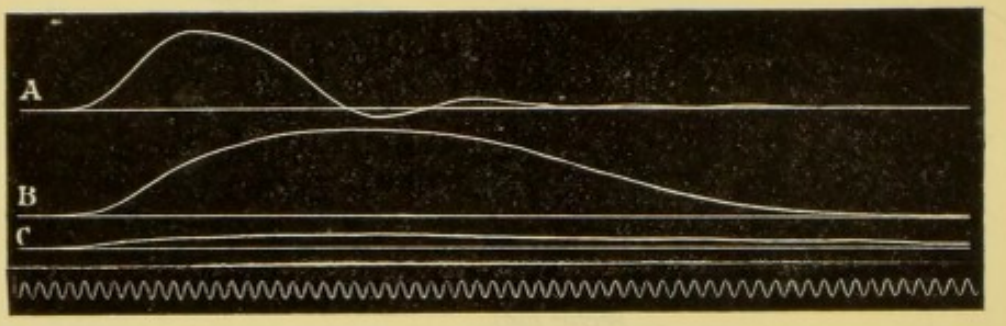



Fig. 36. *A* Zuckungscurve eines Extremitätenmuskels von Dyticus; *B* von Hydrophilus; *C* von Melolontha; sämmtlich bei gleicher Geschwindigkeit der Schreibfläche gezeichnet. (Nach Rollett.)

Körpermuskeln der Insecten erwarten dürfen, deren weitgehende histologische Verschiedenheit von vorneherein auf entsprechende functionelle Differenzen hinweist. Leider liegen eingehendere Untersuchungen über den Zuckungsverlauf der ersteren bisher nicht vor, und man weiss nur, dass sie sich ausserordentlich rasch contrahiren können. Dagegen hat Rollett neuerdings sehr interessante Beobachtungen mitgetheilt über physiologische Verschiedenheiten gleichnamiger, aber histologisch differenter Muskeln bei einander sonst sehr nahe stehenden Insecten (Käfern) (10).

Alle Skeletmuskelfasern des Dyticus weichen in ihrem Bau sehr wesentlich von allen Skeletmuskelfasern des Hydrophilus ab, während bei jedem dieser Käfer für sich alle Muskelfasern eine ganz übereinstimmende Structur erkennen lassen. „Bei Dyticus zeigen sich am Querschnitt platte Muskelsäulchen und dementsprechend radiär angeordnete Cohnheimsche Felder, wobei das Sarkoplasmageäder von grösseren, die Kerne umgebenden Ansammlungen federartig ausstrahlt“ (Fig. 25). Bei Hydrophilus dagegen finden sich polygonale Cohnheimsche Felder, welche in der Mitte eine von Sarkoplasma erfüllte Lücke zeigen; jedes Muskelsäulchen ist daher von einem centralen Canale durchzogen und gleichmässig vom Sarkoplasma umrahmt. Rollett benutzte Präparate von den genannten Käfern,

an welchen die die Oberschenkel des hinteren Beinpaares bewegenden Muskeln direct mit Inductionsschlägen gereizt wurden. Bei diesen Versuchen ergab sich ein wesentlicher Unterschied der Dauer und Form der Einzelzuckung für die zwei Käferspecies. Die Curve des Dyticus-Muskels steigt rasch zum Maximum der Verkürzung an, um hierauf auch wieder schnell zur Abscisse abzusinken. Die Curve des Hydrophilus-Muskels erreicht ihr Maximum viel später, hält sich nahe demselben längere Zeit und fällt dann ganz allmählich ab (noch gedehnter verläuft das Myogramm der Muskeln des Maikäfers) (Fig. 36). Der Zuckungsverlauf der Dyticus-Muskeln ist also dem der weissen, der der Hydrophilus- und Melolontha-Muskeln jenem der rothen Kaninchenmuskeln vergleichbar. Im Uebrigen variirt die absolute Dauer einer Zuckung und ihrer einzelnen Stadien in allen Fällen innerhalb ziemlich weiter Grenzen. Die folgende Tabelle giebt die Mittelwerthe aus einer grösseren Zahl von Einzelversuchen nach Rollett.

| Käfer | Latenzstadium | Zuckungsdauer | Aufsteigender Curventheil | Absteigender Curventheil |
|---|---|---|---|---|
| Dyticus | 0,017 | 0,112 | 0,055 | 0,057 |
| Hydrophilus | 0,047 | 0,350 | 0,108 | 0,242 |
| Melolontha | 0,075 | 0,527 | 0,110 | 0,411 |

Vergleicht man damit die Zahlen, welche Marey (11) für die Flugmuskeln verschiedener Insecten als der möglichen Zuckungsgeschwindigkeit pro Sekunde entsprechend angiebt, so wird der ausserordentlich weitgehende Unterschied beider Muskelarten in sehr deutlicher Weise klargestellt:

| | |
|---|---|
| Stubenfliege . . . . . | 330 |
| Hummel . . . . . | 240 |
| Biene . . . . . | 190 |
| Wespe . . . . . | 110 |
| Libelle . . . . . | 28 |
| Kohlweissling . . . . . | 9 |

und wieder zeigt sich, dass die betreffenden Eigenschaften der Muskeln schon in den Bewegungen des unversehrten Thieres mehr oder weniger deutlich zum Ausdruck kommen.

Aus dem Bisherigen ergiebt sich, dass nicht nur die quergestreiften Muskeln verschiedener Thiere, sondern auch die einer und derselben Thierspecies sehr weitgehende Differenzen in Bezug auf die zeitlichen Verhältnisse des Contractionsverlaufes darbieten. Dasselbe gilt nun nach Grützners Untersuchungen auch für die Fasern eines einzelnen Muskels. So wie es „flinke“ und „träge“ Muskeln giebt, so giebt es auch flinke und träge Muskelfasern, die in vielen und vielleicht den meisten Fällen einen anatomisch einheitlichen Muskel zusammensetzen. Schon im Jahre 1805 hat Ritter eine physiologische Verschiedenheit verschiedener Muskelgruppen behauptet und den Beugern beim Frosche eine geringere, „bedingte, endliche“, den Streckern eine beträchtlichere, „unbedingte, unendliche“

Erregbarkeit zugeschrieben. Auf die betreffenden Thatsachen wird an anderer Stelle näher einzugehen sein; hier sei nur darauf hingewiesen, dass auch durch spätere Versuche (insbesondere von Rollett) gezeigt wurde, dass bei elektrischer Reizung des N. ischiadicus die Beuger wesentlich durch schwache, die Strecker durch stärkere Ströme gereizt werden. Grützner constatirte dann (12), dass nicht nur bei indirecter Erregung vom Nerven aus, sondern auch bei directer Reizung die Beugemuskeln des Frosches sich früher und viel schneller zusammenziehen, als die Strecker, was am deutlichsten hervortritt, wenn beide Muskelarten durchblutet und nicht übermüdet sind.

Es würde sich also hier zunächst nur um ein weiteres Beispiel für den schon erörterten Satz handeln, dass verschiedene Muskeln desselben Thieres sich unter Umständen durch eine verschiedene Zuckungsdauer und, wie gleich hinzugefügt werden kann, auch durch eine verschiedene Erregbarkeit auszeichnen. Es wird später noch eine Beobachtung Ranvier's zu erwähnen sein, der zufolge der aus rothen (trägen) und blassen (flinken) Fasern gemischte Triceps humeri des Kaninchens im Anfang einer längeren Reizfolge wegen der leichteren Erregbarkeit der blassen Fasern wie ein ungemischter „weisser" Muskel „flink" zuckt, im Verlaufe der Ermüdung aber „träge" wie ein rother, weil die leichter erregbaren flinken Fasern auch rascher ermüden, als die trägen, aber ausdauernderen rothen.

Ein ganz analoges Verhalten konnte nun Grützner auch an den Beugern und Streckern des Froschfusses constatiren. Lässt man nämlich an blutleeren Schenkeln die trägeren Strecker und die flinken erregbareren Beuger häufige Zuckungen ausführen, so verschwindet der anfängliche Unterschied im Contractionsverlauf später vollkommen, ja er kann sich sogar umkehren. Das heisst, die Beuger, die vorwiegend aus leichter erregbaren, flinken Fasern bestehen, ermüden auch mehr als die überwiegend trägen, resistenteren Strecker. Dies ergiebt sich auch aus folgendem, von Grützner (l. c.) angestellten Versuch. Unterbindet man beim Frosch die Arteria iliaca auf der einen Seite, so springt das Thier zunächst mit scheinbar gleicher Kraft und in der Richtung seiner Längsaxe, indem es die Strecker (Gastrocnemius) beiderseits gleich gut in Thätigkeit setzen kann; bald jedoch lässt es die Extremität auf der unterbundenen Seite ausgestreckt liegen und zieht sie erst später, nach dem Sprung, an den Körper heran: die Erregbarkeit der Beuger hat durch die kurze Anämie schon beträchtlich gelitten.

Besteht ein einzelner Muskel aus zwei in dem angegebenen Sinn physiologisch verschiedenen Fasergruppen, und überwiegt die eine nicht allzu sehr über die andere, so ist, wie leicht ersichtlich, die Zuckungscurve bei genügend starker Reizung als aus der Combination von zwei durch Form und Verlauf verschiedenen Zuckungscurven hervorgegangen anzusehen, und es wird sich dies unter Umständen auch an den Myogrammen selbst ausprägen können. In der That kennt man schon seit lange eigenthümliche doppelgipfelige Zuckungscurven, deren Zustandekommen sich nun leicht erklärt (13). In manchen Fällen, wenn die „trägen" Fasern nicht allzu sehr hinter den „flinken" zurückstehen, sieht man gleich bei den ersten Reizungen auch die ersteren zur Geltung kommen; die Curve ist gleich von vorneherein zweigipfelig, wie beispielsweise die des

Wadenmuskels der Ratte (14) und in der Regel auch die des Sartorius vom Frosch. In anderen Fällen, wo, wie in der Regel, die flinken Fasern in der Mehrzahl vorhanden sind, contrahirt sich der gemischte, frische Muskel in Folge künstlicher Reizung Anfangs nur nach Art der flinken Fasern rasch, während die gleichzeitig miterregten, aber langsamer und träger sich contrahirenden Antheile einfach mitgerissen werden. Ermüdet man aber mehr und mehr die flinken Antheile, so kommen nun auch die trägen Fasern zur Geltung, und die Curve wird zweigipfelig (15).

In sehr instructiver Weise lässt sich, wie Grützner fand (16), die verschiedene Erregbarkeit und der Unterschied im Zuckungsverlauf der flinken und trägen Fasern mittelst chemischer Reizung am Sartorius des Frosches zeigen. Betupft man nämlich die obere, unmittelbar unter der Haut liegende Fläche dieses Muskels mit einer 1—2% Lösung von Kalisalpeter, so zieht sich der Muskel langsam zusammen; betupft man dagegen in gleicher Weise die untere Fläche, so bleibt der Erfolg oft ganz aus oder ist doch viel geringer. Wohl aber zuckt der ganze Muskel blitzschnell, wenn man ihn elektrisch mit einem Inductionsschlag reizt. Die Ursache dieses auffallenden Verhaltens hätte man nach Grützner darin zu suchen, dass der Sartorius des Frosches im Wesentlichen aus zwei Schichten verschiedener Muskelfasern besteht, indem die oberen (trägen) sich langsamer zusammenziehen als die unteren (flinken) und nur die ersteren durch das Kalisalz, beide, namentlich aber die flinken, durch den elektrischen Reiz erregt werden. Aehnlich verhalten sich auch viele Warmblütermuskeln (besonders dünne, wie Bauchmuskeln, Zwerchfell) im curarisirten Zustande. Betupft man sie mit Salzlösung, so ziehen sie sich ganz langsam (wurmförmig) zusammen; reizt man jedoch dieselbe Stelle vorher oder nachher mit einem Inductionsschlag, so erfolgt ihre Zusammenziehung blitzschnell zuckend.

Es kann auf Grund der mitgetheilten Thatsachen nicht wohl bezweifelt werden, dass in sehr vielen Fällen ein Muskel keine physiologische Einheit darstellt, sondern eine Mischung von mindestens zwei functionell verschiedenen Elementen, die bei den normalen Bewegungen der Thiere wohl auch verschiedenen Zwecken dienen, wie schon aus der Uebereinstimmung des Bewegungsmodus eines Organs oder eines einzelnen Muskels und der Zahl der die Bewegung charakterisirenden flinken oder trägen Fasern hervorgeht. Besonders instructiv ist es in dieser Beziehung, dass, wie Rollett bemerkt, an den Flügeln gewisser Insecten sich ausser den durch ungemein rasche Contractionen ausgezeichneten Thoraxfibrillen auch andere in anatomischer und physiologischer Hinsicht vollkommen verschiedene Muskeln inseriren, die allerdings an Masse im Vergleich zu jenen (den eigentlichen Flugmuskeln) sehr zurücktreten. Das Vorkommen von zweierlei Muskeln steht hier offenbar in Beziehung zu zwei verschiedenen Actionen. Die eine derselben ist die Entfaltung des Flugapparates, Stellung der Flügeldecken und Ausspannung der Flügel. Diese Action erfolgt etwa nach demselben Modus wie die Bewegung der Beine. Die zweite Action dagegen ist das Fliegen selbst, von welchem durch die Untersuchungen Marey's bekannt ist, dass es bei den Insecten durch eine oft zu ausserordentlicher Höhe gesteigerte Frequenz des Flügelschlages zu Stande kommt. In

diesem Falle ist der anatomische Unterschied der flinken und trägen Fasern höchst bedeutend, und die Thoraxfibrillen nehmen deswegen nicht nur in physiologischer, sondern auch in anatomischer Beziehung eine Sonderstellung ein. Sie vereinigen in sich gewissermaassen alle jene Eigenschaften, durch welche sonst in der Regel ausdauernde und rasch sich contrahirende Muskeln ausgezeichnet sind, nämlich einerseits grossen Sarkoplasmareichthum und andererseits eine sehr entwickelte, besonders reiche Querstreifung.

In den meisten anderen Fällen sind die histologischen Unterschiede zwischen flinken und trägen Muskelfasern viel geringer. Im Allgemeinen kann man sagen, dass die letzteren, wenigstens bei den Wirbelthieren, sarkoplasmareicher, trüb und oft auch schmaler sind, während die flinken, erregbareren, aber auch leichter zu ermüdenden Muskelfasern weniger Sarkoplasma enthalten und daher heller erscheinen und meist auch breiter sind. Wie schon früher erwähnt, sind ferner die trüben Fasern oft durch Hämoglobin oder andere Farbstoffe gefärbt, ohne dass dies jedoch immer der Fall wäre.

Ein ganz analoges Verhältniss wie bei dem Flugapparat mancher Insecten findet sich auch bei sehr vielen Muscheln, indem der Schliessmuskel aus zwei durch Farbe und Structur scharf gesonderten Theilen besteht, die nachweisbare physiologische Verschiedenheiten darbieten und verschiedenen Functionen angepasst sind. In sehr auffallender Weise macht sich dies bei Pecten-Arten geltend, wo der grössere (gelblichgrau erscheinende) Antheil des Schliessmuskels aus quergestreiften, der (weiss aussehende) Rest aus glatten Muskelzellen zusammengesetzt ist. Wie Coutance und Jhering zeigten, vollführt der erstere allein die rasche Schliessung der Schale, während der glatte Muskel dieselbe langsam schliesst, aber dauernd und mit grosser Kraft geschlossen hält. Dies ist nicht mehr möglich und die Schale klafft sofort, wenn der glatte Antheil des Muskels durchschnitten wird; der gestreifte kann dann noch bei Reizung rasche Schliessung bewirken, aber dieselbe ist nie von langer Dauer. Die Zweckmässigkeit einer solchen Einrichtung liegt auf der Hand. Coutance (18) hat auch schon, wie später Knoll (17), durch directe Reizversuche den sehr auffallenden Unterschied im Contractionsverlauf des glatten und gestreiften Theiles des Schliessmuskels nachgewiesen. Aehnlich wie Pecten verhält sich nach Knoll auch Lima inflata, deren Schliessmuskel zwar nicht aus zwei schon makroskopisch deutlich gesonderten Antheilen besteht, aber in mehrfacher Lage an der Peripherie und vereinzelt im Innern glatte Elemente enthält, während die Hauptmasse des Muskels aus quer- (bezw. schräg-) gestreiften Zellen besteht. „Ruhig in Seewasser gelassen, klaffen die Schalen dieser Muschel in der Regel nicht unerheblich; von Zeit zu Zeit aber klappen sie jäh zusammen, wodurch das Thier sich ähnlich wie Pecten kräftig weiter zu schnellen vermag. Auch bei der Auster besteht der Schliessmuskel aus einem durchscheinenden grauen und einem weissen, sehnenähnlichen Theil, während bei Mytilus nur der weisse, bei Solen nur der graue vorkommt. Schwalbe, welcher zuerst die Zusammensetzung des grauen Antheils aus „doppeltschräggestreiften“ Muskelzellen erkannte,

machte auch schon auf functionelle Unterschiede beider Theile aufmerksam. Vergleicht man den Act des Schalenschliessens bei Ostrea und Mytilus, so sieht man, dass bei ersterer derselbe auf Einwirkung äusserer Reize hin plötzlich und rasch geschieht, bei letzterer dagegen sehr langsam und allmählich, so dass man bei offenstehenden Schalen bequem die Schliessmuskel durchschneiden kann, ohne dass dabei, wie bei der Auster, das Messer eingeklemmt wird. Schwalbe glaubt daher, dass die doppeltschräggestreiften Fasern der Auster mehr für plötzliche und energisch auszuführende Bewegungen eingerichtet sind, während die längsfibrillären wohl auch hier den festen Schluss besorgen. Bei Anodonta, wo eine ähnliche Differenzirung des Schliessmuskels in zwei schon makroskopisch unterscheidbare Abschnitte besteht, konnten weder Engelmann noch ich selbst einen merkbaren Unterschied in der Geschwindigkeit der Contraction zwischen den beiden verschieden gefärbten Theilen des Schliessmuskels nachweisen (19).

## II. Abhängigkeit der Muskelcontraction von der Stärke der Reizung.

Eine systematische Untersuchung über diesen Punkt lässt sich am Besten mit Hülfe des elektrischen Reizes in Form einzelner Inductionsschläge ausführen, da sich deren Stärke mit fast unbegrenzter Feinheit abstufen lässt. Wir sind so in den Stand gesetzt, das Gesetz der Abhängigkeit der Verkürzung von der Reizstärke genau zu ermitteln. Man überzeugt sich leicht, dass unter einem gewissen Grenzwerth der Intensität (der „Reizschwelle“) der Reiz überhaupt nicht in sichtbarer Weise erregend wirkt; die Auslösung einer Contraction beginnt erst bei einer gewissen Reizstärke, und ihre Grösse (Höhe) nimmt dann nach Fick bei weiterer Verstärkung derselben einige Zeit proportional mit dem Reize zu; überschreitet die Stromstärke jedoch einen gewissen Werth, so hört das Wachsthum der Zuckungshöhe auf und behält von nun ab für jeden grösseren Werth der Stromstärke den einmal erreichten Maximalwerth. Diese Grenze liegt im Allgemeinen nur wenig über derjenigen, wo die erste, eben merkliche Zuckung ausgelöst wird. Den Vorgang dieser grössten Verkürzung und Wiederverlängerung bezeichnet man als eine „maximale Zuckung“. Mit Fick (20) kann man dieses Verhalten auch so ausdrücken, dass man sagt: „Jeder Reizanstoss löst entweder eine maximale oder gar keine Zuckung aus, nur in einem beschränkten Intervalle der Reizscala, das wegen seiner Kleinheit oft faktisch schwer zu treffen ist, liegen Reizstärken, die untermaximale — sozusagen unvollständige — Zuckungen auslösen.“ Wir werden später sehen, dass es Muskeln giebt, bei welchen immer nur maximale Zuckungen beobachtet werden (Herz).

Das Gesetz des annähernd proportionalen Wachsens der Zuckungshöhen innerhalb des erwähnten kleinen Intervalls, welches Fick seiner Zeit aus Versuchen über indirecte Reizung von Skeletmuskeln abgeleitet hatte, wurde in der Folge von Tigerstedt (21) bestritten, welcher (auch bei directer Reizung curarisirter Muskeln) findet, dass „bei gleichförmigem Zuwachs der Stärke des elektri-

schen Reizes die Muskelzuckungen zuerst schnell, dann immer langsamer (wahrscheinlich in Form einer Hyperbel) zunehmen, um schliesslich einem Maximum sich assymptotisch zu nähern" (l. c. p. 16), ein Satz, den auch Hermann schon vorher ausgesprochen hatte (4. p. 108).

Wie schon erwähnt, scheint der Herzmuskel sich auf den ersten Blick von allen quergestreiften Stammesmuskeln dadurch zu unterscheiden, dass jede Beziehung zwischen der Stärke des Reizes und der Grösse der darauf folgenden Contraction fehlt. Aus Untersuchungen von Bowditch und Kronecker (22) ergiebt sich, dass Inductionsströme von einer bestimmten Intensität unter allen Umständen maximale Zuckungen der vorher ruhenden Ventrikelmuskulatur auslösen, während schwächere Reize gar keine Wirkung haben, stärkere dagegen keinen anderen Erfolg als die schwächsten überhaupt wirksamen Reize: minimale Reize sind daher, wie es Kronecker ausdrückt, hier zugleich maximale, und selbst bei sorgfältigster Abstufung der Reizstärke gelingt es nicht, das Herz zu einer unvollständigen Zuckung zu bringen. Diese Regel scheint nur unter ganz besonderen Umständen eine Ausnahme zu erleiden. Mays (23) fand nämlich, dass zuweilen, und zwar sowohl bei höherer wie bei niederer Leistungsfähigkeit der Herzspitze vom Frosch, die Höhen der Pulse (Zuckungen) mit der Stärke der in gleichmässiger rhythmischer Folge einwirkenden Inductionsschläge beträchtlich wechseln. Er erhielt diesen Zustand am sichersten, wenn der Ventrikel, mit altem Blute gefüllt, im Oelbade am Manometer arbeitet.

Im Uebrigen wird man Fick beipflichten müssen, wenn derselbe in der betreffenden Eigenthümlichkeit des Herzmuskels nur die „extreme Entwickelung einer Eigenschaft erblickt, welche jeder andern Muskelfaser auch zukommt", da ja auch hier „die Breite des Intervalls der Reizscala für die untermaximalen Zuckungen in gar keinem Verhältniss zu dem unbegrenzten Theile dieser Scala steht, welchem die maximalen Zuckungen entsprechen". Freilich wird dadurch das Räthselhafte der letzteren an sich nicht vermindert, da es schwer einzusehen ist, warum über eine gewisse Grenze hinaus beliebig starke Reize immer nur quantitativ gleiche Umsetzungen bewirken, die nicht einmal dem überhaupt erreichbaren Maximum der Contraction entsprechen.

Dies geht, abgesehen von anderen noch zu erwähnenden Thatsachen, schon aus dem Umstande hervor, dass das, was durch Steigerung der Reizstärke nicht zu erzielen ist, durch rhythmische Wiederholung gleich starker Reize erreicht werden kann. Es wächst nämlich die Zuckungshöhe unter Umständen, wenn in gleichen Zwischenräumen gleich starke Inductionsströme auf den Muskel wirken. Zuerst wurde diese auffallende Erscheinung gerade wieder am Herzmuskel von Bowditch beobachtet, worauf Tiegel und Minot dieselbe auch an Skeletmuskeln des Frosches, Rossbach an Warmblütermuskeln, Richet an den Muskeln des Krebses und Romanes an jenen der Medusen feststellten (24). Wirken in rhythmischer Folge gleichstarke Inductionsströme auf die ruhende Herzspitze des Frosches ein, so gelingt es fast immer, eine förmliche Stufenleiter oder „Treppe" von Contractionen mit zunehmender Amplitude auszulösen, wie die beistehenden Curvenreihen zeigen (Fig. 37).

Ganz analoge Erscheinungen hat in der Folge Tiegel (l. c. p. 37) an blutdurchströmten und mit Curare vergifteten Froschmuskeln (Gastrocnemius) beobachtet. Werden einem solchen Muskel in regelmässigen Intervallen einzelne Inductionsschläge von gleich bleibender Stärke zugeführt, so wachsen die Zuckungshöhen, sofern es sich um maximale Reize handelt, continuirlich an, und zwar durch eine Reihe von mehreren Hundert Zuckungen, wobei die Höhe, welche die „Treppe" (d. i. die Curve, welche sämmtliche Gipfelpunkte einer aufsteigenden Zuckungsreihe verbindet) erreichen kann, innerhalb gewisser Grenzen mit der Stärke des Einzelreizes wächst. Bei Anwendung minimaler Reizstärken lässt sich gewöhnlich kein Ansteigen der Zuckungsreihe oder doch nur eine Spur desselben nachweisen, während es bei den maximalen Reihen stets aufs Schönste entwickelt ist (Fig. 38).

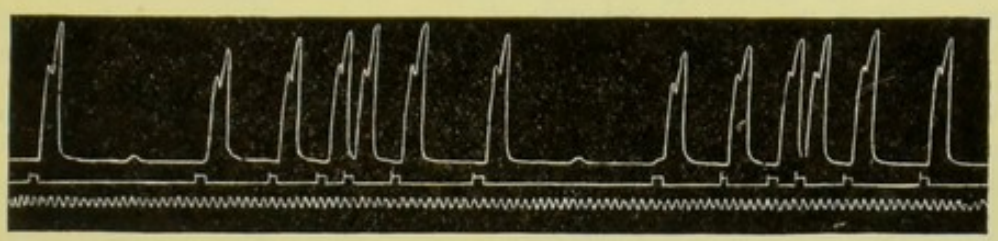


Fig. 37. Herz (Frosch) nach Sinusligatur künstlich gereizt. Die erste Zacke jeder Curve rührt von der Vorkammersystole, der eigentliche Gipfel von der Kammersystole her. Beide zeigen die „Treppe". (Nach Engelmann.)

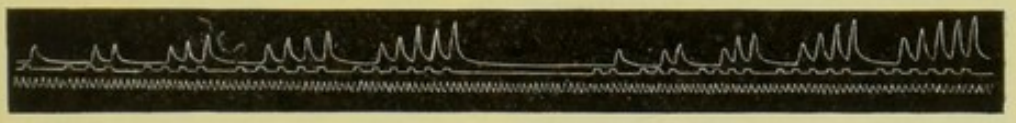


Fig. 38. Erregung eines etwas erschöpften blutleeren Froschwadenmuskels durch Gruppen von je 1, 2, 3, 4, 5 gleichgerichteten maximalen Oeffnungsinductionsschlägen: Wachsen der Zuckungshöhen bei wiederholter Reizung in kurzen Intervallen („Treppe"). Abnahme bei längerer Dauer der Pause (Stimmgabel: 1/10 Sek.). (Nach Engelmann.)

Wird eine solche Reihe unterbrochen und nach einer Pause wieder fortgesetzt, so ist die erste der neuen Zuckungen kleiner als die letzte vor der Pause (Tiegel, Rossbach, Buckmaster), doch nimmt der Muskel seine ansteigenden Zuckungen sofort wieder auf. Hierbei ist es innerhalb einer gewissen Breite vollkommen gleichgültig, in welchem Intervall die periodischen Reizungen erfolgen. Eine obere Grenze ist nur dadurch gegeben, dass die Reize nicht gar zu selten auf einander folgen dürfen, wenn noch eine „Treppe" erscheinen soll. Dieser obere Grenzwerth beträgt nach Bowditch für den Herzmuskel des Frosches etwa 60 Sekunden, [für quergestreifte Skeletmuskel der Warmblüter nach Rossbach etwa 5 Sekunden. Die untere Grenze ist durch jenen Werth des Reizintervalles bestimmt, bei welchem die Zuckungsreihe zu einem Tetanus verschmilzt. In Bezug auf die Form der „Treppe" ist zu erwähnen, dass dieselbe unabhängig von Stärke und Häufigkeit der Reize stets die einer gleichseitigen Hyperbel ist.

Berücksichtigt man, dass die geschilderte Erscheinung unabhängig ist von der Natur des Reizes (sie tritt auch bei mechanischer

Reizung hervor), sowie auch vom Blutgehalt des Muskels, so scheint es zweifellos, dass man es hier mit einem Process zu thun hat, der mit dem Erregungsvorgang bezw. der Contraction des Muskels aufs Innigste zusammenhängt. Es muss späteren Erörterungen vorbehalten bleiben, die wahrscheinliche Ursache des geschilderten Verhaltens näher zu kennzeichnen. Bemerkt sei nur noch an dieser Stelle, dass eine ähnliche, nur viel länger anhaltende Nachwirkung wie nach jeder einzelnen Zuckung auch nach einer tetanischen Reizung hervortritt. Rossbach (l. c.) wie auch Bohr (25) fanden, dass ein und derselbe Reiz nach dem Tetanus eine grössere Wirkung (stärkere Zuckung) hervorruft, als vor demselben. Bei maximalen Reizungen ist diese positive Nachwirkung oft noch nach mehr als $^1/_2$ Stunde nachweisbar.

Wie die Höhe, so hängt auch die Latenzdauer der Muskelzuckung zum Theil von der Reizstärke ab. Der von Helmholtz für directe Reizung des Froschmuskels (Gastrocnemius) mit einzelnen Oeffnungs-Inductionsschlägen gefundene Werth für das Latenzstadium (0,01 Sek.) hat sich bei späteren Untersuchungen als viel zu gross herausgestellt, denn die nach verschiedenen Methoden erhaltenen Werthe von Place, Klünder, Lauterbach, Gad, Mendelssohn zeigen durchwegs, dass die Latenzdauer des direct mit Inductionsschlägen gereizten Froschmuskels nur etwa 0,005"—0,006" beträgt (vergl. Tigerstedt [26]). Auch Tigerstedt (l. c. p. 152) kommt bei seinen ausgedehnten Versuchen zu demselben Resultat. Es ist übrigens die Möglichkeit zu erwägen, dass die Latenzdauer der Muskelzuckung einen noch geringeren Werth hat, denn bei deren Bestimmung sind noch einige andere gleich zu erwähnende Momente mit zu berücksichtigen. Nach Burdon-Sanderson (27) beträgt das Stadium der latenten Reizung bei Froschmuskeln nur 0,0025 Sekunden, und Regeczy (28) leugnete überhaupt ganz dessen Existenz. Schon Helmholtz bemerkt, dass, wenn man mit Inductionsströmen arbeitet, die hinreichend stark sind, um das Maximum der Reizung hervorzubringen, die Intensität der Ströme beliebig verändert werden kann, ohne dass dadurch die Ergebnisse der Zeitbestimmungen geändert werden. Tigerstedt findet sowohl beim nicht curarisirten wie beim curarisirten Muskel die Latenzdauer der Zuckung bei directer maximaler Reizung mit Oeffnungs-Inductionsschlägen unabhängig von der Stärke des Reizes. Innerhalb des Bereiches der Stromesintensität jedoch, wo mit zunehmender Reizstärke auch die Zuckungshöhen wachsen, nimmt nach Tigerstedt mit abnehmender Zuckungshöhe die Latenzdauer stetig zu, und zwar zuerst langsam, später aber immer schneller. Dies gilt sowohl für den normalen wie für den durch Curare entnervten Muskel.

### Die Latenzdauer des Gesammtmuskels und des Muskelelementes.

Es ist hier der Ort, die in neuerer Zeit wiederholt behandelte Frage zu streifen, ob das Latenzstadium des Muskelelementes, d. h. eines kleinsten Abschnittes einer Primitivfaser, von dem des aus zahlreichen Fasern bestehenden ganzen Muskels verschieden ist oder nicht; Alles, was seit Helmholtz über den zeitlichen Verlauf der Contrac-

tion experimentell ermittelt worden ist, bezieht sich auf Muskelindividuen im grob anatomischen Sinne. Fassen wir aber die mechanische Zustandsänderung des „Muskelelementes“ (d. h. eines möglichst kleinen Fasersegmentes) näher ins Auge, so ist es leicht ersichtlich, dass dabei nicht nur die activen, durch den Vorgang der Erregung bedingten Form- und Lageveränderungen, sondern auch jene passiven Verlagerungen mit zu berücksichtigen sind, welche aus der Verbindung des einzelnen Muskelelementes mit anderen in der Continuität der Faser resultiren. Für eine eventuelle Theorie der Muskelprocesse haben natürlich nur die ersteren unmittelbare Bedeutung, nichtsdestoweniger müssen die anderen mit berücksichtigt werden, weil sie, wie leicht zu zeigen ist, auf die Erscheinungsweise der Contraction des Gesammtmuskels von wesentlichem Einfluss sind. Es ist nicht schwer zu zeigen, dass bei Reizung eines belasteten parallelfaserigen Muskels am einen Ende die von der Reizstelle entfernteren Theile eine merkliche Dehnung erleiden, bevor sie in Contraction gerathen. Ueberaus deutlich lässt sich dies an polymeren Muskeln demonstriren (29). Wird z. B. der M. rectus int. maj. des Frosches, der etwa in der Mitte eine schräge sehnige Inscription besitzt, vertical mit dem tibialen Ende nach oben aufgehängt und mit zwei Zeichenhebeln armirt, von denen der eine in die obere Muskelhälfte dicht über der Inscription, der andere in die knorpelige Beckenpfanne eingestochen wird, und reizt man dann die untere Muskelhälfte mit einzelnen Inductionsschlägen, so lässt sich bei graphischer Verzeichnung der Gestaltveränderungen beider Muskelhälften jederzeit leicht zeigen, dass im selben Augenblick, wo die untere direct gereizte Hälfte sich zu verkürzen beginnt, die obere passiv gedehnt wird (Fig. 39). „Das dadurch bedingte Ansteigen der oberen Curve geht aber bald in ein Absteigen bis unter die Abscisse über, was einem Kürzerwerden der oberen Muskelhälfte entspricht,“ welches seinerseits ebenso wie die vorhergehende Verlängerung passiv verursacht ist. „Sobald nämlich der untere Muskel sich contrahirt, zieht er seine beiden Enden gegen einander, d. h. er hebt einerseits das Gewicht, dehnt andererseits die obere Muskelhälfte. Nun aber fliegt das einmal in Bewegung gesetzte Gewicht vermöge seiner Trägheit über die eigentliche Hubhöhe hinaus („Wurfhöhe“). Im selben Augenblick wird der ganze Muskel, also auch die obere Partie, entlastet; letztere schnellt daher zusammen, sie verkürzt sich und es täuscht dies eine vitale Contraction vor“ (l. c. p. 251).

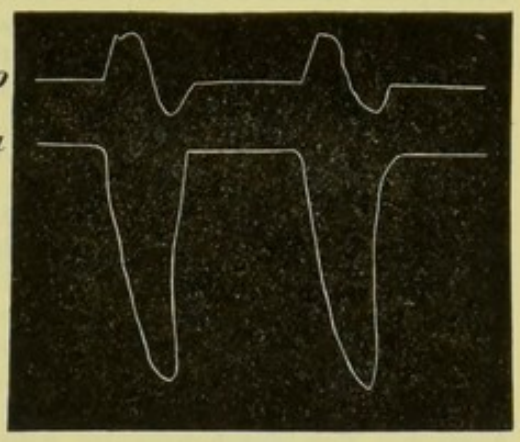


Fig. 39. *o* obere, *u* untere Muskelhälfte. (Nach Münzer.)

In der That wurde diese Erscheinuug seinerzeit von Regeczy (30) auch wirklich zu Gunsten der Annahme verwerthet, dass sich der Erregungsprocess durch eine sehnige Inscription hindurch von einer

Muskelhälfte auf die andere zu übertragen vermöge. Wird das Schleudern in passender Weise ganz vermieden, so erhält man unter sonst gleichen Verhältnissen nur Dehnung der oberen Muskelhälfte, die so lange andauert, als die untere verkürzt bleibt. Dasselbe, was hier von einem polymeren, durch eine sehnige Inscription in zwei physiologisch von einander unabhängige Hälften getheilten Muskel gesagt wurde, lässt sich aber auch übertragen auf die beiden Hälften eines monomeren parallelfaserigen Muskels, wie etwa des Sartorius, dessen unteres Ende belastet und gereizt wird, während ein leichter Schreibhebel durch die Mitte des Muskels gestochen wird. Stets wird dann die obere Hälfte des vertical aufgehängten Muskels zuerst merklich gedehnt, ehe die Verkürzung derselben beginnt(31). Diese Erscheinung fehlt, wenn der Zeichenhebel mit dem unteren Ende des Muskels in Verbindung ist, d. h. bei der gewöhnlich üblichen Art der Aufzeichnung der Muskelcontraction.

Es ist also eine der Verkürzung vorhergehende Verlängerung (Dehnung) des Gesammtmuskels nicht vorhanden. Dagegen erleitet jedes Muskelelement durch Reizung beziehungsweise Contraction einer entfernteren Stelle zunächst eine Dehnung, denn der belastete Muskel übt, so lange er bei seiner Contraction der Last eine Beschleunigung nach oben ertheilt, einen grösseren Zug auf seinen Aufhängepunkt aus, als in der Ruhe (Gad). Es ist klar, dass durch diesen Umstand das mechanische Latenzstadium des Gesammtmuskels wesentlich länger ausfallen muss, als das mechanische Latenzstadium des Muskelelementes, und dass demnach das kürzeste noch zu beobachtende Latenzstadium des Gesammtmuskels dem wahren Werthe desjenigen des Muskelelementes am nächsten kommen wird. Um diese Verzögerung des Latenzstadiums möglichst auszuschliessen, müsste eigentlich jeder Punkt des ganzen Muskels gleichzeitig erregt werden, was bei keiner Form der elektrischen Reizung der Fall ist. Auch bei Totaldurchströmung geht, wie wir sehen werden, die Erregung stets nur von bestimmten Stellen der durchflossenen Muskelstrecke aus. Auch hier stellt daher das mechanische Latenzstadium nur die obere Grenze der wirklichen Latenzdauer dar, da ja die Energie (mechanische Thätigkeitsäusserung) des Muskels schon über einen gewissen Werth gestiegen sein muss, ehe er dem Schreibhebel eine merkliche Bewegung ertheilen kann.

Tigerstedt (l. c.) hat aus einer grossen Zahl von Versuchen, welche unter den verschiedensten Bedingungen angestellt worden waren, für die Grösse des mechanischen Latenzstadiums des Frosch-Gastrocnemius folgende Werthe bestimmt:

| Latenzdauer in Sek. | Zahl der Versuche | Procentisch |
|---|---|---|
| 0,003 | 1 | 1,2 |
| 0,004 | 19 | 22,1 |
| 0,005 | 35 | 40,7 |
| 0,006 | 24 | 27,9 |
| 0,007 | 6 | 6,9 |
| 0,008 | 1 | 1,2 |

Die mechanische Latenzdauer würde demnach in diesem Falle 0,004—0,006 Sekunden betragen; in der grössten Zahl der Fälle (41 %) beträgt sie 0,005. Sicher wird also das mechanische Latenzstadium des Muskelelementes nicht länger als 0,004 Sekunden sein können, wahrscheinlich ist es aber noch sehr viel kleiner, da es als sicher gelten darf, dass innerhalb der als Latenzdauer der Muskelzuckung gewöhnlich bezeichneten Zeit, welche zwischen dem Augenblick der Reizung und dem irgendwie bestimmten Beginn der Verkürzung verfliesst, eine grosse Menge Muskelelemente schon in mechanischer Wirksamkeit begriffen sind. Am ehesten würde man noch aus dem Latenzstadium der Verdickung einer direct gereizten Muskelstelle, wobei ja der Thätigkeitszustand eines kleinen Muskelstückes in seiner zeitlichen Entwickelung verfolgt wird, auf die Latenz des Muskelelementes schliessen dürfen. Da ein einziges Muskelelement viel zu klein ist, um allein für sich durch seine Contraction irgend einen merklichen mechanischen Effect hervorzubringen, so lässt sich die Frage nach der Grösse seines mechanischen Latenzstadiums direct überhaupt nicht experimentell lösen (Gad). Dass es für die durch einen Reiz bewirkten chemischen Veränderungen der Muskelsubstanz kein Latenzstadium giebt, darf auf Grund später zu erörternder Erfahrungen als sicher gelten; inwieweit aber eine merkliche Zeit verstreicht, ehe an Ort und Stelle mechanische Energie entwickelt wird, muss als fraglich bezeichnet werden.

## III. Einfluss der Belastung (Spannung) auf Grösse, Dauer und Form der Muskelcontraction.

Es wurde schon erwähnt, dass der gänzlich unbelastete (etwa auf Quecksilber schwimmende) Muskel seine contrahirte Gestalt beibehält, wenn nicht eine dehnende Kraft einwirkt. Es ist daher auch unmöglich, den Verlauf der Verkürzung und Wiederverlängerung eines absolut ungespannten Muskels graphisch darzustellen. Stets muss mit demselben ein wenngleich noch so leichter Hebel verbunden werden, dessen Lageveränderung durch einen der Verkürzung entgegenwirkenden Zug (Belastung) wieder ausgeglichen wird, sobald die Erschlaffung beginnt. Dadurch sind gewisse Fehler der Zuckungscurven bedingt, die namentlich bei den älteren Versuchen, wo träge Massen nicht vermieden waren, sehr störend hervortraten. Besonders im absteigenden Ast der Curve kommt es dann in Folge der Eigenschwingungen der im Herabfallen stark beschleunigten Massen zu secundären kleineren Wellen, denen active Gestaltveränderungen des Muskels nicht entsprechen. Später hat man es gelernt, diese Fehler durch Benutzung möglichst leichter Hebel und passende Wahl des Angriffspunktes der Last fast ganz zu vermeiden (20).

Wenn während des Ablaufes einer Zuckung die Spannung des Muskels annähernd constant bleibt, wie es der Fall ist, wenn man denselben an einem langen, einarmigen Hebel von möglichst geringer Masse angreifen lässt, während ein Gewicht in grosser Nähe der Drehaxe an demselben Hebel in entgegengesetzter Richtung wirkt, so bezeichnet man eine solche Zuckung als eine „isotonische" (Fick) (Fig. 40). Es zeigt sich nun, dass im Allgemeinen bei stärkerer Belastung die Höhe solcher Zuckungen mit der Grösse der constanten

Spannung allmählich, und zwar anfangs rasch, später viel langsamer abnimmt, aber keineswegs proportional der Belastung, so dass die entsprechenden Arbeitswerthe gleichzeitig ununterbrochen zunehmen (vergl. die Tabelle bei Santesson im Scandinavischen Archiv I, 1889, p. 25 f.). Unter gewissen Bedingungen macht sich bei wachsender Spannung direct eine Zunahme der Contractionsgrösse (Zuckungshöhe) bemerkbar. Nachdem schon 1863 A. Fick an dem aus einkernigen Faserzellen bestehenden Schliessmuskel von Anodonta beobachtet hatte, dass die Hubhöhen mit zunehmender Belastung wachsen, constatirte Heidenhain dieselbe paradoxe Thatsache bei tetanisirender Reizung von quergestreiften Froschmuskeln, und später wurde dies auch bei Einzelzuckungen von verschiedenen Forschern beobachtet, wenn

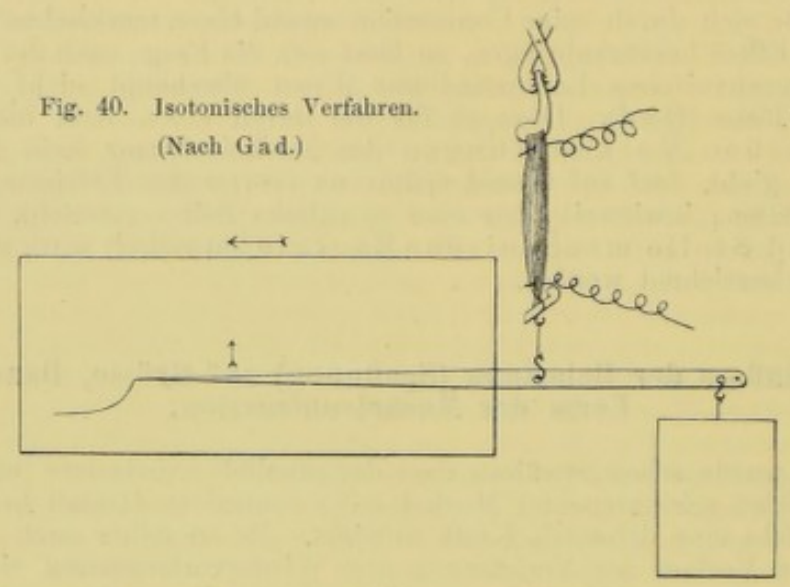


Fig. 40. Isotonisches Verfahren.
(Nach Gad.)

bei isotonischem Verlauf die Belastung nicht zu gross war (Fick, Marey, v. Frey, 32). Besonders in dem Falle, wenn die Spannung des Muskels während der Contraction stetig oder von einem bestimmten Zeitmomente an zunimmt, wie es beispielsweise der Fall ist, wenn der Muskel an einer elastischen Feder angreift, fällt die Verkürzung grösser aus bei stärkerer Anfangsspannung als bei schwächerer.

Diese Thatsache wurde schon von Fick constatirt, indem er zeigte, dass, wenn ein Muskel in geeigneter Weise an der Verkürzung gehindert wird und die Zeit zwischen Reiz und Freigeben des Muskels passend gewählt war, die Zuckung stets grösser ausfiel als unter gewöhnlichen Verhältnissen. Dieselbe Erscheinung zeigte sich auch, wenn der Muskel mit immer grösseren Gewichten belastet und immer im selben Zeitmomente nach der Reizung freigegeben wurde. Place (32) fand dann, dass bei Anwendung eines federnden Schreibhebels, wo der zu überwindende Widerstand und daher auch die Spannung während des Zuckungsablaufs stetig zunimmt, trotzdem auch die Zuckungshöhe bisweilen zunahm, wenn die Anfangsspannung von 0—25 gr vermehrt wurde. Später hat Tigerstedt (26) unter denselben Umständen auch bei noch höheren Anfangsspannungen ein

Wachsen der Zuckungsgrösse beobachtet. In einer sehr ausführlichen Arbeit hat endlich C. G. Santesson diese Verhältnisse behandelt (32).

Es ist durch alle diese Versuche als sicher erwiesen zu betrachten, dass innerhalb gewisser Grenzen die Contractionsgrösse (Zuckungshöhe) mit der Anfangsspannung, sowie mit dem Spannungszuwachs während der Zuckung wächst, wobei zu bemerken bleibt, dafs diese Zunahme der Zuckungshöhe weder von den mechanischen Bedingungen der Versuche an und für sich, noch von einem etwaigen erregbarkeitsändernden Einfluss des elektrischen Reizes bedingt sein kann, sondern durch eine specifische Eigenthümlichkeit der lebendigen Muskelsubstanz veranlasst ist. Der Muskel ist, wie dies Fick ausdrückt, in einem gewissen Moment der Zuckung nicht immer derselbe elastische Körper, welchem je nach der in diesem Augenblicke gerade bestehenden Länge ein bestimmter (immer gleicher) Spannungswerth zukäme. Die Ursachen der betreffenden Wirkungen wird man aber füglich in nichts Anderem erblicken können, als in einem durch die mechanischen Bedingungen, unter denen sich die Zuckung vollzieht, bedingten und mit ihnen wechselnden latenten Erregungszustande. Schenk (33) spricht es übrigens direct aus, dass die starken Zugkräfte, welchen der Muskel stets ausgesetzt erscheint, wenn seine Zusammenziehung irgend gehemmt oder nur erschwert ist, auf denselben als „Reiz“ wirken, der seinerseits sowohl die contrahirenden, wie unter Umständen auch die contractionslösenden Processe zu beeinflussen vermag. Gleichzeitig mit der Höhe ändert sich nämlich in der Regel auch die Zuckungsdauer mit wachsender Spannung des Muskels; dagegen wird der Beginn der Verkürzung nicht merklich beeinflusst. Wenn Tigerstedt die vom Muskel zu bewegende, äquilibrirte Masse bis zu 200 Gramm steigerte, sah er die Latenzdauer nur äusserst wenig verlängert im Vergleich zu deren Werth bei alleiniger Anwendung des leichten, fast masselosen Hebels.

Das eben geschilderte Verhalten quergestreifter Stammesmuskeln der Wirbelthiere ist, wie erwähnt, keineswegs für diese charakteristisch, sondern es lässt sich auch an glatten Muskeln sowie am Herzmuskel constatiren, ja es treten hier sogar die betreffenden Erscheinungen noch viel deutlicher hervor. Der Versuche von Fick über den Einfluss der durch verstärkte Belastung gesteigerten Spannung auf die Contractionsgrösse des Schliessmuskels von Anodonta wurde schon oben gedacht. Sehr auffallend gestalten sich die Erfolge einer vermehrten Spannung des Herzmuskels sowohl bei Wirbelthieren wie bei Wirbellosen. Freilich sind die beobachteten Wirkungen nicht immer eindeutig in Folge der die normalen rhythmischen Bewegungen des Herzens in der Regel vermittelnden intracardialen Nervenapparate, deren Mitwirkung nur schwer auszuschliessen ist. Am einfachsten gestalten sich die Versuche an dem von den Vorhöfen abgetrennten ganglienfreien Ventrikel des Froschherzens, der sogen. „Herzspitze“, sowie an dem Schneckenherzen (Helix pomatia), in welchem Ganglienzellen mit Sicherheit ebenfalls nicht nachgewiesen sind. Da die Herzspitze des Frosches wie jeder ausgeschnittene Stammesmuskel nur bei künstlicher Reizung sich contrahirt, sonst aber fortdauernd in Ruhe verharrt, so eignet sie sich vortrefflich zur Untersuchung des Einflusses einer durch Steigerung des intracardialen

Druckes vermehrten Spannung der Muskelwand auf die Reizbarkeit und Leistungsfähigkeit derselben. Derartige Versuche wurden zuerst von Ludwig und Luchsinger (34) angestellt. Um den Einfluss des Druckes möglichst isolirt untersuchen zu können, wurde die Herzspitze mit physiologischer Kochsalzlösung gefüllt. Bei einem Druckwerth von etwa 20—50 Ctm. Wasser beginnen dann meist regelmässige rhythmische Pulsationen des vorher ruhenden Ventrikels. Meist ist eine geringe mechanische Reizung nothwendig, um eine erste Contraction zu Stande zu bringen, der sich aber dann eine lange Reihe anderer spontan anschliesst. Mit dem Wechsel des Druckes wechselt auch die Pulszahl in ganz gesetzmässiger Weise, und zwar ist sie innerhalb gewisser Grenzen um so höher, je grösser der Druck (vgl. Tabelle bei Luchsinger l. c. p. 293). Analoge Beobachtungen an dem ebenfalls ganglienfreien Bulbus aortae des Frosches theilt Engelmann (35) mit. Am auffallendsten äussert sich jedoch der Einfluss der Wandspannung bei dem dünnwandigen Schneckenherzen (36). Schon am lebenden Thier zeigt sich, dass die durch Anschneiden bewirkte Entleerung des in Ruhe befindlichen Herzens stets zu einem mehr oder weniger lang anhaltenden Stillstand im erschlafften Zustande führt oder doch eine sehr verlangsamte Schlagfolge herbeiführt. Schneidet man das Herz heraus, so lässt sich leicht zeigen, dass jede selbst geringe Dehnung des erschlafften leeren Ventrikels genügt, um entweder (rhythmische) Contractionen auszulösen oder die Schlagfolge beträchtlich zu beschleunigen, wobei stets auch die Stärke der einzelnen Contractionen wesentlich gesteigert wird. Dieselbe Thatsache constatirte ganz neuerdings Schönlein (37) auch an dem Herzen von Aplysia. Ist die Dehnung nicht allzu schwach und dauert sie insbesondere einige Zeit an, so beobachtet man regelmässig eine mehr oder minder bedeutende Nachwirkung, indem rhythmische Contractionen auch nach Entspannung des Herzens noch einige Zeit fortdauern. Eine solche Nachwirkung sahen Ludwig und Luchsinger auch am Froschherzen.

Bei Helix pomatia gelingt es leicht, eine entsprechende Canüle durch den Vorhof hindurch bis in den oberen Theil des Ventrikels einzuführen und so das Herz mit Flüssigkeit (Schneckenblut) zu füllen. Unter diesen Umständen lässt sich nun der Innendruck und damit die Grösse der Wandspannung in einfachster Weise verändern. Oft genügt es schon, die gefüllte Canüle mit dem aufgebundenen Herzen nur ganz wenig aus der horizontalen Lage mit der Spitze nach unten zu neigen, um Pulsationen des vorher ruhenden Ventrikels eintreten zu sehen. Eine in vieler Beziehung noch zweckmässigere Methode besteht aber darin, die Canüle mit dem Herzen sofort vertical zu stellen, so dass zunächst der Druck der ganzen Flüssigkeitssäule auf die Innenwand des Ventrikels wirkt. Durch allmählich tieferes Eintauchen in ein weiteres mit 0,5 % Kochsalzlösung gefülltes Gefäss lässt sich dann leicht auch die Grösse des auf die Aussenfläche des Herzens wirkenden Druckes von Null bis zu dem Momente steigern, wo Innen- und Aussendruck einander gleich sind und die Wandspannung daher ganz aufgehoben ist. Der Unterschied im Niveau des Flüssigkeitsspiegels in der Röhre und in dem äusseren Gefässe giebt dann in jedem Augenblick ein Maass ab für die Grösse der jeweiligen Wandspannung.

Die folgenden Zahlen mögen als Beispiel für die Veränderungen

der Pulszahl bei Veränderung der Wandspannung unter diesen Umständen dienen:

| Druckhöhe (Niveaudifferenz in der Canüle und im Aussengefässe) | Schlagzahl in der Minute |
|---|---|
| 30 mm | 50 |
| 15 „ | 36 |
| 8 „ | 21 |
| 5 „ | 11 |
| 2 „ | 0 |
| 30 „ | 50 |

Auch am Ureter des Kaninchens konnte Luchsinger (38) den Einfluss der Wandspannung auf die an diesem glattmuskeligen Organ zu beobachtenden Contractionserscheinungen nachweisen, so dass es, wenn man alle mitgetheilten Thatsachen überblickt, keinem Zweifel unterworfen sein kann, dass eine vermehrte Spannung nicht nur bei quergestreiften Stammesmuskeln, sondern in fast noch höherem Grade beim Herzen und bei glatten Muskeln die Leistungsfähigkeit zu steigern vermag, was sich in diesem Falle nicht nur in einer Vergrösserung der Einzelcontractionen, sondern auch in der Auslösung beziehungsweise Beschleunigung rhythmisch wiederholter Contractionen äussert; die vermehrte (Wand-)Spannung vermag also nicht nur erregbarkeitssteigernd, sondern auch direct als auslösender Reiz zu wirken. Heidenhain hat beim quergestreiften Stammesmuskel gezeigt, dass dabei nicht nur die mechanische Arbeitsleistung (die ja von der Contractionsgrösse oder Zuckungshöhe wesentlich mit bedingt wird) gesteigert, sondern überhaupt ein grösserer Theil der im Muskel aufgespeicherten potentiellen Energie verbraucht, d. h. ein grösserer Theil der chemischen Spannkräfte umgesetzt wird, und neuere Erfahrungen haben dies durchaus bestätigt. Wenn dies aber bei einer und derselben Stärke eines bestimmten Reizes geschieht, so muss die Ursache dafür in einem veränderten Zustand des Muskels selbst liegen, der eben als eine Erregbarkeitssteigerung bezeichnet wurde. Wenn man nun sieht, dass eine über ein gewisses Maass gehende Dehnung oder Spannung auf den Herzmuskel an sich als dauernder Reiz wirken kann, indem dadurch ohne Hinzukommen eines andern Reizes lange Reihen von rhythmischen Contractionen ausgelöst werden, während es in andern Fällen noch eines äusseren Anstosses hierzu bedarf, eines neuen Reizes, der aber an sich ohne die gleichzeitige Dehnung des Muskels nicht genügt haben würde, so erscheint es berechtigt, die Erregbarkeitssteigerung, von der man im letzteren Falle gewöhnlich spricht, auf das Vorhandensein eines dauernden Erregungszustandes zu beziehen, der, durch den Dehnungsreiz bedingt, an sich nicht ausreicht, um sichtbare Reizerfolge zu bewirken. Von diesem Gesichtspunkte aus würde daher der Zustand der Erregbarkeitssteigerung einer lebendigen Substanz sich unter Umständen nur graduell von dem der Erregung unterscheiden. Wir werden später noch zahlreiche andere Thatsachen kennen lernen, welche zu Gunsten dieser Auffassung sprechen.

Wird ein Muskel so stark belastet, dass er das anhängende Gewicht nicht mehr zu heben vermag, so treten auch bei stärkster

Erregung zwar keinerlei äusserlich sichtbare Veränderungen auf, gleichwohl ändern sich aber die Eigenschaften eines solchen Muskels ganz wesentlich.

Vor Allem ist die elastische Zugkraft (Spannung) des erregten Muskels bei seiner anfänglichen Länge (d. h. der Länge im unerregten Zustande) wesentlich grösser als im Ruhezustande, denn die wirkliche Zusammenziehung tritt ja eben erst als Folge dieses veränderten Zustandes ein, indem dabei die angehängte Last von der durch die Erregung gesteigerten elastischen Kraft überwunden wird. Man kann nun nach dem Vorgange Fick's einen Muskel verhindern, seine Länge erheblich zu ändern und zugleich seine jeweilige Spannung durch ein sichtbares Zeichen erkennbar machen. Dies lässt sich am einfachsten in der Weise erreichen, dass man den Muskel an dem sehr kurzen Arm eines zweiarmigen Hebels angreifen lässt, dessen anderer längerer Arm durch eine elastische Feder in seiner Bewegung beschränkt ist. Verlängert man diesen letzteren über den Angriffspunkt der Feder hinaus und lässt man ihn vermittelst einer Schreibspitze seine Lageveränderungen an einer bewegten Schreibfläche verzeichen, so erhält man bei fast gänzlich ausgeschlossener Gestaltveränderung des Muskels eine Curve, welche im wesentlichen das Wachsen und Wiederabnehmen der Spannung während der Zuckungszeit bei annähernd constanter Länge des Muskels darstellt (Fig. 41 und Fig. 42).

Fig. 41. Isometrisches Verfahren. (Nach Gad.)

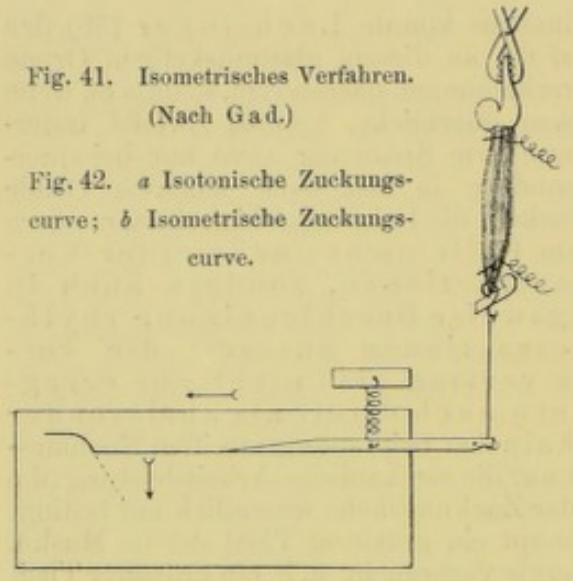


Fig. 41.

Fig. 42. *a* Isotonische Zuckungscurve; *b* Isometrische Zuckungscurve.

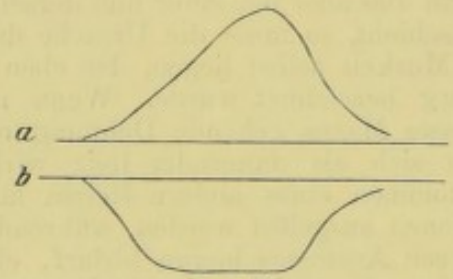



Fig. 42.

Eine solche Curve bezeichnet man nach Fick als eine „isometrische" Zuckungscurve, weil sie bei gleichbleibendem Längenmaass des Muskels gezeichnet ist, während bei dem gewöhnlichen „isotonischen" Verfahren umgekehrt die Spannung annähernd constant bleibt, während der Muskel sich frei verkürzt. Es ist natürlich unmöglich, eine absolut isometrische Muskelzuckung graphisch zu verzeichnen; denn soll überhaupt ein Schreibhebel bewegt werden und dadurch als Index der zu- und abnehmenden Spannung dienen, so darf der Muskel nicht vollkommen unbeweglich zwischen zwei Punkten ausgespannt sein, wie es für absolut mathematisch genaue Isometrie

erforderlich sein würde. „Die Gegenkraft gegen die Spannung muss vielmehr von einem beweglichen Körper ausgeübt werden, welcher dann eben nach Maassgabe der Spannungsgrösse einen zeichnenden Stift mehr oder weniger weit führt“ (Fick 39). Doch ist dies bei dem Fick'schen Spannungszeiger nur in so geringem Maasse der Fall, dass bei den höchsten in Betracht kommenden Spannungswerthen die Verkürzung des Muskels nur einen Bruchtheil eines Millimeters beträgt. Die Spannungswerthe, welche ein Muskel während seiner Zuckung erreicht, sind unter Umständen sehr beträchtliche. Vergleicht man isotonische mit isometrischen, unter sonst gleichen Verhältnissen gezeichneten Curven desselben Muskels, so findet man stets, dass der Gipfel der letzteren dem Anfangspunkt viel näher liegt, als der Gipfel der isotonischen, d. h. mit anderen Worten, bei gleichbleibender Länge erreicht der Muskel das Maximum seiner Spannung viel früher, als er bei gleichbleibender Spannung das Maximum der Verkürzung erreicht (Fig. 42).

## IV. Einfluss der Ermüdung auf den Verlauf der Muskelcontraction.

Als das wesentlichste Merkmal, durch welches sich eine lebendige Substanz von einer todten unterscheidet, muss zweifellos ihr Stoffwechsel gelten, d. h. die chemischen Vorgänge im Innern der Substanz, bei welchen einerseits gewisse Stoffe entstehen, welche schliesslich als für den Organismus unbrauchbar zur Ausscheidung gelangen, während andererseits Nährstoffe aufgenommen und assimilirt werden. Den ersteren Vorgang wollen wir mit Hering „Dissimilirung“, den letzteren „Assimilirung“ nennen. Die weiteren Ausführungen Hering's über diese beiden fundamentalen Stoffwechselprocesse sind nun für alle folgenden Erörterungen von so grosser Bedeutung, dass eine ausführlichere Darlegung durchaus erforderlich ist, wobei ich mich am Besten an Hering's eigene Worte halte (40).

„Assimilirung und Dissimilirung haben wir uns als zwei innig in einander verflochtene Processe zu denken, welche den, seinem eigentlichen Wesen nach unbekannten Stoffwechsel der lebenden Substanz ausmachen und in allen kleinsten Theilen der letzteren zugleich stattfinden, daher diese Substanz nichts Stetiges oder Ruhendes, sondern ein immer mehr oder minder innerlich Bewegtes darstellt.“ „Es ist im Wesen der lebendigen Substanz begründet und ihr ureigenes Vermögen, zu assimiliren und zu dissimiliren; und sie thut dies, sofern nur die Lebensbedingungen für sie gegeben sind, auch ohne die Mithülfe besonderer äusserer Reize.“ Insoweit die Substanz gänzlich unbeeinflusst ist von den nur gelegentlich wirkenden äusseren Reizen, bezeichnet Hering ihre Assimilirung (A.) und Dissimilirung (D.) als „autonome“.

„Solange nun diese autonome D. und A. in ganz gleichem Maasse stattfinden, kann sich am Zustande der Substanz nichts ändern, und sie bleibt daher qualitativ und quantitativ dieselbe.“ Diesen Zustand vollkommenen Gleichgewichtes zwischen autonomer D. und A. bezeichnet Hering als den des „autonomen Gleichgewichtes“.

„Aus diesem Zustand wird die Substanz herausgebracht, wenn ein Reiz sie zu stärkerer Dissimilirung veranlasst, welcher letzteren

nun nicht mehr eine gleich starke A. das Gleichgewicht hält. Die D. ist jetzt nicht mehr eine ausschliesslich autonome, sondern eine gleichsam durch fremde Mitwirkung verstärkte und soll zum Unterschiede von der rein autonomen als allonome D. bezeichnet werden. Durch die jetzt stärkere Bildung von D.-Produkten und den entsprechenden Verlust von Elementen, welche zuvor der Substanz selbst angehörten und in ihren chemischen Bau eingefügt waren, wird die Substanz innerlich verändert, um so mehr je stärker der Reiz ist und je länger er wirkt. Wir finden daher die Substanz nach Schluss der Reizung quantitativ und qualitativ verändert."

Fasst man den Process der D. als eine Leistung der lebenden Substanz auf, so müsste man sie jetzt als minder leistungsfähig bezeichnen. Wir wollen in Hinblick darauf, dass die Substanz nicht nur qualitativ, sondern auch quantitativ geändert ist, ihre Beschaffenheit nach Einwirkung eines D.-Reizes im Vergleich zu der früheren mit Hering als eine „unterwerthige" bezeichnen; es geht daraus hervor, dass, sobald die Wirkung eines D.-Reizes begonnen hat, auch schon die Unterwerthigkeit der Substanz sich zu entwickeln beginnt, um mehr und mehr zuzunehmen, je länger die Reizung andauert. In demselben Maasse mindert sich aber auch die D.-Disposition der Substanz.

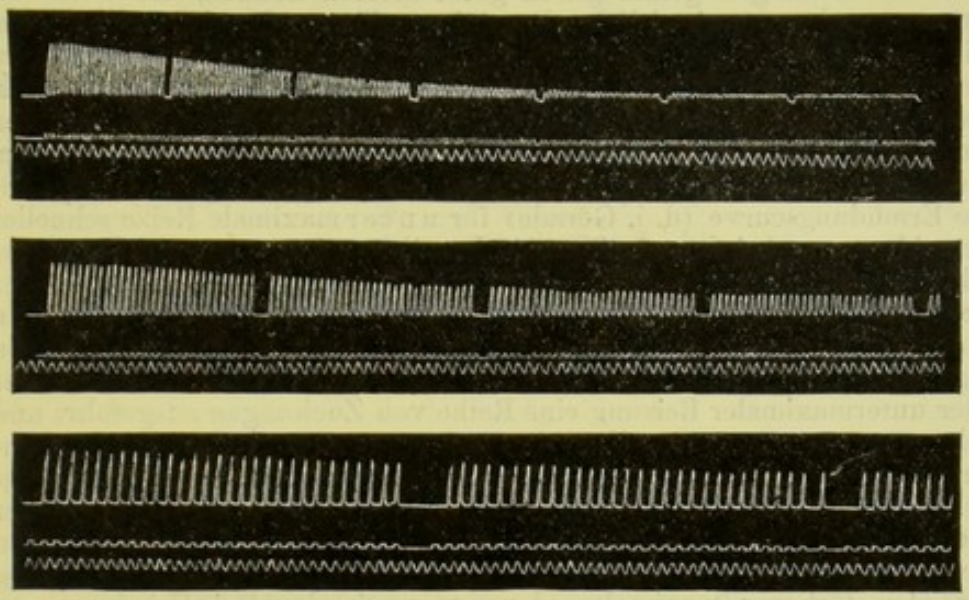
Dies bedeutet aber zugleich, dass die Erregbarkeit gegenüber dem fortwirkenden D.-Reize entsprechend abnimmt oder, wie man es gewöhnlich auszudrücken pflegt, dass die Substanz ermüdet. Diese zweifellos vorhandene Wirkung jedes D.-Reizes kann in ihrem physiologischen Effect noch unterstützt werden durch eine, über eine gewisse Grenze hinausgehende Anhäufung von Zersetzungs- oder Dissimilationsprodukten, die in manchen Fällen nachweislich hindernd auf die Funktionen der lebenden Substanz wirken.

Die Erscheinungen und Gesetze der „Ermüdung" sind an ausgeschnittenen oder in situ befindlichen Kaltblütermuskeln eingehender zuerst von Kronecker (41) und Tiegel (24) am Warmblüter von Rossbach (24) und neuerdings am Menschen von Mosso (42) untersucht worden, wobei sich eine Reihe von Thatsachen ergeben haben, die wenigstens zum Theil im Folgenden zu besprechen sind.

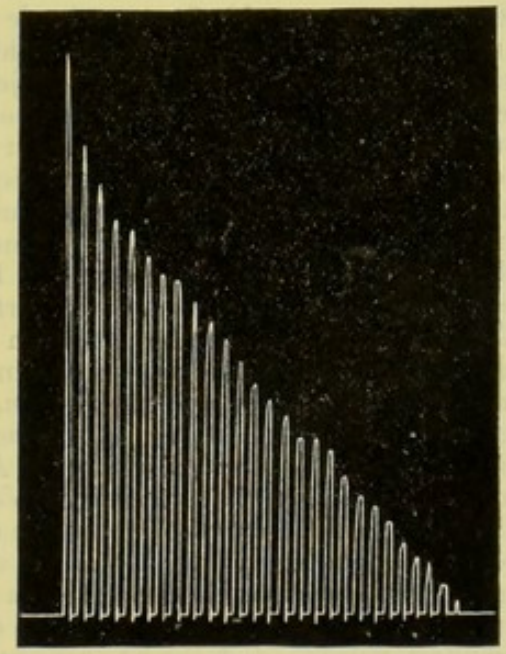
Experimentell giebt sich die Ermüdung eines Muskels zu erkennen durch die grössere Reizstärke, welche nötig ist, um gleiche Arbeitsleistung, beziehungsweise gleiche Hubhöhe bei der Contraction zu erreichen, wie im unermüdeten Zustande oder umgekehrt durch die Abnahme der Hubhöhe (beziehungsweise Arbeitsleistung) bei gleichbleibender Reizstärke. Reizt man einen Muskel rhythmisch, in gleichen Intervallen, bei gleichbleibender maximaler Reizgrösse und Belastung mit einzelnen Inductionsschlägen, so bemerkt man zweierlei Veränderungen der Zuckungscurven, indem sich einerseits die Höhe und andererseits die Dauer derselben ändert.

Für Froschmuskeln fand Kronecker, dass die Hubhöhe von Zuckung zu Zuckung stetig abnimmt, und zwar um einen gleichen Bruchtheil der Verkürzung. Die Ermüdungscurve, d. h. die obere Verbindungslinie der einzelnen Zuckungsstriche, die in gleichen Abständen von einander auf einer ruhenden Schreibfläche aufgezeichnet werden, ist somit in diesem Falle bei directer Reizung des Muskels eine gerade Linie (Fig. 43 *A* und *B*).

Der ausgeschnittene Muskel ist nach einer gewissen Zahl von Zuckungen bis zur Erschöpfung ermüdet. Genau das gleiche Verhalten zeigt nach Tiegel der curarisirte blutlose Froschmuskel auch



*A*



*B*

Fig. 43. *A* Zuckungen eines blutdurchströmten, unvergifteten Froschgastrocnemius. Zeigt die schnellere Ermüdung bei grösserer Reizfrequenz. Stimmgabel: 1/10 Sekunde. (Nach Engelmann.) *B* Reihe von Contractionen der Fingerbeugemuskeln bei künstlicher Reizung. Die Last (1 Kilogramm) wurde bis zur Erschöpfung gehoben. (Nach Mosso.)

bei rhythmischer Reizung mit untermaximalen Inductionsströmen. Eine Ausnahme von der Regel, dass die oberen Endpunkte der in gleichen Abständen gezeichneten Zuckungshöhen in einer geraden Linie liegen, bilden nur die ersten (20—30) Zuckungen einer Reihe, bei welchen die Curve in Folge des schon früher erwähnten Ver-

haltens statt abzufallen, treppenförmig ansteigt. Dies Ansteigen kann sich besonders bei Reizung curarisirter, blutdurchströmter Muskeln über mehrere hundert Zuckungen erstrecken, worauf über tausend Zuckungen genau gleich gross bleiben können, um dann erst langsam, aber continuirlich abzusinken (Tiegel). Es erfolgt also, wie von vornherein zu erwarten war, die Ermüdung des blutdurchströmten, normal ernährten Muskels viel langsamer als die des ausgeschnittenen, blutlosen Präparates, und die Periode des treppenförmigen Ansteigens der Zuckungshöhen ist letzterenfalls viel kürzer als im ersten Falle. Bemerkenswerth ist es, dass nach Tiegel (l. c. p. 18) die Ermüdungscurve (d. i. Gerade) für untermaximale Reize schneller zur Abscisse absinkt, d. h. mit derselben einen grösseren Winkel bildet, als die für den maximalen Reiz, dass also der Muskel für den untermaximalen Reiz rascher ermüdet als für den maximalen, vorausgesetzt, dass beide Reize in kurzen Intervallen regelmässig mit einander abwechseln. Hat ein Muskel bei maximaler oder untermaximaler Reizung eine Reihe von Zuckungen ausgeführt und geht man nun zu einem schwächeren Reiz über, um unmittelbar nachher (nach etwa zwanzig oder mehr Zuckungen) wieder zur ursprünglichen Reizstärke zurückzukehren, so sind, wie Tiegel fand, immer die ersten Zuckungen der letzten Reihe höher als die letzten der ersten Reihe. Es findet also, wie es scheint, während untermaximaler Reizung für jeden stärkeren (maximalen oder untermaximalen) Reiz Erholung statt. Die Zuckungshöhen nehmen ferner um so rascher ab, je kleiner die Reizintervalle werden (Fig. 43 *A*), und es gilt auch dieses Gesetz sowohl für maximale wie untermaximale Reize des curarisirten Muskels. Für den blutdurchströmten, normal ernährten Muskel lässt sich stets ein Intervall zwischen je zwei Reizen finden, bei welchem die Zuckungshöhen auch nach noch so lange fortgesetzter Reizung nicht abnehmen und Ermüdung daher nicht eintritt (z. B. das schlagende Herz). Man wird dann im Sinne der obigen Erörterungen annehmen dürfen, dass während jeder Reizpause die durch jeden D.-Reiz bewirkte, absteigende Aenderung der Muskelsubstanz durch den A.-Process vollständig wieder ausgeglichen wird. Dass es anderenfalls (bei grösserer Reizfrequenz) zu einer allmählich fortschreitenden Ermüdung und Abnahme der Zuckungshöhe kommen muss, ist leicht verständlich. Schwierigkeiten bietet dem Verständniss nur das anfängliche treppenförmige Wachsen der Zuckungshöhen, besonders am ausgeschnittenen, blutlosen Muskel, ja es scheint diese Thatsache geradezu im Widerspruch mit den früher entwickelten Anschauungen zu stehen. Es ist klar, dass wir zu einem richtigen Verständniss dieser Erscheinungen nur dann gelangen können, wenn die die D.-Processe stets begleitenden A.-Processe mehr als es bisher in der Physiologie üblich war, mit berücksichtigt werden. In zahllosen Fällen können wir beobachten, dass eine lebende Substanz, wenn sie durch einen D.-Reiz „absteigend“ verändert wurde, d. h. „unterwerthig“ geworden ist, aus diesem Zustande in den früheren „mittelwerthigen“ Zustand des autonomen Gleichgewichtes zurückstrebt, und zwar scheint diese durch Ueberwiegen von A. über D. bedingte „Erholung“ der Substanz mit um so grösserer Energie sich zu vollziehen, je stärker die durch die vorausgehende Reizung bedingte absteigende Veränderung war. Man darf vielleicht die oben erwähnte Thatsache, dass ein Muskel bei maximaler, rhythmischer Reizung langsamer ermüdet als bei unter-

maximaler, hierauf beziehen. Jedenfalls ändert sich nach Aufhören eines D.-Reizes die lebende Substanz aus eigener Kraft im umgekehrten Sinne, wie während der Wirkung des Reizes, d. h. „aufsteigend". Die „Erholung" einer durch Reizung „ermüdeten" lebenden Substanz ist stets eine „autonome aufsteigende Aenderung", durch welche die Substanz ihre Unterwerthigkeit beseitigt und zur Mittelwerthigkeit zurückkehrt.

Es scheint nun, dass unter günstigen Bedingungen die durch einen D.-Reiz bewirkte absteigende Aenderung der Substanz eine so energische aufsteigende Aenderung zur Folge hat, dass durch die lebhaft gesteigerten A.-Processe nicht nur die ursprüngliche Mittelwerthigkeit, sondern ein Zustand der „Ueberwerthigkeit" herbeigeführt wird, der sich natürlich seinerseits durch eine gesteigerte D.-Erregbarkeit verrathen wird. Bei rhythmischer Reizfolge wird es sich in solchem Falle dann nicht darum handeln, dass die lebende Substanz, wie etwa der Herzmuskel, um den Zustand des Gleichgewichtes zwischen D. und A. in regelmässigem Wechsel absteigender und aufsteigender Aenderung hin- und herschwankt, wobei in der Zeit der aufsteigenden Aenderung die vorhergegangene absteigende Aenderung wieder vollständig ausgeglichen wird, auch nicht um eine absteigende Veränderung der Werthigkeit der Substanz („Ermüdung"), sondern im Gegentheil um eine aufsteigende Aenderung, die sich in einer Steigerung der Leistungsfähigkeit und einer Zunahme der Zuckungshöhen des Muskels äussern muss. Von diesem Gesichtspunkte aus erklären sich alle über das treppenförmige Ansteigen der Zuckungshöhen früher mitgetheilten Thatsachen in befriedigender Weise, und wir erblicken in denselben lediglich den Ausdruck eines allgemeinen Gesetzes, demzufolge nicht nur die physiologische Leistungsfähigkeit eines Organes (und speciell der Muskeln), sondern auch dessen von der Ernährung in erster Linie abhängige morphologische Entwicklung in auffallendster Weise durch eine regelmässige Thätigkeit gefördert wird (Einfluss der Uebung). Der Schwund von Muskeln, welche längere Zeit innerhalb des Körpers aus irgend welchem Grunde unthätig waren, die beträchtliche Vergrösserung derselben bei lebhafter Thätigkeit, beweisen zur Genüge den günstigen Einfluss der Thätigkeit des Muskels auf seine Ernährung. Dieser letztere wird wesentlich unterstützt durch die bei Wirbelthiermuskeln beobachtete Regulirung der Zufuhr arteriellen Blutes, wodurch natürlich auch der Gang der Ermüdungserscheinungen mehr oder weniger beeinflusst werden muss. Nachdem Ludwig und Sczelkow schon 1861 beobachtet hatten, dass die Gefässe der Muskeln sich bei der Contraction erweitern, so dass das Blut mit grösserer Geschwindigkeit hindurchfliesst, fand Tiegel (l. c. p. 81) dieselbe Erscheinung auch bei directer Reizung curarisirter Froschmuskeln. Solche in regelmässigen Intervallen mit maximalen oder untermaximalen Reizen (Inductionsströmen) behandelte Muskeln röthen sich in Folge der Reizungen mehr und mehr, und es kann dies selbst bis zu Extravasatbildung gehen. Die lange Dauer des treppenförmigen Ansteigens der Zuckungshöhen unter diesen Umständen wird sicher zum Theil auf diese Hyperämie zurückzuführen sein; dass diese letztere aber nicht allein Ursache der „Treppe" ist, wurde bereits oben erwähnt und ergiebt sich unmittelbar aus dem Auftreten derselben an blutlosen Präparaten.

In Folge der Ermüdung ändert sich, wie erwähnt, nicht nur die

Höhe der Zuckungscurve in der beschriebenen Weise, sondern auch deren zeitlicher Verlauf, indem dieselbe bei fortschreitender Ermüdung immer gedehnter wird. Diese im Verlaufe einer längeren Zuckungsreihe allmählich zunehmende Verzögerung des Zuckungsablaufes, die sich insbesondere durch eine beträchtliche Verlangsamung der Phase der Wiederverlängerung des Muskels äussert, kann schliesslich einen so hohen Grad erreichen, dass der Muskel selbst bei längeren Reizintervallen von mehreren Sekunden nicht Zeit findet, bis zum Beginn der folgenden Zuckung sich wieder auf seine ursprüngliche Länge auszudehnen, so dass die Fusspunkte der einzelnen Zuckungscurven sich höher und höher über die Abscissenaxe erheben müssen. Funke (43) beobachtete Fälle, wo das Myogramm in späteren Ermüdungsstadien trotz Reizintervallen von mehreren Sekunden einer stetigen Tetanuscurve ähnlich sah. Aber nicht nur die mehr oder weniger grosse Streckung ist es, durch welche sich die Zuckungscurven des ermüdeten Muskels auszeichnen, sondern es wird auch deren Form und besonders die des absteigenden Theiles modificirt. Man kann diese Veränderung mit Funke im Allgemeinen dahin definiren, dass der absteigende Ast der Curve mehr und mehr den Charakter einer freien Fallcurve einbüsst, indem durch die Ermüdung erzeugte und mit ihr sich steigernde Widerstände die Verlängerung des Muskels durch das gehobene Gewicht oder seine Schwere mehr und mehr und in immer früheren Stadien verzögere. Der Muskel gleicht zuletzt, wie Funke sich treffend ausdrückt, einer zähen, teigartigen Masse, die mit äusserster Trägheit dem Zuge folgt, welcher sie zur ursprünglichen Form zurückzubringen strebt. Der aufsteigende Ast der Curve büsst dagegen auch bei der bis zur Erschöpfung fortgesetzten Ermüdung nur wenig an Steilheit ein. Je kürzer die Intervalle zwischen den einzelnen Zuckungen sind, desto rascher tritt nicht nur die Verminderung der Contractionsgrösse, sondern auch die geschilderte Streckung und Formänderung der Curven hervor. In einzelnen Fällen zeigt sich auch das Stadium der Erschlaffung sonst normaler, nicht ermüdeter, quergestreifter Muskeln auffallend verlängert, so dass, wie zuerst Kronecker (44) beschrieb und später Tiegel näher untersuchte (45) die Muskeln während längerer Ruhepausen (bis 10 Sekunden) zwischen rhythmisch sich folgenden, einfachen Inductionsreizen zuweilen ziemlich beträchtlich verkürzt bleiben. Dass diese Erscheinung, welche Tiegel als „Contractur" bezeichnete, mit einer etwaigen Ermüdung nichts zu thun hat, ergiebt sich einfach schon daraus, dass sie mit der ferneren Function des Muskels nicht zu-, sondern abnimmt. Während dieses Zustandes, der sich, wie Tiegel fand, nur bei directer Muskelreizung entwickelt, ist die Erregbarkeit des Muskels für den normalen Reiz vom Nerven aus minimal, während die Contractur der Höhe der Zuckung entsprechen kann. In besonders hohem Grade scheinen die Muskeln von Frühlingsfröschen zur Contractur zu neigen, die dann auch bei noch erhaltener Blutcirculation eintritt, und zwar um so stärker, je intensiver die Reizung war (vgl. auch Mosso l. c.).

Auf den Gang und Verlauf der Ermüdungserscheinungen werden natürlich alle jene Momente von grösstem Einfluss sein müssen, von welchen überhaupt die Assimilation bezw. Dissimilation der Muskelsubstanz abhängt. Hier ist in erster Linie der ursprüngliche physiologische Zustand des Muskels zu berücksichtigen, in

welchem er die Ermüdungsarbeit beginnt, der in so weiten Grenzen schwankende Grad seiner „Leistungsfähigkeit“ und „Erregbarkeit“ während des normalen Zusammenhanges mit dem Organismus oder nach der Trennung von diesem. Die Erfahrung lehrt, dass jeder ausgeschnittene und daher den normalen Ernährungsbedingungen entzogene Muskel früher oder später seine Erregbarkeit einbüsst und absterbt. Wann dies geschieht, ist allerdings bei verschiedenen Thieren ausserordentlich verschieden, und wechselt auch bei Muskeln von einem und demselben Thier sehr mit den äusseren Umständen. Jedenfalls müssen wir uns vorstellen, dass von dem Momente der Trennung vom Organismus an der Zustand des autonomen Gleichgewichtes der Muskelsubstanz dauernd gestört bleibt, indem in Folge der minder günstigen Assimilirungsbedingungen bei fortdauernder Dissimilation eine immer mehr zunehmende autonome, absteigende Aenderung eintritt, deren Ausdruck eben die verminderte Erregbarkeit ist. Im Allgemeinen gilt die Regel, dass in Folge der geringeren Intensität der Stoffwechselprocesse die Muskeln der Kaltblüter länger ihre Erregbarkeit bewahren als die Muskeln der Warmblüter; indessen ist dies keineswegs ein durchgreifendes Gesetz. Speciell scheinen die Muskeln der Fische sehr rasch nach ihrer Trennung vom Organismus die Erregbarkeit einzubüssen (46). Der Ausdruck „Kaltblüter“ schliesst ferner die Wirbellosen in sich, von denen manche (z. B. Insecten) sehr rasch absterbende Muskeln besitzen. Es ist bemerkenswerth, dass auch nicht alle Muskeln desselben Thieres gleich schnell absterben und ihre Erregbarkeit verlieren. Wenn dem Sarkoplasma wirklich eine nutritive Funktion zukommt, wie dies schon oben als wahrscheinlich bezeichnet wurde, so darf man erwarten, dass die sarkoplasmareichen, trüben Muskeln im Allgemeinen später ermüden und schliesslich absterben werden, als die sarkoplasmaarmen, hellen Muskeln. Dies scheint nach Grützner's Untersuchungen thatsächlich der Fall zu sein. Schon Ranvier beobachtete an dem aus weissen (hellen) und rothen (trüben) Fasern gemischten Triceps humeri des Kaninchens, dass derselbe sich Anfangs in Folge der leichteren Erregbarkeit der weissen Fasern wie ein weisser Muskel verhält; ermüdet man ihn aber durch länger anhaltende Reizung, so zuckt er wie ein rother, weil die weissen Antheile erschöpft, die rothen aber noch leistungsfähig sind. Diese Verschiedenheit prägt sich auch sehr deutlich in dem Umstande aus, dass nach den Untersuchungen von Bierfreund (47) die weissen Muskeln viel früher der Todtenstarre verfallen als die rothen. Unter sonst gleichen Verhältnissen erstarren die ersteren 1—3 Stunden, die letzteren erst 11—15 Stunden nach dem Tode. Zu einer Zeit, wo die Starre der blassen Muskeln schon völlig wieder gelöst ist (10—14 Stunden nach dem Tode), haben die rothen Muskeln die ihrige noch lange nicht vollendet.

Hierher gehören endlich auch die Beobachtungen von Rollett (48) an den in Bezug auf ihren Zuckungsverlauf so sehr verschiedenen Muskeln von Dyticus und Hydrophilus. Der frische Dyticusmuskel ist dem frischen Hydrophilusmuskel in Bezug auf Schnelligkeit und Energie der Einzelzuckung weit überlegen, verliert aber durch fortgesetzte Thätigkeit rasch die Energie seiner Zuckungen, und zwar diese in viel höherem Grade als die Schnelligkeit derselben. Aber auch die letztere nimmt deutlich ab. Der träger zuckende Hydrophilus-

muskel bewahrt dagegen auch nach lange fortgesetzter Thätigkeit die Energie seiner Zuckungen noch in relativ hohem Grade; dagegen werden dieselben im Verlauf der Ermüdung immer gedehnter, so dass ihre Dauer schliesslich über 20 Mal grösser sein kann, als die Zuckungsdauer frischer Muskeln.

Wie früher bemerkt wurde, zeichnen sich besonders die Muskelfasern des Herzens durch ihren Reichthum an Sarkoplasma aus, und es dürfte damit wohl zusammenhängen, dass gerade hier in vielen Fällen ein ausserordentlich langes Ueberleben beobachtet wurde. So sah Panum rudimentäre Herzpulsationen beim Kaninchen bis $15^1/_2$ Stunden, Vulpian bei der Maus bis 46, ja beim Hunde bis 96 Stunden nach dem Tode(!). Einzelne Muskelfasern des Herzfleisches von Säugethieren in physiologischer Kochsalzlösung untersucht, zeigen oft noch am anderen Tage nach dem Tode deutlich rhythmische Pulsationen (Sigm. Mayer).

In allen den erwähnten Fällen übt den grössten Einfluss auf die Gesammtdauer des Ueberlebens oder auf die Steilheit des Erregbarkeitsabfalles die Temperatur, und zwar sowohl die des isolirten Muskels wie die des lebenden Thieres vor dem Tode. Es ist dies begreiflich, wenn man die grosse Bedeutung der Temperatur für die Intensität aller Stoffwechselprocesse und insbesondere auch der „autonomen Dissimilation" berücksichtigt. Man wird daher von vorne herein erwarten dürfen, dass das Absterben und die daran sich knüpfende Erregbarkeitsabnahme bei höherer Temperatur im Allgemeinen rascher erfolgt, als bei niederer. Beim Kaltblüter ist dieser Temperatureinfluss absolut bedeutender als beim Warmblüter.

Du Bois Reymond fand Gastrocnemius- und Triceps-Exemplare vom Frosch bei $0^0$ C. noch 10 Tage nach dem Ausschneiden erregbar, während an heissen Sommertagen bekanntlich die Erregbarkeit schon früher als nach 24 Stunden und bei mittlerer Temperatur etwa am dritten Tage verschwunden ist. Für die Stammesmuskeln der Warmblüter fehlen in dieser Hinsicht genügende Erfahrungen. Dagegen liegen bei Säugethieren interessante Beobachtungen vor über den das Absterben ausserordentlich verzögernden Einfluss vorhergehender langsamer Abkühlung (künstliches Kaltblütigmachen), die man entweder durch hohe Rückenmarksdurchschneidung (Bernard) oder durch Berieselung des Bauchfelles mit kalter Kochsalzlösung erzielen kann. An Kaninchen, die so in 6—10 Stunden auf $20^0$ C. abgekühlt wurden, erhält sich die directe Muskelerregbarkeit 6—8 Stunden nach dem Tode (Israël 49).

Es kann nicht bezweifelt werden, dass die eigentliche Ursache des Absterbens ausgeschnittener Muskeln in dem Aufhören des Säftestromes und speciell der Blutcirculation zu suchen ist, indem Unterbrechung des Kreislaufes in einem Muskel oder in einer Muskelgruppe auch am lebenden Thier in kurzer Zeit zu einer Lähmung und schliesslichen Erstarrung führt. An Kaltblütern gelingt der Versuch allerdings nur in ziemlich unvollkommener Weise, da die Muskeln derselben, z. B. der Amphibien, zwar auch von der Erhaltung der Circulation abhängig sind, aber doch erst verhältnissmässig spät die Folgen der Anämisirung deutlich erkennen lassen (Kühne 50). Ist es doch bekannt, dass die Muskeln von Fröschen noch tagelang erregbar bleiben, wenn alles Blut durch Ausspritzen der Gefässe mit 0,6 % Kochsalzlösung vorher entfernt wurde (Salzfrösche). Um so

empfindlicher erweisen sich dagegen die quergestreiften Muskeln von Warmblütern, besonders der Vögel, die nach relativ kurzer Zeit ihre Erregbarkeit einbüssen und schliesslich erstarren (Schiffer 51), wenn die Blutcirculation völlig unterbrochen wird. Umgekehrt lässt sich die durch Anämisirung gesunkene oder ganz aufgehobene Erregbarkeit durch künstliche Durchströmung mit arteriellem Blut wieder herstellen, bezw. von vorne herein erhalten. Es gelingt dies noch um so später nach dem Aufhören der Erregbarkeit, je länger sich diese letztere überhaupt erhält (Brown-Sequard 46). In viel geringerem Grade ist die Erregbarkeit der glatten Muskeln der Warmblüter vom Kreislauf abhängig, und es verhalten sich dieselben in dieser Beziehung mehr wie die quergestreiften Muskeln der Kaltblüter.

Es scheint, dass man sich vielfach ungerechtfertigte Vorstellungen über die Raschheit des Absterbens glatter Warmblütermuskeln und deren Empfindlichkeit gegen Veränderungen ihres Stoffwechsels gebildet hat, die sich wohl aus der Erfahrung herleiten, dass die spontanen Bewegungen gewisser glattmuskeliger Organe (wie z. B. des Darmes) so rasch nach dem Tode erlöschen und mit ihnen zugleich auch die Empfindlichkeit für beliebige künstliche Reize. Allein es lässt sich leicht zeigen, dass dieser scheinbar dauernde Verlust der Erregbarkeit im Wesentlichen nur durch die Abkühlung bedingt wird und dass die Reizempfänglichkeit wieder hervortritt, wenn man die Temperatur künstlich steigert (Biedermann 52). Immerhin muss es überraschen, in wie hohem Grade die Muskelwand des ausgeschnittenen Säugethierdarmes die Fähigkeit des Ueberlebens besitzt, indem dieselbe unter Umständen länger als zwölf Stunden nach dem Tode des Thieres noch erregbar gefunden wird. Ebenso wird der Ureter vom Kaninchen oder Meerschweinchen, selbst wenn er lange Zeit in kalter physiologischer Kochsalzlösung aufbewahrt oder einem stundenlang vorher getödteten Thiere entnommen wurde und ohne weitere Vorbereitung keine Spur von Erregungserscheinungen zeigt, wieder vollkommen reizbar, wenn man ihn auf Körpertemperatur erwärmt (l. c. p. 387). Eine ähnliche Lebenszähigkeit zeigt nach Untersuchungen von Grünhagen und seinen Schülern der Sphynkter iridis von verschiedenen Säugethieren (53). Noch viel resistenter scheint nach Sertoli's Beobachtungen (54) der ebenfalls aus glatten Muskelzellen bestehende Afterruthenmuskel gewisser Säugethiere (Pferd, Esel und Hund) zu sein, dessen Erregbarkeit selbst bis zu sieben Tagen nach der Exstirpation andauert. Während des grössten Theiles dieser Zeit befand sich der Muskel in einer Temperatur von 5—8° C. und wurde nur zur Zeit der Versuche auf 30 bis 37° C. erwärmt. Bleibt die Temperatur andauernd hoch (39—40°), so erlischt die Erregbarkeit in kurzer Zeit.

Mit dieser grossen Resistenzfähigkeit gegenüber den Einflüssen der normalen Ernährung steht die hohe Ermüdbarkeit gewisser glatter Muskeln unter ganz normalen Verhältnissen in einem auffallenden Gegensatze. Engelmann (Pflüger's Arch. 2. Bd. p. 263 f.) wies nach, dass beim Ureter des Kaninchens schon nach jeder einmaligen Contraction sich der Einfluss der Ermüdung geltend macht, indem unmittelbar nach Ablauf einer solchen die mechanische Reizbarkeit gleich Null ist. Während der folgenden Ruhepause stellt sie sich allmählich wieder her. In einem noch warmen, frischen Ureter vom Kaninchen, in welchem das Blut normal cirkulirt, scheint schon nach wenigen

Sekunden die anfängliche Höhe der Erregbarkeit wieder erreicht zu sein. Bei der Ratte bedarf es hierzu unter denselben günstigen Bedingungen noch nicht einer Sekunde. In einem abgekühlten oder dem Blutkreislaufe entzogenen Ureter kehrt nach einer Contraction die Reizbarkeit viel langsamer (nach 5, 10 und mehr Sekunden) und nur unvollkommen zurück.

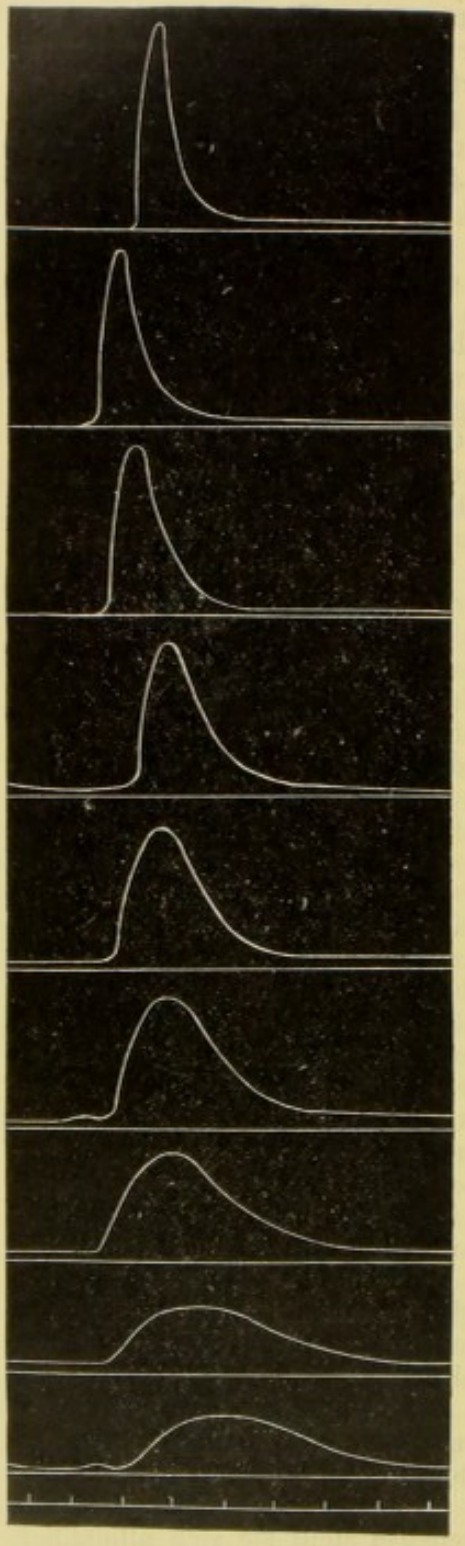



Fig. 44. Contractionen eines ausgeschnittenen Kaninchenherzens. (Nach Waller u. E. W. Reid.)

Aus den mitgetheilten Erfahrungen ergibt sich die Folgerung, dass ausgeschnittene Muskeln der Kaltblüter (wirbellose und poikilotherme Wirbelthiere) zwar im Allgemeinen langsamer ermüden und auch langsamer absterben als die der Warmblüter; doch gilt dies keineswegs als durchgreifende Regel, denn einerseits giebt es Muskeln kaltblütiger Thiere, welche selbst bei niederer Temperatur rasch ihre Erregbarkeit einbüssen (Fische, Insecten), während andererseits glatte Muskeln von Warmblütern bei niederer Temperatur ausserordentlich lange erregbar bleiben, auch wenn sie dem Kreislauf völlig entzogen sind.

Bei der durch Erregung bewirkten Muskelermüdung handelt es sich, wie gezeigt wurde, ganz ebenso um eine durch Ueberwiegen der D.-Processe über die A.-Vorgänge bedingte absteigende Aenderung der lebendigen Substanz wie bei dem allmählichen Absterben eines vom Organismus getrennten oder dem Kreislauf entzogenen Muskels. Es kann daher auch nicht überraschen, dass die Veränderungen, welche die Zuckungs- (bezw. Contractions-) Curve in beiden Fällen erleidet, in allen wesent-

lichen Punkten übereinstimmen. Abnahme der Contractionsgrösse (Zuckungshöhe) und Verlängerung (Streckung) der Curve treten im einen wie im anderen Falle als charakteristische Merkmale hervor. Sehr anschaulich macht sich dies bei Beobachtung der Pulsationen des herausgeschnittenen Säugethierherzens geltend (55), wobei allerdings auch der später zu erörternde Einfluss der sinkenden Temperatur eine ganz wesentliche Rolle spielt (Fig. 44).

Wenn der Zustand der Muskelermüdung auch in erster Linie auf ein Ueberwiegen der D.-Processe über die gleichzeitige A. zu beziehen sein wird, d. h. auf eine Verminderung des Vorrathes an zersetzbarem Materiale oder an chemischer Spannkraft, so kommt doch auch, wie insbesondere Ranke's Untersuchungen gezeigt haben, die Anhäufung von gewissen Zersetzungsproducten für die zu beobachtenden Erscheinungen wesentlich mit in Betracht (vgl. Ranke 56).

Eine irgend erheblichere Anhäufung der genannten D.-Producte des Muskels wird voraussichtlich nur im circulationslosen oder ausgeschnittenen Präparate erfolgen können und dürfte das raschere Eintreten der Ermüdung in diesem Falle wohl zum Theil mit darauf zu beziehen sein.

Die erholende Wirkung der Durchströmung mit (arteriellem) Blut kann aber wohl nur zum geringsten Theil auf der Entfernung der gebildeten D.-Produkte ($CO_2$, Milchsäure, $KH_2PO_4$ u. s. w.) beruhen, da in diesem Falle eine Durchspülung des Muskels mit einer indifferenten Flüssigkeit (physiologische Kochsalzlösung) denselben Effect haben müsste, wie Durchleitung von Blut, was keineswegs der Fall ist.

Es führt also zweifellos das Blut dem erschöpften oder absterbenden Muskel Stoffe zu, welche für die Wiederherstellung seiner Leistungsfähigkeit wesentlich erforderlich sind. In Bezug auf die nothwendige Qualität des Blutes kennen wir bestimmt nur den Einfluss weniger Bestandtheile, so vor Allem des Sauerstoffs, der ja für die Erhaltung der Reizbarkeit und Bewegungsfähigkeit jeder lebenden Substanz unerlässlich ist.

Die relativ grosse Masse eines ausgeschnittenen Kaltblütermuskels bringt es natürlich mit sich, dass derselbe einer physiologischen Wechselwirkung mit der Atmosphäre, die ja nur durch die Oberfläche vermittelt werden kann, nur in sehr geringem, kaum nachweisbarem Grade fähig ist, so dass das Vorhandensein oder Fehlen des freien Sauerstoffs in der Umgebung eines solchen Muskels, wenn überhaupt, nur einen sehr geringen Einfluss auf die Erhaltung oder Wiederherstellung der Erregbarkeit wird üben können. In der That fand Hermann (4 p. 132), dass Froschmuskeln in reinen indifferenten Gasen (N, H) und besonders im Vacuum ebenso lange und unter Umständen sogar länger erregbar bleiben, als in der Luft. Ganz anders ist es bei Durchströmung mit der **O**-haltigen Nährflüssigkeit. Hier findet zwischen dem das Innere des Muskels überall berührenden Blute und der Muskelsubstanz ein lebhafter respiratorischer Gasaustausch statt, und hier lässt sich auch mit Sicherheit der erregbarkeitserhaltende Einfluss des **O** constatiren. Dass venöses Blut nicht wie arterielles die Erregbarkeit des Muskels zu unterhalten vermag, war schon Bichat bekannt, und später zeigten Ludwig und Schmidt (57), dass künstliche Durchleitung **O**-freien Blutes durch Warmblütermuskeln diese ebenso schnell

absterben liess, als wenn gar keine Durchströmung stattfand; ja es schwindet, wenn ein Muskel von venösem Blut durchströmt wird, die Reizbarkeit unter Umständen sogar rascher, als wenn er ganz blutleer ist, was wohl hauptsächlich auf die direct schädigende Wirkung der $CO_2$ zurückzuführen sein dürfte. Analoge Versuche wurden mit gleichem Erfolge auch am ausgeschnittenen Froschherzen angestellt. Bei starker Luftverdünnung (unter der Luftpumpe) hören die spontanen Pulsationen nach etwa einer Stunde auf und der Muskel verliert auch seine Empfindlichkeit gegen künstliche (mechanische oder elektrische) Reize. Nach Zutritt von Luft beginnen die Pulsationen wieder. Cyon, Klug und Saltet (58) bewiesen die Abhängigkeit der Herzbewegung von der Anwesenheit des **O** am Froschherzen, indem **O**-haltiges Serum eingefüllt und dasselbe dann mit Serum vertauscht wurde, welches mit $CO_2$ gesättigt war; nur bei Anwesenheit von **O** waren regelmässige Pulsationen zu beobachten. Mangel an **O** macht demnach das Herz ganz ebenso scheintodt wie etwa Flimmerzellen oder einzellige Organismen. Da die spontanen Contractionen des Herzens bei den erwähnten Versuchen ganz allmählich bis zur Unmerklichkeit schwächer werden, und damit gleichzeitig auch eine ebenso stetige Abnahme der Empfindlichkeit für künstliche Reize Hand in Hand geht, so handelt es sich wohl hauptsächlich um eine Lähmung der Muskeln des Herzens durch **O**-Mangel.

Es ist natürlich nicht zu bezweifeln, dass auch noch andere vom Blute zugeführte Nährstoffe eine ähnliche Rolle spielen, wie der **O**; wie auch umgekehrt die Abfuhr anderer D.-Producte des Muskels, neben der der $CO_2$, für die Erhaltung der Erregbarkeit von Nöthen ist; experimentell ist aber bisher wenig darüber ermittelt worden. Für den Herzmuskel hat Martius (59) festgestellt, dass dem Serumalbumin in hohem Grade die Fähigkeit zukommt, die gesunkene Leistungsfähigkeit wieder zu heben. Wenn bei Durchspülung des spontan schlagenden oder künstlich gereizten Herzens mit 0,6 % Kochsalzlösung die Anfangs sehr kräftigen Pulsationen bis zur Unmerklichkeit herabgesunken sind, wenn dann schliesslich das Herz völlig still steht und selbst bei stärkster Reizung nicht die leiseste Bewegung zeigt, so kehrt nicht nur die Reizbarkeit, sondern sogar die automatische Thätigkeit wieder zurück, wenn Blut und Serum oder auch nur Serumalbumin enthaltende alkalische Kochsalzlösung durchgeleitet wird. Weder Pepton noch irgend ein anderer Eiweisskörper (Syntonin, Ovalbumin, Casein, Myosin) zeigten diese Wirkung. Der damit behandelte erschöpfte Herzmuskel blieb dann auch bei Anwendung der stärksten Reize vollkommen bewegungslos, während er in jedem Falle nach Füllung mit Blut oder Serum wieder zur Schlagfähigkeit oder spontanen Pulsation erwachte. Am quergestreiften Skeletmuskel wurden ähnliche Versuche bisher nicht angestellt.

## V. Einfluss der Temperatur auf die Muskelcontraction.

Alle protoplasmatischen Gebilde werden in ihren Lebenserscheinungen ganz wesentlich von der jeweiligen Temperatur beeinflusst. Für jeden Organismus giebt es eine untere Grenze der Temperatur, bei welcher das Leben dauernd oder wenigstens zeitweise erlischt,

und eine obere, bei welcher hauptsächlich durch Gerinnung gewisser Eiweissstoffe so tiefgreifende Störungen der Structur herbeigeführt werden, dass eine Wiederherstellung der normalen Functionen ausgeschlossen scheint. Im Uebrigen wechseln die absoluten Werthe der betreffenden Temperaturen bei verschiedenen Plasmaarten ausserordentlich, und selbst wenn man von den „kochfesten" Bacterien absieht, sind zahlreiche Fälle bekannt geworden, wo Bewegungserscheinungen plasmatischer Gebilde noch bei Temperaturen beobachtet wurden, die weit über 40° C. hinausgehen. Innerhalb des von dem Maximum und Minimum eingeschlossenen Gebietes der „manifesten Contractilität" darf es als Regel gelten, dass die Lebhaftigkeit der Bewegungen mit steigender Temperatur zunimmt. Dies gilt für amöboïdes bewegliches Plasma ebensowohl, wie für die Geissel- und Flimmerbewegung, und auch die verschiedenen Formen der Muskeln bilden hiervon keine Ausnahme. Während man sich aber bei den einfacheren Formen beweglichen Plasmas darauf beschränken muss, die untere und obere Grenze, sowie das „Optimum" der Temperatur

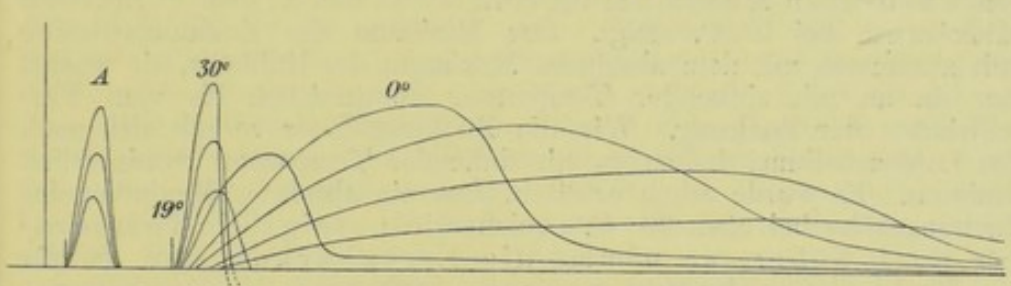



Fig. 45. Schematische Zusammenstellung isotonischer Zuckungscurven bei verschiedenen Temperaturen (— 5 bis + 42½° C.). (Nach J. Gad.)

zu bestimmen, bei welchem die spontanen Bewegungen bei scheinbar unbeschränkter Dauer die grösste Geschwindigkeit erreichen, bieten die Muskeln die Möglichkeit dar, in der Analyse der Erscheinungen noch einen Schritt weiter zu gehen.

Im Vorhergehenden wurde schon wiederholt des sehr eingreifenden Einflusses gedacht, welchen die Temperatur auf den Verlauf der Ermüdungs- und Absterbeerscheinungen der Muskeln besitzt, eine Wirkung, die sich durch Steigerung der D.-Processe bei erhöhter, durch Herabsetzung derselben bei niedriger Temperatur leicht erklärt. Damit gehen gewisse Veränderungen des zeitlichen Verlaufes, der Form und Grösse (Höhe) der Contraction Hand in Hand, welche insbesondere von Gad und Heymans neuerdings zum Gegenstand eingehender Untersuchungen gemacht wurden und als specifische Temperaturwirkungen betrachtet werden können (60). Wird ein curarisirter quergestreifter Skeletmuskel vom Frosch in geeigneter Weise abgekühlt und von Zeit zu Zeit durch je einen Inductionsschlag gereizt, so fällt vor Allem auf, dass die (isotonischen) Zuckungscurven um so gestreckter verlaufen, je niedriger die Temperatur ist. Wie namentlich die Vergleichung der beistehenden Curven (Fig. 45) ergiebt, ist dann insbesondere das Stadium der steigenden Energie sehr verlängert, und es nimmt die Steilheit des ansteigenden Astes bei annähernder Constanz der Steilheit des absteigenden fortdauernd ab. Doch bezieht sich diese Constanz

nur auf einen verschieden langen oberen Theil der Curve; die schliessliche Rückkehr zur Gleichgewichtslage findet mit Abnahme der Temperatur immer langsamer statt (Verkürzungsrückstand). Bemerkenswerth ist der Gegensatz zwischen der Wirkung der Kälte und der Ermüdung in Bezug auf den zeitlichen Verlauf der Muskelzuckung: Bei Abkühlung ist der absteigende Ast der Curve ebenso steil oder steiler als der aufsteigende, bei Ermüdung dagegen, die den Ablauf der Zuckung ebenfalls verlangsamt, nach Angabe aller Autoren minder steil.

Eine zweite sehr auffallende Erscheinung, die früheren Beobachtern ganz entgangen war, betrifft das innerhalb gewisser Grenzen der Abkühlung zu beobachtende Ansteigen der Zuckungshöhen. Die Hubhöhe zeigt ein absolutes Minimum in der Nähe des Gefrierpunktes (der Muskelsubstanz), wo bei der Reizung keine Längenänderung mehr zu beobachten ist; ein relatives Minimum hat die Hubhöhe bei etwa 19° C., von wo aus sie einerseits bis zu dem absoluten Maximum bei etwa 30° C. und zu dem relativen Maximum bei 0° C. steigt. Das Minimum der Zuckungsdauer fällt zusammen mit dem absoluten Maximum der Hubhöhe, sie wächst von da an mit sinkender Temperatur continuirlich bis zum Verschwinden der Zuckung. Wie die Zuckungsdauer verhält sich auch das Latenzstadium, indem es mit sinkender Temperatur continuirlich zunimmt. Es wurde schon erwähnt, dass ein absolutes Maximum der Zuckungshöhe bei etwa 30° C. erreicht wird; steigt die Temperatur noch höher, so nimmt die Erregbarkeit und damit die Hubhöhe mehr und mehr ab, während die Zuckungsdauer annähernd gleich bleibt (Fig. 45 *A*). Bei passender Geschwindigkeit der Erwärmung gelingt es, nachzuweisen, dass die Erregbarkeit des Muskels gegen den elektrischen Reiz fast vollkommen schwindet, ehe die Verkürzung durch Wärmestarre eintritt. Auf die einzelne Zuckung des Muskels bei isometrischem Verfahren hat die Temperatur natürlich einen ganz analogen Einfluss wie bei isotonischem Verfahren. Ein Unterschied macht sich nur geltend in Bezug auf die Form des Gipfels der Zuckungscurven. Alle isotonischen Curven sind auf ihrem Gipfel kuppenförmig, d. h. sobald das Maximum der Ordinaten erreicht ist, beginnt auch sofort die Wiederabnahme. In den isometrischen Curven dagegen tritt im Intervall zwischen Zimmertemperatur und Gefrierpunkt auf der Höhe der Zuckung ein Plateau auf, d. h. während kürzerer oder längerer Zeit bleibt das Maximum der Spannung, nachdem es erreicht ist, constant.

Der geschilderte auffallende Einfluss der Temperatur auf Höhe und Verlauf der Zuckungscurve quergestreifter Stammesmuskeln scheint darauf hinzuweisen, dass bei der Thätigkeit derselben zwei ihrer Natur nach verschiedene Processe ins Spiel kommen, die, einander entgegengesetzt, durch die absinkende Temperatur nicht in gleichem Maasse beeinflusst werden. Schon Fick nahm an, dass der Erschlaffung des gereizten Muskels ein besonderer (chemischer) Process zu Grunde liege, welcher von dem bei der Contraction vorhandenen durchaus verschieden und ihm entgegengesetzt sei. Die Ordinaten der Zuckungscurve würden demnach nicht der Intensität eines Processes proportional, sondern als Ausdruck der Resultirenden

zweier antagonistischer Processe anzusehen sein. Fick stellt sich vor, dass etwa der erste Process in der Bildung eines gewissen Stoffes (Spaltung von Zucker in Milchsäure), der zweite in der weiteren Zerstörung des gebildeten Productes (Verbrennung der Milchsäure zu $H_2O$ und $CO_2$) bestehe. Die Säure würde eine theilweise Gerinnung des Inhaltes der Sarkolemmschläuche bedingen, welche durch Vernichtung der chemischen Ursache wieder beseitigt wird. Gad und mehrere seiner Schüler, sowie Schenk haben diesen Gedanken neuerdings noch weiter ausgeführt und insbesondere auch zur Erklärung der in Rede stehenden Erscheinungen angewendet (33). Ohne hierauf näher einzugehen, sei nur bemerkt, dass man naturgemäss auch auf Grund der von Hering entwickelten allgemeineren Vorstellungen zu ähnlichen Anschauungen gelangt und unter der Voraussetzung, dass Temperaturveränderung auf den einen der beiden Fundamentalprocesse des Stoffwechsels einen stärker herabsetzenden Einfluss ausübt, als auf den andern, alle beobachteten Wirkungen zu erklären vermag.

Für die Annahme, dass speciell der active „Erschlaffungsprocess" im Sinne Fick's mit Assimilationsvorgängen Hand in Hand geht, liesse sich vielleicht die Beobachtung von Fr. Schenk (61) verwerthen, dass die Erschlaffung um so langsamer erfolgt, je spärlicher die Reservestoffe im Muskel sind. Bei Vergleichung eines activ ermüdeten Muskels mit einem andern, dessen Erregbarkeit mittels Durchspülung mit Milchsäurelösung herabgesetzt war, ohne dass aber eine Verminderung des Gehaltes an Reservestoffen stattfand, zeigte sich, dass der letztere stets rascher erschlaffte, als der erstere. Jener verhält sich daher zu diesem ähnlich wie ein abgekühlter Muskel zu einem ermüdeten.

Für den quergestreiften Warmblütermuskel liegen ausführlichere Untersuchungen über den Einfluss der Temperatur auf Grösse und Verlauf der Zuckung nicht vor, dagegen ist es für den Herzmuskel der Kalt- und Warmblüter lange bekannt, dass durch Abkühlung der zeitliche Verlauf der natürlichen, spontanen, wie auch der künstlich ausgelösten Contractionen sehr bedeutend verzögert wird, während das Umgekehrte bei Steigerung der Temperatur der Fall ist. Gleichsinnige Veränderungen erleidet dann auch das mechanische Latenzstadium, am auffallendsten wohl am ausgeschnittenen Warmblüterherzen (Waller 55). Während bei normaler Temperatur (38°—40°) die Contraction scheinbar im Momente des Reizes erfolgt, ein Latenzstadium daher nur bei Anwendung feinerer zeitmessender Methoden nachweisbar ist, kann dasselbe bei starker Abkühlung (12°—0°) mehr als eine Secunde betragen. Ob bei gleichbleibender Reizstärke ähnliche Beziehungen zwischen Temperatur und Contractionsgrösse des Herzmuskels bestehen, wie nach Gad und Heymans beim quergestreiften Skeletmuskel, ist nicht bekannt. Ist die Zuckungsdauer eines Muskels schon normaler Weise sehr kurz, so wird sich insbesondere der Einfluss der sinkenden Temperatur deutlich ausprägen, umgekehrt wird die durch Erwärmung bedingte Verkürzung des Contractionsverlaufes charakteristischer hervortreten, wenn der Muskel von vorneherein durch eine träge Zuckung ausgezeichnet ist. Dies ist in höchstem Maasse bei den glatten Muskeln der Fall, deren Contractionsverlauf durch Erwärmung ausserordentlich beschleunigt wird.

Auch sonst bietet übrigens das Verhalten glatter Muskelelemente bei wechselnder Temperatur mannigfache und interessante Abwei-

chungen, die vor allem Anderen dadurch bedingt sind, dass jene in sehr vielen, ja vielleicht allen Fällen unabhängig vom Nervensystem in einem Zustand mehr oder weniger ausgeprägter, stetiger Contraction verharren („Tonus"), dessen Stärke in sehr auffälliger Weise von der jeweils herrschenden Temperatur abhängig erscheint. In besonders hohem Grade ist dies der Fall bei den glatten Muskeln vieler wirbelloser Thiere, sowie der poikilothermen Wirbelthiere. So zeigen beispielsweise die Schliessmuskeln unserer Süsswassermuscheln (Anodonta, Unio) in der Regel einen sehr stark entwickelten Tonus, der vom centralen Nervensystem sicher ganz unabhängig ist. Durch theilweises Abbrechen der Schaale kann man namentlich bei grossen Exemplaren von Anodonta nach Entfernung aller übrigen Weichtheile leicht ein Präparat gewinnen, welches zu Reizversuchen aller Art sehr geeignet ist (Fick 32, Biedermann 62). Immer zeigt sich dann der Muskel zunächst so stark contrahirt, dass er nicht nur dem kräftigen Zuge des unversehrten Schlossbandes Widerstand leistet, sondern ausserdem noch eine Belastung von mehr als 20 Gramm ohne merkliche Dehnung erträgt. Auch wenn in Folge längerer Ruhe die Schaalen bereits hinreichend klaffen, um eine erfolgreiche Reizung vornehmen zu können, ist das Bestreben des belasteten Muskels, sich zu verkürzen, noch immer ein sehr bedeutendes, wie schon daraus hervorgeht, dass jeder Verminderung der Belastung sofort eine entsprechende Verkürzung folgt. Selbst nach vielen Stunden lässt sich in der Regel noch das Vorhandensein eines gewissen „Tonus" constatiren. Sobald man die Insertion eines noch lebenden Muskels an der einen Seite löst, contrahirt sich derselbe rasch um mehr als die Hälfte der Länge, welche er bei ganz geschlossener Schaale hatte. Gleichwohl nimmt dieser Tonus, wie schon erwähnt, mit der Zeit, wenn auch nur langsam, ab. Lässt man ein Präparat während mehrerer Stunden bei mittlerer Temperatur liegen, so lässt sich diese allmähliche Erschlaffung immer leicht constatiren. Während es Anfangs eines ziemlich bedeutenden Kraftaufwandes bedarf, um die beiden Schaalenhälften von einander zu entfernen, gelingt dies später immer leichter, und nach Verlauf mehrerer Stunden vermag bisweilen schon eine Belastung von kaum 10 Gramm eine fast maximale Dehnung des Muskels zu bewirken. Daher klaffen auch, wenn bei der Präparation das elastische Schlossband unversehrt bleibt, die Anfangs fest geschlossenen Schaalen in der Folge immer weiter, indem das Verhältniss zwischen der Spannung des die Schaalen öffnenden Bandes und dem tonischen Verkürzungsbestreben des Muskels sich immer mehr zu Gunsten der ersteren ändert.

Fast momentan beginnt nun aber die Verminderung des „Tonus", wenn man das Präparat in höhere Temperatur bringt (Eintauchen in Wasser von etwa 30 ° C.), wodurch nach kurzer Zeit eine weitgehende Erschlaffung erzielt wird. Wiederabkühlung vermag dann den Tonus nur unvollkommen wiederherzustellen, während dies bei andern glatten Muskeln in einer sehr vollständigen Weise gelingt. In neuerer Zeit hat Bernstein (63) den Einfluss verschiedener Temperaturen auf die Muscularis des Froschmagens untersucht und gelangte hierbei, wie vordem auch Grünhagen und Samkowy (64), zu ganz analogen Resultaten, wie ich selbst bei Untersuchung des glatten Muschelmuskels. Bernstein benutzte nach Entfernung der Mucosa ein ringförmiges Stück der Muskelhaut, welches in einem Glassgefäss

zwischen zwei Haken ausgespannt war, während die Verkürzung bezw. Dehnung mittels eines über eine Rolle laufenden Fadens auf einen Schreibhebel übertragen wurde. Als erwärmendes Medium diente physiologische Kochsalzlösung, welche vorher auf die gewünschte Temperatur gebracht und dann in das Gefäss gefüllt wurde, oder mit Wasserdampf gesättigte Luft. Das Verhalten eines solchen Muskelringes entspricht nun vollkommen dem oben geschilderten des Muschelschliessmuskels. Befindet sich der Ring in Folge der mit der Ablösung der Mucosa verbundenen mechanischen Reizung in mässigem Tonus, so weicht derselbe bei gewöhnlicher Zimmertemperatur nur sehr allmählich. Dagegen sinkt der Schreibhebel mit zunehmender Geschwindigkeit, wenn die Temperatur von etwa 25° bis 40° steigt. Wird während dieser Zeit mit tetanisirenden Inductionsströmen gereizt, so erhält man viel kräftigere Contractionen als vorher, was wohl weniger auf eine Erhöhung der Erregbarkeit als auf das Nachlassen des Tonus zu beziehen sein dürfte. Zwischen 45 und 50° C. hört die Dehnung und gleichzeitig auch die Erregbarkeit auf, und erst bei circa 57° C. beginnt eine neuerliche Verkürzung, welche grösstentheils durch Starreentwicklung bedingt ist. Wir stossen also auch hier wieder auf die von Gad und Heymans für den quergestreiften Muskel nachgewiesene Thatsache, dass die Erregbarkeit für den elektrischen Reiz fast vollkommen schwindet, ehe die Verkürzung durch Wärmestarre eintritt. Vorher bewirkt jede Abkühlung des Präparates eine Contraction, d. h. eine Verstärkung bezw. Wiederherstellung des Tonus. Dasselbe Verhalten constatirten Grünhagen und Samkowy auch an der Blasenmuskulatur des Frosches, während dagegen in manchen Fällen glatte Muskeln von Warmblütern (Sphyncter iridis, Muscularis des Oesophagus) unter gleichen Umständen ein gerade entgegengesetztes Verhalten zeigen, indem sie sich beim Erwärmen contrahiren, beim Abkühlen erschlaffen. Man wird jedoch hierbei im Auge behalten müssen, dass der Erfolg der Erwärmung oder Abkühlung sich begreiflicher Weise sehr wesentlich nach dem jeweiligen Zustande der erregbaren Substanz, d. h. im gegebenen Falle dem Grad des vorhandenen Tonus, richten wird. Dieser hängt aber seinerseits zweifellos von dem Erhaltensein der normalen Lebensbedingungen und insbesondere auch der normalen Temperatur ab. Es würde daher ganz wohl denkbar sein, dass glatte Muskeln von Warmblütern unter Umständen tonusfrei gefunden werden, wo die entsprechenden Elemente von Kaltblütern einen kräftigen Tonus zeigen. Vielleicht beruht hierauf wenigstens zum Theil der Widerspruch, welcher sich nach den Untersuchungen der genannten Autoren bezüglich des Verhaltens der glatten Muskeln der Warm- und Kaltblüter zu ergeben scheint. Sicher ist, dass die glatten Muskeln der Blutgefässe am lebenden Thier durch hinreichend starke Erwärmung (Annähern eines heissen Körpers an eine blosgelegte kleine Arterie) local erschlaffen und sich daher unter diesen Umständen wie die Elemente der Kaltblüter verhalten. Desgleichen beobachtete Horvath (65), dass sich die Trachea von Säugethieren bei der Erwärmung erweitert (Erschlaffung der Muskeln), bei der Abkühlung dagegen verengt (Contraction der glatten Muskelelemente).

Auch die quergestreiften Herzmuskelfasern gerathen unter ge-

wissen Bedingungen in einen dauernden (tonischen) Contractionszustand und bilden dann ein besonders günstiges Object, um den Einfluss der Temperatur auf den „Tonus“ zu studiren. Als unmittelbare Entstehungsursache des letzteren wirken hier meist äussere Reize mit, wenngleich ein gewisser Grad von Tonus auch ohne Hinzukommen solcher unter ganz normalen Verhältnissen vorhanden zu sein scheint. Am Schneckenherzen (Helix pomatia) habe ich (36) in Folge plötzlicher Drucksteigerung nach Ablauf einer grösseren oder geringeren Zahl regelmässiger Zusammenziehungen sehr oft einen langanhaltenden, gleichmässigen Contractionszustand des Ventrikels beobachtet, dessen Entwicklung an dem auf eine Canüle gebundenen und mit Schneckenblut oder 0,5 % Kochsalzlösung gefüllten Herzen immer in gleicher Weise vor sich geht. Während der Ventrikel sich Anfangs unter dem vollen Druck der in der Canüle befindlichen Flüssigkeitssäule ad maximum ausdehnt und bei jeder systolischen Zusammenziehung vollkommen entleert, sieht man bald, dass die diastolische Erschlaffung unvollständig wird; es bleibt so zu sagen ein Contractionsrest zurück, welcher nun mit jeder folgenden Zusammenziehung wächst, bis endlich das Herz gar nicht mehr erschlafft und dauernd (tonisch) systolisch contrahirt bleibt. Dieser „Tonus“ lässt sich nun unter Umständen sofort beseitigen, wenn man das Präparat einer höheren Temperatur aussetzt, während er bei Wiederabkühlung neuerdings hervortritt. Dieser „Kältetonus“ löst sich dann, wie es scheint, unter dem Einfluss der Wärme viel rascher als der „Drucktonus“. Es genügt meist schon ein einmaliges kurzes Eintauchen in erwärmte Salzlösung, um den contrahirten Ventrikel mit einem oft kaum merklichen „Latenzstadium“ in den Zustand vollständiger diastolischer Erschlaffung zu versetzen.

Eine Frage, die sich hier naturgemäss anschliesst, betrifft den oberen und unteren Grenzwerth der Temperatur, bei welchem überhaupt ein Muskel noch functionsfähig bleibt, oder doch wenigstens wieder functionsfähig werden kann.

Dass man einen Muskel, wie überhaupt Protoplasma unter 0° abkühlen kann, ohne in vielen Fällen seine Erregbarkeit dauernd zu schädigen, kann zwar nicht Wunder nehmen, da der Gefrierpunkt der interstitiellen Gewebsflüssigkeit sowohl wie der contractilen Substanz selbst nothwendig unter Null Grad liegen muss. Welcher Art jedoch die Veränderungen sind, welche die Muskelsubstanz erlitten hat, wenn ihre Reactionsfähigkeit durch Kälte fast auf Null herabgedrückt worden ist, lässt sich schwer im Einzelnen sagen. Sicher ist die Intensität des Stoffwechsels auf ein Minimum beschränkt.

Sobald jede Reaction gänzlich aufgehört hat, ist nach Gad und Heymans eine Wiedererholung nicht mehr möglich, und es muss somit die erregbare Substanz selbst geschädigt worden sein. Dies kann entweder dadurch geschehen, dass sie selbst gefriert, oder dadurch, dass sie beim Gefrieren der interstitiellen Gewebsflüssigkeit mechanisch verletzt wird.

Kühne und Hermann, sowie neuerdings Preyer haben behauptet, dass hartgefrorene Muskeln nach ihrem Aufthauen noch gezuckt haben, und das Gleiche wurde von Waller für den Herzmuskel behauptet. Indessen fragt es sich bei diesen Versuchen immer, ob auch die contractile Substanz selbst gefroren war oder nur interstitielle Flüssigkeit.

## VI. Einfluss chemischer Substanzen auf die Muskelcontraction.

Die normalen Erscheinungen der Muskelthätigkeit erleiden immer dann mehr oder weniger tiefgreifende Störungen, wenn die chemische Beschaffenheit der contractilen Elemente in irgend erheblichem Grade sich ändert. Dafür liefern schon die bisher mitgetheilten Erfahrungen genügende Belege, und insbesondere das Studium der Ermüdungserscheinungen, welche zum Theil sicher nur auf einer Anhäufung von gewissen Zersetzungsproducten beruhen, ist in dieser Beziehung sehr lehrreich. Ohne hier auf die Wirkungsweise aller der zahlreichen Körper näher einzugehen, deren Einfluss auf die Muskelerregbarkeit bisher geprüft wurde, sollen nur einige einschlägige Thatsachen näher erörtert werden, die für das Folgende von besonderer Bedeutung sind.

Vor Allem muss hier auf den merkwürdigen und auffallenden Gegensatz in der physiologischen Wirkung der chemisch einander so nahe stehenden Kali- und Natronsalze hingewiesen werden. Seit lange bedient man sich schwächerer Lösungen von NaCl (0,5—0,6 %), wenn es darauf ankommt, eine Flüssigkeit zu verwenden, durch welche quergestreifte und glatte Muskeln, sowie Nerven von Wirbelthieren möglichst lange in möglichst normalem Zustande erhalten werden können. Die „physiologische Kochsalzlösung", deren Concentration sich natürlich nach dem Salzgehalt der Gewebe richtet und daher bei Seethieren entsprechend grösser sein muss, hatte man sich, gestützt auf vielfache Erfahrungen, so sehr als eine völlig indifferente Flüssigkeit zu betrachten gewöhnt, dass es füglich überraschen musste, als ganz neuerdings F. S. Locke (66) darauf aufmerksam machte, dass dies, auch für den quergestreiften Froschmuskel, nur in beschränktem Maasse, gilt. Er fand beim Vergleich normaler und solcher Sartoriuspräparate, die vorher längere Zeit in 0,6 % NaCl-Lösung gelegen hatten, auffallende Unterschiede der Erregbarkeit und des Zuckungsverlaufes. Einzelne den ganzen Muskel durchsetzende Inductionsströme von grösserer Stärke (besonders Oeffnungsschläge) bewirkten am K.S.M. (Kochsalzmuskel) „tetaniforme Contractionen von enormer Höhe und einer Dauer von mehreren Secunden, nach welchen der Muskel plötzlich erschlaffte und nur einen kleinen Verkürzungsrückstand zeigte". Eine Neigung zu Contractur hat schon S. Ringer (67) am K.S.M. beobachtet und zugleich gefunden, dass diese Wirkung durch Zusatz von 1 Theil $CaCl_2$ zu 5000 Theilen der verwendeten NaCl-Lösung vollkommen aufgehoben wird. Auch Locke sah die oben beschriebenen hohen tetaniformen Contractionen nach kurzer Zeit verschwinden, wenn der so reagirende Muskel in Kochsalzlösung gebracht wird, die 10 % einer gesättigten Lösung von $CaSO_4$ enthält.

Es scheint hiernach, dass eine Kalksalze in entsprechendem Verhältniss enthaltende 0,6 % NaCl-Lösung mehr „physiologisch" ist, als eine reine, unvermischte.

Viel ausgeprägtere Veränderungen der Reactionsfähigkeit quergestreifter (Frosch-)Muskeln bewirken K.S.-Lösungen, deren Procentgehalt unter oder über 0,5 liegt. Ersterenfalls treten, wie schon Carslaw (68) bei Durchleitung durch die Gefässe eines Froschhintertheiles beobachtete, sehr bald spontane Reizerscheinungen (tetanische Contractionen) ein, die, durch Ruhezeiten getrennt, während mehrerer Minuten andauern.

Lösungen über 0,7 bis 1 % NaCl bedingen ausserdem eine contracturartige, allmählich wachsende und später wieder abnehmende Verkürzung des Muskels, während bei 2 % die fibrillären Zuckungen wegfallen und nur eine langsam zunehmende Schrumpfung mit gleichzeitigem Verlust der Erregbarkeit des Muskels eintritt. Vorher sind sowohl Einzelreize wie Tetani mit starken Contracturen behaftet. Man wird daher sagen dürfen, dass innerhalb gewisser Grenzen der Concentration NaCl-Lösungen die Erregbarkeit quergestreifter Skeletmuskeln zunehmend steigern, beziehungsweise direct (chemisch) reizend wirken, womit zugleich eine auffallende Neigung zur Contractur verbunden ist.

Die erregbarkeitssteigernde resp. erregende Wirkung der reinen K.S.-Lösung wird durch einen Zusatz gewisser anderer Natronsalze, insbesondere von $Na_2CO_3$ noch ganz ausserordentlich gesteigert. Ein gänzlich unversehrter Sartorius vom Frosch geräth beim Eintauchen in reine 0.6 % NaCl-Lösung zwar auch bisweilen in schwache Erregung, indem fibrilläre Zuckungen auftreten, doch sind diese Erscheinungen dann niemals von langer Dauer. Fügt man aber der Lösung etwas Natriumphosphat ($Na_2HPO_4$) und eine geringe Menge $Na_2CO_3$ hinzu (im Liter destillirten Wassers 5 Gramm NaCl, 2 Gramm $Na_2HPO_4$ und 0,4—0,5 Gramm $Na_2CO_3$), so beobachtet man bei nicht zu hoher Temperatur (3—10° C.) fast ausnahmslos nach einer kürzeren oder längeren Zeit der Ruhe den Beginn rhythmischer Thätigkeit des eingetauchten Muskels (69). Zunächst verräth sich dieselbe in den meisten Fällen durch rasch auf einander folgende, schwache und wenig ausgiebige, örtlich beschränkte Contractionen, welche in gleicher Höhe von einer grösseren oder kleineren Zahl von Primitivfasern ausgelöst werden. Bisweilen sind diese Bewegungen so schwach, dass sie sich nur durch ein leises, aber dennoch deutlich rhythmisches Erzittern des eingetauchten Muskels verrathen. Gewöhnlich werden aber diese geringfügigen Erregungserscheinungen bald durch kräftigere und zugleich in langsamerem Rhythmus erfolgende Contractionen derselben oder anderer Faserstellen abgelöst, welche unter Umständen sogar bewirken können, dass sich der Muskel in regelmässigen Pausen nach der Fläche oder Kante im Halbkreise krümmt oder sich gar schraubig aufrollt. Im Uebrigen herrscht eine fast unerschöpfliche Mannigfaltigkeit in Bezug auf die hier zu beobachtenden, bald interferirenden, bald ungestört neben einander her laufenden Bewegungsformen, welche jedoch das gemeinsam haben, dass an einer und derselben Stelle des Muskels eine gewisse Zeit hindurch ein gleichförmiger Rhythmus der Bewegung und somit auch der Reizauslösung eingehalten wird.

Es kommt nicht selten vor, besonders in späteren Stadien der Einwirkung alkalischer Salzlösungen, dass während längerer Zeit immer nur eine Stelle des eingetauchten Muskels in rhythmischer Thätigkeit verharrt, so dass das Präparat mit der Regelmässigkeit eines schlagenden Herzens immer in einem und demselben Sinne sich bewegt, und man hat dann nicht selten Gelegenheit, ein Phänomen zu beobachten, welches so lebhaft an die von Luciani (70) seiner Zeit beschriebene „periodische Function“ des Froschherzens erinnert, dass die Analogie beider Erscheinungen jedem Beobachter sofort auffallen muss. Die Periodenbildung tritt oft ganz unvermittelt und plötzlich ein, nachdem das Präparat eine Zeit lang in regelmässigem Rhythmus pulsirt hat, indem eine kürzere oder längere Pause die regelmässige

Schlagfolge unterbricht; in anderen Fällen kündigt sich der Eintritt der Erscheinung dadurch an, dass nach einer langen Reihe in gleichmässigem Rhythmus erfolgender Pulsationen die zwischen je zweien derselben befindlichen Pausen allmählich länger werden, ohne dass jedoch die Beschaffenheit der einzelnen Contractionen hierbei irgendwie sich änderte. Endlich erfolgt eine lange Pause, worauf wieder eine Reihe von Pulsationen folgt, die neuerdings durch eine Ruheperiode unterbrochen werden etc.

Bei niederer Temperatur kann das Spiel rhythmischer Thätigkeit oft tagelang beobachtet werden. Die Erscheinung gewinnt ein besonderes Interesse, wenn man sie im Zusammenhang mit einer Reihe in neuerer Zeit von verschiedenen Forschern an dem vom Vorhof abgetrennten Ventrikel des Froschherzens gemachter Beobachtungen betrachtet.

Merunowicz, Rossbach, Stiènon, Gaule, Gaskell, Löwit u. A. haben den interessanten Nachweis geliefert, dass auch die ganglienlose „Herzspitze" des Frosches in regelmässige, rhythmische Thätigkeit zu gerathen vermag, wenn gewisse chemische Substanzen der zur Speisung des Präparates benutzten, an sich unwirksamen 0,6% NaCl-Lösung beigesetzt werden; dadurch ist offenbar die Frage in den Vordergrund getreten, welche anatomischen Bestandtheile der Herzspitze hierbei das primär Erregte sind. Es liegt sehr nahe, auch hier in erster Reihe die Muskeln in Betracht zu ziehen, umsomehr, als, wie gezeigt wurde, auch der durch Curare entnervte Stammesmuskel unter fast genau denselben Bedingungen zu analoger rhythmischer Thätigkeit angeregt wird. Es scheint überhaupt eine allgemeine Eigenschaft der Muskelsubstanz zu sein, bei allen dauernden Reizen unter gewissen Bedingungen in einen merkbar rhythmischen Erregungszustand zu gerathen. Für eine derartige Auffassung sprechen nicht nur die eben mitgetheilten Thatsachen, sondern auch später mitzutheilende Beobachtungen über rhythmische Erregung des Sartorius und des Herzmuskels durch den constanten elektrischen Strom.

Abgesehen von den „spontanen" rhythmischen Erregungserscheinungen, welche durch verdünnte Lösungen von $Na_2CO_3$ an quergestreiften Muskeln hervorgerufen werden, verräth sich die specifische Wirkung dieses Salzes auch durch eine sehr auffallende Steigerung der Anspruchsfähigkeit für künstliche Reize. Dies tritt in allen Fällen sehr deutlich hervor, wenn ein nicht zu dicker Muskel, wie der Sartorius des Frosches, ganz oder partiell mit entsprechend verdünnten Lösungen behandelt wird. Es wird später eine sehr auffällige, hierher gehörige Thatsache zu erwähnen sein, die sich auf die veränderte Wirkung des Kettenstromes an einem einseitig mit $Na_2CO_3$ behandelten Sartorius bezieht. Aber auch bei örtlicher mechanischer Reizung, sowie bei Anwendung einzelner Inductionsschläge oder inducirter Wechselströme macht sich die Erregbarkeitssteigerung durch eine sehr bedeutende Zunahme der Zuckungshöhe resp. der Tetanuscurve, sowie durch eine gesteigerte Neigung zur Contractur geltend.

Aehnlich wie $Na_2CO_3$, nur wesentlich schwächer, wirken auch stärkere Lösungen von $Na_2SO_4$, sowie höchst verdünnte von NaOH (in 0,5% NaCl-Lösung), sodass man insbesondere in Hinblick auf die ganz gleichartige Wirkung derselben Substanzen auf den Herzmuskel wohl berechtigt ist, von einer geradezu specifischen Wirkung der genannten Natronsalze zu sprechen, derzufolge die contractile Substanz

quergestreifter Muskeln schon durch die Anwesenheit sehr geringer Mengen jener Stoffe derart verändert wird, dass sie leichter und schon bei schwächeren Reizen in den Zustand der Erregung geräth, als dies normaler Weise der Fall ist.

In gewissem Sinne vergleichbar ist die vielbesprochene und oft untersuchte Wirkungsweise des Veratrins, eines Alkaloïds, dessen merkwürdigen Einfluss auf quergestreifte Muskeln Kölliker entdeckte, und der später insbesondere von Bezold (71), Fick und Böhm (72) und Anderen näher untersucht wurde. Während bei Anwendung von gewissen Natronsalzen und besonders des $Na_2C\Theta_3$ die Steigerung der Anspruchsfähigkeit für jedweden Reiz in den Vordergrund tritt, ist es bei Vergiftung mit Veratrin vor Allem die ganz ausserordentliche Verlängerung der Contractionsdauer (Contractur), welche das ganze Erscheinungsgebiet beherrscht.

Wird ein Frosch durch subcutane Injection von 1—2 Tropfen einer etwa 0,2% Lösung von Veratrin vergiftet, so zeigt sich schon nach kurzer Zeit in der Regel eine auffallende Störung der normalen Bewegungen, die sich vor Allem dadurch charakterisirt, dass zwar rasche und kräftige Contractionen ausgeführt werden, die Erschlaffung und Wiederverlängerung der Muskeln dagegen nur äusserst träge erfolgt. Dies zeigt sich noch viel deutlicher bei Versuchen am isolirten Nerv-Muskelpräparat, insbesondere, wenn die Gestaltveränderungen graphisch verzeichnet werden. Während der aufsteigende Schenkel, sowie der Gipfel der Curve keine erheblichen Veränderungen erkennen lässt, ist das Stadium der sinkenden Energie ausserordentlich verlängert, und es kann sich die Erschlaffung über viele Secunden hinziehen. Seit v. Bezold diese merkwürdigen Wirkungen des Veratrins zuerst genauer feststellte, darf es als sicher gelten, dass dieselben lediglich in einem veränderten Zustand der Muskelsubstanz selbst begründet sind und, wie Fick meint, wahrscheinlich auf einer „Steigerung des Erregungsprocesses über das normale Maass hinaus" beruhen. Um eine möglichst anhaltende Contraction zu erzielen, empfiehlt sich die Vergiftung mit grösseren Dosen mehr; am zweckmässigsten fand ich es, 6—7 Tropfen einer 1% Lösung von Veratrin. acet. in den Rückenlymphsack zu bringen und den Frosch (R. tempor.) nach spätestens 10 Minuten zu tödten. Gewöhnlich genügen schon 5—7 Minuten, um jene Symptome hervorzurufen, welche das geeignete Stadium der Giftwirkung charakterisiren. Als solche sind vor Allem mehr oder weniger ausgeprägte Streckkrämpfe der Hinterextremitäten zu nennen, die einander in ziemlich kurzen Pausen folgen und durch lebhafte Unruhe des Thieres und häufig wiederholtes krampfhaftes Aufsperren des Maules eingeleitet werden. Ein sicheres Zeichen der Brauchbarkeit ist es, wenn die Bauchmuskeln bei mechanischer Reizung, etwa durch Fassen mit der Pinzette, in eine lang anhaltende tetanische Contraction verfallen, und wenn das Gleiche bei Herstellung des Sartoriuspräparates nach Durchschneidung des Nerven der Fall ist. Hierbei sieht man oft, dass einer raschen Zuckung im Momente der Durchschneidung der Nerven nach kurzer Pause eine weitere, langsamer zunehmende Verkürzung folgt, welche dann längere Zeit constant bleibt und nur ganz allmählich der Wiedererschlaffung weicht.

Verzeichnet man die Gestaltveränderungen eines in der beschriebenen Weise mit Veratrin vergifteten Sartorius, indem man denselben

mittels der beiderseits befindlichen Knochenstümpfe in dem später zu beschreibenden Hering'schen Doppelmyographen befestigt, nachdem vorher eine der beiden beweglichen, unpolarisirbaren Elektroden dauernd fixirt wurde, so erhält man im Wesentlichen gleiche Curven, ob nun die Reizung durch einen irgendwo in der Continuität des Muskels einwirkenden Inductionsschlag oder durch möglichst kurze Schliessung eines Kettenstroms bewirkt wird. In beiden Fällen bleibt sozusagen die Contractionswelle auf ihrem Wege durch den Muskel fixirt und erzeugt so einen mehr oder weniger langen, in fast gleicher Stärke anhaltenden Tetanus oder, wie man sich mit Rücksicht auf die bisher gänzlich mangelnden Beweise der discontinuirlichen Natur der betreffenden Contraction wohl richtiger ausdrückt, eine „tonische" Verkürzung des gesammten Muskels in allen seinen Theilen.

Wie bereits Bezold und Fick hervorhoben, kann man verschiedene Formen der Zusammenziehung des Veratrinmuskels unterscheiden, von denen als eine der am häufigsten vorkommenden nur die erwähnt sei, bei welcher der eigentlichen tonischen Dauercontraction eine mehr oder weniger deutlich ausgesprochene, rasch verlaufende Initialzuckung vorangeht. Es tritt dann ähnlich, wie dies bereits oben bemerkt wurde, im Momente der Reizung eine rasche Zusammenziehung des Muskels ad maximum ein, worauf sofort eine beträchtliche Wiederverlängerung erfolgt, der sich nun eine abermalige langsame Contraction anschliesst, die nur ganz allmählich der Erschlaffung weicht (Fig. 46). Andeutungen dieser eigenthümlichen Verkürzungsweise werden kaum jemals ganz vermisst, insbesondere nach längerem Verweilen des Präparates in verdünnter Kochsalzlösung. Es kann, wie schon Fick nachwies, nicht davon die Rede sein, die erwähnte Anfangszuckung etwa durch indirecte Erregung des Muskels von Seite der intramusculären Nerven zu erklären und nur die nachfolgende Dauerverkürzung auf directe Muskelreizung zu beziehen, denn man beobachtet ganz dieselben Curvenformen auch nach vorgängigem Curarisiren. Möglicherweise hängt die Erscheinung zusammen mit der von Grützner zuerst betonten Zusammensetzung des Muskels aus zwei morphologisch und functionell verschiedenen, den rothen und weissen (trägen und flinken) Muskeln entsprechenden Faserarten. Zu Gunsten dieser Auffassung liesse sich wohl auch noch geltend machen, dass derartige doppelgipfelige Zuckungscurven nicht selten auch unter anderen Verhältnissen, wie z. B. nach localer Behandlung mit $Na_2CO_3$, oder selbst an ganz normalen Froschmuskeln

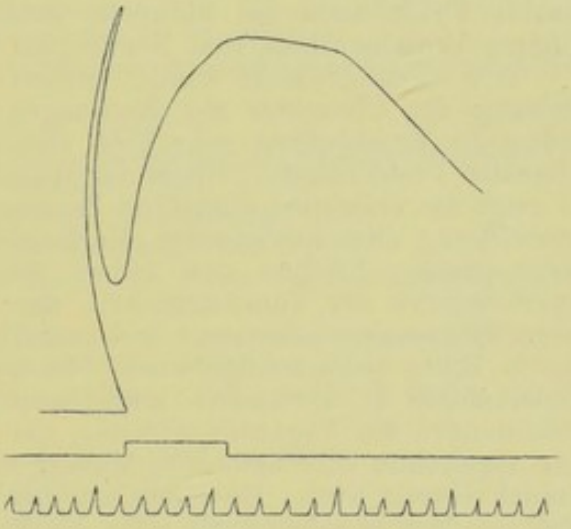


Fig. 46. Schliessungszuckung des veratrinisirten M. sartorius vom Frosch (1 Daniell.). Der eigentlichen tonischen Verkürzung geht eine rasche Initialzuckung voraus. (Biedermann.)

vorkommen. Gerade für den Sartorius gilt dies nach Grützner als Regel. Reizt man während des Stadiums der Wiederverlängerung den Veratrinmuskel wiederholt etwa durch kurz dauernde Schliessung eines Kettenstromes, so zeigt sich die Anspruchsfähigkeit desselben für den Schliessungsreiz im Allgemeinen um so geringer, in einem je höheren Grade er noch zur Zeit der Reizung verkürzt erscheint. Nicht selten reagirt aber selbst der schon völlig erschlaffte Muskel unmittelbar nachher kaum merklich auf denselben Reiz, der kurz vorher eine mächtige Contraction auslöste. In der Mehrzahl der Fälle hält jedoch die Zunahme der Reizerfolge vollkommen gleichen Schritt mit der allmählich zunehmenden Erschlaffung des Muskels, so dass die während derselben in gleichen Zwischenräumen ausgelösten, fast immer rasch verlaufenden Zuckungen sämmtlich zu gleicher Höhe über einer Linie als Abscisse sich erheben, welche dem absteigenden Aste der Curve entspricht, die der Muskel auch nach nur einmaliger Reizung verzeichnet haben würde. Analoge Beobachtungen machte Fick auch bei indirecter Reizung eines mit Veratrin vergifteten Froschmuskels vom Nerven aus (72. p. 146).

Wie eben erwähnt wurde, ändert sich bei rasch wiederholter Reizung der Charakter der Zuckungen in sehr auffallender Weise, indem die Erschlaffung sehr bald ebenso schnell erfolgt, wie unter normalen Verhältnissen. Bleibt der Muskel dann einige Zeit ungereizt, so zeigt die erste neu ausgelöste Zuckung wieder alle für die Veratrinwirkung charakteristischen Merkmale. Auch die Temperatur übt einen grossen Einfluss aus, indem der typische Verlauf der Contractionscurve des Veratrinmuskels am deutlichsten bei einer mittleren Temperatur hervortritt und sowohl durch zu grosse Wärme wie durch Kälte beinträchtigt wird. In beiden Fällen schwinden, wie insbesondere L. Brunton und Cash (73) gezeigt haben, die Erscheinungen der Veratrincontractur, um wieder hervorzutreten, wenn der abgekühlte oder erwärmte Muskel in eine gemässigte Temperatur zurückversetzt wird. Bisweilen ist dies letztere allerdings nicht der Fall, so dass es scheint, als wäre die Veratrinwirkung durch die veränderte Temperatur dauernd aufgehoben.

Aehnlich wie Veratrin scheinen auch Baryumsalze auf die Substanz quergestreifter Muskeln einzuwirken, während Kaliumsalze im Allgemeinen als Muskelgifte wirken, welche die Erregbarkeit mehr oder weniger rasch herabsetzen und schliesslich dauernd vernichten. Selbst in sehr starker Verdünnung ist dies noch immer in merklichem Grade der Fall, so dass, wie schon Ranke hervorhob, die Kalisalze wahrscheinlich als „Ermüdungsstoffe“ der Muskeln eine wesentliche Rolle spielen. Sicher ist, dass sowohl bei örtlich beschränkter Anwendung wie bei Durchspülung mit Lösungen von Kalisalzen alle charakteristischen Erscheinungen der Muskelermüdung hervortreten, welche zunächst einfach durch Auswaschen des betreffenden Präparates (Durchspülen mit 0,6% NaCl-Lösung) sich wieder beseitigen lassen.

## LITERATUR.

1. **Marey**, Travaux du Laboratoire. 1877. p. 41.
2. **Marchand**, Pflügers Arch. XV. 1877.
3. **Romanes**, Philosoph. Transact. 1866 und 1867, 1876 und 1877.

4. **Hermann**, Handbuch der Physiol. I. 1.
5. **Ranvier**, { Arch. de Physiol. norm. et pathol. 1874.
Leçons de anatom. générale sur le système musculaire. 1880. p. 186.
6. **Kronecker** und **Stirling**, Du Bois Arch. f. Physiol. 1878. p. 1.
7. **Cash**, Du Bois Arch. 1880. Supplementband.
8. **Rollett**, Sitzungsber. d. Wiener Academie. XCVIII. III. Abth. 1889.
9. **Ch. Richet**, Physiologie des muscles et des nerfs. Paris 1882.
10. **Rollett**, Sitzungsber. der Wiener Academie. LXXXIX. III. Abth. 1884.
11. **Marey**, Annales des sciences naturelles. Ser. V. (Zool.). Tom. XII. p. 58. Paris 1869.
12. **P. Grützner**, Breslauer ärztliche Zeitschr. 1883. No. 18.
13. { **Funke**, Pflügers Arch. VIII. p. 213.
**Cash**, Journ. of Physiol. IV. p. 198.
14. **Yeo** und **Cash**, Proceed. of the Royal Society. Vol. 35. No. 226. p. 281. 1883.
15. **Grützner**, Recueil zoologique suisse. 1884. Tom. I. No. 4.
16. — —, Pflügers Arch. 47. Bd. p. 125 und XLVIII. p. 354.
17. **Ph. Knoll**, Sitzungsber. der Wiener Acad. CI. III. Abth. (Zur Lehre von der Structur und Zuckungsverschiedenheiten der Muskelfasern).
18. **Coutance**, De l'energie et de la structure musculaire chez les Mollusques acephales. 1878. p. 30.
19. **Engelmann**, Pflügers Arch. 25. Bd. p. 563.
20. **A. Fick**, { Mechan. Arbeit und Wärmeentwickelung bei der Muskelthätigkeit. Internat. wiss. Bibliothek. 1882. p. 105.
Untersuchungen über elektr. Nervenreizung. 1864.
Studien über elektr. Nervenreizung. 1871.
21. **Tigerstedt**, Mittheilungen aus dem physiol. Labor. des Carolinischen Institutes in Stockholm. Heft III. p. 1 ff.
22. **Kronecker**, Das charakterist. Merkmal der Herzmuskelbewegung (Beiträge zur Anat. und Physiol., C. Ludwig gewidmet. 1875).
23. **Mays**, Verh. der physiol. Ges. zu Berlin. 1883. No. 8. p. 20 f. in Du Bois Arch. 1883.
24. { **Bowditch**, Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. 1871. p. 669.
**Tiegel**, Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. 1875.
**Minot**, Journ. of Anat. and Physiol. XII. p. 297.
**Rossbach**, Pflügers Arch. XIII. p. 607 und XV. p. 1.
**Richet**, Physiologie des muscles et des nerfs. Paris 1882.
**Romanes** (l. c.)
**Buckmaster**, Du Bois Arch. 1886. p. 472.
25. **Ch. Bohr**, Du Bois Arch. 1882. p. 235 und 259.
26. **Tigerstedt**, Du Bois Arch. 1885. Suppl.
27. **Burdon-Sanderson**, Physiol. Centralbl. IV. p. 186.
28. **Regeczy**, Pflügers Arch. 43. Bd.
29. **E. Münzer**, Pflügers Arch. 46. Bd. p. 249.
30. **Regeczy**, Pflügers Arch. 44. Bd. p. 469.
31. { **J. Gad**, Du Bois Arch. 1879. p. 255.
**Cowl**, Du Bois Arch. 1889.
32. { **A. Fick**, { Vergl. Physiologie d. irritablen Substanzen. 1863. p. 51.
Untersuchungen über Muskelarbeit. Basel 1867.
**R. Heidenhain**, Mechan. Leistung, Wärme u. s. w. p. 108.
**v. Frey**, Du Bois Arch. 18.
**Place**, Onderzoekingen gedaan in het physiol. Labor. d. Utrechtsche Hoogeschool. Tweede Reeks. I. p. 73 ff. 1868.
**Santesson**, Skandinav. Archiv für Physiol. 1889. I. p. 1 ff.

33. **Schenk,** Pflügers Arch. 51. p. 509.
Pflügers Arch. 52. p. 108.
Pflügers Arch. 55. p. 175, 622 und 626.
34. **Ludwig** und **Luchsinger,** Pflügers Arch. 25. Bd. p. 231.
35. **Engelmann,** Pflügers Arch. 29. Bd. p. 466.
36. **Biedermann,** Sitzungsber. d. Wiener Acad. LXXXIX. III. Abth. p. 19 ff. 1884.
37. **Schoenlein,** Zeitschr. f. Biologie. XXX. N. F. XII.
38. **Luchsinger,** Pflügers Arch. 26. Bd. p. 464.
39. **A. Fick,** Pflügers Arch. 41. Bd. p. 176.
40. **E. Hering,** „Lotos" 1889. N. F. IX. p. 36 ff.
41. **Kronecker,** Berichte der k. sächs. Ges. der Wiss. 1871. p. 718.
42. **A. Mosso,** Du Bois Arch. 1890. p. 89.
43. **Funke,** Pflügers Arch. VIII. p. 233.
44. **H. Kronecker,** Ber. der Berliner Academie. 1870. p. 629.
Du Bois Arch. 1879. Suppl.
45. **Tiegel,** Pflügers Arch. 13. Bd. p. 71.
46. **Brown-Sequard,** Journ. de la Physiol. 1858. p. 358.
**Krukenberg,** Vergleich physiol. Vorträge. p. 358.
**A. Mosso,** „Die Ermüdung", übersetzt von Glinzer. 1892. p. 143.
47. **Bierfreund,** Pflügers Arch. 43. Bd.
48. **Rollett,** Denkschriften der mathem.-naturwiss. Klasse der kaiserl. Academie der Wiss. in Wien. LIII. p. 243.
49. **Israel,** Du Bois Arch. 1877. p. 443.
50. **Kühne,** Reicherts Arch. 1859. p. 761.
**Grützner** (12.)
51. **Schiffer,** Centralbl. f. d. med. Wiss. 1869. p. 579 und 593.
52. **Biedermann,** Pflügers Arch. 45. Bd. p. 377.
53. **Grünhagen,** Pflügers Arch. 9. Bd. p. 180.
**A. Buchholz,** Das Verhalten des Sphynkter iridis verschied. Thierarten u. s. w. Inaug.-Dissert. Leipzig 1886.
54. **Sertoli,** Arch. italiennes de Biologie. Tom. III. Fasc. I.
55. **Waller** und **Reid,** Philosoph. Transact. Vol. 178 (1887) B.
56. **J. Ranke,** „Tetanus".
57. **Ludwig** und **Schmidt,** Ber. d. sächs. Ges. der Wiss. 1868.
58. **Cyon,** Compt. rend. I. p. 1049. (1867.)
**Klug,** Du Bois Arch. 1879.
**Sallet,** Du Bois Arch. 1882.
59. **Martius,** Du Bois Arch. 1882. p. 443.
60. **Gad** und **Heymans,** Du Bois Arch. 1890. Suppl.
61. **Fr. Schenk,** Pflügers Arch. 52. p. 117.
62. **Biedermann,** Sitzungsber. d. Wiener Academie. XCI. III. Abth. p. 29 ff. 1885.
63. **Bernstein,** Unters. aus d. physiol. Inst. d. Univers. Halle. II. Heft. 1890. p. 160.
64. **Grünhagen** und **Samkowy,** Pflügers Arch. IX. 1874. p. 399 und XXXIII. p. 59.
**Samkowy,** Ueber den Einfluss verschied. Temp.-Grade auf die physiol. Eigenschaften der Nerven und Muskeln. Inaug.-Diss. Berlin 1875.
**J. Biernath,** Ueber die Irisbewegung einiger Kalt- und Warmblüter bei Erwärmung und Abkühlung. Inaug.-Diss. Leipzig.
**F. Kuhe,** Ueber den Einfluss der Wärme und Kälte auf verschied. irritable Gewebe warm- und kaltblütiger Thiere. Inaug.-Diss. Bern 1884.
**G. Pfalz,** Ueber das Verhalten glatter Muskeln verschied. Thiere gegen Temp.-Differenzen und electr. Reizung. Inaug.-Diss. Leipzig 1882.
65. **Horvath,** Pflügers Arch. XIII.
66. **F. S. Locke,** Pflügers Arch. 54. Bd. 1893.

67. **S. Ringer,** { Philosoph. Transact. 1884. p. 226. / Journ. of Physiol. (3). 1882. p. 380. / Journ. of Physiol. (4). 1883. p. 29. / Journ. of Physiol. (6). 1885. p. 361.
68. **Carslaw,** Du Bois Arch. 1887. p. 430.
69. **Biedermann,** Sitzungsbericht der Wiener Academie. LXXXII. III. Abth. 1880. (Ueber rhythmische, durch chem. Reizung bedingte Contractionen quergestr. Muskeln.)
70. **Luciani,** Ber. d. sächs. Ges. 1873. p. 11.
71. **v. Bezold,** Unters. aus d. Würzburger Labor. 1867.
72. { **A. Fick,** Unters. aus d. Würzburger Labor. 2. Lief. 1873. / **Fick** und **Böhm** in **Fick,** Myotherm. Untersuchungen. V.
73. **L. Brunton** und **Cash,** { Journ. of Physiol. Vol. IV. / Centralbl. f. med. Wiss. 1883. No. 6.

## VII. Reizsummation und Tetanus.

Bisher war wesentlich nur von Einzelzuckungen die Rede, wie man sie erhält, wenn ein Muskel durch kurzdauernde Reize erregt wird. Es bleibt zu untersuchen, wie sich ein Muskel verhält, wenn zwei oder mehrere Reize in immer kürzeren Intervallen aufeinanderfolgen. Sind die Pausen so lang, dass der Muskel jedesmal vor Beginn einer neuen Zuckung vollkommen wieder erschlaffen kann, so entsteht eine Zuckungsreihe, deren einzelne Glieder völlig von einander getrennt sind und sich höchstens indirect (wie etwa bei der „Treppe" oder durch Ermüdung) in Bezug auf Grösse und Verlauf beeinflussen. Werden jedoch die Pausen kleiner, und folgen die Reize (einzelne Inductionsschläge) rascher auf einander, so kommt man bald an eine Grenze, wo noch vor völligem Ablauf der ersten und jeder folgenden Zuckung der neue Reiz einwirkt und so den Muskel verhindert, jemals seine volle Ruhelage wieder zu erreichen. Es bleibt dann eine gewisse Verkürzung bestehen, deren Grösse von der Reizfrequenz wesentlich mit abhängt, und um welche der Muskel gewissermaassen oscillirt. Je rascher die Reize aufeinanderfolgen, desto stärker bleibt der Muskel contrahirt, und desto kleiner erscheinen die einzelnen rhythmischen Oscillationen, welche sich schliesslich auch bei graphischer Verzeichnung nur noch durch eine leichte Kräuselung der „Tetanus-Curve", dem blossen Auge durch ein zartes Flimmern der spiegelnden Oberfläche verrathen. Schliesslich geht dann dieser „unvollkommene" in den „vollkommenen" Tetanus über, bei welchem sichtbare Gestaltveränderungen überhaupt nicht mehr nachweisbar sind. Der Muskel erreicht nach Beginn der tetanisirenden Reize sehr rasch das Maximum der Verkürzung, welches hier in der Regel wesentlich höher liegt als bei jeder (maximalen) Einzelzuckung, bleibt dann während der Fortdauer der intermittirenden Reizung gleichmässig contrahirt, um nach Beendigung derselben meist rasch zur Ruhelage zurückzukehren. Ungeachtet der scheinbaren Stetigkeit muss nun der Tetanus, wie sich aus seiner Entstehung unmittelbar ergiebt, doch als ein aus der Summation von Einzelzuckungen hervorgegangener discontinuirlicher Vorgang angesehen werden, der nur in Folge der Trägheit des Muskels nicht zu sichtbaren Massenbewegungen desselben führt, während, wie wir sehen werden, die inneren molekularen Veränderungen in der

That den intermittirenden Charakter deutlich und unzweifelhaft verrathen.

Die mannigfachen Besonderheiten der tetanischen Verkürzungsform lassen sich nur verstehen, wenn die Gesetze der Reizsummation unter den einfachsten Bedingungen bekannt sind. Die ersten grundlegenden Versuche verdanken wir wieder Helmholtz (1). Er leitete dem Nerven eines Muskels rasch hinter einander zwei maximale Inductionsschläge zu, indem er zwei derselben secundären Spirale genäherte primäre Stromkreise rasch hinter einander öffnete. Fiel die zweite Reizung in das Latenzstadium der ersten, so blieb sie gänzlich erfolglos, und die Zuckungscurve zeigte keinen Unterschied gegenüber der durch den ersten Reiz allein bewirkten. Fiel sie dagegen später, so war der Verlauf der entsprechenden Curve ein derartiger, als ob der zweite Reiz den Muskel in der Ruhelage getroffen hätte. „Von da an, wo die zweite Reizung wirksam wird, verläuft die Zuckung nahezu so, als wäre der in diesem Augenblicke stattfindende Contractionszustand des Muskels sein natürlicher Zustand und die zweite Zuckung allein eingeleitet worden." (Fig. 47.)

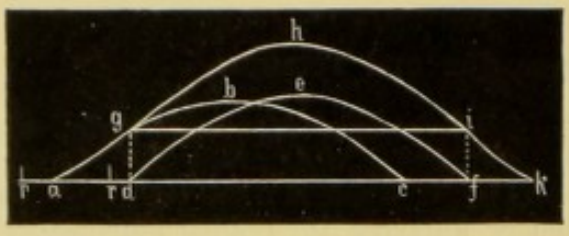



Fig. 47. Schema der Superposition zweier Zuckungen nach Helmholtz.

Wäre (*a b c*) die Zuckungscurve der ersten Reizung und (*d e f*) die der zweiten, sofern jede für sich allein wirkte, so würde demnach nach der Helmholtz'schen Regel die wirklich gezeichnete Curve der Linie (*a g h i k*) entsprechen. Man sieht leicht, dass die Höhe der summirten Zuckung dann am grössten, d. h. verdoppelt sein müsste, wenn das Intervall beider Reize gleich dem Stadium der steigenden Energie einer einfachen Zuckung ist.

Diese Regel muss natürlich ihre Geltung verlieren, sobald mehrere gleichartige Reize in immer gleichen Intervallen aufeinanderfolgen, da ja sehr bald ein nicht mehr überschreitbares Maass der Contraction eintritt. Dagegen wäre es möglich, dass im unvollkommenen Tetanus jeder einzelne Reiz ein gleichlanges Stadium steigender Energie bewirkte. Kries zeigte jedoch, dass dies selbst bei Summirung von nur zwei Zuckungen keineswegs der Fall ist. Wie aus der schon erläuterten schematischen Zeichnung (Fig. 47) unmittelbar ersichtlich ist, müsste der Gipfelpunkt der summirten mit dem der zweiten Einzelzuckung zusammenfallen, beziehungsweise senkrecht darüber liegen, wenn die Helmholtz'sche Regel strenge Geltung hätte. Nach den Untersuchungen von v. Kries (2) ist dies aber keineswegs der Fall. Schon 1886 theilte v. Kries mit, dass bei summirten Zuckungen das Maximum der Verkürzung nach dem Moment des zweiten Reizes merklich früher erreicht wird, als bei einer einfachen Zuckung, dass mit anderen Worten das Stadium der steigenden Energie bei der zweiten Zuckung kürzer ist, als bei der ersten. Bezeichnet man mit v. Kries den Zeitraum, um welchen der Gipfel der summirten Zuckung hinter den zweiten Reiz fällt, als „Gipfelzeit", die Ordinatengrösse der summirten Zuckung als „Gipfelhöhe", so zeigt sich, dem Gesagten entsprechend, dass in einer Reihe „aufsteigend" (d. h. im Stadium der steigenden Energie) oder „ab-

steigend" (im Stadium der sinkenden Energie) summirter Zuckungen, welche durch je zwei maximale Inductionsströme ausgelöst werden, die Gipfelzeit mit steigender Gipfelhöhe abnimmt (Fig. 48). Dies prägt sich an den beistehenden Curvenreihen, bei welchen die Stelle des zweiten Reizes unverändert bleibt, während die des ersten davon beliebig entfernt werden kann, dadurch aus, dass der Gipfel der summirten Zuckung um so weiter nach dem Moment des ersten Reizes hinrückt, je höher er liegt. Vergleicht man eine aufsteigend und eine absteigend summirte Zuckung gleicher Höhe mit einander, so zeigt sich, dass die Gipfelzeit der ersteren stets länger ist, als die der letzteren. In noch viel höherem Grade macht sich die Verkürzung der Gipfelzeit beim

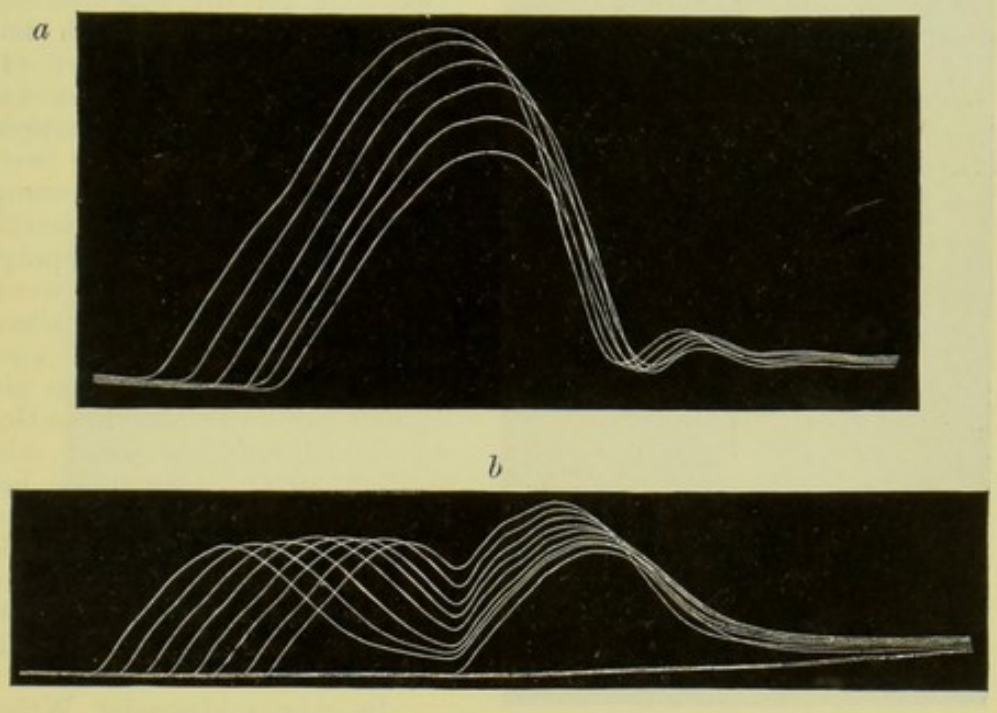



Fig. 48. *a*) Reihe „aufsteigend" summirter Zuckungen; *b*) Reihe „absteigend" summirter Zuckungen. Die Stelle des zweiten Reizes bleibt beide Mal dieselbe und nur die des ersten variirt. Verschiebung der Gipfelhöhe der summirten Zuckungen nach links. (Nach v. Kries.)

unvollkommenen Tetanus geltend, wo das Stadium der steigenden Energie oft auf den dritten oder vierten Theil der Zeit reducirt erscheint, welche es in der Einzelzuckung umfasst.

Aber auch die Höhenverhältnisse einer aus zwei einfachen summirten Zuckung zeigen, dass die Auffassung der später folgenden als einer einfachen Zuckung, welche lediglich auf eine andere Abscisse gestellt ist, nicht ausreicht. So fanden schon Kronecker und Hall (3) die Höhe „aufsteigend" summirter Maximalzuckungen Anfangs grösser, als der Helmholtz'schen Regel entspricht, dann aber um so kleiner, in je vorgerückterem Stadium der ersten Zuckung die zweite sich superponirte. Die grösste Kraft entfaltete der zweite Impuls, wenn er im ersten Sechstel der primären Zuckungscurve eingreift. Dann verläuft also die Zuckungscurve nicht so, als wäre der in diesem Augenblick vorhandene Contractionszustand des Muskels seine Ruhelage und die

zweite Zuckung allein angeregt worden, sondern es bleibt noch ferner der Antrieb der ersten Zuckung wirksam. Im zweiten und dritten Sechstel hilft die zweite Zuckung der ersten ziemlich genau dem Helmholtz'schen Gesetze entsprechend, während in dem Falle, wenn die zweite Zuckung vom Gipfel der ersten ansteigt, die Höhe der summirten Contraction stets kleiner ausfällt, als der Regel entsprechen würde.

Es wurde schon oben ausführlich die Erscheinung besprochen, dass bei wiederholter Reizung mit gleichstarken, maximal wirkenden Inductionsströmen die Zuckungshöhen in Form einer „Treppe" anwachsen. Die Bedeutung dieser Thatsache für die Folgeerscheinungen der Reizsummation hat insbesondere Ch. Richet (4) hervorgehoben. Er untersuchte vorwiegend die quergestreiften Muskeln des Krebses, bei welchen die Erregbarkeitssteigerung durch wiederholte gleichstarke Reizung sehr deutlich ausgeprägt ist. Selbst in dem Falle, wenn die einzelnen Reize für sich allein untermaximale Zuckungen auslösen, ja auch dann, wenn sie an sich gar keine merkliche Gestaltveränderung bewirken („subliminal" sind), können sie bei wiederholter Einwirkung wirksam werden, indem jeder Einzelreiz die Anspruchsfähigkeit der Muskelsubstanz für den nächstfolgenden erhöht (Addition latente).

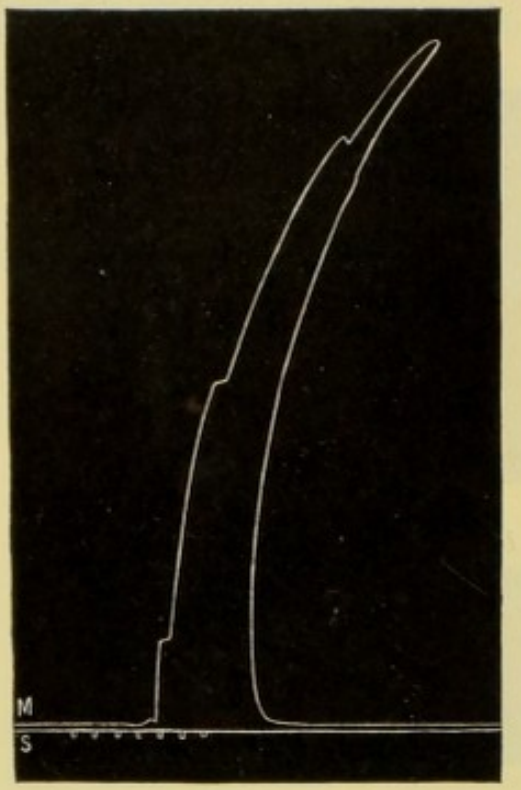



Fig. 49. „Addition latente"; Krebsmuskel; zunehmende Wirkung von sieben aufeinander folgenden, an sich unwirksamen Einzelreizen (Inductionsschläge). (Nach Ch. Richet.)

In sehr schlagender Weise demonstrirt die beistehende Fig. 49 diesen Einfluss wiederholter, gleichstarker, an sich unwirksamer Reize auf den Muskel. Die beiden ersten Reize haben keinen merklichen Effect, die dritte Reizung bewirkt eine minimale Zuckung; die vierte eine etwas grössere, während die drei noch folgenden Reize sehr starke Contractionen auslösen, welche zu einem unvollkommenen Tetanus verschmolzen sind. Es ist klar, dass eine derartige Abhängigkeit der Erregbarkeit von einer vorhergehenden Erregung die Höhe einer summirten Zuckung, wie auch die Grösse der tetanischen Verkürzung wesentlich beeinflussen muss. So wird es auch begreiflich, dass unter Umständen die Höhe einer summirten Zuckung die jeder der beiden Componenten um ein Vielfaches übertreffen kann. (Fig. 50.)

Es wurde auch schon früher erwähnt, dass die Grösse des Intervalls zwischen je zwei Reizen eine gewisse Grenze nicht überschreiten darf, wenn der begünstigende Einfluss des vorhergehenden Reizes auf den Effect des folgenden noch nachweisbar sein soll, und es erscheint

leicht begreiflich, dass unter Umständen bei rascher Aufeinanderfolge schwacher Reize eine tetanische Verkürzung des Muskels zu Stande kommen kann, obschon dieselben für sich allein keine sichtbare Gestaltveränderung des Muskels bewirken. Bei welcher Intensität und Frequenz der Reize eine derartige Summation (Addition latente Richet's) eintritt, hängt natürlich vor Allem von der Natur des Muskels ab. Im Allgemeinen scheinen träger reagirende Muskeln mehr geeignet zur Reizsummation, als flinke, was mit dem raschen Abklingen aller Erregungserscheinungen bei den letzteren zusammenhängen dürfte, da ja das Fortbestehen einer irgendwie gearteten Veränderung der Muskelsubstanz in Folge eines Reizes die nothwendige Vorbedingung der durch denselben bewirkten Erregbarkeitssteigerung ist. In der That darf man den relativ trägen quergestreiften Herzmuskel als einen solchen bezeichnen, welcher für Summationswirkungen in dem erwähnten Sinne sehr geeignet ist. Basch (5) hat gezeigt, dass subliminale elektrische Einzelreize, die an und für sich noch keine Contraction auszulösen vermögen, die Erregbarkeit des

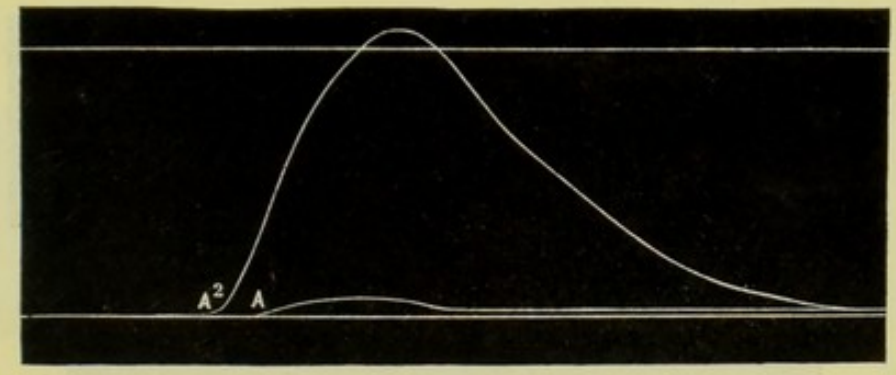



Fig. 50. *A* Einfache Zuckung (Krebsmuskel); $A^2$ Summirte Zuckung, entstanden durch zwei einander sehr nahe gerückte Reize von derselben Grösse wie bei *A*. (Nach Richet.)

Herzmuskels (vom Frosche), wenn sie demselben in kleinen Intervallen zugeführt werden, allmählich (durch addition latente) derart steigern, dass sie nunmehr Contractionen auslösen; analoge Beobachtungen machte Engelmann (6) am Bulbus aortae des Froschherzens, wo sich bei rhythmischer Reizung ebenfalls sehr deutliche Summationserscheinungen nachweisen lassen; am auffälligsten treten diese letzteren jedoch an glatten Muskeln hervor.

Hier lässt sich sehr oft zeigen, dass selbst unter den günstigsten Bedingungen durch die stärksten einzelnen Inductionsschläge ein sichtbarer Reizerfolg (Contraction) kaum erzielt werden kann, während dieselben Objecte (Darm, Ureter, Muschelmuskel) bei schwingendem Neff'schen Hammer durch die in rascher Folge wirkenden Reize schon bei verhältnissmässig geringem Rollenabstande in Tetanus gerathen. Auch bei Anwendung von Kettenströmen hat man oft Gelegenheit, zu beobachten, wie bei mehrmals in nicht zu grossen Pausen wiederholter Schliessung eines an sich unwirksamen Stromes allmählich eine wirksame Erregung eintritt (Engelmann). Es scheint übrigens das Vermögen der Reizsummation, wenn auch in einer gradweise verschiedenen Ausbildung, jedem irritablen Plasma zuzu-

kommen (Flimmerzellen, Nervenzellen, pflanzliches Plasma, wie z. B. Dionaea etc.), so dass die geschilderten Erscheinungen am Muskel nur einen speciellen Fall eines allgemeinen Gesetzes darstellen. Ob man dabei den Vorgang als eine wirkliche „Summirung" an sich unwirksamer Reize zu einem wirksamen oder als eine durch dieselben bedingte Erregbarkeitssteigerung auffassen will, scheint ziemlich unwesentlich, wenn man die schon früher betonten Beziehungen

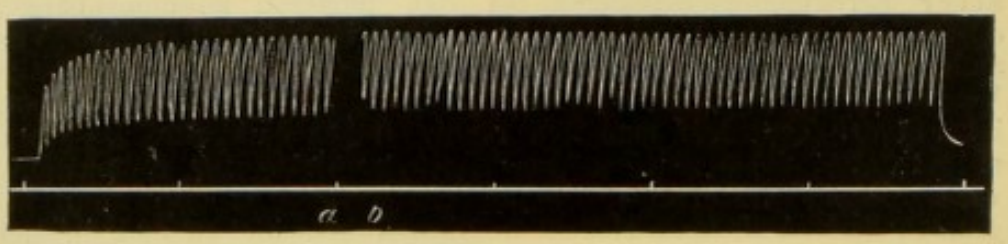



Fig. 51.

Fig. 52.

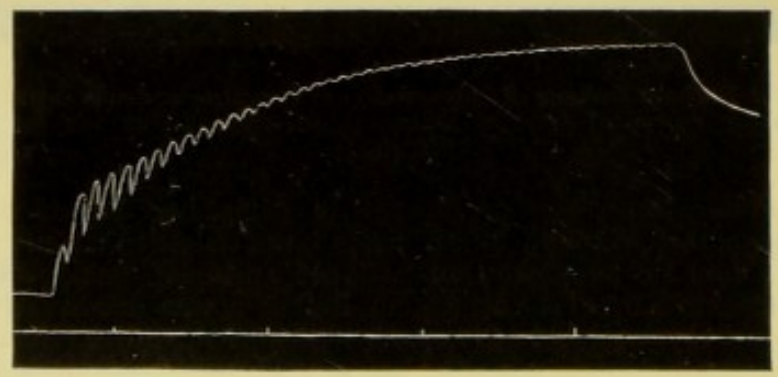


Fig. 53.

Fig. 51—53. Froschmuskel; indirecte Reizung mit Inductionsströmen von zunehmender Stärke bei gleichbleibender Frequenz (10—12 pro Sekunde). (Nach Grützner.)

zwischen einer durch Reize bedingten Erhöhung der Erregbarkeit und dem Vorgang der Erregung selbst berücksichtigt.

In Bezug auf Form, Verlauf und Grösse der tetanischen Zusammenziehung, sowie deren Abhängigkeit von verschiedenen Variablen haben eingehende Untersuchungen an quergestreiften Muskeln von Wirbelthieren und Wirbellosen Folgendes ergeben: Sind die Reize schwach und ihre Zahl in der Sekunde mässig (10—12), so erhält man von einem Froschmuskel eine Curve ähnlich der beistehenden (Fig. 51).

Es handelt sich, wie man sieht, um einen noch sehr unvollkommenen Tetanus, dessen einzelne Zacken tief einschneiden, so dass der Muskel nur in geringem Grade dauernd verkürzt bleibt. Die Spitzen der einzelnen Zacken liegen nahezu in einer Horizontalen. Werden dann die reizenden Inductionsströme verstärkt oder wächst deren Frequenz, so werden die Zacken immer kürzer und flacher und die Einschnitte minder tief; der Muskel erreicht einen viel höheren Grad von dauernder Verkürzung (Fig. 52). Schliesslich steigt die Curve gleich von vorneherein steil an, und die Zähnelung ist sehr geringfügig, um dann (im vollkommenen Tetanus) ganz zu verschwinden (Fig. 53 und Fig. 54). Nach Kohnstamm (9) wird der Tetanus bei gleicher Frequenz um so unvollkommener, je stärker der Reiz ist, da jede Verstärkung des Reizes die Erschlaffung der Einzelzuckung beschleunigt.

Nach Bohr (7) soll die Tetanuscurve des unermüdeten Muskels (Frosch, Kröte) eine „gleichseitige zu den Assymptoten hingeführte Hyperbel" sein, was um so bemerkenswerther schien, als auch das Grösserwerden einzelner Zuckungen in der „Treppe", sowie bei Zunahme der Reizstärke nach ähnlichem Gesetze erfolgt; doch kann von einer Allgemeingültigkeit dieser Regel wohl nicht die Rede sein, indem beispielsweise nach Rollett (8)

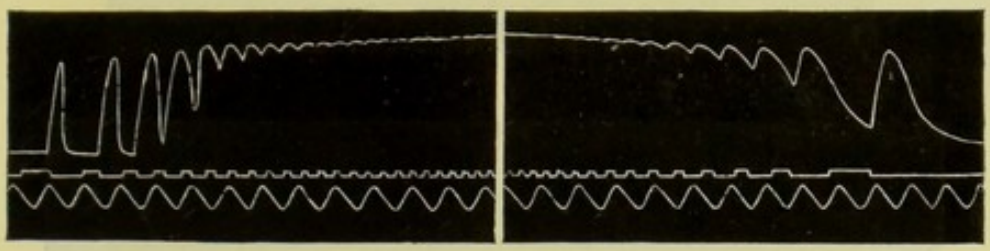


Fig. 54. Entstehung des Tetanus aus und Wiederauflösung desselben in Einzelzuckungen. Nur Anfang und Ende des Versuches sind abgebildet. In dem weggelassenen mittleren Theil von 1,9′ Dauer zeichnete der Muskel eine Horizontale. (Nach Engelmann.)

die Tetanuscurve der Hydrophilusmuskeln sich derselben nicht fügt. Eine Thatsache, die sich sofort bei Vergleichung eines durch eine Folge maximal wirkender Inductionsschläge ausgelösten vollkommenen Tetanus und einer Einzelzuckung aufdrängt, betrifft den Unterschied der Contractionsgrösse in beiden Fällen. Stets verkürzt sich der frei zuckende, belastete Muskel viel mehr im Tetanus, als bei einer einfachen Zuckung. Kann es nun auch keinem Zweifel unterworfen sein, dass die grössere Höhe des Tetanus aus der geschilderten Superposition der Einzelzuckungen erklärt werden muss, so bleibt doch der weitere Verlauf des Vorganges zunächst noch sehr dunkel. Aus der Thatsache, dass der Muskel im Tetanus eine gewisse maximale Verkürzung nicht überschreitet, lässt sich nur schliessen, dass bei fortgesetzter Ueberlagerung die Helmholtz'sche Regel ihre Geltung mehr und mehr verliert, indem jeder neue Reiz um so weniger wirksam wird, je stärker der Muskel bereits durch die vorhergehenden verkürzt ist. Die Höhe der Tetanuscurve wächst mit der Reizstärke und, wenn diese gleich bleibt, mit der Frequenz der Reize. In gleichem Sinne ändert sich auch die Steilheit des Anstiegs (Kohnstamm 9).

Eine für die Beurtheilung der tetanischen Verkürzung wichtige Thatsache haben v. Kries und v. Frey festgestellt (10), indem sie zeigten, dass man bei künstlicher Unterstützung des Muskels denselben unter Umständen auch durch einen Einzelreiz zu demselben Grade der Verkürzung bringen kann, wie im vollkommenen Tetanus. Unter dem Muskelhebel wird bei diesen Versuchen eine Stellschraube angebracht, die gestattet, den Hebel auf eine beliebige Höhe einzustellen. Die Belastung wirkt erst dann voll auf den Muskel, wenn er anfängt, den Hebel von der Unterstützung abzuheben. Die Thatsache, dass der unterstützte Muskel sich bei einer einfachen Zuckung ebenso stark contrahirt, wie der nicht unterstützte im stärksten Tetanus, tritt besonders deutlich hervor, wenn man Einzelzuckungen und Tetani in einem Versuche wechseln lässt. Wählt man eine nicht zu geringe Be-

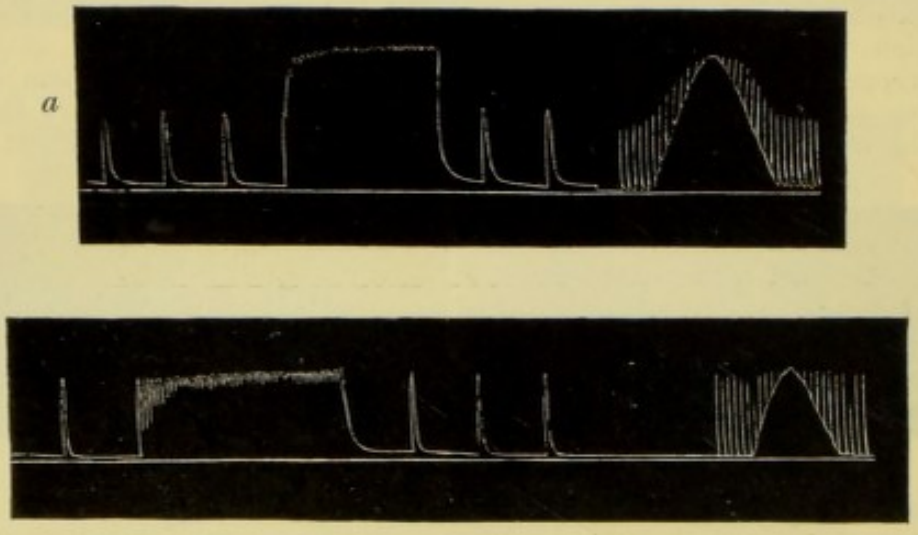



Fig. 55. *a* Gastrocnemius (Frosch): Einzelzuckungen, Tetanus und Gruppe unterstützter Zuckungen bei 10,5 gr Belastung; *b* Dasselbe bei 0,5 gr Belastung. (Nach v. Frey.)

lastung, so erhebt sich die tetanische Curve stets mehr oder weniger hoch über den Gipfel der Einzelzuckungen des nicht unterstützten Muskels. Lässt man nun auf den Tetanus eine Zuckungsreihe mit Unterstützung folgen (Fig. 55 *a*), so tritt der Parallelismus beider Vorgänge sehr deutlich hervor, und man kommt zu der Ueberzeugung, dass bei der Summirung der Zuckungen im Tetanus eine Art von Unterstützung des Muskels in sich selbst stattfinden müsse; es macht, wie Grützner (11) sich ausdrückt, den Eindruck, „als wenn der Muskel im vollkommenen Tetanus sich deshalb so bedeutend zusammenzieht, weil er sich gewissermaassen selbst in sich unterstützt und trägt".

Im Einzelnen können in Bezug auf die Veränderung der Höhenwerthe in einer Reihe unterstützter Zuckungen mannigfache Verschiedenheiten auftreten. Entweder fällt, wie in dem eben angeführten Beispiel, der höchste Zuckungsgipfel mit der höchsten Stellung der Unterstützungsschraube zusammen, oder es wird schon früher der höchste Gipfel erreicht, so dass bei weiterer Zunahme der Unterstützung die Zuckungshöhen wieder sinken. Es kann endlich auch

der Fall eintreten, dass die Zuckungshöhen bei linear fortschreitender Unterstützung Anfangs wachsen, dann abnehmen und endlich wieder wachsen bis zur grössten Höhe, so dass die Function zwei Maxima besitzt (v. Frey 10 und 12). (Fig. 56.)

Auch diese Verhältnisse finden ihren Ausdruck in gewissen Formen tetanischer Curven mit 2 und 3 Gipfeln.

Alle vorstehend erwähnten Thatsachen beziehen sich übrigens nur auf den entsprechend belasteten Muskel. Bei sehr geringer Belastung hat dagegen die Unterstüzung kaum noch einen Einfluss auf die Lage der Zuckungsgipfel, und dem entsprechend ist dann auch der Unterschied zwischen Tetanushöhe und Zuckungshöhe verschwunden (Fig. 55 *b*). Dies wird begreiflich, wenn man bedenkt, dass bei der geringen Spannung die äusseren Bedingungen des Zuckungsablaufes durch die Unterstützung nicht wesentlich verändert werden können. Tetani, welche niedriger sind als die Einzelzuckung, finden sich häufig bei ermüdeten Muskeln (Fig. 57). Hat ein Muskel nach einer längeren Zuckungsreihe kurze Zeit geruht, so sind dann bei Wiederaufnahme der Reizung die ersten Zuckungen besonders hoch im Verhältniss zu den nachfolgenden („Einleitende" Zuckungen Buckmaster's), und dieses Missverhältniss wird auch nicht ausgeglichen, wenn man den Muskel unterstützt.

Fig. 56. Curarisirter Muskel. Zuckungsreihe mit wechselnder Unterstützung. Spannung 6 gr. Reizintervall 1 Sek. (Nach v. Frey.)

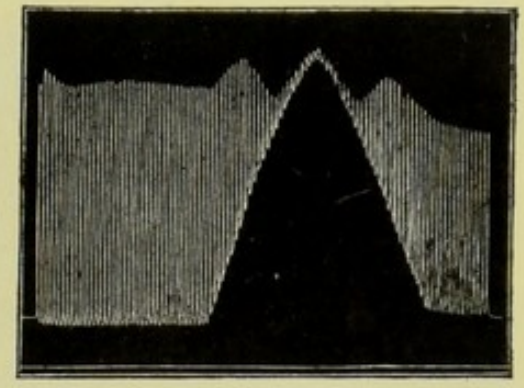


Fig. 56.

Fig. 57. Tetanus und Einzelzuckung eines ermüdeten und curarisirten Muskels. Spannung 10 gr. Reizfolge 0,1″. (Nach v. Frey.)

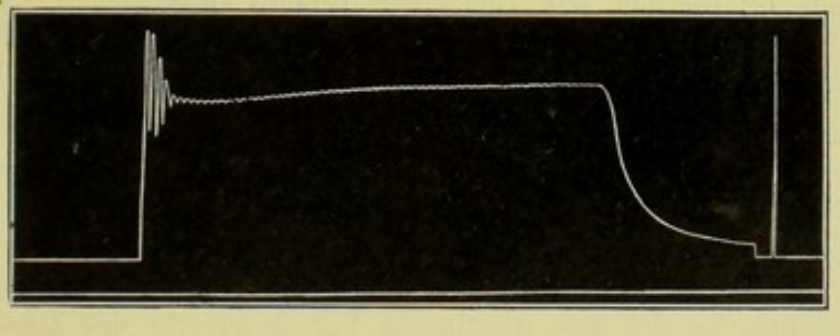


Fig. 57.

Eine ausreichende Erklärung aller dieser Verhältnisse und insbesondere eine genaue Analyse der tetanischen Verkürzung begegnet zur Zeit leider noch unüberwindlichen Schwierigkeiten, was

begreiflich erscheint, wenn man berücksichtigt, wie viele verschiedene Factoren die Tetanuscurve beeinflussen. Die Erscheinung der „Treppe", die Superposition im Helmholtz'schen Sinne, der Einfluss der (inneren) „Unterstützung", sowie die Ermüdung und Contractur haben sämmtlich mehr oder weniger Antheil an dem Verlauf des Tetanus (v. Frey).

Dazu kommt als ein wahrscheinlich sehr wesentlicher Factor der Umstand, dass ein Muskel in der Mehrzahl der Fälle keine physiologische Einheit darstellt, sondern in der Regel eine Mischung von mindestens zwei functionell verschiedenen Elementen ist, die kaum alle gleichzeitig und gleichmässig thätig sein dürften. Dies führt zur Erörterung der Frage nach der Abhängigkeit der tetanischen Erregung von der Natur des Muskels. Hier ist, wie leicht ersichtlich, vor Allem die innerhalb weiter Grenzen schwankende Zuckungsdauer verschiedener Muskeln bezw. verschiedener Fasern eines und desselben Muskels zu berücksichtigen. Ein stetiger Tetanus, wobei sich die Zuckungen in der oben erörterten Weise superponiren, wird, wie leicht ersichtlich, nur dann zu erwarten sein, wenn das Reizintervall gleich oder kleiner ist, als die Dauer der Zuckung bis zum Momente der maximalen Verkürzung. Hieraus ergiebt sich unmittelbar, dass zur Auslösung eines vollkommenen Tetanus die Einzelreize um so rascher aufeinanderfolgen müssen, je kürzer die Zuckungsdauer ist. Nehmen wir an, es handle sich um eine Zuckung von so raschem Verlauf, wie etwa die der Flugmuskeln gewisser Insecten, die kaum $^1/_{300}$ Sekunde dauert, so würden mehr als 300 Reizungen pro Sekunde erforderlich sein, um einen Tetanus zu bewirken. Dauert andernfalls die Zuckung, wie bei den Muskeln der Schildkröte, etwa 1 Sekunde, so werden schon zwei Reize in der Sekunde einen vollkommenen Tetanus herbeiführen können. Am auffallendsten macht sich das bei glatten Muskeln geltend, deren Trägheit es begreiflich erscheinen lässt, dass man einen unvollkommenen Tetanus hervorzurufen vermag, selbst wenn die einzelnen Reize (etwa wiederholte Schliessungen eines Kettenstromes von hinreichender Stärke) durch Pausen von mehreren Sekunden von einander getrennt sind.

Folgende Zahlen geben eine allerdings nur annähernd richtige Vorstellung von der zur tetanischen Verschmelzung der Zuckungen nöthigen Reizfrequenz pro Sekunde:

| | | |
|---|---|---|
| Schildkröte . . . . . | 2 (Marey), | |
| Frosch, Hyoglossus (träge) . | 10—15, | |
| Gastrocnem. (flink) . | 30, | |
| Krebs, Scheerenmuskel (träge) | 20 (Richet), | |
| Schwanzmuskel (flink) | 40 „ | |
| Neugeborner Warmblüter | 16 (Soltmann), | |
| Kaninchen (rother Muskel) . | 4—10 | (Kronecker und |
| (weisser „ . | 20—30 | Stirling), |
| Vogel . . . . . | 100 (Richet), | |
| Insecten . . . . . | 300—400 (Marey, Landois). | |

Es ist selbstverständlich, dass die angeführten Zahlen wesentliche Aenderungen erleiden werden, wenn der Zustand des betreffenden Muskels sich ändert. Es wurde schon oben ausführlich besprochen, wie verschieden die Zuckungsdauer ausfällt, je nachdem der Muskel frisch oder ermüdet, blutdurchströmt oder blutleer, normal oder ver-

giftet (Veratrin), erwärmt oder abgekühlt dem Versuch unterwofren wird. Es werden daher bei unveränderter Reizfrequenz je nach dem physiologischen Zustand des Muskels bald ein vollkommener, bald ein unvollkommener Tetanus oder auch nur vereinzelte Zuckungen ausgelöst werden können. Ein Blick auf die obige Tabelle zeigt auch sofort, wie bedeutend der Unterschied der zum Tetanisiren erforderlichen Reizfrequenz bei functionell verschiedenen quergestreiften Muskeln eines und desselben Thieres ist. Da gerade diese Verhältnisse von grosser Bedeutung sind, so muss hier noch etwas näher darauf eingegangen werden. Nachdem zuerst Ranvier (13) auf die merkwürdigen physiologischen Verschiedenheiten der rothen und blassen Muskeln des Kaninchens aufmerksam gemacht und insbesondere auch den seinen Versuchen zufolge enormen Unterschied der zum Tetanisiren erforderlichen Reizfrequenz hervorgehoben hatte, stellten Kronecker und Stirling (14) fest, dass der rothe Kaninchenmuskel dem trägen Zuckungsverlauf entsprechend schon durch vier Reize pro Sekunde in unvollkommenen, durch zehn Reize dagegen in ziemlich vollkommenen Tetanus versetzt wird. Reizintervalle von $^1/_6$ Sekunde gestatten dem weissen Muskel fast völlige Wiederausdehnung, während der rothe, wenngleich zitternd, hoch contrahirt bleibt. Zum vollkommenen Tetanus bedarf der weisse Kaninchenmuskel 20—30 Reize. Ganz analoge Curven erhält man bei entsprechender Reizung der flinken Schwanz- und der trägen Scheerenmuskeln des Krebses (Richet 4) (Fig. 58).

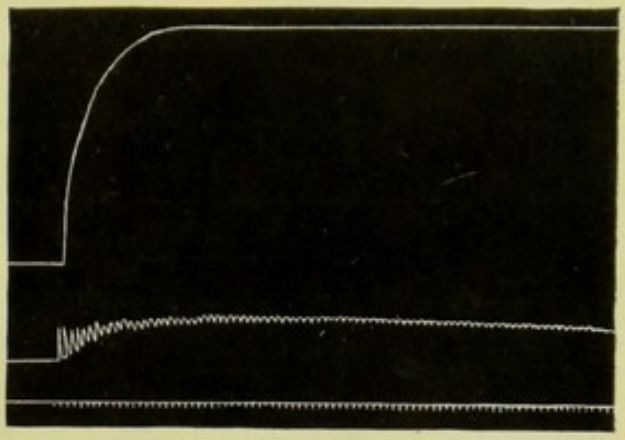


Fig. 58. Tetanuscurve der Schwanz- und Scheerenmuskeln des Krebses bei gleichartiger Reizung. Die flinken Schwanzmuskeln gerathen in unvollkommenen, zitternden, die trägen Scheerenmuskeln in vollkommenen Tetanus. (Nach Richet.)

Sehr charakteristische und in functioneller Beziehung wichtige Unterschiede der tetanischen Verkürzung haben die Untersuchungen Rollett's (8) an den anatomisch und physiologisch so wesentlich verschiedenen Muskeln von Hydrophilus und Dyticus ergeben. Abgesehen davon, dass auch hier wieder die flinken, rasch zuckenden Muskeln von Dyticus eine höhere Reizfrequenz zum Tetanus erfordern, als die trägen Muskeln von Hydrophilus, wie sich aus den beistehenden Figuren (59 *a. b.*) sofort ergiebt, zeigt sich ein sehr bemerkenswerther Unterschied auch in Bezug auf den Verlauf eines länger anhaltenden vollkommenen Tetanus. Die ersten Tetani, welche von frisch präparirten Dyticusmuskeln erhalten werden, steigen viel steiler an, sinken jedoch viel rascher wieder ab, als jene von Hydrophilusmuskeln, deren Ausdauer im Tetanus ausserordentlich bedeutend ist, was sich auch darin zeigt, dass bei wiederholter Reizung die Höhe der Tetani sich nur wenig ändert, während sie bei Dyticus

rasch abnimmt. „Der Hydrophilusmuskel erhält sich trotz anstrengender Leistungen durch lange Zeit so leistungstähig, dass er, wenn ihm auch nur kurze Ruhe zwischen längeren, in gewisser Zahl aufeinanderfolgenden Perioden der Thätigkeit gewährt wird, doch nur ganz allmählich erschöpft wird. Der Dyticusmuskel dagegen wird durch anstrengende Leistungen in verhältnissmässig kurzer Zeit erschöpft; wenn ihm aber zwischen den Perioden erschöpfender Thätigkeit auch längere Ruhe gewährt wird, so kann er sich während der letzteren auch nach wiederholter solcher Anstrengung immer wieder bis zu einem gewissen Grade erholen.“ Dissimilation und Assimilation müssen also wohl in beiden Muskelarten einen ganz verschiedenen Verlauf nehmen. Ganz analoge Erfahrungen machte Richet (l. c. p. 114) in Bezug auf den Verlauf der tetanischen Verkürzung bei länger fortgesetzter Reizung an dem trägen Scheerenmuskel und dem flinken Schwanzmuskel des Krebses. Ein vollkommener Tetanus des letzteren ist nie von langer Dauer, der Muskel erschlafft sehr bald und zeigt dann einige Zeit eine sehr verminderte Erregbarkeit; dagegen steigt der Tetanus des Scheerenmuskels allmählich an und kann sehr lange andauern. Die Beziehung dieser Erscheinungen zu der normalen Art der Thätigkeit beider Muskeln ist unverkennbar. Der kräftig entwickelte Scheerenschliesser hat die Aufgabe, unter grosser Kraftentfaltung lange Zeit hindurch in gleichmässiger Contraction zu verharren, während der Schwanz rasche Bewegungen (Stösse) nach Art eines Ruders auszuführen hat, wobei es weniger auf eine langdauernde Kraftleistung, als vielmehr auf Schnelligkeit der Bewegung ankommt.

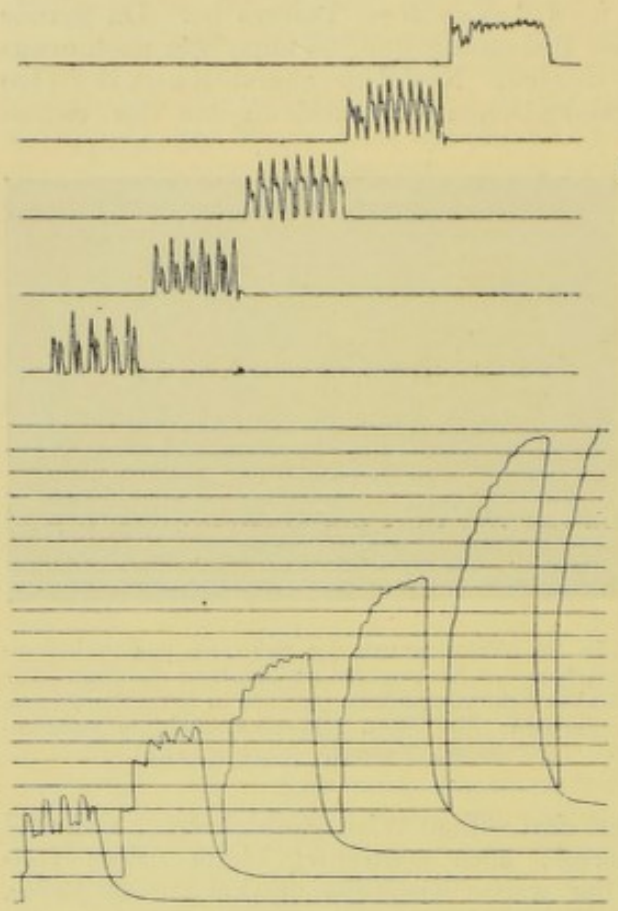



Fig. 59. *a* Tetani von Dyticus-, *b* solche von Hydrophilusmuskeln bei gleichartiger Reizung. (Nach Rollett.)

Es liegt in diesen Erfahrungen eine weitere Bestätigung der Folgerungen, welche, wie bereits oben erwähnt wurde, aus der Verbreitung und dem Vorkommen sarkoplasmaarmer und sarkoplasmareicher (heller und trüber, bezw. blasser und rother) Muskeln in Bezug auf Kraft und Ausdauer derselben sich ergeben. Eine noch viel grössere Be-

deutung gewinnen aber diese Thatsachen, wenn man berücksichtigt, dass in der Mehrzahl der Fälle ein Muskel beiderlei functionell verschiedene Faserarten in wechselndem Mengenverhältniss enthält. Wie sich diese Mischung unter Umständen schon bei einer einfachen einmaligen Zuckung verräth und an der Curve deutlich ausprägt, so ist es auch, nur in noch viel höherem Grade, im Tetanus der Fall.

Im Allgemeinen wird man erwarten dürfen, dass Muskeln, welche ihrer Hauptmasse nach aus trägen (trüben, rothen) Fasern bestehen, mehr die Eigenschaften dieser und umgekehrt bei Vorwiegen der flinken Fasern auch mehr das Verhalten der letzteren zeigen werden. Ein gutes Merkmal bietet nach Grützner (15) das Verhältniss zwischen der Höhe der Einzelzuckung und jener des Tetanus. Die letztere übertrifft ja beim belasteten Muskel stets erheblich die erstere; doch ist der Unterschied unter sonst gleichen Verhältnissen bei den trägen Fasern ausserordentlich viel bedeutender als bei den flinken. Vergleicht man beispielweise bei directer Reizung die Höhe des Tetanus bei dem gemischten Gastrocnemius des Frosches und der Kröte, so zeigt sich, dass der vorwiegend aus trägen Fasern bestehende Wadenmuskel der letzteren ungeachtet seiner geringeren Grösse dasselbe Gewicht viel höher hebt als der eines Frosches. Ersterer ballt sich von stärksten elektrischen Reizen getroffen fast zu einer Kugel zusammen, während der Froschwadenmuskel auch im stärksten Tetanus von der Gestalt einer Kugel weit entfernt ist. Während bei den flinken Muskeln des Frosches (Triceps, Gastrocnemius) die Höhe der Zuckung zu der des Tetanus wie 1 : 2—3 sich verhält, beträgt das Verhältniss bei den gleichnamigen Muskeln der Kröte etwa 1 : 5 und steigt bei den trägeren Muskeln noch erheblich (Hyoglossus und Rectus vom Frosch 1 : 8—9). Bei Untersuchung des isometrischen Muskelactes am Menschen (M. obductor indicis oder interrosseus dorsalis primus) mittels eines besonders hierzu construirten Spannungszeigers fand Fick (16) bei Vergleichung der Spannung, die durch einen maximalen Einzelreiz entwickelt wird, mit der, welche bei tetanischer Reizung zu Stande kommt, dass die letztere den 10fachen Werth von jener erreichen kann, während beim Frosch sowohl beim isotonischen wie beim isometrischen Acte der Unterschied ein viel geringerer ist. Es verhält sich also der menschliche Skeletmuskel ganz entschieden so, wie es rothen, trägen Fasern entspricht.

Man wird mit Rücksicht auf die mitgetheilten Erfahrungen, wonach die im Tetanus geleistete Arbeit der flinken (weissen, hellen) Muskeln ebensowohl in Bezug auf die Grösse der gehobenen Gewichte, wie insbesondere auch in Bezug auf die Höhe, bis zu welcher die Last gehoben wird, äusserst unbedeutend ist im Vergleich mit denselben Leistungen der trägen (trüben, rothen) Muskeln, die letzteren mit Grützner geradezu als „Tetanusmuskeln“ bezeichnen dürfen, indem sie durch ihre physiologischen Eigenschaften dieser Verkürzungsform sozusagen angepasst sind und darin Ausserordentliches leisten. Wenn flinke und träge Fasern in einem Muskel vereint sind, so kann es in Folge der schon oben erwähnten Verschiedenheit der Erregbarkeit geschehen, dass bei schwacher Reizung (direct oder vom Nerven aus) ganz andere Antheile des Muskels zucken bezw. in Tetanus gerathen, als bei starker Reizung. Grützner ist auch geneigt, die Summationswirkungen im Tetanus zum grossen Theil auf die geschil-

derten Unterschiede im physiologischen Verhalten der beiden Faserarten zurückzuführen. Die auffallende Uebereinstimmung einer Reihe unterstützter Zuckungen mit einem Tetanus, auf welche oben aufmerksam gemacht wurde, bezieht Grützner (11, p. 280) in der That auf eine innere Unterstützung des Muskels durch seine trägen (rothen, trüben) Faserantheile. „Diese halten ihn ruhig in einer bestimmten, mittleren Länge fest, die natürlich um so kleiner wird, je mehr sich rothe Fasern betheiligen. Trifft jetzt den so verkürzten Muskel ein passender, namentlich nicht zu starker Reiz, so zucken wesentlich seine leicht erregbaren (weissen) Antheile. Diese zweite aufgesetzte Zuckung muss also schneller erfolgen, wie v. Kries thatsächlich gefunden hat (Verkürzung der Gipfelzeit). Je stärker aber der Reiz ist, um so mehr gerathen wieder die träger arbeitenden Antheile in Thätigkeit, um so eher verschwindet die Discontinuität (was, wie erwähnt, Kohnstamm bestreitet), und um so höher erhebt sich auch die Tetanuscurve."

„So versteht sich auch einfach die leicht zu beobachtende Thatsache, dass man mit einem schon verkürzten, und zwar ruhig und gleichmässig verkürzten. Muskel noch Zuckungen ausführen kann, wie dies ja bei einer grossen Menge von Hantirungen nothwendig ist." (Grützner.)

Nach dieser Anschauung, die, wie mir scheint, in der That einen der wesentlichsten und wichtigsten Factoren, welche bei der tetanischen Zusammenziehung in Betracht kommen, hervorkehrt, „bleibt ein Tetanus so lange zitternd und unstät, als sich auf die Zusammenziehung der rothen Muskelantheile noch die Zuckungen der weissen aufsetzen können. Haben sich aber die rothen bis auf ihren Höhepunkt verkürzt, dann ist der Muskel im Ganzen so kurz, dass die zupfenden Bewegungen der weissen Muskeln kaum noch oder gar nicht mehr eine Discontinuität in der Bewegung, ein Zittern erzeugen."

An die trägen, sarkoplasmareichen quergestreiften Skeletmuskeln reiht sich naturgemäss sowohl hinsichtlich seiner histologischen wie auch physiologischen Eigenschaften der Herzmuskel an. Dem trägen Zuckungsverlauf und der grossen Ausdauer entsprechend, sollte man erwarten, denselben auch in hohem Grade geeignet zu finden zu einem stetigen, vollkommenen Tetanus. Doch lehrt die Untersuchung gerade das Gegentheil, und es nimmt der Herzmuskel in dieser Beziehung wie in mancher anderen eine gewisse Sonderstellung ein. Summationsversuche lassen sich am Herzen um so leichter ausführen, als man die spontanen rhythmischen Contractionen, deren physiologische Werthigkeit als Einzelzuckungen ausser allem Zweifel steht, benutzen kann, um bei langsamer Schlagfolge (am Froschherzen) die Wirkung eines neu hinzukommenden künstlichen Reizes (Inductionsschlages) in verschiedenen Phasen der Contraction und Erschlaffung zu untersuchen. Bei derartigen Versuchen fand nun Marey (17), dass der Herzmuskel in verschiedenen Phasen seiner Thätigkeit für Reizung mit einem einzelnen Inductionsschlag in wechselndem Grade empfindlich und während einer gewissen Periode überhaupt nicht erregbar (refractär) ist. Für nicht zu starke Reize zeigen sich sowohl der Ventrikel, wie auch alle anderen Abschnitte des Herzens unerregbar während der ganzen Dauer der Systole des betreffenden Theiles, während im Stadium der Diastole, sowie in der Pause jeder Reiz eine Extra-

contraction auslöst; bei stärkerer Reizung erscheint diese „refractäre Periode“ immer mehr abgekürzt, und sehr starke Reize scheinen schliesslich in jeder Phase der Herzthätigkeit erregend zu wirken (Marey, Tigerstedt, Lovén u. A.). Diese merkwürdige Eigenschaft der gesammten Herzmusculatur erklärt nun auch zum Theil das eigenthümliche Verhalten des Herzens bei Einwirkung rasch aufeinanderfolgender (tetanisirender) Reize. Denn es ist klar, dass in Folge dieser Eigenthümlichkeit jede stetige oder in rasch aufeinanderfolgenden Momenten wiederholte Reizung keine continuirliche oder summirte Contraction (Tetanus), sondern nur eine von ausgeprägten Pausen unterbrochene Reihe von Contractionen hervorrufen kann. Bowditch hat zuerst bei Reizversuchen am Froschherzen die Erfahrung gemacht, dass selbst dann, wenn die einzelnen Inductionsschläge durch Intervalle von mehreren Sekunden getrennt sind, die Zahl der Contractionen oft geringer ist, als die der Reize. Noch viel auffälliger wird dieses Missverhältniss zwischen den Reizen und Contractionen, wenn die ersteren in rascher Aufeinanderfolge einwirken, wobei der Herzmuskel oft eine grosse Reihe von Reizen unbeantwortet lässt (Basch 5). Stets entwickelt sich unter diesen Umständen ein neuer, von Intensität und Frequenz der Reize abhängiger Rhythmus des Herzmuskels, indem, wie dies Engelmann (6) bei Tetanisiren mit Wechselströmen auch am Bulbus aortae des Frosches fand, bei sehr geringer Reizstärke durch „latente Summirung“ nach einiger Zeit eine Systole und später vielleicht noch eine oder mehrere ausgelöst werden. Das Latenzstadium der ersten und die Intervalle der eventuell folgenden weiteren Contractionen sind um so länger, je schwächer die Einzelreize sind. Mit wachsender Dichte der erregenden Ströme nähert sich die Dauer des Latenzstadiums bald einem Minimum, ebenso die Intervalle zwischen den einzelnen Systolen (Fig. 60). Bei den stärksten Strömen sah Engelmann den Bulbus nach der ersten Contraction nicht wieder völlig erschlaffen; er bleibt auf einer gewissen Höhe tetanisch contrahirt. Doch handelt es sich dabei nicht um eine wirkliche Superposition der Contractionen, sondern die erste Erhebung ist von gleicher Höhe, wie nach einem einzigen wirksamen Reize.

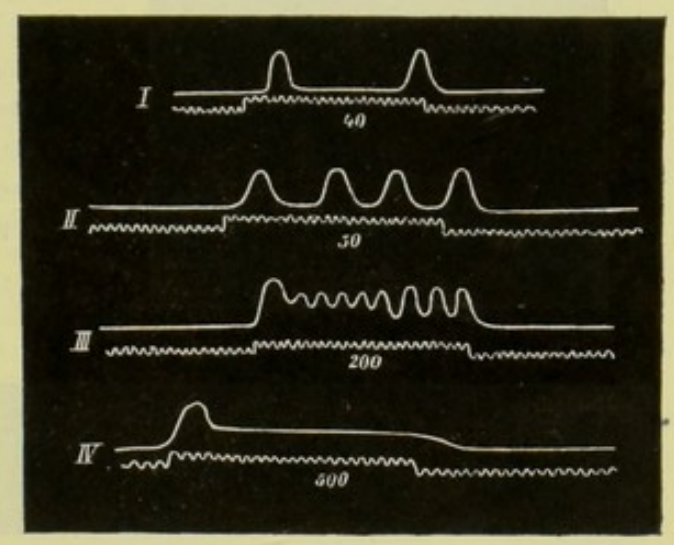



Fig. 60. Bulbus aortae (Frosch); tetanisirende Reizung mit Inductionsströmen. Reizfrequenz 80 pro Sekunde. Die Stimmgabel zeichnet halbe Sekunden. Die Ziffern unter den Figuren geben die Intensitäten der tetanisirenden Ströme an. Die Intensität bei übergeschobenen Rollen = 1000 gesetzt. (Nach Engelmann.)

Anfangs können in der tetanischen Curve noch kleine Wellen sichtbar sein, deren Periode aber nicht die der Reize ist, sondern eine eigene, längere, durch die specifische Natur der Muskelsubstanz bestimmte. Insofern unterscheidet sich also dieser Tetanus sehr wesentlich von dem gewöhnlicher quergestreifter Muskeln. Aehnliche „Tetanuscurven" erhielt Ranvier (18) auch vom Ventrikel des Froschherzens. Es kann nicht bezweifelt werden, dass das geschilderte Verhalten der Herz- und Bulbusmuskeln bei tetanisirender Reizung mit der so hoch entwickelten Fähigkeit derselben zu rhythmischer Thätigkeit im engsten Zusammenhang steht; so ist bekannt, dass auch völlig constante Reize, wie z. B. chemische und mechanische, während der ganzen Dauer ihrer Ein-

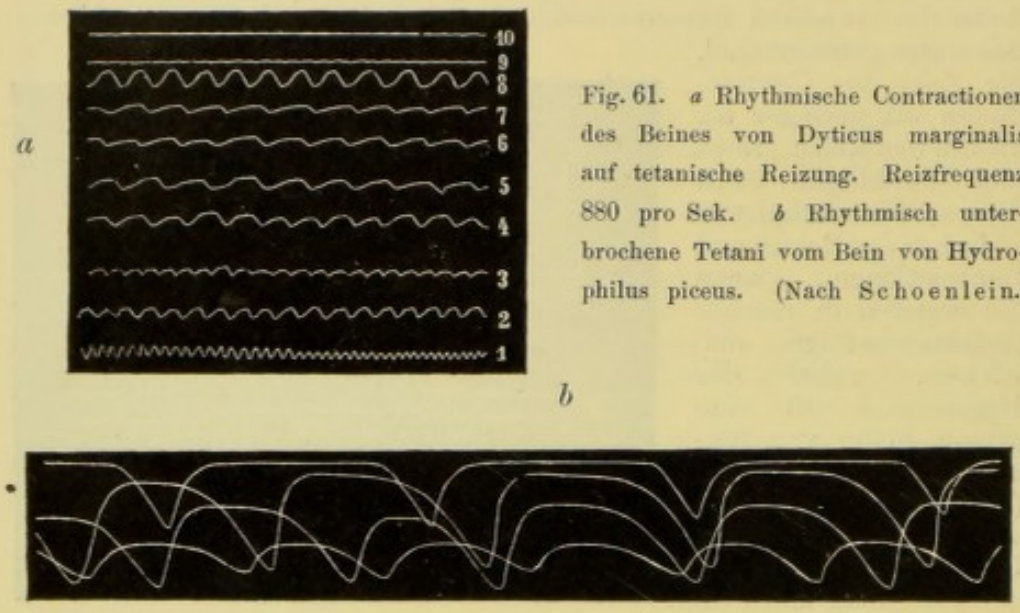



Fig. 61. *a* Rhythmische Contractionen des Beines von Dyticus marginalis auf tetanische Reizung. Reizfrequenz 880 pro Sek. *b* Rhythmisch unterbrochene Tetani vom Bein von Hydrophilus piceus. (Nach Schoenlein.)

wirkung rhythmische Contractionen des Herzmuskels und unter gewissen Umständen auch quergestreifter Skeletmuskeln auslösen; doch ist diese Eigenschaft bei den letzteren stets viel weniger entwickelt, als bei den ersteren.

Man darf annehmen, dass eine Folge von Einzelreizen in ihrem physiologischen Effect der Wirkung eines stetig andauernden Reizes um so mehr sich nähern wird, je rascher die Reize auf einander folgen, und es würde mit Rücksicht hierauf kaum überraschen können, wenn unter gewissen Umständen, wie beim Herzmuskel, so auch beim quergestreiften Skeletmuskel die Wirkung einer Reizfolge mit der eines Dauerreizes übereinstimmte. In der That scheint dies der Fall zu sein, und es sind insbesondere zwei Erscheinungen, welche in dieser Beziehung ein allgemeineres Interesse beanspruchen, nämlich einerseits der rhythmisch unterbrochene Tetanus und andererseits die sogenannte Anfangszuckung. Richet (4 p. 126) hat zuerst rhythmische Veränderungen in der Curve tetanisch gereizter Krebsscheerenmuskeln beschrieben, zu deren Entstehung, wie es schien, schwache und sehr frequente Reize erforderlich sind. Bald darauf theilte Schoenlein (19) (Fig. 61 *a b*) analoge Beobachtungen an Käfermuskeln mit (Dyticus und Hydro-

philus). Er fand, wenn er die im abgetrennten Femur liegenden Muskeln mit Inductionsströmen von hoher Frequenz und sehr geringer Stärke reizte, entweder rhythmische Contractionen (bei Dyticus) oder rhythmisch unterbrochene Tetani von längerer Dauer (Hydrophilus und Krebs) oder endlich Contractionen, welche in wechselndem Maasse durch Ruhepausen getrennt sind. Die Reizfrequenz betrug bei diesen Versuchen gewöhnlich 880 pro Sekunde, doch sind die Erscheinungen auch noch bei viel höheren Frequenzen zu beobachten. Die untere Grenze reichte für die Käfer bis 100 und 80, für den Krebs bis 30 pro Sekunde. In Bezug auf die Stromstärke war die Rhythmik von eben wirksamen Rollenentfernungen an auf 1—2 mm, also auf ein sehr kleines Intervall des Schlittens, eingeschränkt. Bei weiterer Annäherung geht die Rhythmik immer in glatten, ununterbrochenen Tetanus über. Man sieht, dass sich auch hier der schon früher hervorgehobene Unterschied zwischen den Muskeln von Hydrophilus und Dyticus geltend macht, indem, wie bemerkt, die ersteren, sowie die trägen Scheerenmuskeln des Krebses längere, rhythmisch unterbrochene Tetani geben, während so frequente rhythmische Contractionen, wie sie unter diesen Umständen bei Dyticusmuskeln die Regel sind, dort niemals vorkommen. Ich stehe nicht an, in den erwähnten Beobachtungen Schoenlein's und Richet's ein Analogon der Thatsache zu erblicken, dass auch der Herzmuskel unter ähnlichen Verhältnissen rhythmische Contractionen ausführt, denen allerdings stets der Werth von Einzelzuckungen zukommen dürfte, während dies bei den Käfermuskeln nicht oder doch nicht immer der Fall ist. Bei den flinken Muskeln von Dyticus, wo die Frequenz der rhythmischen Contractionen durchschnittlich in Grenzen von 2—6 pro Sekunde schwankt, ausnahmsweise aber auch auf 30 steigt, wird man vielleicht den einzelnen Contractionen den Werth von Einzelzuckungen beimessen dürfen, während die trägen Hydrophilus- und Krebsmuskeln durchwegs kurze Tetani zeichnen. Es wird später gezeigt werden, dass der Herzmuskel stets, quergestreifte Stammesmuskeln wenigstens unter gewissen Umständen durch den constanten Kettenstrom zu ganz analoger rhythmischer Thätigkeit angeregt werden. Im Allgemeinen bewirkt jedoch ein constanter Strom nur bei seiner Schliessung und eventuell auch bei der Oeffnung eine einmalige Contraction (Schliessungs- und Oeffnungszuckung) quergestreifter Muskeln, und zwar ebensowohl bei directer wie bei indirecter Reizung vom Nerven aus. Ganz dieselbe Wirkung hat nun unter Umständen auch der unterbrochene Strom.

Bernstein (20) hat zuerst beobachtet, dass bei einer gewissen Frequenz (etwa 900 pro Sekunde) und nicht zu grosser Intensität der dem N. ischiad. des Frosches zugeführten Inductionsströme statt eines Tetanus eine einmalige, rasch verlaufende „Zuckung" des M. gastrocnemius, eine sogenannte „Anfangszuckung", auftritt; dieselbe ist am deutlichsten bei den schnellsten Unterbrechungen des primären Kreises, wird dann mit abnehmender Reizfrequenz schwächer und verschwindet unterhalb einer gewissen Grenze (200—300 Reize pro Sekunde) gänzlich. Die Erscheinung tritt ebenso wie bei indirecter auch bei directer Reizung curarisirter Muskeln auf. Nach Grünhagen (21) und Engelmann (22) erfolgt unter Umständen auch am Schluss der tetanisirenden Reizung eine „Endzuckung", welche demnach der Oeffnungszuckung bei Reizung mit dem Kettenstrom

entsprechen würde. Die Untersuchung der Wirkungen sehr hoher Reizfrequenzen auf Muskeln (und Nerven) hat vielfach zu widersprechenden Resultaten geführt, weil die Herstellung elektrischer Reize von sehr hoher Zahl in der Zeiteinheit grossen technischen Schwierigkeiten begegnet, sobald völlige Gleichmässigkeit der Stärke und Aufeinanderfolge der Reize gefordert wird. Weder die Anwendung von Schleifcontacten, noch auch die Schliessung in Quecksilber bietet in dieser Beziehung hinreichende Garantie. Auch Kronecker's „akustischer Stromunterbrecher" (14), bei welchem die durch Anreiben bewirkten Longitudinalschwingungen eines magnetisirten Eisenstabes Inductionsströme in einer übergeschobenen Drahtspule erzeugen, versagt nach Roth (23) bei sehr hohen Reizfrequenzen (über 4000 Schwingungen). Mit gutem Erfolge bediente sich neuerdings Roth (l. c.) des Mikrophons, um in zuverlässiger Weise elektrische Reize von hoher, regelmässig und genau controllirbarer Frequenz zu erzielen. Pfeifen von verschiedener Tonhöhe wurden durch einen Gasmotor angeblasen, während sich im primären Stromkreis ein Trockenelement von der Kraft eines Leclanchèr befand. Bei indirecter Reizung eines Froschgastrocnemius vom Nerven aus sah Roth den Tetanus schwinden, wenn bei der gegebenen Stromstärke des Blake-Mikrophons 5000 Reize pro Sekunde durch eine Pfeife von 2500 Schwingungen ausgelöst wurden. Die Grenze für directe Erregung des Muskels liegt unter sonst gleichen Umständen um etwa 300 Reize tiefer. v. Kries (24) bediente sich, um Stromoscillationen hoher Frequenz zu erhalten, inducirter Ströme, welche entstehen, wenn zwischen der freien Fläche des Eisenkerns einer Drahtrolle und dem gerade gegenüber liegenden Pol eines kräftigen Elektromagneten eine Scheibe rotirt, deren Peripherie abwechselnd aus Eisen und einer nicht magnetischen Substanz (Messing) besteht. Da jeder Eisenzahn der Scheibe im Vorübergang sofort magnetisch wird, so ändert sich dadurch zugleich der Magnetismus des Eisenkerns der Rolle, wodurch ein Strom inducirt wird. Die Frequenz der Stromoscillationen ist gleich der Zahl der Eisenstücke, welche in der Zeiteinheit zwischen Eisenkern und Magnetpol durchlaufen. (Einen ähnlichen Apparat hat später auch Grützner construirt.)

Sowohl Roth wie v. Kries zeigten, dass eine obere Grenze der Reizfrequenz, bei welcher noch Tetanus erzeugt wird, nur als eine relative existirt. „Für jede Stromintensität, die als Schwankungsbreite eines oscillatorischen Vorganges gegeben ist, würde sich eine Frequenz angeben lassen, welche nur überschritten zu werden braucht, um den Reizeffect verschwinden zu lassen" (v. Kries). Man muss daher, um Tetanus zu erhalten, mit der Intensität steigen, wenn man mit der Frequenz steigt, andernfalls tritt die Erscheinung der Anfangszuckung hervor, welche Roth als einen sehr kurz dauernden Tetanus auffasst, während sie Schoenlein (25) als eine durch Summirung an sich unwirksamer Reize entstandene einfache Zuckung bezeichnet. Auch v. Kries (l. c.) findet den zeitlichen Verlauf der Anfangszuckung durchaus mit dem einfacher Inductionszuckungen übereinstimmend. Lässt man in einem gegebenen Fall die Frequenz constant und schwächt allein die Stromesintensität, so gewahrt man nahezu dieselben Erscheinungen wie vorher (Kraft 26). Eine der „Anfangs"- und „Endzuckung" bei sehr frequenter rhythmischer Reizung analoge Erscheinung beobachtete Engelmann (6) auch am glattmuskeligen Urbter

des Kaninchens, indem hier „die Beendigung einer Folge periodisch wiederkehrender kurzer Reize wie Oeffnung eines constanten Stromes wirkt, ebenso wie die Schliessung schnell auf einander folgender Stromstösse wie Schliessung eines constanten Stromes wirkte". Aehnliche Beobachtungen habe ich selbst am Schliessmuskel von Anodonta gemacht (27). Auch am Herzmuskel lässt sich ein der Anfangszuckung entsprechendes Phänomen beobachten. „Lässt man eine Reihe von Reizen (Inductionsschlägen), die in Pausen von zwei oder mehr Sekunden jedes Mal Zuckung geben würden, also unfehlbar wären, in Intervallen von weniger als einer Secunde auf die abgeschnittene Herzkammer einwirken, so folgt nur dem ersten Reiz eine Systole, den späteren höchstens eine schwache örtliche Wirkung" (Engelmann 22).

Kehren wir nun nochmals zur Betrachtung des stetigen, vollkommenen Tetanus zurück, so fragt es sich zunächst, ob der Erregungszustand des Muskels dabei wirklich ein stetiger ist, wie es nach Betrachtung der Curve den Anschein hat, oder ob nichtsdestoweniger discontinuirliche Zustandsänderungen nachweisbar sind, die sich bei der gewöhnlich geübten Art, dieselben darzustellen, nur nicht durch entsprechende Gestaltveränderungen äussern. Man kann sich vorstellen, dass die contractilen Elemente des Muskels durch die mit einer gewissen Geschwindigkeit einander folgenden Reize in eine neue Gleichgewichtslage versetzt und in derselben erhalten werden, solange die Reizung dauert, oder man kann annehmen, dass nicht nur die Reizung, sondern auch die Muskelzusammenziehung selbst ein discontinuirlicher Vorgang ist, indem jedem Reizstosse eine schwingende Bewegung kleinster Theilchen der Muskelfaser entspricht. In der That lassen sich zwingende Gründe dafür beibringen, dass der Tetanus auf elektrischem Wege discontinuirlich ist trotz scheinbarer Stetigkeit.

Berührt man einen in heftigem Tetanus befindlichen Muskel oder besser eine ganze Extremität, so fühlt man leicht ein Vibriren, welches durch feine graphische Hülfsmittel sowohl objectiv dargestellt werden kann, wie es auch subjectiv durch das sogenannte Muskelgeräusch oder den Muskelton vernehmbar und an dem Flimmern auf der glänzenden Oberfläche eines tetanisch contrahirten Muskels, welches Brücke (28) sogar am passend beleuchteten Arm eines Mannes durch die Hautdecken wahrgenommen hat, erkennbar ist. Helmholtz hat eine objective Darstellung der Schwingungen des tetanisirten Muskels dadurch erzielt, dass er Uhrfedern oder Papierblättchen an einem elastischen Brettchen befestigte und dieses dem Muskel anlegte (29). Die federnden Blättchen mussten in Mitschwingung gerathen, wenn ihre eigene Schwingungsperiode mit der des tetanischen Muskels übereinstimmte. Auch ein an die Sehne eines solchen befestigter, straff gespannter Faden kommt, wie Engelmann zeigte (22), in longitudinale Schwingungen, die einem leichten, beweglichen Schreibhebel merkliche Stösse ertheilen können. Da rasche Schwingungen (z. B. von Stimmgabeln) durch Luftkapseln vollkommen treu übertragen werden, so können auch, ohne dass erhebliche Längenänderungen des Muskels vorhanden sind, die schnellen Erzitterungen desselben im Tetanus durch derartige Vorrichtungen (wie z. B. die Pince myographique von Marey) den Schreibhebel mit verhältnissmässig grossen Amplituden schwingen lassen (Kronecker und Hall, 3, und v. Limbeck 30).

Die besprochenen Thatsachen gewinnen ein noch erhöhtes Interesse mit Rücksicht auf die vielumstrittene Frage, ob die natürliche, willkürlich oder reflectorisch ausgelöste, dauernde Contraction quergestreifter Muskeln ebenfalls durch rhythmisch sich wiederholende Reizimpulse bedingt wird, wie der künstliche Tetanus.

Schon Wollaston (1810) und Ermann (1812) haben den Versuch gemacht, das Muskelgeräusch für die Beantwortung der angeregten Frage nach der discontinuirlichen Natur der willkürlichen Muskelzusammenziehung zu verwerthen (Martius 31). Später hat Helmholtz dieselbe Erscheinung genauer untersucht. Er ging, wie Ermann, von der Beobachtung aus, dass, wenn man des Nachts bei verstopften Ohren die Kaumuskeln stark contrahirt, „ein dumpfes, brausendes Geräusch entsteht, dessen Grundton durch vermehrte Spannung nicht wesentlich verändert wird, während das damit vermischte Brausen stärker und höher wird". Helmholtz fand dann, als er seinen eigenen Masseter direct und die Armmuskeln eines jungen Mannes vom N. medianus aus künstlich mittels eines in einem anderen Zimmer stehenden Inductionsapparates tetanisirte, dass statt des normalen Muskelgeräusches der Ton der stromunterbrechenden Feder aus dem Muskel heraustönte. Dies beweist unmittelbar, dass im Innern des Muskels Schwingungen vor sich gehen müssen, so scheinbar stetig auch die Form desselben verändert ist, und dass jedem einzelnen Reize in der That eine Schwingung entspricht; denn wenn man die Zahl der Reize verändert, so ändert sich auch die Höhe des Muskeltones, die innerhalb gewisser Grenzen immer genau der Reizfrequenz entspricht. Wenn man dennoch an dem tetanisirten Muskel keine Gestaltveränderungen bemerkt, so kann dies nur daher rühren, dass Schwingungen der kleinsten Theilchen stattfinden, während die äussere Form sich nicht merklich ändert, etwa wie ein in Longitudinalschwingungen befindlicher Stab tönt, ohne dass äusserlich eine Formänderung sichtbar ist. Uebrigens würde, wie Hermann hervorhebt, das Muskelgeräusch auch erklärbar sein, wenn der periodische Vorgang im tetanisirten Muskel durchaus kein grob mechanischer wäre, indem die später zu besprechenden rhythmischen Actionsströme an sich hierzu genügend erscheinen.

Die Versuche von Helmholtz lassen bereits auf einen hohen Grad von Beweglichkeit der kleinsten Theilchen quergestreifter Muskeln schliessen, denn er beobachtete bei elektrischem Tetanisiren durch 240 Einzelreize pro Sekunde noch immer einen deutlichen Muskelton von entsprechender Höhe. In der Folge suchte dann Bernstein (33) festzustellen, wie weit man überhaupt gehen dürfe, um noch einen deutlichen Muskelton zu hören, bis zu welcher Grenze also die Muskelelemente beim elektrischen Tetanus der Schnelligkeit der einwirkenden Reize folgen. Mit Hülfe des akustischen Stromunterbrechers (bei welchem eine verschieden gespannte schwingende Feder den Kreis der primären Spirale öffnet und schliesst) reizte er den Wadenmuskel des Kaninchens theils direct, theils vom Nerven aus und überzeugte sich, dass der Muskelton eine bedeutende Höhe erreichen kann, indem ein Ton von 748 Schwingungen noch laut, ein solcher von 933 Schwingungen wenigstens leise gehört wurde. Bei einer Frequenz von 1056 Reizen pro Sekunde war jedoch nur noch ein um eine Quinte oder Octave tieferer Ton vernehmbar. Viel

tiefer würde nach Lovèn (34) die Grenze der Reactionsfähigkeit der Kaninchenmuskeln liegen. Mit Berücksichtigung aller Cautelen hörte er am M. tibialis anticus bei Reizung vom Nerven aus mit sehr schwachen Inductionsströmen von einer Frequenz von 330—380 pro Sekunde einen Ton, welcher fast immer schon deutlich eine Octave tiefer war, als der Ton des Interruptors; derselbe verschwand bei weiterer Steigerung der Stromstärke, um schliesslich bei einer gewissen Intensität wieder hervorzutreten, und zwar unison mit dem erregenden Ton. In einzelnen Fällen traten bei mittelstarker Reizung beide Octaven bald gleichzeitig, bald mit einander abwechselnd hervor. Niemals liess sich dagegen ein wahrer Muskelton bei einer höheren Reizfrequenz als 880 pro Sekunde entsprechend dem a'' vernehmen, wobei die Muskeln das a', d. h. die tiefere Octave, angaben. Bei höheren Reizfrequenzen ist nur ein dumpfes Muskelgeräusch, aber kein entsprechender Ton hörbar. Versuche, bei welchen der N. ischiadicus mittels des Telephons tetanisch gereizt wurde, lieferten analoge Resultate. Bei fortschreitender Veränderung der Tonhöhe durch Hineinsingen der Skala von g (198 Schwingungen) zu g' (396 Schwingungen) hörte Lovèn von dem Muskel ganz deutlich die ganze Skala bis zum c' (264 Schwingungen); das d' war sehr undeutlich, e', fis' und g' dagegen riefen wieder sehr deutliche Muskeltöne hervor, aber diese gehörten der tieferen Octave an. Kronecker und Stirling (14) hatten angegeben, dass bei Reizung des weissen Wadenmuskels vom Kaninchen mit Hülfe einer in das Schlitteninductorium eingeschalteten König'schen Stimmgabel (180 Schwingungen) oder mittels des schnell vibrirenden Wagner'schen Hammers der der Schwingungszahl des Unterbrechers entsprechende Ton mit allen Eigenthümlichkeiten seiner Klangfarbe gehört werde, „wie wenn die Zuleitungsdrähte Schallleiter wären". Auch diese Angabe vermochte Lovèn nicht zu bestätigen. Stets, auch bei Reizung mit dem angesungenen Telephon, „war der Muskelton auffallend dumpf und klanglos", und es wurde nur der Grundton oder dessen tiefere Octave wiedergegeben, nicht aber die Obertöne. Auch nach den Beobachtungen von Wedenski (35), die sich allerdings auf die Wahrnehmbarkeit der Actionsströme des tetanisirten Muskels mittels des Telephons beziehen, deren Einzelheiten später mitgetheilt werden sollen, scheint die Fähigkeit des quergestreiften Muskels, sehr frequente Reize durch entsprechende, rhythmisch wechselnde Zustandsänderungen anzuzeigen, eine begrenzte zu sein. Bevor jene obere Grenze der Frequenz rhythmischer Reize erreicht ist, bei welcher der Muskel nur mehr mit einem dumpfen, nicht musikalischen Geräusch antwortet, erleidet auch die Anfangs geltende Regel eine Ausnahme, dass die Tonhöhe der Reizfrequenz entspricht, indem ein um eine Octave, Quinte oder sogar zwei Octaven tieferer Ton auftritt. Nach Wedenski besteht ein vollständiger Parallelismus zwischen den elektrischen Schwankungen und den mechanischen (tönenden) Vibrationen des Muskels, in dem Sinne, dass die Höhe des gehörten Tones in beiden Fällen dieselbe ist. Jede sehr frequente Reizung beantwortet der Muskel mit einem eigenthümlichen Geräusch, aber nicht mit einem Ton von entsprechender Höhe. Für Warmblütermuskeln liegt diese Grenze etwa bei 1000 Reizen pro Sekunde; für Froschmuskeln aber viel tiefer; diese hören nach Wedenski schon bei etwa 200 Reizen pro Sekunde auf, einen der Reizfrequenz entsprechenden Ton zu geben; Lovèn

konnte vom Wadenmuskel des Frosches einen mechanischen (durch Vibrationen bedingten) Ton überhaupt nicht hören, selbst wenn die empfindlichsten Hülfsmittel angewendet wurden. Es scheint hieraus hervorzugehen, dass die Fähigkeit der Muskeln, bei rhythmischer Reizung einen musikalischen Ton hervorzubringen, um so höher entwickelt ist, je beweglicher der Muskel ist, d. h. je rascher er zuckt (Vogelmuskeln werden voraussichtlich bis zu sehr hohen Frequenzen folgen können; weisse Säugermuskeln scheinen nach Kronecker und Stirling [l. c.] den rothen in dieser Beziehung weit überlegen zu sein; Schildkrötenmuskeln tönen wohl kaum oder nur bei relativ niederer Reizfrequenz). So zeigt sich auch, dass die Fähigkeit eines Muskels, zu tönen, erhebliche Veränderungen erleidet, wenn durch irgendwelche Einflüsse die Beweglichkeit der kleinsten Theilchen vermindert wird. Dies gilt vor Allem von der Ermüdung, auf deren Einfluss es zurückzuführen ist, dass ein Muskel, der im Beginn der Reizung einen Ton von entsprechender Höhe liefert, später einen tieferen und schliesslich nur noch ein unbestimmtes Geräusch giebt (Wedenski l. c.). Der Charakter des Muskeltones hängt endlich auch von der Intensität der Einzelreize ab; ist dieselbe sehr gering, so tritt trotz ausreichender Frequenz an Stelle des musikalischen Tones bei maximaler Reizstärke ein unbestimmtes Geräusch.

Der Umstand, dass bei directer Reizung vom Nerven aus der Muskelton nicht immer der Reizfrequenz entspricht, macht nun offenbar auch den Schluss auf den Rhythmus der centralen Innervation aus dem natürlichen Muskelgeräusch unsicher. Es wurde schon oben erwähnt, dass Muskeln, welche man willkürlich in kräftige und anhaltende Contraction versetzt, ein dumpfes, brausendes Geräusch hören lassen. Es ist schwer, die Höhe des Grundtones desselben zu bestimmen, weil er an der Grenze der wahrnehmbaren Töne liegt. Helmholtz schätzte ihn für seine Kaumuskeln zu 36—40 Schwingungen pro Sekunde. Vorher hatte bereits Wollaston versucht, die Frequenz der Schwingungen seiner willkürlich contrahirten Armmuskeln zu bestimmen, indem er den Arm auf ein gekerbtes Brett stützte, über welches ein abgerundetes Holz mit solcher Geschwindigkeit hinweggeführt wurde, dass das Geräusch gleiche Höhe mit dem Muskelgeräusch hatte. So fand er, dass die Frequenz des letzteren zwischen 20—30 Schwingungen lag. Mit Hülfe der mitschwingenden federnden Blättchen fand Helmholtz später, dass bei willkürlicher Innervation ein starkes, leicht sichtbares Mitschwingen eintrat, wenn die Feder auf etwa 18—20 Schwingungen eingestellt war.

Aus diesen Versuchen scheint somit hervorzugehen, dass die Schwingungszahl der natürlichen Muskelvibration des Menschen nicht 30—40, sondern nur 18—20 beträgt. Was man daher als Muskelton hört, würde nur der erste Oberton der wahren Muskelvibration sein, deren Grundton nicht mehr im Bereiche der hörbaren Töne liegt; er entspricht nach Helmholtz dem C der sechzehnfüssigen offenen Orgelpfeifen und ist wie dieser Ton ein Resonanzton des Ohres. Man kann daher das bei willkürlicher Anspannung der Muskeln unmittelbar hörbare Geräusch nicht benutzen, um aus seiner Höhe directe Schlüsse auf die Frequenz der centralen Erregungsimpulse zu ziehen. Dass aber trotzdem die Periode der natürlichen Erregung vom Centralorgan aus etwa um 18—20 pro Sekunde liegt, schien durch die objectiven Resonanzversuche an mitschwingenden

Federn, sowie durch eine Beobachtung von Du Bois-Reymond sichergestellt zu sein, derzufolge ein ganz ähnliches Geräusch wie bei willkürlicher Innervation auch bei künstlichem Tetanisiren gehört wird, wenn die Ströme nicht dem Nerven oder Muskel direct, sondern dem Rückenmark zugeführt werden. Man hört unter diesen Umständen nach Du Bois-Reymond nicht den Ton der Stromoscillationen, sondern einen tieferen, welcher seinem ganzen Charakter nach dem Muskelgeräusch entspricht. Bei objectiver Registrirung der Dickenschwankungen des blossgelegten Musculus biceps femoris des Kaninchens mittels Marey'scher Luftkapseln kamen Kronecker und Stanley Hall (3) zu ganz entsprechenden Resultaten. In Uebereinstimmung mit den Angaben von Helmholtz und Du Bois-Reymond zeigte die vom Muskel gewonnene Curve nur 20 seichte Wellen, wenn die Zahl der dem Rückenmark zugeführten Reize etwa 43 pro Sekunde betrug. Es schien hiernach auch objectiv festgestellt, dass das Centralorgan (Rückenmark) nicht nur seinen eigenen, ihm unter allen Umständen zukommenden Innervationsrhythmus besitzt, sondern dass auch die Zahl der ausgesendeten Impulse mit der Zahl der Schwingungen des natürlichen Muskeltones im Allgemeinen übereinstimmt. Wesentlich niedriger fanden Horsley und Schäfer (36) die Zahl der Muskelvibrationen bei tetanisirender Reizung der Hirnrinde, des Stabkranzes oder des Rückenmarkes, indem die Durchschnittszahl der Schwingungen nur 10 betrug, wenn die Reizfrequenz höher als 10 pro Sekunde war; diesem geringen Werthe entsprachen auch die Befunde bei willkürlicher Dauercontraction, und ebenso würde es sich nach Canney und Tunstall (37) beim Menschen verhalten (vergl. auch Griffitsh 38).

Auch v. Kries (39) gelangte zu ähnlichen Resultaten. Er benutzte einen dem Marey'schen Sphygmographen nachgebildeten Apparat: „Ein federndes Stahlplättchen ist an einem Ende fixirt, das andere freie Ende trägt auf der einen Fläche ein circa 2 cm langes Holzstäbchen, an welchem die auf den Muskel aufzusetzende kleine Pelotte, ein dünnes Holzplättchen von 1 cm Durchmesser, befestigt ist; auf der andern Fläche der Stahlfeder sitzt eine Schneide, welche ganz wie beim Marey'schen Sphygmographen die Bewegungen der Feder mit starker Vergrösserung auf einen sehr leichten Schreibhebel überträgt." Wird die Hand des gehörig fixirten Armes kräftig zur Faust geballt, so erhielt v. Kries von der Beugemuskulatur am Unterarm Curven wie (Fig. 62 *a*), deren Periodicität im Rhythmus von 11,8 pro Sekunde deutlich erkennbar ist. Noch langsamer erfolgten die Oscillationen bei andern Muskeln, so am Deltoïdeus (Halten eines Gewichtes bei horizontal gestrecktem Arm) im Rhythmus von 9,6 pro Sekunde, bei Plantarflexion des Fusses sogar nur 7,7. Es scheint demnach, dass die bisher fast allgemein für den Rhythmus der centralen Innervation angenommene Zahl von 18—20 Impulsen pro Sekunde zu hoch gegriffen ist, und dass sie bei langsamen Bewegungen oder dauernder Zusammenziehung im Allgemeinen auf 8—12 pro Sekunde veranschlagt werden kann. Im Uebrigen muss aber, wie Kries hervorhebt, sowohl der Rhythmus der physiologischen Innervation wie auch der zeitliche Verlauf der einzelnen Impulse innerhalb ziemlich weiter Grenzen wechseln können, denn „wenn die Dauercontractionen, die unser Wille hervorbringt, durch 11—12 Innervationsanstösse pro Sekunde bewirkt werden, und wenn andererseits wir

auch im Stande sind, 11 Einzelbewegungen in der Sekunde auszuführen (Clavierspiel), wobei doch nothwendig dieser Rhythmus in den Innervationsvorgängen auch vorhanden sein muss: so wird schon gefolgert werden können, dass in beiden Fällen trotz der übereinstimmenden Periode die Innervationen doch noch sehr wesentlich verschieden gewesen sein müssen" (v. Kries l. c.).

Wie schon Brücke (28) hervorhob, ist es höchst unwahrscheinlich, dass es willkürliche Muskelbewegungen giebt, welche nur durch einen einzigen, einfachen, vom Gehirn ausgehenden Reizimpuls veranlasst werden. Unter allen Umständen handelt es sich auch bei den kürzesten willkürlichen „Zuckungen" um kurze Tetani. Hiermit steht in Uebereinstimmung, dass nach Baxt (14, p. 26) „eine willkürliche, möglichst einfache Contraction (Anschlag mit einem Finger) ziemlich genau doppelt so lange Zeit dauert, als die gleiche, durch einen einzelnen Inductionsschlag ausgelöste Bewegung". Auch v. Kries bestätigte dies und konnte ausserdem bei graphischer Verzeichnung der Thätigkeit der Beugemuskeln bei schnellster rhythmischer Bewegung des Mittelfingers oder der ganzen Hand (9 pro Sekunde) ganz deutlich kleine, den grösseren Wellen aufgesetzte Oscillationen darstellen, deren Intervall etwa $^1/_{36}$ Sekunde betrug (Fig. 62 *b*).

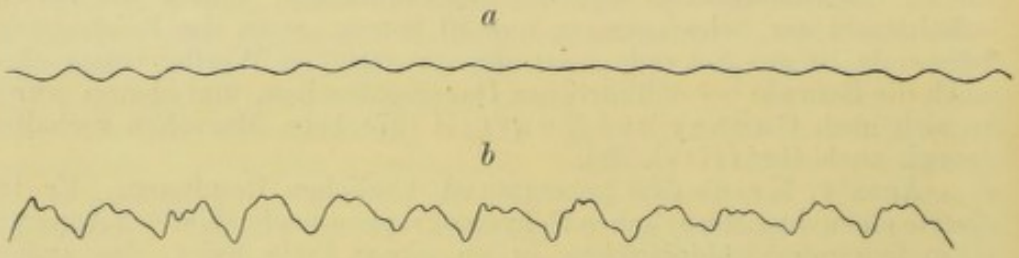



Fig. 62. Oscillationen bei willkürlicher Muskelthätigkeit. *a* bei angestrengter Dauercontraction der Vorderarmmuskeln (Ballen der Hand zur Faust); die Feder an der Volarseite des Unterarmes angelegt. *b* Thätigkeit der Beugemuskulatur bei schnellen rhythmischen Beugebewegungen des Mittelfingers. (Nach v. Kries.)

Wenn hierbei wirklich jede Täuschung durch Eigenschwingungen ausgeschlossen war, so wird man nicht umhin können, mit Kries anzunehmen, dass die Rhythmik der Anschwellungen des Muskels hier wie in anderen Fällen den Rhythmus der ihn treffenden Innervationsanstösse anzeigt. Bei rasch auf einander folgenden kurzen Bewegungen würden wir uns daher die Vorgänge der Innervation so vorzustellen haben, „dass unser Wille über Reizcombinationen verfügt, in welchen die Einzelanstösse sehr schnell folgen, und jedesmal einer an Stärke bedeutend überwiegt". Die oben erwähnte Verbreitung und die Verschiedenheit des physiologischen Verhaltens der flinken und trägen Muskelfasern legt den Gedanken sehr nahe, dass bei langsamen und raschen Bewegungen zugleich auch eine Innervation functionell verschiedener Elemente stattfindet, umsomehr als partielle Innervationen eines und desselben Muskels zweifellos vorkommen. Zu Gunsten einer solchen allerdings noch weiterer Untersuchung bedürftigen Annahme liesse sich vielleicht auch der von v. Kries betonte Umstand geltend machen, dass die höchsten Frequenzen der Innervationsanstösse nicht stattfinden, wenn es sich um die Entwickelung möglichster Kraft,

sondern wenn es sich um eine möglichst grosse Beweglichkeit handelt. „Die stärksten Anstrengungen werden mit niedriger Reizfrequenz (10—12 pro Sekunde) bewirkt."

Wenn schon die zuletzt besprochenen Erfahrungen ganz entschieden gegen die Annahme eines constanten, unveränderlichen „Eigenrhythmus" der nervösen Centralorgane sprechen, so gilt dies nicht minder auch hinsichtlich der Beobachtungen v. Limbeck's über die Zahl der Oscillationen, welche ein Muskel bei künstlicher Reizung des Gehirns oder Rückenmarks mit Inductionsströmen von wechselnder Frequenz erkennen lässt (30). Sowohl beim Warmblüter (Hund, Kaninchen) wie beim Kaltblüter kann man die Zahl der in der Zeiteinheit auf das Centralorgan einwirkenden Reize innerhalb weiter Grenzen variiren, ohne dass die erregten Muskeln aufhören, im gleichen Rhythmus Oscillationen (Längen- oder Dickenschwan-

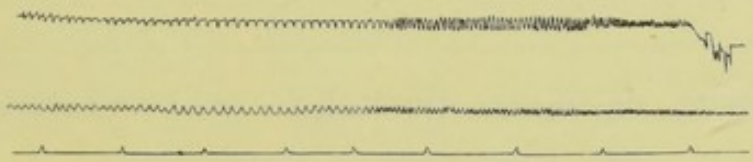


Fig. 63. Tetanuscurve vom Kaninchen bei directer Reizung des Rückenmarkes. Die Reizfrequenz variirt zwischen 10 und 34 p. Sek. (Nach v. Limbeck.)

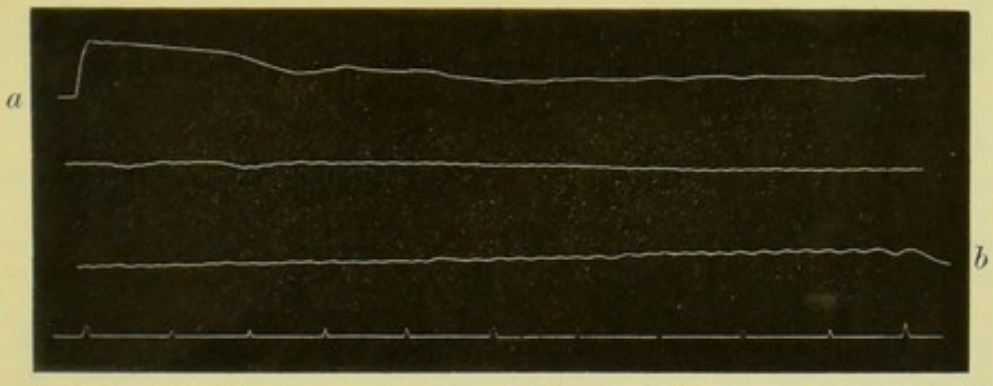



Fig. 64. Muskeloscillationen bei Strychnintetanus (Frosch); *a* Anfang, *b* Ende der Curve. (Nach v. Limbeck.)

kungen) auszuführen. Besonders anschaulich ergiebt sich dies aus der beistehenden Curve (Fig. 63), welche, durch directe Reizung des Rückenmarks eines Kaninchens gewonnen, auf das allerdeutlichste erkennen lässt, wie mit der Zahl der dem Centrum zufliessenden Reize auch die Zahl der Contractionen des Muskels pro Sekunde zunimmt. Durch langsames Anspannen der Feder am Neff'schen Hammer des Inductionsapparates wurde hier die Reizfrequenz zwischen 10 und 34 variirt, wobei die Uebereinstimmung der Zahl der Einzelcontractionen (Oscillationen) des Muskels eine so grosse ist, dass Anfangs sogar die Wirkungen der Schliessungs- und Oeffnungsschläge an der Curve sichtbar sind, wie die kleineren und grösseren Zacken erkennen lassen. Zu demselben Resultate führten auch Versuche, bei welchen reflectorisch eine Dauercontraction der Muskeln erzeugt wurde (centrale Reizung des N. ischiadicus der andern Seite). Bei

Reizfrequenzen, wie sie Kronecker und Stanley Hall (43 pro Sekunde), sowie Horsley und Schäfer verwendet haben, konnte v. Limbeck niemals Oscillationen am Myogramm erkennen; die Curven verliefen vielmehr vollkommen glatt. Dagegen treten sowohl beim Frosch wie beim Kaninchen sehr deutliche, in ihrem Rhythmus jedoch auffallend verschiedene Oscillationen beim Strychninkrampf hervor. Wie (Fig. 64) zeigt, schwankt die Zahl derselben beim Frosch pro Sekunde zwischen 3 und 9, während sie beim Kaninchen (Fig. 65) 10—19 beträgt. Gegen Ende des Anfalles werden di Oscillationen allmählich seltener und bilden oft eigenthümliche Gruppen (Fig. 65).

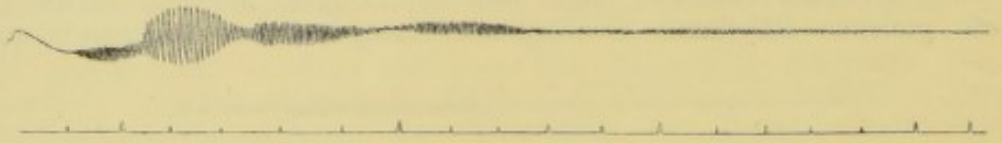


Fig. 65. Strychnintetanus beim Kaninchen. (Nach v. Limbeck.)

## LITERATUR.


1. **Helmholtz**, Monatsber. der Berliner Academie. 1854. p. 328.
2. **v. Kries**, { Berichte d. naturforsch. Ges. zu Freiburg. II. Bd. Heft 2. 1886. / Du Bois Arch. 1888. p. 538.
3. **Kronecker** und **Hall**, Du Bois Arch. 1879. Suppl.
4. **Ch. Richet**, Physiol. des muscles et des nerfs. Paris 1882.
5. **S. v. Basch**, { Sitzungsber. der kais. Acad. der Wiss. math.-phys. Klasse. 79. Abth. III. 1879. / Du Bois Arch. 1880. p. 283.
   **Kronecker**, Du Bois Arch. 1879. p. 379 und 1880. p. 285 f.
   **Ehrmann**, Med. Jahrbücher. Wien 1883. p. 141.
6. **Engelmann**, { Pflügers Arch. 29. 1882. p. 453. / Pflügers Arch. 3.
7. **Chr. Bohr**, Du Bois Arch. 1882. p. 233.
8. **Rollett**, Denkschriften der math.-phys. Klasse der kais. Academie der Wiss. in Wien. LIII. p. 194 ff.
9. **Kohnstamm**, Du Bois Arch. 1893. p. 125.
10. { **v. Frey**, Du Bois Arch. 1887. / **v. Kries**, Du Bois Arch. 1886.
11. **Grützner**, Pflügers Arch. 41. Bd. p. 277.
12. **v. Frey**, Beiträge zur Physiologie. C. Ludwig zu seinem 70. Geburtstage gewidmet von seinen Schülern.
13. **Ranvier**, Arch. de Physiol. norm. et pathol. 1874.
14. **Kronecker** und **Stirling**, Du Bois Arch. 1878. p. 1.
15. **Grützner**, Breslauer med. Zeitschr. 1886. No. 1.
16. **A. Fick**, Pflügers Arch. 41. Bd. p. 176 ff.
17. **Marey**, Traveaux du Laboratoire. 2. 1876.
    **Strömberg** und **Tigerstedt**, Mitth. vom physiol. Laborat. zu Stockholm. V. 1888.
    **Dastre**, Journ. de l'anat. et de la physiol. 1882.
    **Gley**, Arch. de physiol. 1890. p. 439.

18. { **Ranvier**, Leçons de l'anat. gen. 1877—78. p. 63.
{ **H. de Varigny**, Arch. de Physiol. 1886.
19. **Schoenlein**, Du Bois Arch. 1882. p. 369.
20. **Bernstein**, Unters. über den Erregungsvorgang im Nerven- und Muskelsystem. Heidelberg 1871. p. 100 ff.
21. **Grünhagen**, Pflügers Arch. VI. p. 157.
22. **Engelmann**, { Pflügers Arch. IV. p. 3.
{ Pflügers Arch. XVII. p. 85 Anmerk.
23. **Roth**, Pflügers Arch. 42. Bd. 1888.
24. **v. Kries**, Verhandl. der naturforsch. Ges. zu Freiburg. VIII. 2.
25. **Schoenlein**, Du Bois Arch. 1882. (Zur Natur der Anfangszuckung.)
26. **H. Kraft**, Pflügers Arch. 44. Bd. p. 353.
27. **Biedermann**, Sitzungsber. der Wiener Acad. XCI. III. Abth. 1885. p. 29 ff.
28. **E. Brücke**, Sitzungsber. der Wiener Acad. LXXV. 1877.
29. **v. Helmholtz**, Wiss. Abhandl. II. p. 929.
30. **v. Limbeck**, Arch. für Pathol. und exper. Pharmakologie. 25. Bd. p. 171.
31. **Martins**, Du Bois Arch. 1883. p. 571.
32. **Hermann**, Handbuch I. 1. p. 51.
33. **Bernstein**, Pflügers Arch. 11. Bd. p. 191.
34. **Ch. Lovén**, Du Bois Arch. 1881. p. 363.
35. **Wedensky**, { Arch. de Physiol. par Brown-Sequard. 1891.
{ Du Bois Arch. 1883. p. 317.
36. **Horsley** und **Schäfer**, Journ. of Physiol. VII. p. 96.
37. **Canney** und **Tunstall**, Journ. of Physiol. VI.
38. **Griffitsh**, Journ. of Physiol. IX. p. 39.
39. **v. Kries**, Du Bois Arch. 1886. Suppl.

## VIII. Das Leitungsvermögen der Muskeln.

Hinsichtlich des Vermögens, einen örtlich ausgelösten Erregungsvorgang weiter zu leiten, macht sich im allgemeinen ein bemerkenswerther Gegensatz geltend zwischen dem nicht weiter differenzirten, durch fliessende (amöboïde) Bewegung ausgezeichneten Protistenplasma und den aus diesem sich differenzirenden contractilen Fibrillen. Während locale, möglichst begrenzte Reizung dort in der Regel auch nur locale Wirkungen zur Folge hat, die sich im günstigsten Falle nur über die nächste Nachbarschaft ausbreiten, finden wir das Leitungsvermögen fibrillär differenzirter Theile fast immer sehr hoch entwickelt. Ob man es bei den durch eine besondere Art von „Zellenleitung" vermittelten Reizbewegungen gewisser Pflanzen um eine von Zelle zu Zelle fortschreitende Uebertragung der Reizursache (Dehnung, Zerrung) in Folge von Turgorschwankungen, etwa vergleichbar der Uebertragung in Carchesium-Stöcken, deren einzelne Individuen nicht in plasmatischer Verbindung unter einander stehen, oder des Erregungsvorganges selbst (der Plasmaveränderungen) zu thun hat, scheint in den meisten Fällen noch nicht genügend festgestellt zu sein. Letzterenfalls (etwa im Gewebe des reizbaren Wulstes von Mimosa) würde es sich um eine für ungeformtes Plasma auffallend rasche Reizleitung handeln, besonders wenn man berücksichtigt, dass die Bewegungsfähigkeit des in Zellen eingeschlossenen pflanzlichen Plasmas im Ganzen nur wenig entwickelt ist, und mit der der freilebenden Amöben etwa auf gleicher Stufe steht. Stets lässt sich aber zeigen, dass mit der Zunahme der Beweg-

lichkeit und der Empfindlichkeit für äussere Reize auch das Leitungsvermögen wächst, eine Thatsache, die sich bei den Protisten unmittelbar aus einer Vergleichung der trägen Rhizopoden mit den lebhaft beweglichen Flagellaten und Ciliaten ergiebt. In der Mehrzahl der Fälle handelt es sich bei den Infusorien allerdings um Reizung von bezw. Leitung in Bewegungsorganoïden (Wimpern, Geisseln), die als fibrillär differenzirte Theile zu betrachten sind; doch scheint auch das Körperplasma selbst in solchen Fällen vielfach eine sehr rasche Reizübertragung vermitteln zu können.

Es scheint, dass die Beeinflussung der Wimperbewegung bei localer Reizung von Ciliaten hierher gehört. Stösst z. B. Paramecium aurelia beim Vorwärtsschwimmen auf ein Hinderniss, so tritt fast im selben Augenblicke ein Schlag sämmtlicher Körpercilien in der der normalen entgegengesetzten Richtung ein, durch welchen das Thier einen kurzen Stoss nach rückwärts erhält, worauf die ursprüngliche Bewegung wieder beginnt. Eine derartige Beeinflussung der Wimpern ohne gleichzeitige Mitbetheiligung der Myoïde ist auch bei nur mit solchen versehenen Ciliaten bisweilen zu beobachten.

Die Contraction der Myoïde selbst, der einfachsten Muskelelemente, die wir kennen, erfolgt in der Regel so schnell, dass eine Analyse des zeitlichen Verlaufes bei örtlicher Reizung nicht möglich erscheint. „Reizt man z. B. ein Spirostomum, das sich wegen seiner gestreckten Gestalt am besten dazu eignet, nur local an einem Ende, so tritt sofort eine Contraction des ganzen Körpers ein, ohne dass man eine zeitliche Differenz in der Contraction des vorderen und des hinteren Endes bemerken könnte.“ „Daraus geht hervor, dass die Reizleitung innerhalb der Myoïde eine ungemein schnelle ist, ebenso wie ja auch der Reizerfolg ohne wahrnehmbares Latenzstadium selbst bei schwächster Reizung dem Reize unmittelbar folgt, während bei dem nicht weiter differenzirten Rhizopodenplasma zwischen Reiz und sichtbarem Reizerfolg fast immer eine erhebliche und jedenfalls merkliche Zeit der latenten Reizung liegt“ (Verworn).

In beiden Beziehungen verhalten sich die Myoïde ganz so wie die höchstdifferenzirten quergestreiften Muskeln, bei welchen wir aber in der Lage sind, ungeachtet der grossen Schnelligkeit der Erregungsleitung den wellenförmigen Ablauf der Contraction mit aller wünschenswerthen Sicherheit zu messen. Die ersten darauf abzielenden Versuche verdanken wir Aeby (1); derselbe bediente sich der graphischen Methode, um den Verlauf der Contractionswelle an zwei verschiedenen Punkten eines Muskels (Gracilis des Frosches) zu bestimmen. Nehmen wir an, es handle sich um einen parallelfaserigen Muskel, der an dem einen Ende local erregt wird, so wird die Folge davon offenbar zunächst eine Contraction (Verdickung) der gereizten Stelle sein, die sich nun mit grosser Geschwindigkeit von dem Reizorte aus durch die ganze Länge des Muskels hindurch fortpflanzt. Zwei beliebige Punkte in der Continuität des Muskels werden daher immer zu verschiedenen Zeiten nacheinander in Contraction gerathen, und so wird es ermöglicht, mittels zweier Schreibhebel, deren jeder durch die Verdickung eines bestimmten Muskelquerschnitts gehoben wird, die Verdickungscurve dieser beiden Querschnitte an einem geeigneten Myographion aufzuzeichnen (Fig. 70). Aus der Grösse der Verschiebung beider auf derselben Abscissenaxe stehenden Curven

lässt sich leicht die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Contractionswelle berechnen (Fig. 66).

Gleichzeitig mit Aeby kam v. Bezold (1861) (2) zu einem analogen Resultate, aber nach einer ganz verschiedenen Methode. Er

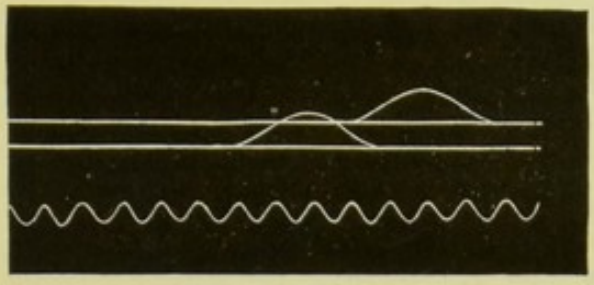


Fig. 66.

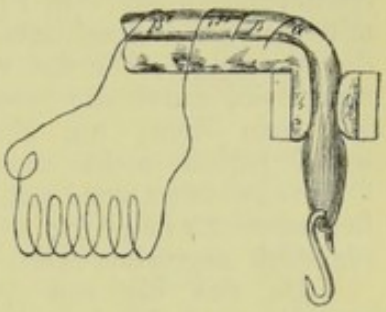


Fig. 67.

Fig. 66. Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Contractionswelle im Muskel. Die Grösse der Verschiebung beider (Verdickungs-) Curven dient als Maass. (Nach Marey.)

Fig. 67. Bestimmung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Muskel nach v. Bezold.

Fig. 68. Bestimmung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Muskel nach Bernstein.

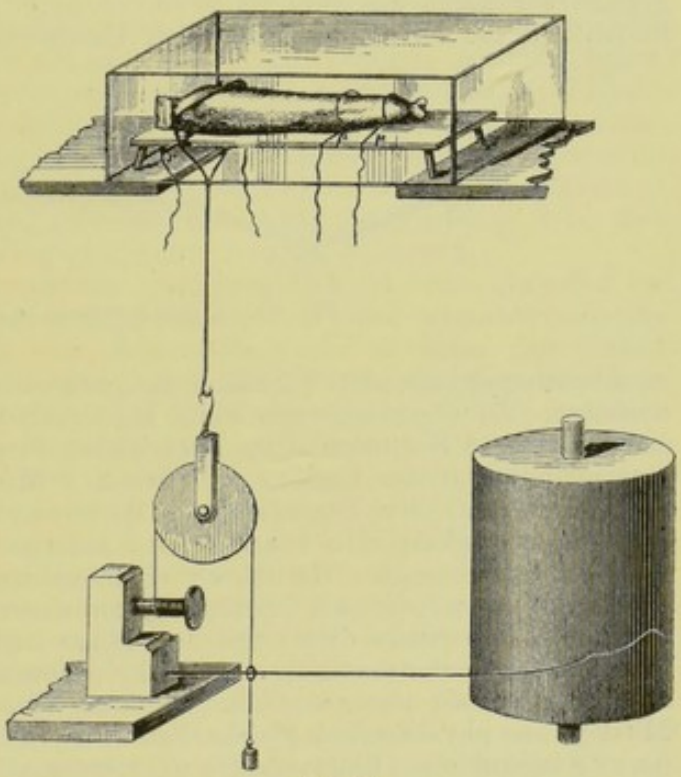


Fig. 68.

liess, indem er einen parallelfaserigen Muskel in der Mitte leicht zwischen Kork klemmte, so dass eine directe Uebertragung der Formänderungen, nicht aber die Fortleitung des Erregungsvorganges gehindert war, nur den untersten Theil (Fig. 67) seine Verkürzung aufschreiben und bestimmte die Zeit zwischen einer Reizung am oberen Ende und dem Beginn der Zuckung des unteren; dieselbe entsprach offenbar der Fortpflanzungsgeschwindigkeit von der gereizten Stelle bis zu dem ersten Querschnitt jenseits der Klemmstelle. Während sich aus den Versuchen von Aeby und v. Bezold die Leitungsgeschwindigkeit in den quergestreiften Muskelfasern des Frosches nur zu etwa einem

Meter pro Sekunde (1,2—1,6 m) berechnet, ergaben spätere Versuche wesentlich höhere Werthe. So fand Bernstein (3), indem er das Latenzstadium der Verdickungscurve in einem bestimmten Querschnitt des Muskels (die Gruppe des Gracilis und Semimembranosus vom Frosche) mass, wenn einmal die Reizung unmittelbar an der zeichnenden Stelle, und hierauf möglichst entfernt davon erfolgte, Werthe von 3,2—4,4 Meter. Die Versuchsanordnung wird durch die beistehende Figur 68 erläutert. Es handelt sich, wie man sieht, um eine Modification von Aeby's Verfahren, wobei jedoch nicht sowohl die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Contractionswelle selbst, sondern vielmehr die der ihr zu Grunde liegenden Erregung gemessen wird, deren Werth als mit jener identisch angesehen werden.

Da sich die von Aeby und Bernstein benutzten Muskeln Gracilis und Semimembranosus durch je eine sehnige Inscription von allerdings sehr schrägem Verlauf auszeichnen, so dass jeder Muskel sozusagen aus zwei völlig von einander getrennten Theilstücken besteht, deren Erregung unter allen Umständen isolirt bleibt, schien

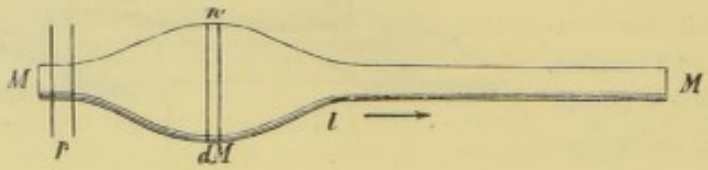



Fig. 69. (Nach Bernstein.)

es wünschenswerth, die Versuche an geeigneteren Präparaten zu wiederholen. Dies geschah von Seite Hermann's (4), der beide zusammengelegte Sartorien eines curarisirten Frosches benutzte und die Geschwindigkeit der Leitung zu etwa 2,7 Meter bestimmte.

Auf Grund der Versuche von Bernstein lässt sich nun auch ohne Schwierigkeit die Dauer und Länge einer ganzen Contractionswelle bestimmen. Hätten wir einen genügend langen Muskel zur Verfügung, so würden wir bei Reizung am einen Ende das Fortschreiten der Contractionswelle direct mit dem Auge verfolgen können. Dies ist bei der Kürze der benutzbaren Muskelpräparate nicht möglich; wohl aber erhalten wir unter der Voraussetzung einer Zusammensetzung des Muskels aus physiologisch gleichartigen Fasern in der Verdickungscurve irgend eines Querschnitts ein annähernd richtiges Bild von dem Verlauf und der Dauer der Contractionswelle, oder richtiger von dem wechselnden Zustande des betreffenden Muskelelementes, während die Contractionswelle über dasselbe hinwegläuft. Die Dauer der gezeichneten Curve ist darum gleichzeitig die Schwingungsdauer der Contractionswelle. Da die Geschwindigkeit dieser Welle bekannt ist, so lässt sich auch ihre Länge berechnen. Wenn die Welle ($w$) (Fig. 69) sich in der gezeichneten Lage befindet, so ist sie an der Reizstelle $p$ eben abgelaufen; während ihrer Dauer in $p$ hat sie sich aber bis ($l$) fortgepflanzt. Nennen wir nun ihre Dauer ($D$) ihre Länge ($L$) und die Fortpflanzungsgeschwindigkeit ($G$), so hat man $L = G\,D$. Nach Bernstein's Versuchen erhält man für ($L$) Werthe zwischen 198 und 380 mm.

An contractilen Substanzen, bei welchen das Reizleitungsvermögen wenig entwickelt ist, wie beispielsweise den Rhizopoden (Difflugia), lässt sich bei localer Reizung unmittelbar erkennen, dass die dadurch hervorgerufenen Veränderungen in der nächsten Umgebung der Reizstelle am stärksten ausgeprägt sind und um so schwächer werden, je weiter sie sich überhaupt durch Leitung ausbreiten (Verworn 5). Bei leiser Berührung eines Pseudopodiums von Difflugia mit der Spitze einer Nadel bleiben die Reizerscheinungen (Runzelung und Auspressen einer Aussenmasse) stets local beschränkt. Ist der Reiz stärker, „so erstrecken sich die Erscheinungen schon über das ganze Pseudopodium und treten nach erfolgter Reizung bedeutend schneller und heftiger auf, so dass das betreffende Pseudopodium zum grossen Theil, eventuell ganz eingezogen wird; weiter entfernte Pseudopodien bleiben jedoch auch in diesem Falle noch von dem Retractionsprocess verschont oder retrahiren sich nur ein kurzes Stück und ganz allmählich." Bei sehr starker Reizung kann sich endlich der Contractionsprocess auf alle Pseudopodien erstrecken, so dass schliesslich die ganze Pseudopodienmasse eingezogen wird. „Das gereizte Pseudopodium wird dabei am schnellsten, fast plötzlich, zurückgezogen, während die anderen, je weiter sie abstehen, um so langsamer folgen."

Es ergiebt sich daher, dass stärkere Reize nicht nur einen schnelleren Reizerfolg haben, als schwächere, sondern dass dieselben auch auf weitere Strecken hin fortgepflanzt werden, als schwächere, so dass also der Erfolg mit der Entfernung von der gereizten Stelle abnimmt.

Obschon es von vornherein wahrscheinlich ist, dass dasselbe für die Leitung jedweden Erregungsvorganges in jeder lebenden Substanz gilt, so begegnet doch der directe Nachweis in allen den Fällen grossen Schwierigkeiten, wo die Erregbarkeit und das Leitungsvermögen erheblichere Grade erreichen, da die Unterschiede bei der geringen Länge der verfügbaren Strecken voraussichtlich verschwindend klein sein werden. Dem ungeachtet ist es Bernstein gelungen, nachzuweisen, dass die Contractionswelle im quergestreiften Froschmuskel bei ihrem Ablauf eine merkliche Schwächung (ein „Decrement") erleidet, worauf es beruht, dass die Verdickungscurve einer direct gereizten Muskelstelle stets höher ausfällt, als wenn man eine entfernte Stelle mit derselben Stromstärke reizt. Es muss hierbei allerdings berücksichtigt werden, dass es sich um Versuche an ausgeschnittenen, also nicht mehr normal ernährten Muskeln handelt, so dass, wie Du Bois-Reymond hervorhob, das beobachtete Decrement ganz wohl eine Absterberscheinung sein könnte. In der That zeigen gewisse, später zu erörternde galvanische Erscheinungen an ganz unversehrten Muskeln, dass hier eine Abnahme der der Contraction vorauseilenden Erregungswelle nicht merklich ist.

Mit Rücksicht auf die ausserordentlich bedeutenden Unterschiede in der Geschwindigkeit des Zuckungsablaufes der quergestreiften Muskeln verschiedener Thiere und selbst verschiedener Muskeln einer und derselben Thierspecies kann es nicht überraschen, ähnlichen Verschiedenheiten auch hinsichtlich des Leitungsvermögens zu begegnen, denn die Muskelzuckung ist ja im Allgemeinen nur der Ausdruck der von der Reizstelle aus sich über den ganzen Muskel ausbreitenden Contraction. Demgemäss finden wir die Fortpflanzgeschwin-

digkeit der Erregung bezw. Contraction in denselben Fällen und in demselben Sinne verschieden wie den Zuckungsverlauf, so dass man sagen kann, je schneller dieser letztere, desto grösser ist jene und umgekehrt. Nach Messungen von Hermann und Aeby beträgt sie bei Schildkrötenmuskeln im Mittel 0,5—1,8 Meter; da es sich hierbei um den schnell beweglichen Halsretractor handelte, so dürften andere Muskeln desselben Thieres noch geringere Werthe liefern. Bernstein und Steiner (6) haben, wie zu erwarten war, an Warmblütermuskeln (Sternomastoïdeus des Hundes) die Leitungsgeschwindigkeit erheblich grösser als bei Kaltblütern gefunden (3—6 Meter), und aus gewissen, später zu besprechenden Versuchen von Hermann ergeben sich an den Muskeln des lebenden Menschen Werthe, welche zwischen 10 und 13 Meter pro Sekunde schwanken! Rollett (7) verdanken wir Versuche über die

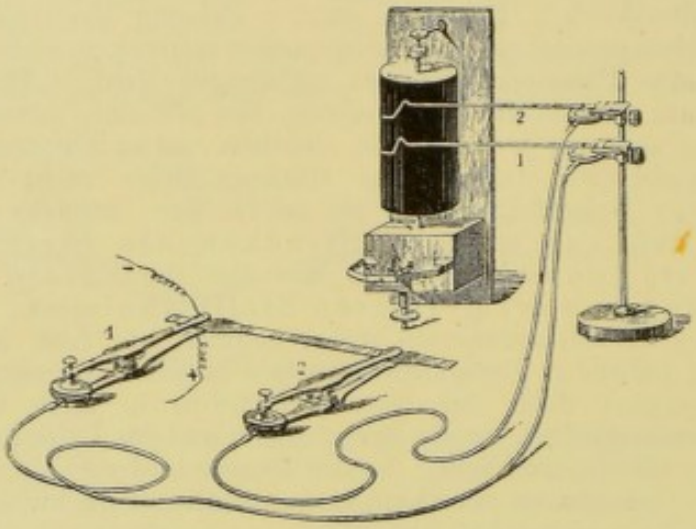



Fig. 70. Bestimmung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Muskelerregung mittels der Pince myographique. (Nach Marey.)

Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Contraction an den hinsichtlich der zeitlichen Verhältnisse des Zuckungsverlaufes bekanntlich sehr verschiedenen rothen und weissen Muskeln des Kaninchens. Er benutzte den weissen Musculus semimembranosus und den rothen Cruralis, indem er nach Freilegung derselben eine 30—40 mm lange Strecke zwischen die Pincetten einer Marey'schen Pince myographique nahm (Fig. 70). Dieselben wurden mit je einer Marey'schen Registrirtrommel verbunden, mittels welcher die Verdickungscurven auf einem rotirenden Cylinder aufgeschrieben wurden, auf welchem gleichzeitig auch eine 100 Schwingungen pro Sekunde ergebende Stimmgabel schrieb. Als Reiz wirkte ein Oeffnungs-Inductionsschlag. Die Versuchsthiere waren mit Curare vergiftet. Stets zeigte sich auch hier die der direct gereizten Stelle entsprechende Verdickungscurve höher und weniger gedehnt als die fortgeleitete Welle, und man ist daher für die Beurtheilung der zeitlichen Verschiebung der Curven allein auf die Abstände des Beginnes der Curven angewiesen. Der abweichende physiologische Charakter der weissen (flinken) und der rothen (trägen) Muskeln zeigt sich auch hier in Bezug auf die Dauer der Verdickung, welche an der direct

gereizten Stelle des Cruralis immer grösser ist als am Semimembranosus. Die Sekundengeschwindigkeit der Fortpflanzung betrug bei dem letzteren Muskel 5417—11 364 mm, bei dem ersteren 3000—3400 mm. Man sieht, dass die für die rothen (trägen) Kaninchenmuskeln gefundenen Werthe mit den von Bernstein und Steiner für den Kopfnicker des Hundes gefundenen Fortpflanzungsgeschwindigkeiten (3500 mm pro Sekunde) gut übereinstimmen. Wenn schon eine derartige vergleichende Untersuchung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung in den quergestreiften Muskeln verschiedener Thiere eine vollgültige Bestätigung des Satzes bildet, dass die Geschwindigkeit, mit welcher der Verkürzungsvorgang an jeder Stelle sich abspielt, mit der Leitungsgeschwindigkeit im innigsten Zusammenhang steht, so ergiebt sich dies ebenso klar aus dem Umstande, dass auch an einem und demselben Muskelpräparate alle jene Momente, durch welche erfahrungsgemäss die Zuckungsdauer im Plus- oder Minus-Sinne verändert wird, in Gleichem auch die Leitungsgeschwindigkeit beeinflussen, wie insbesondere Ermüdung (Absterben) und Temperaturschwankungen.

Wie die Zuckungsdauer und überhaupt die Erregbarkeit quergestreifter Warmblütermuskeln in Folge irgendwelcher Schädigungen sehr viel rascher abnimmt, als bei Kaltblütern, so gilt dasselbe, nur in noch wesentlich höherem Maasse, von dem Leitungsvermögen, welches stets zuerst leidet und zu einer Zeit, wo die locale Erregbarkeit noch deutlich nachweisbar ist, bereits erloschen erscheint. Das nähere Studium dieser Absterbeerscheinungen an Warmblütermuskeln ist in vieler Beziehung von grossem Interesse. Da die Leitungsgeschwindigkeit fortdauernd und nachweislich rascher als die Erregung abnimmt, so scheint hier ein einfaches Mittel gegeben zu sein, die Thatsache des wellenförmigen Ablaufes der Contraction ohne alle weiteren Hülfsmittel mit dem blossen Auge zu verfolgen. Wie zuerst Schiff (8) beschrieb, sieht man kurze Zeit nach dem Tode eines Warmblüters bei localer mechanischer Reizung eines blossgelegten Muskels unmittelbar an der gereizten Stelle einen Wulst sich erheben, der bestehen bleibt, während fast im selben Augenblicke zwei Contractionswellen nach beiden Seiten bis ans Ende des Muskels ablaufen. „Während die Contraction weiter geht, erschlaffen die dem nunmehr erhobenen Wulst näher gelegenen Theile. Ist die Contractionswelle am Ende des Muskels angelangt, so geht sie wieder von hier aus rückwärts zu ihrem Ausgangspunkte hin. Während dessen ist aber von der Reizungsstelle eine neue Welle nach beiden Seiten ausgegangen, die der rückläufigen begegnet und sich mit ihr kreuzt, und so wiederholt sich dasselbe Spiel mehrere Male, indem die Wellen nach der Kreuzung ungestört weiter laufen, bis sie endlich schwächer werden und aufhören." Schreitet das Absterben weiter fort, und nimmt in Folge dessen das Leitungsvermögen immer mehr ab, so bleibt schliesslich das geschilderte Wellenspiel aus, während sich nach wie vor eine wulstförmige Dauercontraction an der Stelle des Reizes erhebt, die Schiff seiner Zeit als den eigentlichen Ausdruck der muscularen Erregbarkeit ansah und daher als „idiomusculäre" Contraction der „neuromusculären" Zuckung gegenüberstellte. Am deutlichsten tritt diese locale Wulstbildung bei mechanischer Reizung (durch Schlag oder Streichen mit einer stumpfen Kante) an absterbenden Muskeln eines todten Thieres hervor, welche bei elek-

trischer Reizung nicht mehr zucken. „Die Erhebung geschieht langsam und zwar um so langsamer, je mehr der Muskel schon erschöpft ist und je längere Zeit seit dem Tode des Thieres verstrichen ist.“ Hat der Wulst sein Maximum erreicht, so verharrt er auf demselben längere oder kürzere Zeit, manchmal mehrere Minuten, um dann verhältnissmässig langsam wieder abzunehmen. Man kann auf diese Weise, besonders wenn die Striche quer zur Faserrichtung laufen, an der Oberfläche eines hierzu geeigneten Muskels mit einem harten Gegenstand geradezu schreiben und zeichnen.

An frischen Froschmuskeln gelingt es nur selten, deutliche idiomusculäre Wülste zu erzeugen. Besser geeignet erweisen sich nach Hermann (9) Sartorien halbeingetrockneter Schenkel. „Spannt man einen solchen Muskel auf Kork aus, so bewirkt in einem gewissen Stadium jede Berührung mit einer Nadel, namentlich sanftes queres Aufdrücken derselben, einen localen Wulst, welcher einige Zeit stehen bleibt. Noch besser lässt sich dasselbe Verhalten an abgekühlten Froschmuskeln beobachten, bei welchen sowohl mechanische wie elektrische Reizung eine am Reizorte längere Zeit anhaltende Contraction bewirkt. Auch das contractile (quergestreifte Muskelfasern enthaltende) Gaumenorgan gewisser Fische (Cyprinoiden, Schleie) zeigt sehr schön die idiomusculäre Contraction.

Die angeführten Beobachtungen von Schiff, denen ähnliche von Bennett Dowler aus älterer Zeit (Hermann's Handb. I. 1. p. 45, Anmerkung) an den Muskeln eben verstorbener Menschen an die Seite zu stellen sind, erfuhren in der Folge mehrfache Bestätigung und werthvolle Ergänzungen, die freilich die ursprüngliche Deutung Schiff's, der sich später auch Kühne anschloss, wonach es sich lediglich um eine Folgewirkung der verminderten Erregbarkeit des Muskels handeln sollte, mindestens zweifelhaft erscheinen liessen. Es gehören hierher vor Allem Beobachtungen über das Auftreten des „idiomusculären“ Wulstes, sowie der von ihm ausgehenden, langsam fortschreitenden Contractionswellen an den Muskeln lebender Menschen. Nachdem bereits E. H. Weber, Ed. Weber und Funke idiomusculäre Wülste von ganz gleicher Beschaffenheit wie an den Muskeln von Enthaupteten auch an sich selbst durch Aufschlagen mit einer stumpfen Kante auf den Biceps oder Gastrocnemius hervorzurufen vermochten, eine Art der Erzeugung dieses Phänomens am Menschen, auf welche später Kühne als auf eine „unter Turnern all- und altbekannte“ hinwies, verfolgte besonders L. Auerbach die hierher gehörigen Erscheinungen eingehender und theilte seine Beobachtungen in einer Abhandlung „Ueber topische Muskelreizung“ mit, welche sich in den Jahresberichten der schlesischen Gesellschaft vom Jahre 1861 (naturwiss.-med. Abtheilg., Heft 3) findet. Er bewirkte die örtliche Reizung durch Aufschlagen mit dem Percussionshammer und berichtet, dass am Menschen sehr allgemein, und zwar an sehr vielen Muskeln des Körpers, bei dieser Reizmethode ein annähernd kegelförmiger Hügel an der percutirten Stelle entsteht, der meist 3—5 Sekunden ziemlich unverändert bestehen bleibt und dann an derselben Stelle langsam wieder einsinkt. Geringe scheinbare Ortsveränderungen jenes Hügels bezieht er auf eine durch den mechanischen Reiz bedingte Gesammtverkürzung der getroffenen Muskelbündel. Bei manchen, aber „seltenen“ Individuen (Auerbach führt vier derartige Fälle an) trete

hierzu noch eine wellenartige Erscheinung, welche er jedoch nur am Pectoralis major und an der inneren Hälfte des Biceps bei starkem Aufklopfen auf eine Stelle, unter welcher ein Knochen liegt, erzielen konnte. Diese wellenartige Erscheinung bestehe in niedrigeren Erhebungen, die zu beiden Seiten des idiomusculären Wulstes auftauchen und, einer Welle auf ruhigem Wasserspiegel gleichend, allmählich sich verflachend, mit sehr mässiger Geschwindigkeit nach den beiden Muskelenden hin sich bewegen. Eine rückläufige Bewegung dieser Wellen sah er am Menschen nie. Sehr wohl ausgeprägt fand er letztere hingegen bei dem Kaninchen, bei dem er das von Schiff beschriebene Wellenspiel an den meisten Muskeln durch leichte mechanische Reizung, als Auftippen oder queres Streichen mit einem stumpfen Körper, hervorrufen konnte. Besonders geeignet hierfür erweisen sich nach A. Pick (11) der gegen den Bauch zu gelegene Abschnitt des Pectoralis major und namentlich der Sternomastoïdeus. Bestreicht man diesen Muskel mit einem Scalpellstiel etwas kräftiger quer zur Faserrichtung, so tritt nach Ablauf einer kurzdauernden Zuckung der betroffenen Muskelbündel an der erregten Stelle ein lineärer Wulst auf, während nach beiden Richtungen von der Reizstelle, zuweilen aber auch nur in einer Richtung, eine flache, langsam sich fortbewegende Welle gegen die Insertionsenden des Muskels fortschreitet. Stets erlischt nach dem Tode die wellenförmige Contraction früher als der idiomusculäre Wulst, der noch mehrere Stunden später hervorgerufen werden kann. Bisweilen scheint sich der idiomusculäre Wulst gewissermaassen zu spalten, indem an der Stelle des Reizes eine Vertiefung sich bildet, während beiderseits davon je eine Welle entsteht, die nach beiden Enden der Muskeln sich fortbewegt und eventuell reflectirt werden kann. Auch am lebenden Menschen ist Aehnliches von Baierlacher (12) beobachtet worden.

Aus diesen Erfahrungen, sowie aus Beobachtungen von Erb (13) an sehr erregbaren Reconvalescenten nach schweren Krankheiten, wie z. B. Phthysikern u. A., bei denen ein Schlag auf gewisse Skeletmuskeln einen umschriebenen Wulst bewirkt, von welchem nach beiden Seiten hin kleine Contractionswellen bis zu den beiden Enden der Muskelfasern verlaufen, schien sich zu ergeben, dass diese Erscheinungen nicht sowohl durch eine herabgesetzte Erregbarkeit der Muskeln bedingt sind, sondern dass es sich vielmehr um normale Reizwirkungen handelt, die Auerbach geradezu als Ausdruck der höchsten Erregbarkeit betrachtet.

Analoge Beobachtungen an Kranken (meist abgemagerten, schlecht genährten Individuen) verdanken wir Chwostek (14) und Pick (l. c.), aus denen hervorgeht, dass sich beim Menschen der idiomusculäre Wulst regelmässig, wenn auch nicht an allen Muskeln und durch jeden mechanischen Reiz hervorrufen lässt. Als besonders geeignet erwiesen sich der Biceps brachii und die Flexorengruppe des Vorderarmes hierfür. Dass eine feste Unterlage der gereizten Muskeln für die Erzielung eines Reizeffectes vortheilhaft ist, erscheint leicht begreiflich und lässt sich am Thier bei gleichartiger Reizung geeigneter Muskeln vor und nach dem Anbringen einer festen Unterlage constatiren. Vielleicht beruht der Umstand, dass die Wulstbildung namentlich an den Muskeln der unteren Extremitäten nur an sehr abgemagerten Personen, viel seltener dagegen an wohlgenährten, gesunden Individuen beobachtet wird, weniger auf einem bestimmten Erregbarkeits-

zustand der Muskulatur, als vielmehr darauf, dass derartige Muskeln dem einwirkenden mechanischen Reize zugänglicher sind. Unter allen Umständen verdient es aber besondere Berücksichtigung, dass, wenn nebst dem idiomusculären Wulste auch wellenförmige Contractionen auftraten, der Muskel noch zuckungsfähig war, so dass also dieselben Fasern sowohl schnell wie langsam sich fortpflanzende Contractionswellen zu leiten vermochten. Dasselbe lässt sich, wie Kühne zeigte (l. c. p. 618), auch an ganz frischen Froschmuskeln zeigen, ja es tritt das Phänomen hier sogar noch regelmässiger ein als bei den Muskeln des Warmblüters. Hängt man den Sartorius an dem einen Ende auf und legt an dem andern Ende mit der Scheere einen Querschnitt so an, dass man zugleich den Muskel etwas spannt, „damit das Wellenspiel nicht in den ruckweisen Zuckungen untergehe", so sieht man „namentlich bei durchfallendem Lichte, worin der Muskel in den schönsten Farben spielt, die zarten Wellen scheinbar in der durchsichtigen Masse aufsteigen und wieder herabwallen, wodurch zugleich das Farbenspiel des schillernden Muskels in den lebhaftesten Wechsel geräth".

Auch Hermann (9, p. 604) machte analoge Beobachtungen an frisch präparirten und auf einer Korkplatte befestigten Sartorien, welche an irgend einer Stelle mechanisch durch Einstechen einer Nadel oder Aufdrücken eines feinen hölzernen Meisselchens gereizt wurden. „Man sieht dann häufig von dieser Stelle aus ein zartes Wogen oder Rieseln über die Fasern ablaufen", welches sich von der gereizten Stelle aus nach beiden Richtungen erstreckt und meist die Reizung etwas überdauert. Es kann natürlich nicht davon die Rede sein, in diesen Fällen das Phänomen aus einer verminderten Erregbarkeit des Muskels herzuleiten. Aus Versuchen, welche Milrad (15) an Muskeln anstellte, deren Erregbarkeit durch verschiedene chemische Substanzen (Veratrin, Chloroform, $Na_2CO_3$, Coffeïn) entweder herabgesetzt oder gesteigert wurde, scheint sich zu ergeben, dass zwar das Auftreten des idiomusculären Wulstes durch eine Herabsetzung der Erregbarkeit begünstigt, durch eine Erhöhung derselben beeinträchtigt wird, wenngleich die Differenz zwischen dem normalen und dem vergifteten, bezw. ermüdeten Muskel meist nur eine kleine und oft die Fehlergrenze der Bestimmung nicht überschreitende ist, dass jedoch die langsam fortschreitenden, wellenförmigen Contractionen stets nur bei normaler oder gesteigerter Erregbarkeit beobachtet werden. So erwähnen auch Schiff wie Auerbach, dass das Wellenspiel bei Bestreichen mit einer stumpfen Nadel nur an den Muskeln frisch gefangener Frösche hervortritt, und Milrad bemerkt, dass es fast immer gelingt, diese Contractionsform zu erzeugen, wenn man die Erregbarkeit künstlich steigert, oder zu beseitigen, wenn man jene herabsetzt. Da sowohl der idiomusculäre Wulst wie das Wellenspiel auch an curarisirten Thieren beobachtet werden, so kann es sich natürlich nur um eine Folgewirkung der directen Muskelreizung handeln, obschon von mancher Seite (freilich auf Grund gänzlich unzureichender Versuche 16) die Ansicht vertreten wurde, dass die motorischen Nervenendigungen bei den in Rede stehenden Muskelphänomenen betheiligt seien.

Obschon zweifelsohne mechanische Reize zur Erzeugung des idiomusculären Wulstes am besten geeignet sind, so ist doch die Anwendung anderer Reizqualitäten keineswegs ausgeschlossen. So fand schon Auerbach (l. c. p. 322), dass bei localer Einwirkung „schwä-

cherer" faradischer Ströme hügelige Erhebungen an beiden Polen, bei stärkeren Strömen dagegen ein markirter Wulst über der ganzen intrapolaren Strecke entsteht, Thatsachen, welche später auch Milrad (l. c. p. 266) bestätigte. Als idiomusculären Wulst wird man ferner auch die später genauer zu schildernde Schliessungsdauercontraction bezeichnen müssen, welche man an der Kathode bei Anwendung eines constanten Stromes von hinreichender Stärke sowohl an quergestreiften wie glatten Muskeln auftreten sieht, und ebenso scheint das unter gleichen Verhältnissen zu beobachtende, von der Anode ausgehende Wogen der quergestreiften Muskeln (galvanisches Wogen, Hermann) dem Wellenspiel bei mechanischer Reizung direct vergleichbar.

Eine ganz besondere Bedeutung für die Aufklärung der Beziehungen der Contractionswellen zu den bei den verschiedenen Formen der Muskelcontraction auftretenden Erscheinungen dürfte, wie Rollett (7, p. 201 ff.) richtig hervorhob, den Muskeln der Insecten zukommen, an denen zuerst Bowman Beobachtungen machte, welche sich den vorstehend geschilderten direct anschliessen. Es handelt sich dabei um wellenförmige Contractionen an einzelnen lebenden oder überlebenden Muskelfasern, welche sich direct mit dem Mikroskope beobachten und deshalb (sowie wegen der grossen Langsamkeit ihres Ablaufs) Details erkennen lassen, welche an einem aus zahlreichen und sicher in verschiedenen physiologischen Zuständen befindlichen Fasern bestehenden Gesammtmuskel stets verborgen bleiben müssen. Dazu kommt noch, dass es gelingt, solche kurze Contractionen durch Behandlung mit geeigneten Härtungsmitteln während ihres Ablaufes zu fixiren, so dass es möglich wird, die feinsten Details der den Contractionsvorgang begleitenden Veränderungen der Muskelfasern zu erkennen Schon während des Lebens lassen sich an manchen Insecten zweierlei Bewegungsvorgänge an den quergestreiften Muskeln beobachten, solche, welche, der Zuckung der Wirbelthiermuskeln entsprechend, in raschen, blitzähnlichen Zusammenziehungen eines Muskelbündels in seiner Totalität bestehen und andererseits langsam über die Faser ablaufende Knoten oder kurze Wellen, die oft periodisch oder rhythmisch ohne sicher nachweisbaren äusseren Reiz entstehen. Es ist auch hier wieder wichtig, hervorzuheben, dass, wie schon Wagener (17) nach Beobachtungen an der Larve von Corethra hervorhebt, die Fasern, an welchen jenes Wellenspiel hervortritt, noch ganz wohl im Stande waren, totale Contractionen (Zuckungen) auszuführen. Er sah wiederholt beide Formen von Bewegungen an derselben Faser mit einander abwechseln, wobei jedoch zu bemerken ist, dass das Wellenspiel allerdings bei ganz lebenskräftigen Thieren nicht vorzukommen scheint. Auch Laulanié (18), welcher Corethra-Larven in den verschiedensten Stadien des Absterbens untersuchte, unterscheidet scharf die Muskelbewegungen des lebenskräftigen Thieres von den Bewegungen, welche an den überlebenden Muskeln des absterbenden Thieres eintreten. Die ersteren (secousses, contractions totales et simultanées) sieht er als den Ausdruck der normalen Muskelthätigkeit an; die letzteren („ondes musculaires") als den Ausdruck der eigenen Thätigkeit überlebender Muskeln. Beide Erscheinungen sind in der Folge von Rollett (19) einer genaueren Analyse unterworfen worden. Er beschreibt das Wellenspiel an den Muskeln absterbender Corethra-Larven mit fol-

genden Worten: „Die Anfangs nur in geringer Zahl an einzelnen Muskelfasern auftauchenden, unter dem Mikroskope sichtbaren Wellen treten allmählich an immer zahlreicheren Fasern der Muskeln des Thieres zu Tage und wiederholen sich dann an derselben Faser in immer kürzeren Perioden, so dass sich ein lebhaftes Wellenspiel einstellt, welches erst nach geraumer Zeit, so wie es gekommen, auch wieder vergeht. Die Wellen an den einzelnen Fasern wiederholen sich nur mehr in längeren Perioden, die Zahl der Fasern, an welchen Wellen ablaufen, verringert sich immer mehr, und nach einiger Zeit sind nur noch wenige Fasern vorhanden, an welchen nur noch in langen Perioden auf einander folgende Wellen ablaufen, bis endlich nur an einzelnen Fasern in sehr langen Perioden noch Wellen auftreten."

Da, wie auch Rollett bestätigt, die ersten langsam ablaufenden Wellen schon an Fasern auftreten, welche noch totaler Contractionen (Zuckungen) fähig sind, so kann nicht bezweifelt werden, dass auch die kurzen Wellen nur „als durch die Besonderheit der Reizung bedingte, eigenthümlich ablaufende Bewegungsvorgänge normal beschaffener Muskelsubstanz" anzusehen sind. Die grösste Uebereinstimmung zeigen die eben beschriebenen Wellen an den Muskeln absterbender Corethra-Larven mit den seit Bowman (20) oft untersuchten Bewegungen frisch ausgeschnittener Insectenmuskeln. Rollett untersuchte diese letzteren an langen, schmalen Streifen von Muskeln einer grossen Zahl von Käfern, an denen sich das Wellenspiel oft stundenlang beobachten lässt. Gewöhnlich ist dasselbe, wenn man die Muskelstückchen recht rasch unter das Mikroskop bringt, gleich beim ersten Anblick so lebhaft entwickelt, als es überhaupt werden kann. Auch hier treten die Wellen als kurze, steil ansteigende und abfallende und langsam dahinrollende Knoten der Fasern auf und ihre Länge liegt auch hier in engen Grenzen, etwa 12—24 Querstreifen umfassend. Eine solche Begrenzung bleibt auch erhalten, wenn das Wellenspiel wieder weniger lebhaft wird, was auch hier dadurch geschieht, dass die Wellen an immer weniger Fasern in immer längeren Perioden und endlich nur an einzelnen Fasern in sehr langen Perioden auftreten. Wenn man ganz frisch ausgeschnittene Käfermuskeln rasch zwischen Objectträger und Deckgläschen unter das Mikroskop bringt und ein lebhaftes Wellenspiel daran ablaufen sieht, so bleibt man, wie Rollett bemerkt, häufig ganz im Unklaren über den Ausgangspunkt der Wellen. Dieselben laufen über die Fasern hin, und man sieht sie nur immer aus derselben Richtung her ankommen und in derselben Richtung hin fortlaufen. Das ist aber nicht immer der Fall. Man ist gelegentlich auch im Stande, an einzelnen Fasern bestimmte Ausgangspunkte der fortschreitenden Wellen aufzufinden, die inmitten einer Faser liegen. Diese Erscheinung wurde von Bowman und später von Aeby, welcher die durchsichtigen Beine gewisser kleiner Spinnenarten für die Beobachtungen benutzte, schon beschrieben. An der betreffenden Stelle bildet sich ein Wulst, der, wie Aeby treffend angiebt, auf dem Höhenpunkt seiner Bildung einen Augenblick stehen zu bleiben scheint, dann sich plötzlich in der Weise theilt, dass die ausgebuchtetste Stelle in die frühere Gleichgewichtslage rasch zurücksinkt, die beiden Wulsthälften aber auseinandertreten und in entgegengesetzter Richtung gegen beide Faserenden hingleiten; hat man eine solche Stelle einmal aufgefunden, dann überzeugt man sich leicht, dass

sie durch geraume Zeit einen stehenden Ausgangspunkt immer neuer periodisch auf einander folgender Wellen bildet. Nach Rollett hat es den Anschein, als ob in vielen Fällen die kurzen Contractionswellen ihren Ausgangspunkt an oder zunächst einem Querschnitt nehmen, was vielleicht auf die Bedeutung des Muskelstromes oder der das Absterben begleitenden chemischen Veränderungen der Muskelsubstanz als auslösender Reiz schliessen lässt. In einzelnen Fällen lässt sich mit aller Sicherheit ein Doyer'scher Hügel als Ausgangspunkt einer Contractionswelle erweisen, und es scheint, dass dies sogar für alle in der Continuität einer Faser entstehenden Wellen gilt.

Rollett versuchte die Fortpflanzungsgeschwindigkeit dieser Wellen an hinreichend langen, aus den Schenkelstreckern und Beugern des hintersten Beinpaares grösserer Käfer herausgeschnittenen Muskelstreifen nach derselben Methode zu bestimmen, welche E. H. Weber zur Messung der Geschwindigkeit des Capillarkreislaufes benutzte, indem die Zahl der Metronomschläge bestimmt wurde, welche zwischen die Coincidenz des Maximums eines Knotens mit einem bestimmten Theilstrich am Anfang und Ende eines Ocularmikrometers fielen. Es ergaben sich hierbei Werthe von 0,08—0,67 mm (im Mittel 0.169 mm); die Länge der Wellen schwankte zwischen 0,08 und 0,115 mm. Es handelt sich also, wie man sieht, um wahre „Miniaturwellen", welche sich mit äusserst geringer Geschwindigkeit fortpflanzen, gegen welche selbst jene der langsamsten Contractionswellen an quergestreiften Wirbelthiermuskeln, die nach Auerbach zwischen 314—471 mm pro Sekunde schwankt, noch sehr erheblich ist. Leider ist es bisher nicht möglich gewesen, die Leitungsgeschwindigkeit der einer raschen Zuckung zu Grunde liegenden Erregung an Insectenmuskeln zu messen. Sicher wird dieselbe aber bei der kurzen Zuckungsdauer (0,112—0,527 Sekunden, Rollett) eine sehr beträchtliche sein, wenngleich nach Rollett als wahrscheinlich anzunehmen ist, dass bei den Insectenmuskeln auch die längsten (am raschesten sich fortpflanzenden) Wellen weit hinter jenen der Muskeln der Vertebraten zurückbleiben. Es wurde schon oben erwähnt, dass sowohl Schiff wie auch andere Beobachter an quergestreiften Wirbelthiermuskeln vielfach ein Reflexion der ans Ende einer Faser gelangten langsamen Contractionswellen beobachteten. Es scheint, dass etwas Aehnliches an Insectenmuskeln nicht oder nur sehr selten vorkommt, wenigstens ist es Rollett niemals gelungen, weder an den ganzen Muskeln von Corethralarven, noch auch an ausgeschnittenen Käfermuskeln irgend etwas zu sehen, „was sich hätte als reflectirte Welle deuten lassen".

Sowohl in dem Falle, wenn, wie erwähnt wurde, die Welle inmitten einer Faser entsteht und nach beiden Seiten abläuft, wie dann, wenn ein bestimmter Ausgangspunkt nicht sicher zu entdecken ist, sieht man die Wellen noch unterwegs und mitunter ganz plötzlich ohne vorhergehende Verkleinerung erlöschen. Eine Interferenz zweier von entgegengesetzter Seite (den beiden Endquerschnitten einer Faser) her kommender Contractionswellen hat Rollett nur einmal beobachtet, wobei die beiden Wellen sich zunächst zu einer grösseren Welle vereinigten, um dann sofort zu verlöschen.

Einer Art von Summation verdanken, wie Rollett (19) wahrscheinlich gemacht hat, auch jene schon erwähnten „fixirten" Contractionswellen ihre Entstehung, die man so häufig an den

Muskelfasern in Alkohol oder Osmiumsäure ertränkter Insecten zu beobachten Gelegenheit hat. Dieselben zeichnen sich vor den besprochenen Wellen lebender Muskeln in der Regel durch ihre grössere Länge aus, was Engelmann darauf zu beziehen geneigt ist, dass es sich dabei um Wellen handelt, die fixirt wurden, während ihre Fortpflanzgeschwindigkeit noch bedeutend war. Nach Rollett entstehen dieselben jedoch dadurch, „dass eine ganze Reihe auf einander folgender, kurzer, lebender Wellen successive partiell fixirt werden, so dass sie demnach keine einheitliche Bildung, sondern „eine Summe von festgelegten Theilen zeitlich auf einander gefolgter Contractionswellen" darstellen. Wenn eine bestimmte Stelle einer Muskelfaser längere Zeit hindurch den Ausgangspunkt periodischer kurzer Wellen gebildet hat, sieht man dann oft, wie Rollett beschreibt, von den contrahirten Muskelabschnitten einige im verkürzten Zustande verharren, während die beiderseits angrenzenden Muskelabschnitte wieder erschlaffen. Es hat sich dann eine nur ein kurzes Muskelsegment umfassende dauernde Contraction gebildet, von der nun die weiteren Wellen stets ausgehen. „Dabei bemerkt man aber, dass jede neue Welle, die an den contrahirt gebliebenen Abschnitten entsteht, wieder einen neuen solchen Abschnitt anlegt, während die andern wieder erschlaffen; auf diese Weise bildet sich eine immer längere fixirte, contrahirte Strecke aus, bis schliesslich die ganze Bewegung plötzlich stockt oder mit einer gegen das erschlafft bleibende Faserende hin gleichsam verrinnenden Welle aufhört." An den Muskeln von Vertebraten, an welchen Contractionswellen zwar auch beobachtet werden, die aber nicht das lebhafte und lange dauernde spontane Wellenspiel zeigen, sind solche fixirte Wellen auch nur als seltener Befund constatirt worden (Bowman, l. c., Nasse, 21). Sehr häufig ist bei Insectenmuskeln der Doyère'sche Hügel der Ausgangspunkt des Wellenspiels und dem entsprechend auch die Stelle, wo sich fixirte Contractionswellen besonders leicht bilden. Bisweilen kommt es hier zur Entstehung partieller Contractionen, der sogen. seitlichen fixirten Contractionswellen („ondes laterales"). Nach Rollett ist dies eine besondere Eigenschaft der Muskelfasern der meisten Chrysomeliden (7, p. 216), während bei anderen Insectenmuskeln das Auftreten seitlicher Contractionswellen ein sehr seltenes Ereigniss ist (Tenebrioniden, Curculioniden und Scarabaeiden). Es scheint, dass die Nervenhügel der Chrysomeliden der 1% Ormiumsäure und dem Alkohol oder einem durch diese Reagentien eingeleiteten Vorgange besondere Angriffspunkte für eine physiologische Wirkung darbieten, die erfolgt, ehe noch jene Agentien auf die Muskelsubstanz selbst einwirken, und als deren Ergebniss unmittelbar vor dem Absterben der betreffenden Fasern die dem Nervenhügel entsprechende seitliche Contraction eintritt. Im Uebrigen gilt für die Entstehung dieser seitlichen Wellen dasselbe, was bereits über die Entwicklung der „fixirten" Wellen überhaupt gesagt wurde.

Fassen wir die vorstehend mitgetheilten Thatsachen zusammen, so ergiebt sich als Hauptresultat, dass sowohl die quergestreiften Muskelfasern der Vertebraten wie auch jene der Evertebraten die Fähigkeit besitzen, lange und kurze, rasch und langsam sich fortpflanzende Contractionswellen zu leiten, wobei es anscheinend nur auf Verschiedenheiten der Reizung ankommt. Mit Rücksicht auf die normale

Function der Muskeln als locomotorischer Organe dürfte den kurzen Wellen, wenn überhaupt, nur eine geringe Bedeutung zukommen. Um so interessanter sind dieselben jedoch in theoretischer Hinsicht. Die enormen Unterschiede der Fortpflanzungsgeschwindigkeit lassen es auf den ersten Blick fraglich erscheinen, ob es sich in beiden Fällen wirklich um dieselben Elementartheile der Muskelfasern handelt, da erfahrungsgemäss Verschiedenheiten der Intensität innerhalb des Bereiches der zur Auslösung von Zuckungen erforderlichen Reizstärke keine merklichen Unterschiede der Leitungsgeschwindigkeit entsprechen; auch ist nicht daran zu denken, die „trägen" und „flinken" Muskelfasern zur Erklärung heranzuziehen, da die hier zu beobachtenden Unterschiede der Contractions- und Leitungsgeschwindigkeit nicht im Entferntesten ausreichen, um die vorhandenen Differenzen zu erklären. Fast unwillkürlich lenkt sich dagegen der Blick auf die beiden wesentlichen Hauptbestandtheile jeder Muskelfaser, das Sarkoplasma und die Fibrillen. Wir wissen, dass in vielen Fällen dem Protoplasma (Sarkoplasma), aus welchem sich zuckende Fibrillen differenzirt haben, die eigene Contractilität nicht völlig mangelt; so zeigen viele ciliate Infusorien die Fähigkeit, sich vermittels ihrer Myoïde sowohl zuckend wie auch durch Contraction des Körperplasmas träge und mehr dem Typus der amoeboïden Bewegung entsprechend zu bewegen. Die Möglichkeit, dass auch dem Bildungsplasma der Muskelfasern höherer Thiere Contractilität zukommt, dürfte um so weniger zu bezweifeln sein, als von mancher Seite (Kühne) die Fibrillen geradezu als passive, elastisch wirkende Elemente angesehen worden sind, deren Bedeutung hauptsächlich in der Wiederverlängerung des Muskels zu erblicken sein würde. Wenn auch diese extreme Anschauung keineswegs als den Thatsachen entsprechend angesehen werden kann, so ist doch anderseits ebensowenig die Möglichkeit der Contractilität des Sarkoplasmas in Abrede zu stellen. Giebt man dies aber zu, so ist nach aller Analogie anzunehmen, dass die Verhältnisse der Erregbarkeit und des Leitungsvermögens bei beiden Elementarbestandtheilen jeder Muskelfaser ganz wesentliche Verschiedenheiten darbieten werden, und zwar in dem Sinne, dass die Fibrillen viel rascher leiten („zuckend" sich contrahiren), während das minder erregbare Sarkoplasma, wie fast jedes nicht weiter differenzirte Plasma, den Erregungsvorgang nur langsam fortpflanzt. Auf Grund der histologischen Untersuchung erscheint es freilich ausgeschlossen, die Fibrillen als überhaupt nicht betheiligt bei den langsam fortschreitenden Contractionswellen anzusehen, indessen ist es doch bemerkenswerth, dass das Wellenspiel an Muskelfasern gerade unter Bedingungen sich besonders leicht entwickelt, welche erfahrungsgemäss für die Erregung des nicht weiter differenzirten contractilen Plasmas günstig sind. So zeigt sich die mechanische Reizung besonders erfolgreich, auch muss wenigstens bei Wirbelthiermuskeln die Intensität der Erregung eine viel grössere sein, als zur Auslösung einer Zuckung erforderlich ist. Sehr bemerkenswerth ist ferner auch die zeitliche Aufeinanderfolge der Entwicklung der verschiedenen Contractionsformen, indem man zuweilen Gelegenheit hat, zu beobachten, wie nach Ablauf der dem Reiz sich unmittelbar anschliessenden, scheinbar gleichzeitig erfolgenden Zuckung erst der idiomusculäre Wulst sich erhebt, von dem dann noch später die langsam verlaufenden Wellen ausgehen. Dies würde durchaus in Uebereinstimmung stehen mit der viel grösseren Latenzdauer und

langsameren Entwicklung der Contraction rein plasmatischer Theile. Eine sichere Entscheidung der hier angeregten Fragen wird erst dann möglich sein, wenn unsere Kenntnisse über die functionellen Beziehungen zwischen Sarkoplasma und Fibrillen weiter fortgeschritten sein werden, als es zur Zeit der Fall ist.

In den bisher besprochenen Fällen haben wir es ausschliesslich mit der Leitung des Erregungsvorganges innerhalb einzelner, vielkerniger, langgestreckter Zellen, als welche die quergestreiften Skeletmuskelfasern aufzufassen sind, zu thun. Eine Contractionswelle hört entweder unterwegs auf oder schreitet bis zum Ende jeder Faser fort, wo sie eventuell reflectirt werden kann oder, wie in der Regel, einfach erlischt. Jede noch so zarte sehnige Inscription macht die Fortpflanzung auch der stärksten Erregung darüber hinaus gänzlich unmöglich, so dass Reizung eines polymeren Muskels am einen Ende stets nur eine Contraction des direct betroffenen Theilstückes zur Folge hat. Ebenso wenig ist eine Uebertragung der Erregung in querer Richtung von einer Faser auf die benachbarten, nächstanliegenden möglich, und scheinbare Ausnahmen (wie insbesondere an vertrocknenden Muskeln) sind, wie später zu erörtern sein wird, in anderer Weise zu deuten. Ganz wesentlich verschieden gestaltet sich dagegen die Erregungsleitung an muskulösen Organen, welche aus einkernigen Muskelzellen zusammengesetzt sind.

Ein coordinirtes Zusammenwirken zahlreicher Muskelzellen bei localisirter Reizung ist hier offenbar nur möglich, wenn entweder die Uebertragung der Erregung unter Vermittlung von Nerven erfolgt, oder wenn sich dieselbe direct von Zelle auf Zelle zu übertragen und fortzupflanzen vermag. Es scheint, dass beide Möglichkeiten thatsächlich realisirt sind.

Was zunächst das Herz betrifft, so hat hier zuerst Engelmann (22) die betreffenden Verhältnisse näher untersucht, nachdem bereits A. Fick (23) eine kurze darauf bezügliche Mittheilung gemacht hatte. Wenn man den vom Vorhof getrennten ruhenden Ventrikel des Froschherzens an einer beliebigen, noch so begrenzten Stelle reizt, so beobachtet man stets eine darauf folgende allgemeine Contraction (Systole) des Hohlmuskels, so dass die Erregung sich von der gereizten Stelle aus gleichmässig nach allen Richtungen hin durch Leitung verbreitet haben musste. Dazu ist, wie Engelmann gezeigt hat, nicht einmal Unversehrtheit des Ventrikels nothwendig, sondern der Versuch gelingt auch noch dann, wenn man die Herzkammer eines eben getödteten Frosches mittels einer Scheere in zwei oder mehr, jedesmal nur durch eine ganz schmale Brücke von Muskelsubstanz noch zusammenhängende Stückchen zerschneidet; nach einiger Zeit contrahiren sich dann auf Reizung irgend eines dieser Stückchen nach einander auch die andern. Es ist ganz gleichgültig, an welchen Stellen die einzelnen Stückchen mit einander zusammenhängen; Bedingung ist nur, dass sie durch etwas Muskelsubstanz verbunden bleiben. Der Versuch in dieser Form beweist also, „dass sich die Erregung in der Herzkammer von jedem Punkte aus nach jedem andern Punkte längs jedes beliebigen andern Punktes fortpflanzen kann.“ Bei dem erwähnten Versuche pflegt das volle, Anfangs gestörte Leitungsvermögen des einzelnen Muskelbrückchens erst allmählich, im Verlaufe einiger Zeit wiederzukehren, und oft ist dies sogar erst nach einer Stunde oder später

der Fall. Hängt ein Stück der Kammer noch mit der pulsirenden Vorkammer zusammen, so contrahirt sich, wenn das Leitungsvermögen überall wieder hergestellt ist, nach jeder Vorkammersystole zuerst dieses Stück, darnach das hieran grenzende u. s. f. Die Contraction pflanzt sich also in peristaltischer Richtung von der Kammerbasis nach der Spitze zu fort. Zeigt das Präparat keine spontanen Bewegungen mehr, so hängt die Reihenfolge, in welcher die einzelnen Stücke sich contrahiren, nur davon ab, welches Stück zuerst gereizt wird, indem die Contraction von diesem aus nacheinander auf alle anderen fortschreitet; niemals überspringt dieselbe ein Stück. Da die Annahme, dass jede Zelle mit ihren Nachbarn durch Nervenfasern verbunden ist, sowohl durch die histologische Untersuchung, wie insbesondere durch die geringe Geschwindigkeit der Erregungsleitung von vornherein ausgeschlossen erscheint, so bleibt nur die zweite mögliche Annahme übrig, dass die Erregung (Contraction) direct von Zelle zu Zelle in derselben Weise fortschreitet, wie innerhalb jeder einzelnen Zelle.

Die zeitlichen Verhältnisse des Contractionsverlaufes fanden, soweit es sich um die „Zuckung" des Herzmuskels handelt, bereits früher Besprechung. Hier soll nur die Leitungsgeschwindigkeit, d. i. die Schnelligkeit des Fortschreitens der Erregung von Querschnitt zu Querschnitt, noch erörtert werden. Diese ist unter normalen Verhältnissen auch am Froschherzen so gross, dass alle Stellen sich wie bei Reizung eines quergestreiften Skeletmuskels anscheinend völlig gleichzeitig zusammenziehen. Dieser Schein kann bei sehr frischen, kräftigen Herzen auch noch nach Spaltung der Kammer in mehrere Stücke bestehen. In der Regel ist aber dann das wellenförmige Fortschreiten der Contraction ohne Weiteres erkennbar. Oft scheint es, als ob die Leitung in den Brücken langsamer als in den grösseren Stücken erfolge: denn jedes der letzteren zieht sich scheinbar auf einmal, als Ganzes zusammen, während zwischen der Contraction von zwei auf einander folgenden Stücken eine merkliche Zeit vergeht. Mittels eines Viertelsekunden schlagenden Metronoms bestimmte Engelmann die mittlere Leitungsgeschwindigkeit an 10—15 mm langen, durch passende Einschnitte in die Kammer hergestellten Muskelstreifen im Maximum etwa gleich 30 mm in der Sekunde, gewöhnlich aber nur zu 10—20 mm. Obschon diese Werthe sicher weit unter der normalen Höhe liegen, so lassen sie doch schliessen, dass selbst im günstigsten Falle die Leitungsgeschwindigkeit unverhältnissmässig kleiner ist, als sie sein müsste, wenn die Uebertragung der Erregung durch Nerven vermittelt würde. In sehr auffallender Weise wird die Fortpflanzungsgeschwindigkeit durch Abkühlung des Präparates vermindert. Abkühlung von 17° C. auf 5° C. genügte beispielsweise, um jene von 20 mm auf 8 mm herabzudrücken. Unter normalen Verhältnissen pflanzt sich die Erregung stets von den Vorkammern auf den Ventrikel fort. Dass hierbei lediglich Muskelleitung im Spiele ist, hat neuerdings Engelmann (22) in überzeugender Weise durch Versuche am „suspendirten" Froschherzen dargethan, welche nach demselben Princip angestellt wurden, dessen sich seiner Zeit Helmholtz zur Messung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven bediente. Die Vorkammern vertraten gewissermaassen die Stelle des Nerven, die Kammer jene des Muskels; die ersteren wurden in verschiedener Entfernung von der Kammer gereizt und jedes Mal das

Latenzstadium der Kammersystole gemessen. Erfolgte die Leitung durch Nervenfasern, so war eine merkliche Differenz bei der Kleinheit der verfügbaren Strecken nicht zu erwarten, wohl aber, wenn Zellenleitung im Muskel stattfand. Stets zeigte sich nun in der That eine sehr erhebliche Verspätung im Eintritt der Ventrikelsystole bei Reizung des Vorhofes in grösserem Abstande. In einem gegebenen Falle, in welchem allerdings die Geschwindigkeit schon nicht mehr ganz normal war, betrug die Verspätung etwa 0,09″, was einer Leitungsgeschwindigkeit von 90 mm pro Sekunde entspricht. Das ist aber, wie Engelmann hervorhebt, ein Werth, der etwa 300mal geringer ist, als unter gleichen Bedingungen die Fortpflanzungsgeschwindigkeit im motorischen Froschnerven. Damit erscheint aber, wie innerhalb des Vorhofes und Ventrikels selbst, so auch vom Vorhof zum Ventrikel die Muskelleitung sicher gestellt. So sehr die Grösse der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Muskel von verschiedenen Zuständen desselben (Ermüdung, Temperatur) abhängig ist, so kann sie unter Umständen doch erhalten bleiben, ungeachtet hochgradiger Veränderungen der Muskelsubstanz. So zeigt sich, dass bei partieller Quellung des Sartorius vom Frosch die veränderte Strecke das Vermögen der Contractilität bereits völlig verloren haben kann, ohne dass die elektrische Reizbarkeit und das Leitungsvermögen erheblich beeinträchtigt sind (Biedermann 24). Dasselbe gilt, wie Engelmann (l. c.) fand, auch für die Muskelbalken des Vorhofes vom Froschherzen, welche „nach vollständiger Aufhebung ihrer Contractilität doch den Bewegungsreiz für den Ventrikel noch fortzupflanzen im Stande sind, und zwar mit einer Geschwindigkeit durchaus derselben Ordnung, wie wenn das Verkürzungsvermögen erhalten wäre“ *).

Dass analoge Verhältnisse der Erregungsleitung, wie sie hier für das Froschherz geschildert wurden, auch für den Herzmuskel höherer Wirbelthiere gelten, dürfte wohl kaum zu bezweifeln sein, und es ist dies insofern von Belang, als beispielsweise bei Säugethieren im Allgemeinen eine viel weniger ausgiebige Berührung der einzelnen kurzen und breiten Muskelzellen stattfindet, die nur mit ihren abgestumpften Endflächen und kurzen Seitenzweigen wirklich verschmelzen. Aehnlichen Verhältnissen begegnet man auch wieder im Darm der Insecten und Myriopoden, in dessen Wand netzartig verbundene, quergestreifte (einkernige) Muskelzellen liegen, durch deren Contraction die normalen, peristaltischen Bewegungen des Verdauungstractus vermittelt werden. Als das geeigneteste Object für die combinirte anatomische und physiologische Untersuchung empfiehlt Engelmann (25) den Fliegendarm und zwar den Anfangstheil des Enddarmes, von der Einmündung der Malpighi'schen Gefässe bis zum Rectum. „Die Muskelhaut besteht hier im Wesentlichen aus einer einzigen Lage von starken, quergestreiften, von deutlichem Sarkolemma (das den Herzmuskelzellen durchweg fehlt) umschlossenen Circularfasern, die durch merkliche Zwischenräume von einander geschieden sind.“ Jede Faser erscheint mit ihren Nachbarn durch einen oder mehrere schief oder zuweilen quer verlaufende Aeste verbunden, durch deren Vermittlung die con-

*) Ganz neuerdings hat Kaiser (Zeitschr. f. Biologie 1894) die Beweiskraft der betreffenden Versuche in Frage gestellt, indem er die beobachteten Wirkungen auf Stromschleifen bezieht. Inwieweit dies begründet ist, müssen weitere Versuche zeigen, zu denen ich noch nicht Zeit gefunden habe.

tractile Substanz in der ganzen Länge des Enddarmes sozusagen im physiologischen Sinne ein Continuum bildet. Reisst man die letzten Hinterleibssegmente einer Fliege mit der Pincette ab, so bleibt in der Regel der Enddarm daran hängen und zeigt nun, frisch in 0,5 % NaCl-Lösung untersucht, lebhafte peristaltische Bewegungen: in ziemlich regelmässigen Intervallen von wenigen Sekunden laufen peristaltische Wellen von der Einmündungsstelle der Malpighi'schen Gefässe nach abwärts zum Rectum. Anfangs laufen die Wellen zu schnell, als dass es möglich wäre, den Vorgang im Einzelnen näher zu verfolgen. Wartet man aber $^1/_4$ oder $^1/_2$ Stunde, oder belastet man das Präparat mit einem etwas schwereren Deckgläschen, so pflanzt sich die Contraction langsamer fort, die Wellen folgen sich in grösseren Pausen, und man sieht sie deutlich über die einzelnen Fasern und ihre Verbindungsstücke ablaufen. „Reizt man, kurz nachdem eine Contractionswelle am unteren Ende des schmalen Anfangsstückes vom Enddarme angekommen, dieses Ende mechanisch mit einer Nadelspitze, so läuft sogleich eine antiperistaltische Welle durch die Muskelfasern hinauf und erreicht die Einmündungsstelle der Malpighi'schen Gefässe, wenn sie nicht vorher durch Zusammentreffen mit einer von oben kommenden Welle erlosch." Bemerkenswerth ist auch der Umstand, dass, wie es scheint, das Leitungsvermögen der contractilen Substanz durch den Contractionsvorgang selbst vorübergehend merklich herabgesetzt wird. Eine nach längerer Ruhe ablaufende Welle schreitet mit anscheinend gleichbleibender Geschwindigkeit von ihrem Ausgangspunkte fort. War aber kurz vorher eine Welle abgelaufen, so bringt die neue Reizung nur eine ganz örtliche Zusammenziehung hervor oder doch nur eine Welle, die rasch an Stärke abnimmt und nahe ihrem Ausgangspunkt erlischt.

Bekanntlich finden sich auch im Verdauungstract gewisser Fische (Schleie, Cobitis) quergestreifte Muskelfasern in ähnlicher Anordnung; ob hier auch analoge Beziehungen der Erregungsleitung bestehen, ist bisher nicht näher bekannt (26). Dagegen liegen sehr eingehende Untersuchungen über die Erregungsleitung innerhalb des contractilen Gewebes gewisser Medusen (bei Aurelia) vor, denen zufolge ganz ähnliche Verhältnisse gegeben zu sein scheinen, wie beim Herzmuskel (27).

Die grösste Uebereinstimmung mit den bisher besprochenen Formen einkerniger quergestreifter Muskelzellen zeigen in Bezug auf die Verhältnisse der Erregungsleitung die so vielgestaltigen Verbände glatter Muskelzellen. Auch auf diesem Gebiete verdanken wir wieder Engelmann die wichtigsten Aufschlüsse (28). Als ein für die genauere Untersuchung besonders geeignetes Object erweist sich vor Allem der Ureter mancher Säugethiere (Kaninchen, Meerschweinchen, Ratte u. a.), der bekanntlich einen zarten, beim Kaninchen etwa 1,3 mm dicken Muskelschlauch darstellt, der sich vom Hilus der Niere bis zur Blase längs des M. psoas in einer Ausdehnung von etwa 11 cm hinabzieht. Die zwischen der Adventitia und der Schleimhaut gelegene Muskelhaut besteht aus einer inneren, dünnen Längsschicht und einer äusseren, viel dickeren Circularschicht. Beide setzen sich zusammen aus glatten, membranlosen, einkernigen Faserzellen von ungefähr 0,2 mm Länge, die im physiologisch frischen Zustande kaum merkliche Grenzen erkennen lassen. Die Muscularis macht dann selbst bei Anwendung starker Vergrösserungen den Eindruck einer fast homogenen, durchscheinenden Masse. Erst

beim beginnenden Absterben kommen zwischen den blassen Kernen feine Streifen als optischer Ausdruck der Zellgrenzen zum Vorschein. Innerhalb der bindegewebigen Adventitia befindet sich ein langmaschiges, zum grössten Theil aus blassen Fasern bestehendes Nervengeflecht („Grundplexus" Engelmann's), in welchem bemerkenswerther Weise im Verlaufe Nervenzellen gänzlich fehlen. Engelmann giebt an, dass die Anzahl der innerhalb der Muscularis darstellbaren Nervenendigungen viel kleiner sei, als die der glatten Muskelzellen. Doch bedarf dieser Punkt erneuter weiterer Prüfung mit Hülfe der unterdessen bekannt gewordenen besseren Untersuchungsmethoden, die wahrscheinlich einen sehr grossen Nervenreichthum enthüllen werden.

In der Regel beobachtet man an dem mit möglichster Schonung freigelegten Ureter spontane Contractionswellen, welche von Zeit zu Zeit (meist in Pausen von 10—20 Sekunden) von der Niere zur Blase peristaltisch ablaufen. „Fixirt man einen bestimmten Punkt irgendwo in der Continuität des Ureter, so sieht man in der Regel kurz vor der Zusammenschnürung des betreffenden Segmentes, wobei dasselbe dünn, cylindrisch und fast ganz weiss wird, eine plötzliche, schwache Erweiterung derselben Stelle erfolgen. Dabei verschiebt sich der Ureter merklich nach unten (blasenwärts). Die Geschwindigkeit, mit welcher die Contractionswelle abläuft, lässt sich wegen ihrer Kleinheit leicht bestimmen. Man kann entweder die Metronomschläge zählen, welche ein auf Drittel- oder Viertelsekunden gestelltes Instrument während der Zeit giebt, in welcher die Contractionswelle sich von einem Punkte des Ureter bis zu einem anderen fortpflanzt, wobei ein Beobachter einen der Niere näher gelegenen, ein zweiter einen davon entfernteren fixirt, oder beide Beobachter markiren mittels Marey'scher Tambours die Contraction zweier von einander entfernter Punkte im Verlauf des Ureter. Es ergab sich bei kräftigen, gut erwärmten Kaninchen eine Geschwindigkeit von 20—30 mm pro Sekunde; bei Katzen, Ratten scheint sie etwas grösser zu sein" (Engelmann).

Bei künstlicher (etwa mechanischer) Reizung pflanzt sich von der gereizten Stelle aus die Contraction stets nach beiden Seiten hin fort, wobei in Bezug auf die Fortpflanzungsgeschwindigkeit kein merklicher Unterschied der peristaltischen und antiperistaltischen Welle zu constatiren ist. Dabei ist es aber bemerkenswerth, dass die Contraction nur bei directer Reizung der Muscularis entsteht. „Weder durch Drücken der Schleimhaut oder der Adventitia mit den darin enthaltenen Nervenstämmchen noch auch der grösseren Nervenstämme am Hilus und an der Blase lässt sich eine Contraction irgend eines Theiles des Ureter auslösen. Stets entsteht bei localer Reizung auch nur eine örtliche, beiderseits langsam fortschreitende Contraction. Durchschneidet, zerquetscht oder unterbindet man den Ureter irgendwo in der Continuität, dann folgt auf jede Reizung oberhalb oder unterhalb der getödteten Stelle eine Contraction, die sich in dem gereizten Stück nach beiden Seiten hin fortpflanzt, niemals aber die todte Stelle überschreitet. Da auch selbst noch kurze ausgeschnittene Stücke des Ureter Peristaltik bei Reizung zeigen, so kann mit Rücksicht auf den Bau nicht davon die Rede sein, etwa Ganglienzellen für das Zustandekommen der Peristaltik verantwortlich zu machen, vielmehr verhält sich der Ureter gegen mechanische Reizung

in allen Fällen genau so, „als ob er eine einzige kolossale hohle Muskelfaser wäre“. Welch ausserordentlich grossen Einfluss die Temperatur auf die Erregbarkeit und daher auch das Leitungsvermögen des Ureter besitzt, wurde schon früher hervorgehoben, wo zugleich die ungemeine Lebenszähigkeit der den normalen Ernährungsbedingungen entzogenen Muskulatur Erwähnung fand. Wie bei den quergestreiften Muskelnetzen des Insectendarmes hat jede Contractionswelle eine vorübergehende Herabsetzung der Erregbarkeit und des Leitungsvermögens des Muskelschlauches zur Folge, die sich erst während der folgenden Diastole und Pause wieder herstellt. Jede Verminderung des Leitungsvermögens macht sich immer zuerst dadurch bemerkbar, dass die Contractionswelle, gleichgültig, ob sie spontan oder künstlich ausgelöst war, um so schwächer wird, je weiter sie läuft und eventuell schon in nächster Nähe der Reizstelle erlischt. Schliesslich erhält man statt der fortschreitenden Wellen überhaupt nur eine langanhaltende Contraction in den unmittelbar an die Reizstelle grenzenden Theilen ein Analogon der idiomusculären Contraction quergestreifter Muskeln.

Mit dem Leitungsvermögen wächst und sinkt die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Bewegung, was sich besonders deutlich und leicht bei Abkühlung und Erwärmung beobachten lässt. Da jede Contractionswelle den zeitlichen Ablauf der nächstfolgenden beeinflusst, so erscheint es selbstverständlich, dass, wenn die spontanen Contractionen in unregelmässigen Perioden auf einander folgen, jene, denen eine kürzere Pause vorausging, sich langsamer fortpflanzen, als die, welche auf eine lange Pause folgen, was sich natürlich noch leichter bei künstlicher Auslösung von Contractionswellen constatiren lässt. Es lässt sich zeigen, dass unmittelbar nach Ablauf einer Contractionswelle das Leitungsvermögen überhaupt ganz aufgehoben ist und erst verhältnissmässig lange nachher wieder die anfängliche Höhe erreicht. Das ersterwähnte Stadium dauert schon unter normalen Verhältnissen beim Kaninchen länger als eine Sekunde, kann aber bei Abnahme der Reizbarkeit leicht auf 5, 10, ja 15 Sekunden ansteigen. Unter normalen Verhältnissen ist höchstens 10 Sekunden nach Ablauf einer Contraction die normale Leitungsgeschwindigkeit wieder hergestellt.

Die Langsamkeit des ganzen Erregungsablaufes gestattet natürlich auch leicht und sozusagen unmittelbar, die Länge der Contractionswelle im Ureter zu bestimmen, indem man den annähernd geschätzten Werth der Contractionsdauer mit der Fortpflanzungsgeschwindigkeit multiplicirt. Rechnen wir die erstere zu etwa $^1/_3$ Sekunde, diese dagegen zu 30 mm, so ergiebt sich die Wellenlänge zu etwa 1 cm, ein Werth, der ziemlich constant zu sein scheint, da erfahrungsgemäss die Aenderungen in der Dauer der Contraction innerhalb weiter Grenzen ziemlich genau umgekehrt proportional sind den gleichzeitigen Aenderungen der Leitungsgeschwindigkeit. Mit diesem Resultate stimmt nun vollkommen überein, was die directe Beobachtung lehrt, indem man am blossgelegten Ureter unmittelbar sehen kann, wie lang die Contractionswelle ist.

An fettfreien, etwas hyperämischen Uretern kann man leicht constatiren, wie bei jeder Contraction immer etwa eine Strecke von 1 cm Länge scheinbar gleichzeitig erblasst und mit der Zusammenschnürung

wellenartig weiterläuft. Etwa in der Mitte dieser Strecke erscheint die Erblassung gewöhnlich am stärksten, der Ureter zuweilen fast weiss; nach beiden Seiten geht dann die Farbe allmählich wieder ins Grauröthliche über. Wenn man hieraus auf die Grösse der Contraction der einzelnen Querschnitte schliessen darf, so würde folgen, dass Verkürzung und Erschlaffung der Muskelsubstanz des Ureter gleich schnell ablaufen. (Engelmann.)

Man sieht aus dem Vorstehenden, dass an dem in Rede stehenden Objecte sich mit Leichtigkeit eine Reihe von Thatsachen, den Verlauf und die Leitung des Contractionsvorganges betreffend, sozusagen unmittelbar erkennen lassen, zu deren Feststellung beim quergestreiften Muskel die feinsten Hülfsmittel angewendet werden müssen, und wir werden in der Folge noch mehrfach Gelegenheit haben, auf diesen Vortheil hinzuweisen. Hier soll nur noch die wichtige Frage erörtert werden, in welcher Weise die Leitung der Erregung (Contraction) in dem aus zahllosen, durch eine Kittsubstanz verbundenen Zellindividuen bestehenden Organ zu Stande kommt.

Wenn man sieht, dass mechanische Reizung der Muskelhaut, an welcher Stelle des Ureter sie auch angebracht sein möge, eine Contraction hervorruft, die von dem gereizten Punkt nach beiden Seiten hin fortschreitet, mit einer Schnelligkeit, die tausend- und mehrmal kleiner ist, als die Leitungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven; wenn wir weiter sehen, dass das peristaltische und antiperistaltische Fortschreiten der Bewegung noch an jedem Stückchen des Ureter wahrgenommen werden kann, nachdem es ausgeschnitten worden ist, dann scheint, wie Engelmann ausführt, nur eine Vorstellung möglich: das peristaltische und antiperistaltische Fortschreiten der Bewegung kommt dadurch zu Stande, dass die Erregung, ohne Vermittlung von Ganglienzellen oder Nervenfasern, direct von Muskelzelle auf Muskelzelle fortgepflanzt wird. Mit anderen Worten: in normalem Zustande ist der Ureter physiologisch eine einzige hohle organische Muskelfaser. Die neueren Untersuchungen über den anatomischen Zusammenhang glatter Muskelzellen scheinen dieser Auffassung durchaus das Wort zu reden, indem durch dieselben wenigstens eine Continuität des Sarkoplasmas, wenngleich auch nicht der Fibrillen, wahrscheinlich gemacht wird. Es scheint dies aber auch genügend, wenn, wie kaum zu bezweifeln sein dürfte, jenes als Vermittler der Erregung der Fibrillen fungiren kann. Im Uebrigen bedarf es nicht einmal derartiger „Plasmabrücken", denn nichts steht, wie Engelmann richtig bemerkt, im Wege, den Contact der nackten, hüllenlosen Faserzellen während des Lebens so innig anzunehmen, dass er einer physiologischen Continuität gleichkommt. Damit ist aber gesagt, dass eine molekulare Wirkung sich von dem Platze ihres Entstehens aus in jeder Richtung durch den Ureter fortpflanzen kann. In ganz gleicher Weise würde natürlich auch der Leitungsvorgang innerhalb der oben besprochenen quergestreiften Muskelzellennetze aufzufassen sein. Es würde sich demnach bei den erwähnten, aus glatten oder quergestreiften einkernigen Muskelzellen zusammengesetzten Theilen um Zellverbände handeln, deren einzelne Individuen in ähnlicher Weise functionell coordinirt sind, wie dies auch schon von anderen reizbaren Zellaggregaten des Thier- und Pflanzenkörpers bekannt ist. In der That wird man fast unwillkürlich an die coordinirte Thätigkeit von Flimmerzellen erinnert, die

nachweisbar in leitender Verbindung mit einander stehen, obschon die einzelnen Elemente in fast noch höherem Grade als die glatten Muskelzellen als anatomisch gesonderte Individuen erscheinen. Wenigstens sind Plasmabrücken in diesem Falle nicht nachgewiesen, deren Existenz bei manchen glatten Muskeln, sowie bei reizbaren Pflanzengeweben zweifellos sicher steht. Begreiflicher Weise wird aber in allen solchen Fällen von „Zellenleitung" die Fortpflanzung der Erregung viel leichter Störungen unterworfen sein und in viel höherem Grade von äusseren und inneren Bedingungen abhängen, als innerhalb eines und desselben Zellkörpers. Darauf dürfte es daher wohl auch wesentlich zurückzuführen sein, dass gerade die peristaltische Bewegung glattmuskeliger Organe erfahrungsgemäss ausserordentlich leicht und durch die verschiedensten Eingriffe gestört und beeinträchtigt wird. Dies gilt insbesondere auch bezüglich der Darmbewegung, die Engelmann in gleicher Weise aufzufassen geneigt ist, wie die Peristaltik des Ureter (29). Sieht man von den so reich entwickelten Nerven- und Gangliengeflechten der Darmwand und der viel mächtigeren Entwicklung der Muskelschichten ab, so zeigt ja auch der Bau beider Organe eine so weitgehende Uebereinstimmung, dass von vornherein gewiss die Vermuthung gerechtfertigt erscheint, dass auch die Erregungsleitung und die darauf beruhende Peristaltik in beiden Fällen auf demselben Princip beruhen. In dieser Beziehung würde vor Allem der Nachweis von Wichtigkeit sein, dass eine an irgend einer Stelle in der Continuität des Darmes ausgelöste Contractionswelle sich unter günstigen Umständen ebenso wie im Ureterschlauch nach beiden Seiten von der Reizstelle, also peristaltisch und antiperistaltisch, fortzupflanzen vermag. Es ist dies aber freilich nicht immer und vor Allem nicht bei allen Thieren der Fall. So wird man kaum jemals selbst unter den günstigsten Erregbarkeitsverhältnissen (im Sommer bei hoher Temperatur) am Froschdarm bei örtlicher Reizung etwas Anderes erzielen, als eine locale oder nur wenige Millimeter fortschreitende Einschnürung. Viel eher gelingt dies an dem lebhafter beweglichen Warmblüterdarm, insbesondere dem der Katze oder des Hundes, wo man noch ausserdem den Vortheil hat, dass nach dem Oeffnen des Abdomen die Därme in der Regel in Ruhe verharren, was beim Kaninchen nicht in dem Maasse der Fall ist. Aber selbst hier lassen sich die gewünschten Beobachtungen nicht im Entferntesten mit gleicher Sicherheit anstellen, wie etwa am Ureter. Es scheint vielmehr ein bestimmter Zustand der Erregbarkeit des Darmes ein wesentliches Erforderniss für das Gelingen der Versuche zu sein. Dies wird nach Engelmann am sichersten erreicht, wenn man die Thiere durch Verblutung aus den grossen Halsgefässen tödtet. Oeffnet man bald nach dem letzten Athemzug den Bauch, so findet man die Därme entweder bereits in dem gewünschten Zustand oder sie gerathen doch nach einiger Zeit hinein. Reizt man dann die Muskelhaut einer Dünndarmschlinge an irgend einer Stelle mechanisch (durch Kneipen mit der Pincette), so entsteht nach Engelmann sofort eine kräftige Contraction der Ringfaserschicht, welche von der gereizten Stelle aus in peristaltischer und antiperistaltischer Richtung mit einer geringen Geschwindigkeit (von etwa 40 mm pro Sekunde) über den ganzen Dünndarm abläuft. Dasselbe Resultat erzielte Engelmann auch bei Reizung des Dickdarmes. Während bei den ersten Reizungen

die Contraction im ganzen Verlauf stark bleibt, zeigt sich später eine mit der Entfernung vom Ausgangspunkt zunehmende Schwächung und Verlangsamung der Welle, bis schliesslich nur noch locale Einschnürungen erhalten werden.

Es würde demnach also durchaus Uebereinstimmung mit dem Verhalten des Ureter bestehen. Da Engelmann analoge Beobachtungen auch am Magen und Darm von Ratten, Mäusen, Tauben (hier besonders schön), am Oesophagus, Magen und Darm vom Frosch, an Uterus und Vagina trächtig gewesener Kaninchen mittheilt, so scheint der Schluss gestattet, dass in allen Fällen, wo peristaltische Bewegung hervorgerufen werden kann, auch antiperistaltische Contractionen wenigstens möglich sind. Es muss aber freilich auf der anderen Seite zugegeben werden, dass die Erregungsleitung innerhalb der Darmmuscularis gerade unter Umständen ausbleibt, wo man sie vielleicht am sichersten erwarten würde. Dies gilt vor Allem in Fällen, wo die Bauchhöhle unter erwärmter NaCl-Lösung geöffnet wird, wobei der Darm in der Regel vollkommen ruhig bleibt. Reizt man unter diesen annähernd normalen Verhältnissen irgend eine Stelle durch leichtes Quetschen oder durch Fadenumschnürung mechanisch, so tritt, wie van Braam-Honckgeest (30) angiebt und Nothnagel (31) bestätigt, immer nur eine auf den Ort der Reizung beschränkte locale, ringförmige Einschnürung auf, nie eine von der Reizstelle ausgehende peristaltische oder antiperistaltische Welle. Da man nicht wohl annehmen kann, dass hier das Leitungsvermögen geringer ist, als nach dem Verbluten des Thieres, so bleibt, wenn man sich auf Engelmann's Standpunkt stellt, kaum eine andere Annahme übrig, als dass die Fortleitung der Erregung durch eine Art von Hemmung, die vielleicht von den Gangliengeflechten ausgeht, verhindert wurde. In der That lässt sich ja auch die Mitwirkung nervöser Einflüsse, sei es hemmender, sei es bewegender Natur, bei der Peristaltik der Därme nicht leugnen. Die Frage dreht sich nur darum, ob die normale Bewegung, d. i. das Fortschreiten einer Contractionswelle in der einen oder anderen Richtung, auf jedem Punkte der durchlaufenen Strecke durch Vermittlung nervöser Erregungen zu Stande kommt. Dass solche bei der meist heerdweise erfolgenden Auslösung von Contractionen eine ganz wesentliche Rolle spielen dürften, kann ja wohl kaum in Abrede gestellt werden. Gegen die erstere Annahme könnte nun, wie schon Engelmann für den Ureter hervorhebt, vor Allem die Langsamkeit des Fortschreitens geltend gemacht werden, das mit dem Auge stets bequem zu verfolgen ist. Andererseits bietet sie aber ebenso wenig wie die Engelmann'sche Ansicht eine Erklärung für das Beschränktbleiben des Reizerfolges am ganz normalen Darm oder für das plötzliche Erlöschen einer Contractionswelle, wie dies z. B. Nothnagel (l. c. p. 14) mehrfach beobachtete. Vielleicht wird man den gegebenen Verhältnissen am meisten gerecht, wenn man annimmt, dass zwar die Fortleitung einer peristaltischen Welle unter allen Umständen auf Muskelleitung beruht, dass aber die Auslösung der Erregung, wie auch Hemmungen, welche an jeder beliebigen Stelle wirksam werden können, durch die nervösen Einrichtungen der Darmwand vermittelt werden. Mit dieser Auffassung würden sich eventuell auch die von Nothnagel beobachteten auffallenden Erfolge der chemischen Reizung des

Darmes mit Kali- und Na-Salzen vereinen lassen. Leider ist es nicht möglich, die fragliche Hypothese durch functionelle Ausschaltung der Ganglienplexus mittels specifisch wirkender Gifte zu prüfen; doch würde immerhin die Wirkung geringer Dosen von Aether oder Chloroform zu untersuchen sein, da man ja wohl annehmen könnte, dass die Ganglienplexus ihre Erregbarkeit früher einbüssen, als die Muskelelemente selbst. Vielleicht beruht auch die Möglichkeit der Auslösung peristaltischer und antiperistaltischer Wellen in einem gewissen Stadium nach dem Verblutungstode auf einem früheren Absterben der Darmganglien.

Fassen wir das Gesagte zusammen, so ergiebt sich, dass die Leitung der Erregung in glattmuskeligen Theilen nur ausnahmsweise leicht und sicher von Statten geht, in der Mehrzahl der Fälle aber überhaupt ausbleibt. Die Bildung einer „idiomusculären", wulstförmigen, nur langsam wieder verschwindenden Contraction am Orte des Reizes ist hier bei localer Erregung die Regel.

## LITERATUR.


1. **Aeby,** { Arch. für Anat. und Physiol. 1860. p. 253. / Untersuchungen über die Fortpflanzungsgeschw. der Reizung in quergestr. Muskelfasern. Braunschweig 1863.
2. **v. Bezold,** Unters. über die elektr. Erreg. von Muskeln und Nerven. 1861. p. 156.
3. **Bernstein,** Unters. über den Erregungsvorgang im Nerven- und Muskelsysteme. 1871. p. 79.
4. **Hermann,** Pflügers Arch. X. 1874. p. 48.
5. **Verworn,** Psycho-physiol. Protistenstudien. p. 82.
6. **Bernstein** und **Steiner,** Du Bois Arch. 1875. p. 526.
7. **Rollett,** Pflügers Arch. 52. p. 224.
8. **Schiff,** { Lehrbuch der Physiol. p. 26. / Moleschotts Untersuchungen. I.
9. **L. Hermann,** Pflügers Arch. XLV. p. 594.
10. **W. Kühne,** Müllers Arch. 1859. p. 611.
11. **A. Pick,** Prager med. Wochenschrift. 1884. No. 13.
12. **Baierlacher,** Zeitschr. für rat. Medicin. 1859.
13. **Erb,** Ziemssens Handb. der speciell. Pathol. und Therapie. XII. p. 242.
14. **Chwostek,** Allgem. Wiener med. Zeitung. 1883. p. 26.
15. **Milrad,** Arch. für exper. Path. und Pharmakologie. XX. p. 217.
16. **Ziehen,** Cit. in **Franz Friedrich,** Ueber das Verhalten der idiomuscul. Erregbarkeit bei Geisteskranken. Dissert. Jena 1891.
17. **Wegener,** Arch. für mikr. Anat. X. 1874. p. 293.
18. **Laulanié,** Comptes rendus. Tom. CI. 1885. p. 669.
19. **Rollett,** { Denkschriften der mathem.-naturw. Klasse der kais. Academie in Wien. LVIII. / Biologisches Centralblatt. XI. 1891. No. 5 und 6.
20. **Bowman,** Philosophical Transact. 1845.
21. **Nasse,** Pflügers Arch. XVII. p. 282.
22. **Engelmann,** { Pflügers Arch. XI. 1875. / Pflügers Arch. 56. 1894.

23. **A. Fick**, Sitzungsber. der phys.-med. Ges. zu Würzburg. 1874. Sitzung vom 13. Juni.
24. **Biedermann**, Beiträge zur allgem. Muskel- und Nervenphysiologie. XXII. p. 101. (Wiener academ. Sitzungsber. Bd. 97. Abth. 3. 1888—89.)
25. **Engelmann**, Pflügers Arch. IV. p. 44.
26. **Du Bois Reymond**, Arch. für Physiologie. 1890.
27. **Romanes**, Philosoph. Transact. 1866, 1867, 1876 und 1877. (Abhandlungen über Medusen.)
28. **Th. W. Engelmann**, Pflügers Arch. II. 1869. p. 243.
29. — — Pflügers Arch. IV. p. 33.
30. **Van Braam-Honckgeest**, Pflügers Arch. VI.
31. **Nothnagel**, Beiträge zur Physiol. und Pathol. des Darmes. 1884. p. 15.

## C. Die elektrische Reizung der Muskeln.

Unter allen zu Gebote stehenden künstlichen Reizmitteln irritabler Substanzen nimmt zweifelsohne der elektrische Strom die erste Stelle ein. Das gilt nicht nur in Bezug auf die leichte Anwendbarkeit und die Möglichkeit, die Intensität messbar aufs Feinste abzustufen, sondern vor Allem auch hinsichtlich der Eigenart der Wirkungsweise.

So oft auch bei den vorstehend besprochenen Untersuchungen an Muskeln der elektrische Strom als Reizmittel Verwendung fand, so handelte es sich doch fast ausschliesslich um einzelne oder rasch auf einander folgende Inductionsströme, weil es zunächst nur darauf ankam, einen momentanen, in seiner Stärke leicht variablen Reiz zu besitzen, der die reizbaren Theile möglichst wenig schädigt. Auf der anderen Seite bietet aber gerade die genauere Untersuchung der durch Kettenströme bedingten Erregungserscheinungen an Muskeln grosses Interesse und ist für die Auffassung der Wirkungsweise des elektrischen Stromes überhaupt von grösster Bedeutung.

In Bezug auf die Versuchstechnik erscheint es erforderlich, einige methodische Bemerkungen vorauszuschicken. Alle älteren Reizversuche an thierischen Theilen, bei welchen der elektrische Strom als Erregungsmittel diente, sind derart angestellt worden, dass man die reizbaren Theile über passend geformte, metallische, in der Regel aus Platin bestehende Elektroden brückte und vermittels derselben den Strom zuführte. Dieses Verfahren hat jedoch in Folge der sich stets einmischenden Polarisationsströme grosse Nachtheile, so dass es unter allen Umständen geboten erscheint, unpolarisirbare Elektroden zu benutzen, wo immer auch Kettenströme zur Verwendung gelangen. Ganz besonders wird dies unabweisbare Nothwendigkeit, wenn stärkere Ströme länger geschlossen bleiben. Seit Du Bois-Reymond die Technik der Elektrophysiologie durch die Einführung der unpolarisirbaren Combination amalgamirtes Zink und Zinkvitriol, zunächst zum Zwecke der Ableitung thierisch-elektrischer Ströme, bereichert hat, fanden derartige Elektroden die ausgedehnteste Anwendung bei Reizversuchen, und man hat denselben, je nach Bedarf, sehr verschiedene Formen gegeben. Wenn es darauf ankommt, einem quergestreiften Muskel einen Strom zuzuführen, dann bleibt vor Allem zu berücksichtigen, dass durch Verschiebung des sich contrahirenden Muskels unter den berührenden Elektroden leicht Fehler entstehen, die nur vermieden

werden können, wenn jene, mit dem Muskel, beziehungsweise den zur Insertion dienenden Knochen fest verbunden, allen Bewegungen zu folgen vermögen. Für den M. sartorius des Frosches, der sich seines regelmässig-parallelfaserigen Baues wegen vor Allem zu derartigen Versuchen eignet und leicht völlig unversehrt im natürlichen Zusammenhang mit dem Becken- und Unterschenkelknochen präparirt werden kann, hat zuerst Hering unpolarisirbare bewegliche Elektroden construirt, die den verschiedensten Zwecken dienen können (1).

„Eine 5,5 cm lange Glasröhre (Fig. 71) ist an ihrem oberen Theile mit einer geschlitzten Messinghülse versehen, die oben zwei diametral gegenüberliegende Spitzen trägt, welche in den Löchern eines Axenlagers ruhen, so dass sich die vertical herabhängende Röhre um diese Spitzen sehr leicht drehen und gleichsam pendeln kann. Das Axen-

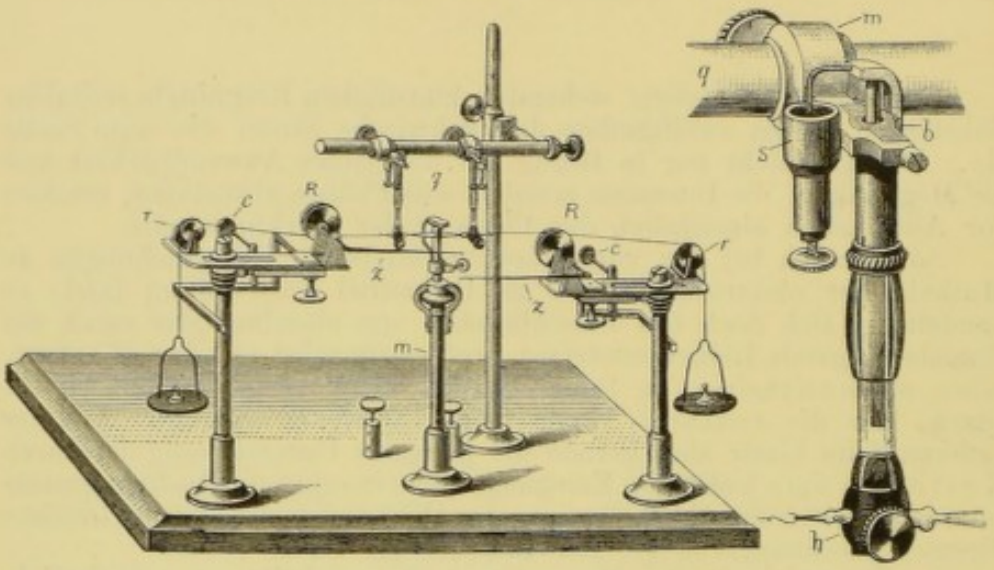



Fig. 71. Apparat zur Untersuchung der polaren Wirkungen des elektrischen Stromes im Muskel (Doppelmyograph). — Eine unpolarisirbare bewegliche Muskelelektrode für sich gezeichnet. (Nach Hering.)

lager ist an einem Messingringe (*m*) befestigt, welcher auf einem horizontalen Stabe (*q*) von Bein oder Hartgummi verstellbar ist. Ueber das untere Ende der Glasröhre ist ein kurzer Cylinder (*h*) von Hartgummi geschoben, dessen Lichtung die Fortsetzung der Röhrenlichtung bildet und welcher ausserdem in querer Richtung so durchbohrt ist, dass ein dünner Knochen, wie die Tibia oder das Os ilei des Frosches durch das Bohrloch hindurchgesteckt und mittels einer Schraube befestigt werden kann. Ein kleiner amalgamirter Zinkstab wird von oben in die Röhre gebracht und durch einen an seinem oberen Ende angelötheten Messingbügel (*b*) getragen, der sich an der Messinghülse der Röhre fixiren lässt. Dieser Bügel läuft andererseits in einen kurzen, nach unten abgebogenen Kupferdraht aus, der in einen dem Axenlager angelötheten und mit Quecksilber gefüllten Stahlnapf (*s*) taucht. Beim Hin- und Herpendeln der Röhre bleibt der Contact des Drahtendes mit dem Quecksilber erhalten. Am unteren Ende des Stahlnapfes befindet sich ein Bohrloch mit Klemmschraube zur Be-

festigung eines Leitungsdrahtes. Beim Gebrauch wird der Hartgummiansatz und das unterste Stück der Glasröhre mit Kochsalzthon, die übrige Röhre mit Zinkvitriollösung gefüllt und sodann der Zinkstab eingeschoben. Nachdem der Knochen durch das Bohrloch des Hartgummiansatzes und den Thon durchgestossen ist, wird er mit der Schraube fixirt. In derselben Weise wird der Knochen am anderen Ende des Muskels in einer ganz gleichen Elektrode befestigt, so dass nunmehr der Muskel horizontal zwischen beiden Elektroden ausgespannt ist. Am unteren Ende jeder Elektrode ist ferner ein Faden befestigt, welcher die Verbindung mit einem Muskelzeiger oder Muskelschreiber herstellt. Es kann beliebig die eine oder die andere Elektrode fixirt werden, so dass nur noch die andere der Verkürzung des Muskels folgt."

Nehmen wir an, es sei die den Beckenknochen tragende Elektrode fixirt, so lässt sich die Bewegung resp. Gestaltveränderung des ganzen

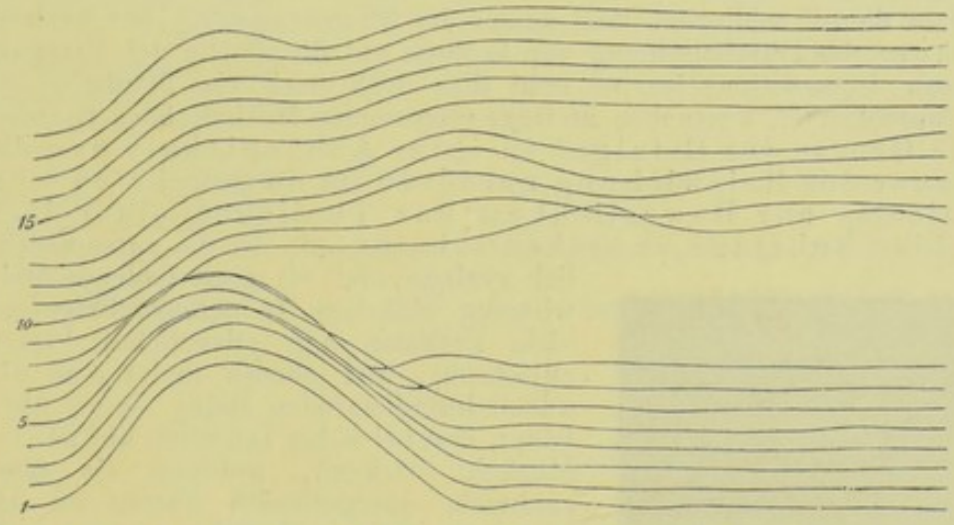



Fig. 72. 1—8 Zuckungscurven bei Reizung des Muskels mit einzelnen Inductionsschlägen; 9—19 Zuckungscurven (Schliessungszuckungen) bei Reizung mit dem Kettenstrome (tetanischer Charakter). (Nach Tigerstedt.)

Muskels leicht beobachten und eventuell graphisch darstellen, wenn die andere frei bewegliche Elektrode durch einen horizontal verlaufenden Faden, welcher über zwei Rollen (*R* und *r* Fig. 71) geschlungen ist und am Ende ein Gewichtsschälchen trägt, mit einem langen Zeiger *z* verbunden wird, der an der Axe der einen, grösseren Rolle befestigt ist. Da der Schreibstift Kreisbogen beschreibt, so wird dadurch die Zuckungscurve auf der berussten, bewegten Schreibfläche mehr oder weniger verzerrt, ein Fehler, der jedoch für die hier zunächst in Betracht kommenden Erscheinungen von geringem Belang ist. Wenn man nun unter den eben erörterten Bedingungen die Wirkung verschieden starker Kettenströme auf den durch Curare entnervten Sartorius untersucht, so lässt sich leicht feststellen, dass, möglichst günstige Erregbarkeitsbedingungen des Muskels vorausgesetzt, die dauernde Schliessung eines schwachen Stromes immer nur eine einmalige, rasch ablaufende „Zuckung" auslöst, deren Höhe Anfangs gering, bei weiterer Verstärkung der Stromes-Intensität rasch ihrem maximalen Werthe zustrebt. Von einer gewissen Grenze der

Stromstärke ab bleibt die Höhe der Schliessungszuckungen constant; dagegen treten andere Veränderungen der gezeichneten Curven hervor, die im Folgenden noch näher zu besprechen sein werden. Bei Vergleichung maximaler durch einzelne Inductionsschläge ausgelöster Zuckungen und maximaler durch den Kettenstrom bedingter „Schliessungszuckungen" fällt unter sonst gleichen Bedingungen besonders die viel beträchtlichere Höhe, sowie der abgestumpfte rundliche Gipfel der letzteren auf. Dies macht sich schon bei langsamer, noch deutlicher aber bei rascher Bewegung der Schreibfläche bemerkbar. Nach Tigerstedt (2) zeigt der Verlauf jeder Schliessungszuckung „tetanischen" Charakter, indem die entsprechenden Curven viel gestreckter verlaufen, als bei Zuckungen, welche durch inducirte Ströme ausgelöst werden (Fig. 72). Dass es sich dabei aber nicht nothwendig um einen wirklichen „Tetanus", d. h. um eine durch Summation entstandene Contraction, zu handeln braucht, bedarf kaum besonderer Erwähnung. Lassen schon diese Thatsachen allein darauf schliessen, dass ausser der Stromesintensität auch die Dauer der Durchströmung von Einfluss auf die Stärke der Erregung (bezw. Contraction) ist, so geht dies doch noch viel deutlicher aus entsprechenden Versuchen an träge reagirenden Muskeln hervor, indem die Grösse des Erfolges in ihrer Abhängigkeit von der Dauer der Reizwirkung geradezu im umgekehrten Verhältniss zur Beweglichkeit der Theilchen einer irritablen Substanz zu stehen scheint. So ist die ausserordentlich geringe und oft ganz fehlende Reizwirkung einzelner Inductionsschläge auf viele Protisten und pflanzliches Plasma allbekannt, und ebenso findet man dieselben kurzdauernden Reize, wenn überhaupt, erst bei hoher Intensität auf glatte Muskeln wirkend, während sie rasch zuckende quergestreifte Fasern im Allgemeinen leicht und sicher erregen. In einer überaus anschaulichen Weise kann man dies an jedem erschlafften (möglichst tonusfreien) Präparate des Schliessmuskels von Anodonta sehen (3). Es lässt sich, wie schon oben erwähnt wurde, aus demselben leicht ein Präparat gewinnen, welches in ganz ähnlicher Weise der elektrischen Reizung zugänglich ist, wie der Sartorius des Frosches. (Fig. 73.) Man kann dann, nachdem die eine Schalenhälfte dauernd fixirt ist, unpolarisirbare Pinselelektroden beiderseits möglichst nahe der Insertionsstelle des im Allgemeinen parallelfaserigen Muskelbandes anlegen, wobei, um eine Verschiebung der der anderen, beweglichen Schalenhälfte entsprechenden Elektrode auszuschliessen, die Zuleitung des Stromes an dieser Stelle am besten durch eine kurze Fadenschlinge erfolgt.

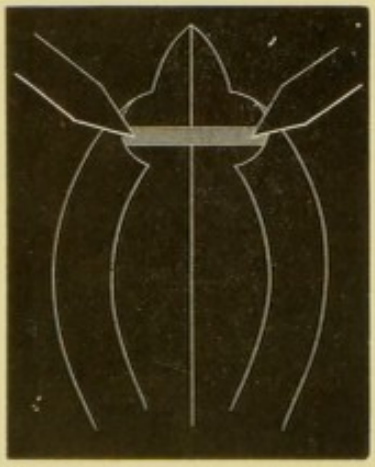


Fig. 73. Schema der elektrischen Reizung des Muschelschliessmuskels.

Schickt man hierauf einen hinreichend starken Strom durch den erschlafften Muskel, so beobachtet man Gestaltveränderungen, welche, abgesehen von der mehr oder weniger allen glatten Muskeln eigenthümlichen Trägheit der Reaction, im Allgemeinen

mit jenen übereinstimmen, welche quergestreifte Muskeln unter analogen Verhältnissen darbieten. Was zunächst Form und Verlauf der Contraction bei Schliessung des Stromes betrifft, so entspricht die etwa gezeichnete Curve natürlich kaum jemals dem Vorgange, den man mit Rücksicht auf den zeitlichen Verlauf der Zusammenziehung beim quergestreiften Muskel als „Schliessungs-Zuckung" zu bezeichnen pflegt. Abgesehen von der Langsamkeit, mit der sich der ganze Vorgang abspielt, tritt auch der Unterschied in der Dauer der Verkürzungs- und Erschlaffungs-Phase (Stadium der steigenden und sinkenden Energie) beim

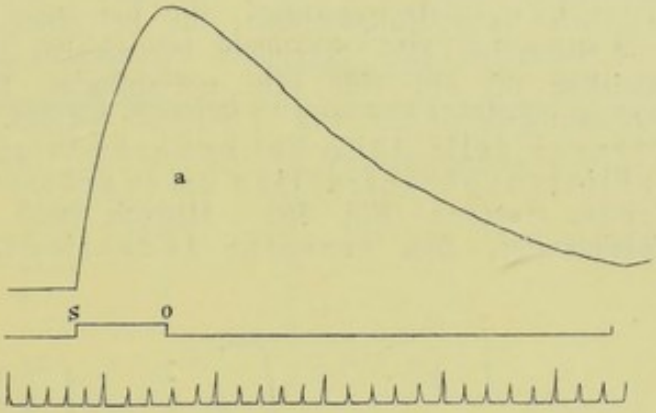



Fig. 74. Schliessungscontraction des Schliessmuskels von Anodonta (Reizung mit dem Kettenstrom); bei *s* Schliessung, bei *o* Oeffnung.

Fig. 74.

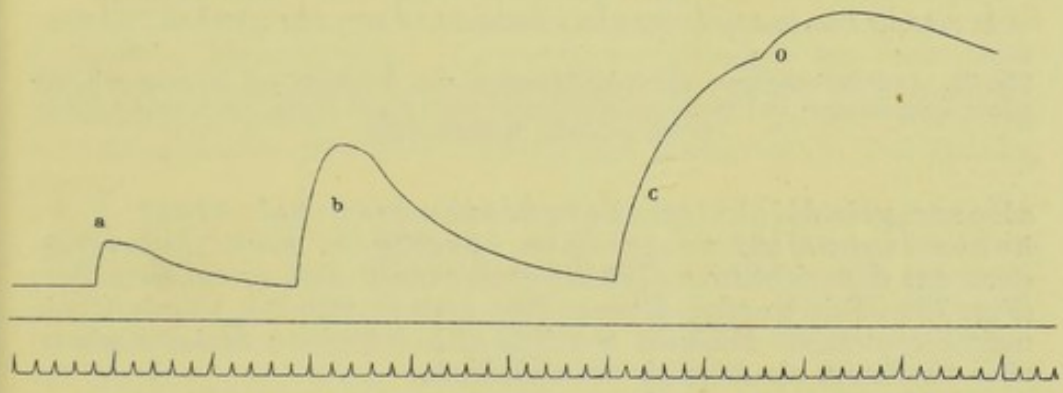



Fig. 75. Einfluss der Schliessungsdauer auf die Contractionsgrösse des Schliessmuskels von Anodonta (Reizung mit dem Kettenstrom); bei *a* Schliessungsdauer = 1/4 Sek., bei *b* = 1 Sek., bei *c* = 4 Sek., *o* Oeffnungscontraction. (Biedermann.)

Fig. 75.

glatten Muschelmuskel ungleich schärfer hervor, wodurch die Contractionscurve ein eigenthümliches und charakteristisches Gepräge erhält. Es sind in dieser Beziehung zwei Fälle zu unterscheiden, je nachdem der Reizstrom geöffnet wird, bevor oder sobald der Muskel das Maximum der Verkürzung erreicht hat, oder längere Zeit hindurch geschlossen bleibt. Ersteren Falls erhält man, wenigstens unter gewissen Umständen, wie insbesondere bei Benutzung erwärmter und daher rascher reagirender Präparate, Curven, die man nach Form und Verlauf als gedehnte Zuckungscurven zu bezeichnen geneigt sein könnte, da hier nicht nur die Verkürzung rasch zu beträchtlicher Höhe ansteigt, sondern auch die Wiederverlängerung nur eine verhältnissmässig kurze Zeit für sich in Anspruch nimmt (Fig. 74).

Anderen Falls erhält man aber bei längerem Geschlossenbleiben des Stromkreises Curven, welche sich zwar im Moment der Schliessung rasch erheben, ohne jedoch wieder abzusinken, entsprechend einer gleichbleibenden dauernden Verkürzung des Muskels. Es kann derselbe unter diesen Umständen selbst bei minutenlanger Schliessungsdauer fast ebenso lange im Zustande maximaler Verkürzung verharren, und zwar ebensowohl bei Reizung mit schwachen wie mit starken Strömen. Am allerdeutlichsten lässt sich aber an dem in Rede stehenden Präparat die Abhängigkeit der Contractionsgrösse von der Schliessungsdauer erkennen, wenn man den Stromkreis öffnet, ehe noch das Maximum der Verkürzung erreicht ist. Kettenströme, die bei einer Schliessungsdauer von 3—4 Sekunden eine maximale Contraction des Muskels bedingen, bewirken oft nur eine sehr geringfügige Verkürzung, wenn die Schliessungsdauer nur etwa $^1/_4$ Sekunde beträgt. Innerhalb dieser Grenzen fällt dann bei unveränderter Stromstärke die Schliessungscontraction um so grösser aus, je länger der Strom dauert (Fig. 75). Hiermit steht nun in voller Uebereinstimmung, dass einzelne Inductionsströme selbst die

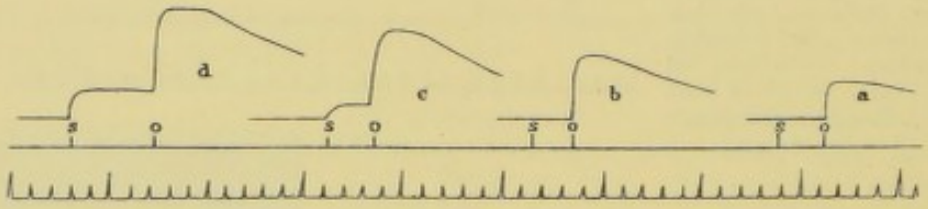



Fig. 76. Contractionscurven des Schliessmuskels von Anodonta bei Reizung mit einzelnen Schliessungs- und Oeffnungsinductionsströmen (*s* und *o*) von zunehmender Stärke (*a* bei grösstem Rollenbestand).

allerempfindlichsten Präparate erst bei einer sehr hohen Intensität zu erregen vermögen, soweit dies wenigstens aus den sichtbaren Gestaltveränderungen sich erschliessen lässt (Fig. 76). Frische oder ältere, aber noch in ziemlich hohem Grade tonisch contrahirte Muskeln erweisen sich inducirten Strömen gegenüber überhaupt als gänzlich unempfindlich.

Auch bei periodisch wiederholter tetanisirender Reizung lässt sich die Ueberlegenheit eines länger fliessenden Stromes gegenüber kurz dauernden „Stromstössen“ stets constatiren. Schon Fick giebt an, dass rasches Schliessen und Oeffnen eines an sich hinreichend starken Kettenstromes mit der Hand den glatten Muschelmuskel häufig unerregt lässt; dabei ist die Dauer des einzelnen Stromstosses noch immer sehr beträchtlich; wird dieselbe noch mehr herabgesetzt, so bedarf es immer stärkerer Ströme, um überhaupt erregend zu wirken. Dies macht sich in besonders auffallender Weise bei Reizung mit rasch auf einander folgenden inducirten Wechselströmen bemerkbar, und Fick gedenkt bereits der Thatsache, „dass in demselben Stromkreis, der die zweite Spirale eines gewöhnlichen Schlittenapparates schliesst, ein Froschmuskel in heftigstem Tetanus begriffen sein kann, während der Muschelmuskel keine Spur von Erregung zeigt“, und dass dies auch dann noch der Fall war, wenn die Ströme

genügend kräftig waren, um die Muskeln der Hand des Experimentators in Tetanus zu versetzen (4).

An diese Erfahrungen am glatten Muschelschliessmuskel schliessen sich naturgemäss die Beobachtungen von Engelmann am Ureter an (5). Auch hier lässt sich leicht zeigen, dass die Schliessungscontraction nur dann zu Stande kommt, wenn die Stromesdauer eine gewisse Grenze überschreitet, die um so tiefer liegt, je stärker der Strom ist. Die beistehende Tabelle nach Engelmann lässt dies sehr deutlich erkennen:

| Stromstärke in Rheochordwiderstand. | Minimum der zur Contraction erforderlichen Schliessungsdauer. |
|---|---|
| 4000 cm | < 1/2 Viertelsekunde |
| 500 „ | 1/2 „ |
| 50 „ | 1 „ |
| 25 „ | 2 „ |
| 15 „ | 3 „ |
| 12 „ | 4 „ |
| 11 „ | 5 „ |
| 10,5 „ | 6 „ |

Hiermit steht in Uebereinstimmung, dass es „gewaltiger Stromstärken" bedarf, um durch einzelne Inductionsströme am Ureter eine Contraction hervorzurufen. Engelmann gelangte erst dann zum Ziele, als er metallische Elektroden (Zinkdrähte) nahm, die intrapolare Strecke kurz machte und die primäre Spirale des Du Bois'schen Schlittenapparates mit 2—4 Grove'schen Elementen in Verbindung setzte.

Es bot sich schon wiederholt Gelegenheit, zu constatiren, dass Erscheinungen, deren Feststellung am quergestreiften Muskel die complicirtesten Versuchsmethoden und die feinsten Hülfsmittel erfordert, an glattmuskeligen Theilen ohne Weiteres beobachtet werden können. Dies gilt besonders auch hinsichtlich des Einflusses der Stromesdauer auf die Erregung. Oben wurde schon erwähnt, dass der immer sehr beträchtliche Unterschied der maximalen Zuckungshöhe bei Reizung mit inducirten und Kettenströmen an sich schon darauf hinweist, dass letzteren Falls die Dauer der Durchströmung wesentlich mit in Betracht kommt. Den genaueren Nachweis für Kettenströme gleicher Intensität und verschiedener Dauer hat jedoch für den quergestreiften Froschmuskel zuerst Fick geliefert. Es ist dies hier viel schwieriger, als bei glatten Muskelelementen, da, wie von vornherein zu erwarten war, die Zeiträume, während welcher der Strom fliessen muss, um wirksame Erregung auszulösen, im ersteren Falle viel kürzer sind. In der That zeigt sich denn auch bei Versuchen, wo die Schliessung des Stromes mittels eines der üblichen „Schlüssel" bewerkstelligt wird, niemals ein merklicher Einfluss der Schliessungsdauer auf die Höhe (Grösse) der Schliessungszuckung, und es ist dies auch ohne Weiteres verständlich: Wenn erst einmal der Strom so lange dauert, dass der Muskel das Maximum der Contraction erreichen kann, so wird ein

ferneres Dauern des Kettenstromes für die Schliessungszuckung ohne Belang sein. Dies dürfte aber voraussichtlich immer der Fall sein, wenn durch eine willkürliche, wenn auch noch so rasche, Handbewegung der Kreis geschlossen und geöffnet wird.

Unter gewissen Umständen kann allerdings auch der quergestreifte Stammesmuskel Eigenschaften annehmen, die es ermöglichen, die relative Unwirksamkeit sehr kurzdauernder Reize ohne alle feineren Hülfsmittel nachzuweisen. Brücke fand die Empfindlichkeit quergestreifter Muskeln gegen kurzdauernde Ströme bei Curarevergiftung vermindert. Den Aerzten ist es ferner seit lange bekannt, dass an pathologisch gelähmten quergestreiften Muskeln eine gewisse Unwirksamkeit der kurzdauernden, inducirten Ströme bei völliger Wirksamkeit der Schwankungen von Kettenströmen hervortritt, und diese Thatsache wurde der Ausgangspunkt einer grossen Reihe von Untersuchungen (6). So fand Erb (l. c.) bei rheumatischer (Facialparalyse) oder durch Nervendurchschneidung bewirkter Lähmung, Neumann im Ermüdungs- und Absterbezustand die Empfindlichkeit der Muskeln gegen kurzdauernde Ströme sehr vermindert oder gänzlich aufgehoben bei völlig erhaltener, ja sogar gesteigerter Erregbarkeit für den Kettenstrom.

Mit diesen Veränderungen geht die allmähliche Entwicklung eines viel trägeren Zuckungsverlaufes Hand in Hand, so dass sich auch hier wieder der oben angeführte Satz als geltend erweist, dass langsamer reagirende contractile Substanzen einer längeren Reizdauer bedürfen, als rasch reagirende. In sozusagen extremer Weise entwickelt erscheint dieses Verhalten bei sehr vielen glatten Muskeln, so dass man wohl berechtigt ist, zu sagen, dass der quergestreifte Muskel beim Absterben und insbesondere bei beginnender Degeneration sich in seinen physiologischen Eigenschaften jenen bis zu einem gewissen Grade nähert. In einer überaus auffallenden Weise machten sich die erwähnten Unterschiede in einer bisher nicht publicirten Versuchsreihe geltend, welche L. Krehl im hiesigen Institut an Fröschen durchführte, denen der eine Ischiadicus am Oberschenkel durchschnitten worden war. Nach etwa $^3/_4$ Jahren ergab die Vergleichung der beiden Gastrocnemii höchst auffallende Verschiedenheiten bei Reizung mit tetanisirenden oder einzelnen Inductionsströmen, sowie andererseits mit dem Kettenstrom. Ersteren Falls mussten die Rollen einander fast bis zur Berührung genähert werden, ehe am gelähmten Muskel ein schwacher Erfolg eintrat, andernfalls zeigte sich eine ausserordentlich starke Dauerverkürzung während der Schliessungszeit. Der Muskel der gesunden Seite reagirte dagegen in ganz normaler Weise.

Dass nichtsdestoweniger auch hier die Schliessungserregung eine Function der Stromesdauer ist, zeigte durch einwandfreie Versuche zuerst A. Fick (7). Um der Dauer eines einzelnen „Stromstosses“ jeden beliebigen Werth geben zu können, bediente sich Fick federnder Contacte, wobei eine Metallspitze sehr schnell über eine metallische Platte von wechselnder Breite hinübergeführt wurde (Spiral-Rheotom). Es ergab sich dabei, dass auch bei Reizung eines normalen quergestreiften Froschmuskels die Grösse (Höhe) der bei Schliessung eines Kettenstromes auftretenden Zuckung nicht nur von der Stromstärke, sondern auch von der Zeit ab-

hängt, während welcher derselbe in constanter Dichte den Muskel durchfliesst. Der Grenzwerth, unter welchen die Schliessungsdauer nicht sinken darf, wenn die Zuckungshöhe maximal bleiben soll, würde nach Fick etwa 0,001 Sekunde entsprechen. Wenn dieser Werth auch nur als ein angenäherter zu bezeichnen ist, so ergiebt sich aus demselben doch, dass der Unterschied zwischen der zur Auslösung einer wirksamen Schliessungserregung nöthigen Schliessungsdauer bei glatten Muskeln und dem quergestreiften Froschmuskel ein ganz enormer ist. Wir werden später sehen, dass ein ähnlicher gradweiser Unterschied auch wieder zwischen dem quergestreiften Muskel und markhaltigen Nerven besteht, indem zur Erregung der letzteren wieder eine noch viel kürzere Schliessungsdauer genügt.

Resumiren wir schliesslich das Resultat der vorstehend mitgetheilten Erfahrungen, so lässt sich sagen, dass ein Strom von gegebener Stärke unter allen Umständen eine merkliche Zeit fliessen muss, um den Muskel aus dem Zustand der Ruhe in den der betreffenden Stromesintensität entsprechenden, maximalen Erregungszustand überzuführen. Wirkt die Reizursache, d. i. der Strom, zu kurze Zeit ein, so erfolgt nur eine schwache Contraction, weil sich der neue Zustand nicht in vollem Maasse entwickeln kann; bei noch kürzerer Schliessungsdauer bleibt aber jede Wirkung gänzlich aus, weil dann der Reiz nicht einmal so lange einwirkt, um überhaupt nur in merklichem Grade die der Contraction zu Grunde liegenden Veränderungen der Muskelsubstanz herbeizuführen. Die erforderliche Zeit schwankt bei verschieden rasch reagirenden Muskeln innerhalb sehr weiter Grenzen, ist aber ganz allgemein um so grösser, je träger der Contractionsverlauf ist.

Ist damit eigentlich schon bewiesen, dass der Strom nicht nur im Momente seines Entstehens, sondern auch während der Dauer seines Fliessens den Vorgang der Erregung auslöst, so geht dies doch noch überzeugender aus einer genaueren Untersuchung der Formänderungen eines Muskels während des dauernden Geschlossenseins eines Stromes hervor. Für den glatten Muschelmuskel wurde schon oben darauf hingewiesen, dass derselbe unter diesen Umständen minutenlang in gleichbleibender, dauernder Verkürzung verharrt. Die Grösse dieser „Schliessungsdauercontraction“ wächst bis zu einer gewissen Grenze mit der Stärke des reizenden Stromes, doch ist die Erscheinung an sich bei allen überhaupt wirksamen Intensitätsgraden deutlich ausgeprägt, ja man kann sagen, dass die Schliessungsdauercontraction überhaupt die einzige der dauernden Schliessung entsprechende Contractionsform des glatten Muschelmuskels darstellt. Vergleicht man hiermit das Verhalten des quergestreiften Muskels unter denselben Bedingungen, so ergeben sich bemerkenswerthe Unterschiede. Es wurde schon erwähnt, dass hier unterhalb einer gewissen Grenze der Stromstärke die Schliessung immer nur eine einmalige „Zuckung“ auslöst, wobei sich der Muskel rasch verkürzt und fast ebenso rasch wieder verlängert, auch wenn der Stromkreis

dauernd geschlossen bleibt. Ist in einem gegebenen Fall die Schliessungszuckung erst maximal geworden, so bedingt eine weitere Steigerung der Stromesintensität zwar keine weitere Zunahme der Zuckungshöhe, wohl aber Veränderungen in der Form der Contractionscurve, welche der Ausdruck einer während der ganzen Dauer der Durchströmung anhaltenden Zusammenziehung des Muskels sind. Wundt (8) hat zuerst beobachtet, dass der Muskel nach Ablauf der Schliessungszuckung nicht sofort seine natürliche Länge wieder erreicht, sondern dass ein grösserer oder geringerer Grad von Verkürzung zurückbleibt, die sich erst im Momente der Oeffnung des Stromkreises rasch und plötzlich ausgleicht, falls nicht diese letztere an sich den Muskel erregt und eine abermalige, stärkere Contraction (Oeffnungszuckung) bewirkt. Die Grösse der Schliessungsdauercontraction wächst auch hier bis zu einer gewissen Grenze mit der Stärke des reizenden Stromes; sie ist, wenigstens unter den gegebenen Bedingungen (bei Verzeichnung der Gestaltveränderungen mittels des Hering'schen Doppelmyographen), bei schwachen Strömen unmerklich, tritt aber weiterhin stets deutlich als ein besonderer Curvenabschnitt hervor, indem der absteigende Schenkel der Curve nicht bis zur Abscissenlinie reicht, sondern mehr oder weniger hoch über derselben verläuft, so

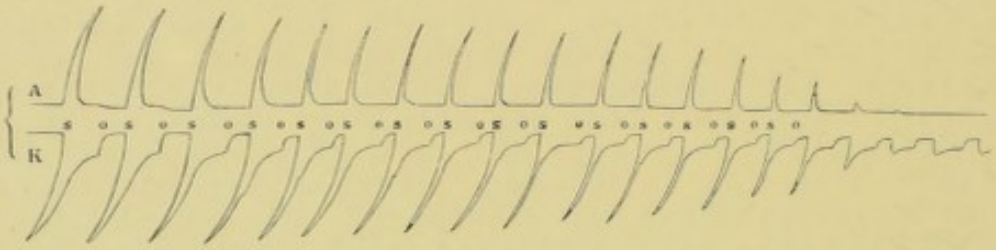



Fig. 77. Sartorius in der Mitte fixirt (Doppelmyograph). Aufeinanderfolgende Schliessungsreize bei gleichbleibender Stärke und Richtung des Stromes. Einfluss der (localen) Ermüdung an der Kathode.

lange der Strom geschlossen bleibt (Fig. 77, *K*). Bei Anwendung sehr starker Ströme erscheint dann die Schliessungszuckung eventuell nur als ein Haken angedeutet, indem der Muskel nach Erreichung des Maximums der Verkürzung nur wenig erschlafft und sich so dem normalen Verhalten des glatten Muschelmuskels nähert. Es scheint, dass dies früher und in höherem Grade bei Präparaten eintritt, welche schon ermüdet und weniger leistungsfähig geworden sind. Ueberhaupt ist die Schliessungsdauercontraction sozusagen viel widerstandsfähiger als die Schliessungszuckung, wie sich unter Anderem auch daraus ergiebt, dass, wenn ein Muskel durch wiederholte Schliessungen bei unveränderter Stromesrichtung ermüdet wird, die Anfangszuckung ziemlich rasch an Grösse abnimmt und alsbald ganz ausbleibt, während die Dauercontraction nur äusserst langsam bei fortschreitender Ermüdung des Muskels an Grösse abnimmt. Die Anfangszuckung ist längst verschwunden, wenn noch immer jede neue Schliessung den Muskel zu dauernder Verkürzung in fast gleichem Grade anregt, wie zu Anfang des Versuches (Fig. 77, *K*); erst sehr spät bleibt auch diese Stromeswirkung aus. In jedem solchen Falle verhält sich dann der quergestreifte Muskel ganz so wie von Anfang an der glatte Muschelmuskel: Es erfolgt über-

haupt keine Schliessungszuckung, sondern nur eine mehr oder minder beträchtliche Dauercontraction. Es zeigt sich also auch in dieser Beziehung wieder eine Uebereinstimmung des ermüdeten quergestreiften mit dem normalen glatten Muskel. Im Verein mit den früher mitgetheilten Thatsachen beweist die Schliessungsdauercontraction unwiderleglich, dass der elektrische Strom den Vorgang der Erregung ebensowohl beim quergestreiften wie beim glatten Muskel während der ganzen Dauer seines Fliessens auslöst.

Viel augenfälliger noch als bei der Schliessungserregung macht sich der Einfluss der Stromesdauer hinsichtlich der Oeffnungserregung geltend, so dass hier der Einfluss der Stromesintensität gegenüber dem der Stromesdauer sehr in den Hintergrund tritt. Ist die Stromesintensität gering und die Schliessungsdauer kurz, so erfolgt niemals eine Oeffnungserregung; Ströme, deren Schliessung der Curaremuskel mit maximalen Zuckungen und starker Dauercontraction beantwortet, bewirken oft bei der Oeffnung noch keine Spur von sichtbarer Erregung, und im günstigsten Falle tritt dann nach langer Schliessungsdauer eine schwache Oeffnungszuckung auf. Obschon nun

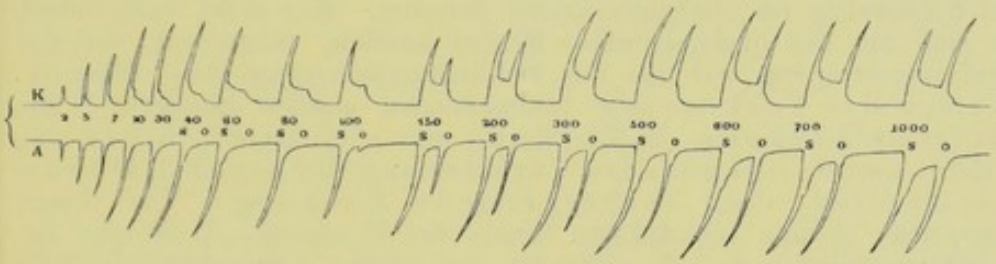



Fig. 78. Reihe von Zuckungscurven des in der Mitte fixirten, im Doppelmyographen befestigten Sartorius. *K* = Kathoden-, *A* = Anodenhälfte. Die Zahlen entsprechen dem jedesmaligen Reochordwiderstand. Einfluss der wachsenden Stromstärke.

andererseits starke Ströme schon nach kurz dauernder Schliessung deutliche Oeffnungserregung bewirken, ist es dennoch keineswegs die Stromesintensität, welche in erster Reihe den Erfolg des Oeffnungsreizes beeinflusst, sondern wesentlich die Dauer der Durchströmung. Dieselben Veränderungen, welche an der Curve der Schliessungscontraction bei wachsender Stromesintensität zu beobachten sind, treten auch an der Curve der Oeffnungscontraction hervor, wenn die Dauer der vorhergehenden Durchströmung gesteigert wird (24).

Die einfachste Art der Formänderung, mit welcher ein quergestreifter Muskel den Oeffnungsreiz beantwortet, ist wieder die Oeffnungszuckung; die Verkürzung erfolgt dann rasch im Momente der Oeffnung des Stromkreises, und fast ebenso rasch erreicht der Muskel wieder seine ihm in der Ruhelage zukommende Länge, so dass ganz analoge Curven entstehen, wie bei der Schliessung schwächerer Ströme. In dieser einfachen Weise verläuft aber die Oeffnungszuckung nur dann, wenn der Muskel sehr erregbar, der Strom nicht zu stark ist, und die Schliessungsdauer nicht zu lange ausgedehnt wird. Starke Ströme liefern fast regelmässig mehr oder weniger gedehnte (tetanische) Oeffnungszuckungen, die dann stets der vorher bestehenden Schliessungs-

dauercontraction aufgesetzt erscheinen, indem der aufsteigende Schenkel der Zuckungscurve sich von der Linie der Dauercontraction als Abscisse erhebt, während der absteigende zur ursprünglichen Abscissenlinie abfällt (Fig. 78).

Lässt man einen starken Strom so lange geschlossen, bis jede Spur der Dauerverkürzung verschwunden ist, so erreicht der Muskel nach Ablauf der Oeffnungszuckung nicht sofort seine natürliche Länge, sondern bleibt dauernd verkürzt (Oeffnungsdauercontraction); die Schliessung des gleichgerichteten Stromes bewirkt in diesem Falle keine Verkürzung, sondern eine Verlängerung des Muskels; man kann sich leicht überzeugen, dass nicht nur die Höhe der Oeffnungszuckung, sondern auch die Grösse der Oeffnungsdauercontraction bis zu einer gewissen Grenze mit der Dauer der vorhergehenden Durchströmung wächst. Bei gesunkener Erregbarkeit des Muskels bleibt, wie bei der Schliessung so auch bei der Oeffnung, die Zuckung ganz aus, und nur die Dauercontraction markirt den Erfolg der Reizung. Der Muskel verkürzt sich dann bei der Oeffnung, bleibt längere Zeit nach Unterbrechung des Stromes verkürzt, verlängert sich aber rasch und sofort bei Schliessung des gleichgerichteten Stromes. Man sieht, dass, sofern es sich um den quergestreiften Muskel handelt, ebensowohl bei der Oeffnungserregung wie bei der Schliessungserregung drei Hauptformen der Verkürzung unterschieden werden können: 1) die einfache Zuckung, 2) Zuckung mit sich unmittelbar anschliessender dauernder Verkürzung und endlich 3) Dauercontraction ohne vorhergehende Zuckung. Von diesen entspricht 1) dem schwächsten Grade der Erregung, 3) ist eine Ermüdungserscheinung. Wundt hat bei seinen Versuchen über die Oeffnungserregung offenbar nur die dritte Form beobachtet; er sagt nämlich (8, p. 142): „Lässt man die Kette noch längere Zeit geschlossen, so erfolgt nun bei der Oeffnung derselben eine Verkürzung; diese geschieht viel langsamer als die Verkürzung bei einer Zuckung; sie bleibt einige Zeit auf ihrem Höhepunkte, und erst allmählich tritt wieder eine geringe Verlängerung ein.“ Es muss dem gegenüber betont werden, dass auch nach stundenlanger Durchströmung, wenn nur für möglichste Erhaltung der Erregbarkeit und des Leitungsvermögens gesorgt ist, eine ausgesprochene Zuckung bei Oeffnung des Stromes erfolgt.

Da die trägen glatten Muskeln überhaupt nicht zucken, so erscheint es fast selbstverständlich, dass wie bei Schliessung so auch bei Oeffnung eines Kettenstromes der Charakter der Gestaltveränderung stets nur dem einer mehr oder weniger starken Dauercontraction entspricht. Stellt man Versuche an dem tonusfreien, möglichst erschlafften Schliessmuskel von Anodonta an, so bedarf es ziemlich starker Ströme und längerer Schliessungsdauer, um eine deutliche Oeffnungscontraction auszulösen, deren Curve dann in Folge der langsamen Erschlaffung des gereizten Muskels der Curve der Schliessungscontraction in der Nähe der Gipfels aufgesetzt erscheint (Fig. 75 *o*). Auch am Ureter des Kaninchens stellte Engelmann fest, dass, wenn eine Oeffnungscontraction stattfinden soll, die Schliessungsdauer eine gewisse zeitliche Grenze übersteigen muss. Diese wird von starken Strömen früher als von schwachen erreicht und desto früher, je grösser die

Erregbarkeit. „Bei grosser Stromstärke und hoher Reizbarkeit kann schon nach einer Schliessungsdauer von weniger als $^1/_4$ Sek. Oeffnungscontraction eintreten, bei Strömen von geringer Intensität und bei herabgesetzter Erregbarkeit bedarf es dazu nicht selten einer Schliessungsdauer von 30—60 Sekunden.“ Im Uebrigen nimmt bei einem gegebenen Strom auf einer bestimmten Stufe der Erregbarkeit die Gesammtdauer der Oeffnungscontraction mit wachsender Schliessungsdauer bis zu einer gewissen Grenze zu. Es stellt sich somit heraus, dass sowohl bei Schliessung wie bei Oeffnung eines Kettenstromes eine **dauernde** Erregung nicht nur glatter, sondern auch quergestreifter Muskeln herbeigeführt wird, deren Grösse im ersten Falle hauptsächlich von der Stromesintensität, im andern Falle auch in hohem Grade von der Dauer der Durchströmung abhängig erscheint.

Sehr eigenthümlich gestaltet sich in Bezug auf das Hervortreten der Oeffnungserregung das Verhalten des noch in einem gewissen

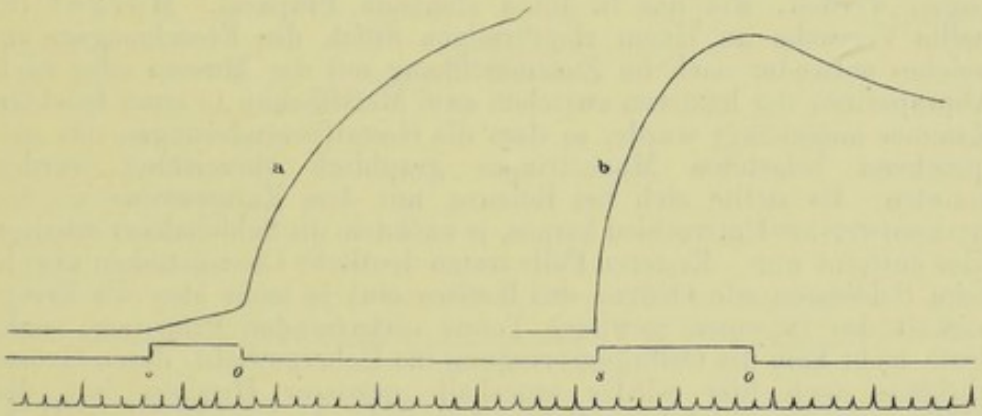



Fig. 79. Contractionscurven des Schliessmuskels von Anodonta bei Reizung mit dem Kettenstrom; *a* unmittelbar nach der Präparation (starker Tonus), *b* 4 Stunden später, nach Erschlaffung des Muskels; *s* Schliessung; *o* Oeffnung des Stromes.

Grade tonisch verkürzten glatten Muschelmuskels. Es wurde schon erwähnt, dass in jedem solchen Falle die Schliessung eines Kettenstromes, wenn überhaupt, nur eine sehr schwache Erregung bewirkt. Da nun der Oeffnungsreiz sowohl am quergestreiften, wie am tonusfreien, glatten Muskel stets viel schwächer wirkt, als unter sonst gleichen Verhältnissen der Schliessungsreiz, so erscheint es sehr auffallend, dass der erste sichtbare Reizerfolg bei einem möglichst frischen, stark „tonischen“ Präparat des Muschelmuskels ausnahmslos nur bei Oeffnung des Stromkreises eintritt, während die Schliessung entweder gänzlich wirkungslos bleibt oder doch nur eine im Vergleich zur Oeffnungscontraction minimale Verkürzung bewirkt (Fig. 79 *a*). Auch wenn man die Intensität eines eben wirksamen Stromes in der Folge sehr bedeutend steigert, beobachtet man keine wesentliche Aenderung in dem Verhalten des Muskels, es sei denn, dass die Oeffnungscontraction dann schon nach ganz kurzer Schliessungsdauer kräftig hervortritt. Handelt es sich um überhaupt wirksame Stromstärken, so genügt in der Regel eine Zeit von 1—2 Sekunden, um eine merkliche Verkürzung des Muskels zu erzielen; doch wächst

innerhalb gewisser Grenzen der Erfolg, wenn bei unveränderter Stromesrichtung und -Stärke die Schliessungszeit verlängert wird. Bemerkenswerth ist noch, dass bei mehrmals wiederholter Reizung desselben Präparates die Grösse der Oeffnungscontraction sehr rasch abnimmt; es scheint dies in Zusammenhang zu stehen mit dem ausserordentlich langsamen Abklingen aller Erregungserscheinungen und so auch der Oeffnungsdauercontraction, indem es minutenlang währt, ehe bei immer gleichbleibender Belastung der verkürzte Muskel seine ursprüngliche Länge wieder erreicht hat. Es ist unter diesen Umständen leicht ersichtlich, dass von einer Vergleichung der Erfolge bei wiederholter Reizung eines und desselben Muskels unter rasch wechselnden Versuchsbedingungen (wie beispielsweise bei verschiedener Schliessungsdauer und Intensität des Stromes) nur sehr bedingungsweise die Rede sein kann, indem bei der ungemeinen Langsamkeit der Wiedererschlaffung eigentlich nur der erste Versuch Berücksichtigung verdient. Man darf wohl annehmen, dass auch andere glatte Muskeln mit entwickeltem „Tonus" Kettenströmen gegenüber ein ähnliches Verhalten zeigen werden, wie das in Rede stehende Präparat. Morgen (9) stellte Versuche an einem ringförmigen Stück des Froschmagens an, welches entweder noch im Zusammenhang mit der Mucosa oder nach Abpräpariren der letzteren zwischen zwei Metallhaken in einer feuchten Kammer aufgehängt wurde, so dass die Gestaltveränderungen des entsprechend belasteten Muskelringes graphisch verzeichnet werden konnten. Es stellte sich bei Reizung mit dem Kettenstrome ein bemerkenswerther Unterschied heraus, je nachdem die Schleimhaut erhalten oder entfernt war. Ersteren Falls traten deutliche Contractionen sowohl beim Schliessen wie Oeffnen des Kreises ein; je mehr aber die Erregbarkeit des in einem gewissen Tonus verharrenden Präparates sank, desto mehr kam die Oeffnungserregung ins Uebergewicht, deren Grösse übrigens auch hier wieder innerhalb gewisser Grenzen mit der Schliessungsdauer wächst. Nach einer sehr langen (meist mehrere Sekunden betragenden) Latenzzeit steigt die Contraction langsam an, so dass sie meist erst nach $^1/_2$ Minute ihr Maximum erreicht hatte. Dann beginnt sofort die Erschlaffung, die sich ebenso langsam oder noch träger vollzieht. Nach Abtrennung der Schleimhaut sah Morgen die Schliessungscontraction in der Regel ganz ausbleiben, und nur bei der Oeffnung des Kreises erfolgte eine starke Verkürzung. Ein analoges Verhalten zeigt sich an dem gleichen Präparat auch nach Vergiftung des Thieres mit Morphium. Dass etwa im gegebenen Falle das Zustandekommen der Schliessungscontraction an nervöse Elemente (Ganglienzellen?) geknüpft ist, erscheint höchst unwahrscheinlich. Im Wesentlichen dürfte es sich nur um eine Folge der durch die Präparation verstärkten tonischen Contraction der Muskelhaut handeln. Bernstein, unter dessen Leitung die Arbeit Morgen's ausgeführt wurde, macht hierbei auch auf den Umstand aufmerksam, dass Präparate, welche sich spontan oft und stark contrahiren, auch besonders starke Schliessungscontractionen geben, während dies bei schlecht erregbaren oder narkotisirten Präparaten nicht der Fall ist.

Es wurde an anderer Stelle bereits erwähnt, dass mehrfach in nicht zu kurzen Pausen wiederholte, an sich unwirksame elektrische Reize sich bei glatten Muskeln leicht zu einer wirksamen Erregung summiren, und Engelmann (l. c. p. 282) hat diese Thatsache so-

wohl für Schliessungs- wie Oeffnungsreize am Kaninchenureter festgestellt. Das letztere gelingt unter Umständen auch am glatten Muschelschliessmuskel (Fig. 80). Bei Anwendung stärkerer Ströme sieht man dann, insbesondere an nicht vollständig erschlafften Präparaten, nach Beendigung einer längere Zeit hindurch fortgesetzten rhythmischen Reizung eine neuerliche weitere Verkürzung erfolgen, über deren Natur als Oeffnungscontraction kein Zweifel bestehen kann und deren Entstehung durch Summation an sich unwirksamer Oeffnungsreize zu erklären ist, wie dies für das gleiche Object auch schon von Fick (4, p. 44 und p. 50) nachgewiesen wurde. Ich stehe nicht an, in dieser Erscheinung ebenso ein Analogon jener „Endzuckung" zu erblicken, welche, wie früher erwähnt wurde, am Schluss einer tetanisirenden Reizung quergestreifter Muskeln mit sehr frequenten inducirten Strömen bisweilen hervortritt, wie die

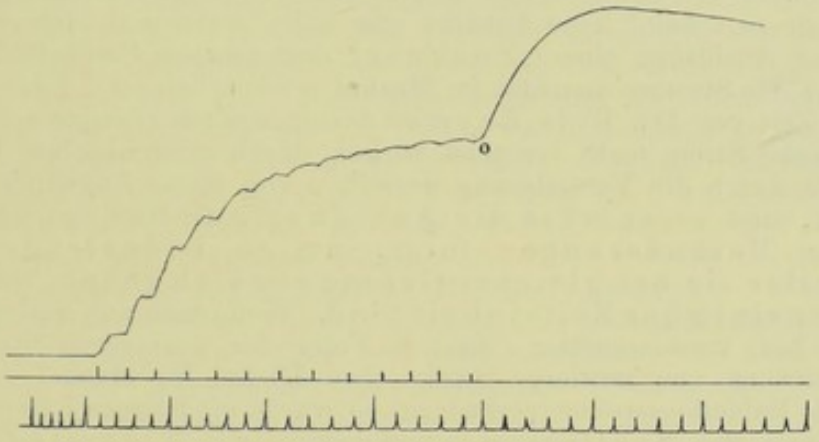



Fig. 80. Oeffnungscontraction (o) des Muschelschliessmuskels (Anodonta) nach rhythmischer Reizung mit einem starken Kettenstrom (10 Dan.). Während der Reizung unvollkommener Tetanus. Die Zeitmarken entsprechen Sekunden.

„Anfangszuckung" unter gleichen Umständen als Analogon der Schliessungszuckung bei Reizung mit dem Kettenstrome aufzufassen sein dürfte.

Als ein wesentliches unterscheidendes Merkmal zwischen den durch einzelne Inductionsschläge und Schliessung bezw. Oeffnung von Kettenströmen ausgelösten „Zuckungen" quergestreifter Muskeln wurde oben schon der gestrecktere Verlauf („tetanische Charakter") der letzteren besonders hervorgehoben. Der ganze Verkürzungsvorgang in allen seinen einzelnen Phasen (besonders aber im Stadium der absteigenden Energie) dauert entsprechend der grösseren Dauer des Schliessungs- oder Oeffnungsreizes länger. Es ist nun eine Frage von erheblichem theoretischen Interesse, wie sich das Stadium der latenten Reizung in beiden Fällen verhält. Sehr eingehende Untersuchungen hierüber verdanken wir Tigerstedt (2), nachdem bereits v. Bezold (10) festgestellt hatte, dass bei nicht übermässig starken Strömen die Schliessungszuckung eine kürzere Latenzdauer hat, als eine Schliessungsinductionszuckung. Der Unterschied beträgt (beim nicht curarisirten Gastrocnemius) durchschnittlich nach Tigerstedt 0,003″. Ich selbst habe die gleiche Thatsache bei später noch näher zu besprechenden Versuchen am

curarisirten Sartorius ausnahmslos beobachtet. Wie schon v. Bezold fand, ist die Grösse des Latenzstadiums bei Reizung mit Kettenströmen sehr wesentlich von der Stärke derselben abhängig, und zwar um so beträchtlicher, je schwächer die zur Reizung verwendeten Kettenströme sind. Wird die Intensität der letzteren sehr gesteigert, so kann es schliesslich zu einer völligen Ausgleichung des anfänglich sehr beträchtlichen Unterschiedes kommen. Noch länger als bei den Schliessungszuckungen ist in der Regel das Latenzstadium der Oeffnungserregung, so dass bei schwächeren Kettenströmen der Unterschied gegenüber den Inductionszuckungen noch viel ausgeprägter hervortritt, als bei diesen und Schliessungszuckungen. Durch Steigerung der Stromesintensität und der Schliessungsdauer lässt sich derselbe aber auch in diesem Falle fast ganz ausgleichen. Fragt man nun nach der Ursache der kürzeren Latenzdauer von Schliessungs- und Oeffnungs-Inductionszuckungen, so liegt, wie es scheint, eine Antwort sehr nahe, wenn man sich erinnert, dass zur Auslösung einer „Zuckung" eine gewisse Steilheit des Ansteigens der Stromesintensität im Muskel erforderlich ist. Nach einem seiner Zeit von Du Bois-Reymond aufgestellten Gesetze sollte der elektrische Strom nicht erregend wirken durch seine absolute Dichte, sondern durch die Veränderung derselben von einem Augenblick zum andern, und zwar wäre die Anregung zur Bewegung, die diesen Veränderungen folgt, um so bedeutender, je schneller sie bei gleicher Grösse vor sich gehen, oder je kürzer sie in der Zeiteinheit sind. Wenn man nun andererseits Grund hat, vorauszusetzen, dass in Folge der geringeren Spannung Kettenströme von mittlerer Stärke ihre Dichte im Muskel weniger steil als Inductionsströme verändern, so würde die längere Latenzdauer wenigstens der Schliessungszuckungen, wie Tigerstedt (l. c. p. 197) bemerkt, von rein physikalischen Factoren abhängen und eine selbstverständliche Consequenz des erwähnten „allgemeinen Gesetzes" von Du Bois-Reymond sein. Nun wurde aber bereits gezeigt, dass wenigstens der erste Theil dieses letzteren für den Muskel keine Geltung hat. Es wird im Folgenden auch der zweite Theil des Gesetzes als nicht allgemein gültig zu erweisen sein. Damit fällt aber doch nicht die Möglichkeit weg, die erwähnten Unterschiede des Latenzstadiums in der angedeuteten Weise zu erklären.

Es handelt sich hier offenbar nur um den Beginn der Contraction, nicht um deren endgültige Grösse und weiteren Verlauf. Obschon daher die erregende Wirkung kurzdauernder inducirter Ströme zweifellos geringer ist, als die von Kettenströmen, sofern man die Grösse und Dauer der Zuckungen berücksichtigt, so ist es doch leicht denkbar, dass jener Grad der Stromesdichte, welcher zur Auslösung einer, wenn auch kleineren, Zuckung erforderlich ist, bei inducirten Strömen rascher erreicht wird, als beim Kettenstrome.

Dies führt unmittelbar zur Untersuchung der Frage, wie sich überhaupt die Abhängigkeit der Reizwirkungen von dem zeitlichen Verlauf der elektrischen Bewegung gestaltet. Werfen wir hier einen vergleichenden Blick auf die Gesammtheit contractiler Substanzen, so ergiebt sich unmittelbar die wichtige Thatsache, dass rasche Dichtigkeitsschwankungen eines Stromes zwar geeignet sind, rasch bewegliche Plasmaarten (quergestreifte Muskeln) wirksam zu erregen, während sie hingegen trägeren Theilen gegenüber

sich unwirksam erweisen. Es findet dies seinen klarsten Ausdruck in dem bekannten Umstande, dass normale quergestreifte Muskeln bei Reizung mit dem Kettenstrome ganz vorwiegend im Momente des Entstehens und Verschwindens (der Schliessung und Oeffnung) zucken. Die sichtbaren Erscheinungen der Dauererregung treten um so mehr zurück, die erregenden Wirkungen der Stromesschwankungen dagegen um so mehr in den Vordergrund, je rascher beweglich das reizbare Plasma ist. Für diesen Satz bietet die Summe der Erfahrungen an contractilen Substanzen hinreichende Belege. In sehr charakteristischer Weise macht sich dies auch dann geltend, wenn man die Wirkung eines ganz allmählich anschwellenden Stromes bei verschiedenen irritablen Gebilden untersucht. Schliesst man wie gewöhnlich den Kettenkreis mit der Hand, etwa durch Eintauchen eines Drahtes in Quecksilber, so steigt natürlich die Intensität äusserst rasch von Null bis zur vollen Höhe an, wobei übrigens die Gestalt der Schwankungscurve im Einzelnen unbekannt bleibt. Wenn man nun aber eine Vorrichtung benutzt, mittelst deren die Intensität des Stromes ganz allmählich von Null ab gesteigert werden kann, wie etwa beim langsamen und gleichmässigen Verschieben des Schlittens am Du Bois'schen Rheochord, so lässt sich leicht zeigen, dass derselbe Strom, dessen plötzliche Schliessung eine maximale Zuckung mit anschliessender Dauercontraction auslöst, keine Spur von Verkürzung oder günstigsten Falles eine schwache Dauercontraction des quergestreiften Muskels bewirkt. Wiederholt man dagegen denselben Versuch an einem aus glatten Muskelzellen bestehenden Präparat, wie etwa dem Schalenschliesser von Anodonta, so ergiebt sich ein wesentlich anderes Resultat. Fick erwähnt zwar (4), dass es ihm gelungen sei, auch diesen Muskel „ohne alle Verkürzung in Ströme von ziemlich beträchtlicher Stärke einzuschleichen", doch war hierzu eine ausserordentlich langsame Steigerung der Stromstärke, die sich über mehrere Minuten erstreckte, erforderlich. Dass aber unter diesen Umständen keine sichtbaren Erregungserscheinungen auftreten, kann wohl kaum überraschen, wenn man berücksichtigt, dass der Einfluss der immer zunehmenden Ermüdungsveränderungen der Muskelsubstanz an allen jenen Stellen, wo, wie wir sehen werden, der Strom während seiner Dauer den Vorgang der Erregung auslöst, sich in um so höherem Grade geltend machen muss, je langsamer die Intensität anwächst. Wirkt ja in jedem folgenden Zeitmomente der Strom auf Faserstellen ein, welche bereits während der ganzen vorhergehenden Durchströmungszeit um so mehr modificirt wurden, je länger dieselbe dauerte. Uebrigens lässt sich leicht zeigen, dass, wie zu erwarten war, gerade der Muschelmuskel im erschlafften Zustande für Einschleichen des Stromes in besonders hohem Grade empfindlich ist.

Befindet sich ein Rheochord im Reizkreise, und schaltet man so viele Elemente ein, dass deren Strom voraussichtlich genügen würde, um ohne Rheochord eine starke Schliessungscontraction auszulösen, so beobachtet man stets auch dann eine ganz analoge, der Entstehung einer Schliessungsdauercontraction entsprechende Gestaltveränderung des Muskels, wenn der Rheochordschlitten allmählich und möglichst gleichmässig von der Nullstellung aus vorgeschoben wird. Die Contraction beginnt, wenn der Strom eine gewisse Intensität erreicht hat,

worauf die Curve sich um so steiler erhebt, je rascher das Vorschieben des Schlittens erfolgt. Ich konnte auf diese Weise bisweilen noch starke Wirkungen erzielen, wenn die Stromesintensität langsam während 2 Minuten gesteigert wurde; allerdings erfordert der Versuch dann sehr empfindliche Präparate.

Mit Rücksicht auf die vorstehend mitgetheilten Erfahrungen darf man wohl behaupten, dass jede als „Zuckung" zu bezeichnende Gestaltveränderung eines geeigneten Muskels zu ihrer Entstehung stets einer mehr oder weniger raschen positiven oder negativen Dichtigkeitsschwankung des Stromes bedarf, ob diese nun von Null oder einem endlichen Werthe ausgeht und da, wie sich bei partieller Durchströmung eines parallelfaserigen Muskels ohne Weiteres ergiebt, bei Totalreizung aber später noch zu beweisen sein wird, jeder Zuckung

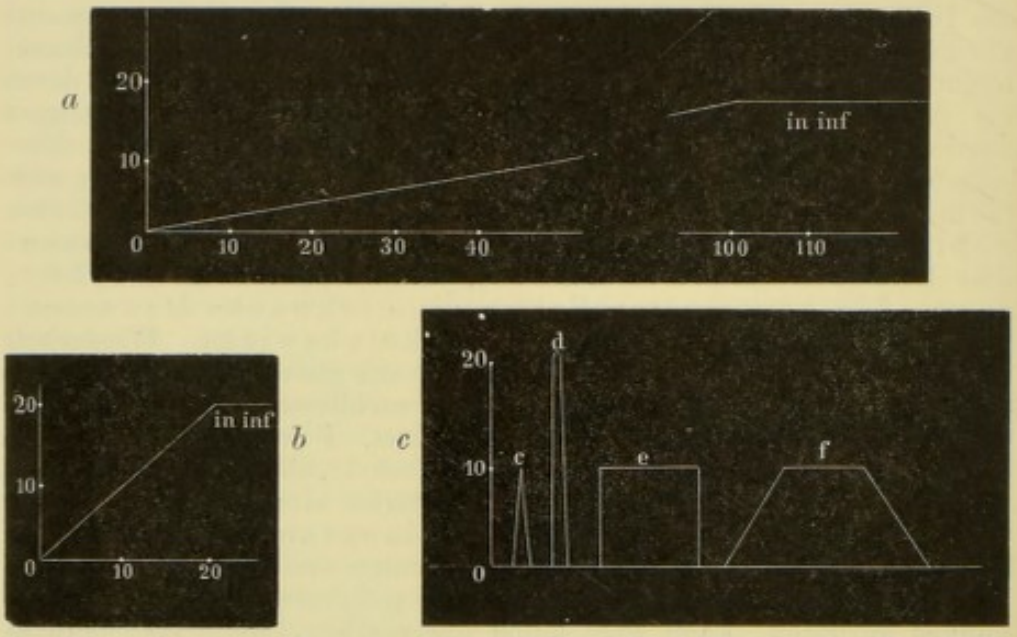



Fig. 81. *a*, *b*, *c* Verschiedene Formen von Schwankungscurven der Stromesintensität nach A. Fick. Die Abscissen bedeuten die Zeiten in Sekunden, die Ordinaten die Stromstärke.

eine durch die ganze Länge des Muskels ablaufende Contractionswelle entspricht, so scheint durch eine rasche Stromschwankung vor Allem die Fortleitung der Erregung vom Orte der directen Reizung bedingt und vermittelt zu werden. Während demnach die Stärke der Erregung in erster Linie von Intensität, Dichte und Dauer des Stromes abhängt, ist die Auslösung einer Contractionswelle auch noch von der Art (Steilheit) des Ansteigens der Stromesintensität im Muskel abhängig.

Die vorstehend mitgetheilten Sätze lassen sich nach dem Vorgange von Fick (4, p. 25 f.) durch eine einfache graphische Darstellung noch anschaulicher machen (Fig. 81). Die Abscissen bedeuten die Zeiten, die Ordinaten entsprechen der jeweiligen Stromstärke. Während nun in einem gegebenen Falle ein Strömungsvorgang, wie er in Fig. 81 (*a*) dargestellt ist, weder den quergestreiften noch den glatten Muskel sichtbar zu erregen vermag, so kann ein Strömungsvorgang

wie etwa Fig. 81 (*b*) für den letzteren ein wirksamer Reiz sein. Zur Entstehung der Schliessungszuckung beim quergestreiften Muskel würde dann unter allen Umständen ein höherer Grad der Steilheit der Stromesdichtigkeitscurve erforderlich sein. Bei Stromschwankungen, welche vom Werthe Null ausgehen und wieder dahin zurückkommen, sind beispielsweise folgende Fälle möglich: Eine Schwankung von der Form (Fig. 81, *c c*), wie sie etwa einem einzelnen schwachen Inductionsstrom oder einem „Stromstoss" entspricht, wirkt eventuell nicht zuckungserregend, wohl aber eine von der Form (*d*), weil hier die geringe Dauer des Stromes durch grosse Intensität aufgewogen wird. Dagegen kann eine Schwankung von der Form (*e*) auf dasselbe Präparat, welches (*c*) unerregt liess, als Reiz wirken, weil hier die grössere Dauer die geringere Intensität compensirt, und dasselbe würde vielleicht auch Betreffs einer Schwankung mit geringerer Steilheit des Anstiegs und Abfalls gelten (*f*).

Auf die verschiedene Art des Ansteigens der Stromesintensität pflegt man gewöhnlich auch die auffallende Ueberlegenheit der erregenden Wirkung des Oeffnungs-Inductionsstromes zurückzuführen, die sich nicht nur an quergestreiften, sondern auch an glatten Muskeln, ja, wie es scheint, bei fast allen irritablen Gebilden im gleichen Sinne geltend macht. Da jedoch die hierüber vorliegenden Untersuchungen sich bisher fast ausschliesslich auf den motorischen Nerven beziehen, so dürfte es zweckmässiger sein, die Erörterung der betreffenden Thatsachen an anderem Orte zu bringen, wo dann auch die wenigen Erfahrungen mitgetheilt werden sollen, die man bisher hinsichtlich der Abhängigkeit der Erregung von der genaueren Gestalt der Schwankungscurve der Stromesintensität gewonnen hat.

Wie in mancher anderen Beziehung, so scheint auch dem Kettenstrome gegenüber das Verhalten des Herzmuskels eine Ausnahme zu bilden. Nachdem zuerst Eckhardt (11) beobachtet hatte, dass die ganglienfreie Herzspitze des Frosches rhythmisch pulsirt, wenn ein constanter elektrischer Strom durch dieselbe geleitet wird, ist diese leicht zu bestätigende Thatsache wiederholt Gegenstand der Untersuchung gewesen (12). Die Frequenz der Pulsationen nimmt mit der Stärke des Stromes bis zu einer gewissen Grenze zu. Erinnert man sich der früher besprochenen Erfahrung, dass der Herzmuskel auch andere continuirlich einwirkende, stetige Reize, wie insbesondere mechanische und chemische, mit rhythmischen Erregungserscheinungen beantwortet, so kann die erwähnte Wirkung dauernder Durchströmung kaum überraschen, und es erhebt sich nur die Frage, ob es sich dabei wirklich um eine specifische Eigenthümlichkeit des Herzmuskels handelt und nicht vielmehr um eine solche, die an demselben nur in einer sozusagen extremen Weise entwickelt erscheint. In der That hat Hering (13) schon vor längerer Zeit beobachtet, dass ein curarisirter Sartorius vom Frosch unter Umständen bei dauernder Nebenschliessung des eigenen Längsquerschnittstromes durch Eintauchen in 0,6 % NaCl, sowie auch bei Einwirkung sehr schwacher künstlicher Ströme in rhythmische Erregung geräth, sich also seinerseits ganz ähnlich verhält, wie, nach Kühne's und meinen Beobachtungen, bei chemischer Reizung. Dabei handelte es sich aber nur um schwache Contractionen des gänzlich unbelasteten und noch überdies in Flüssigkeit getauchten Muskels. Es ist mir aber später gelungen, auch an dem im Hering'-

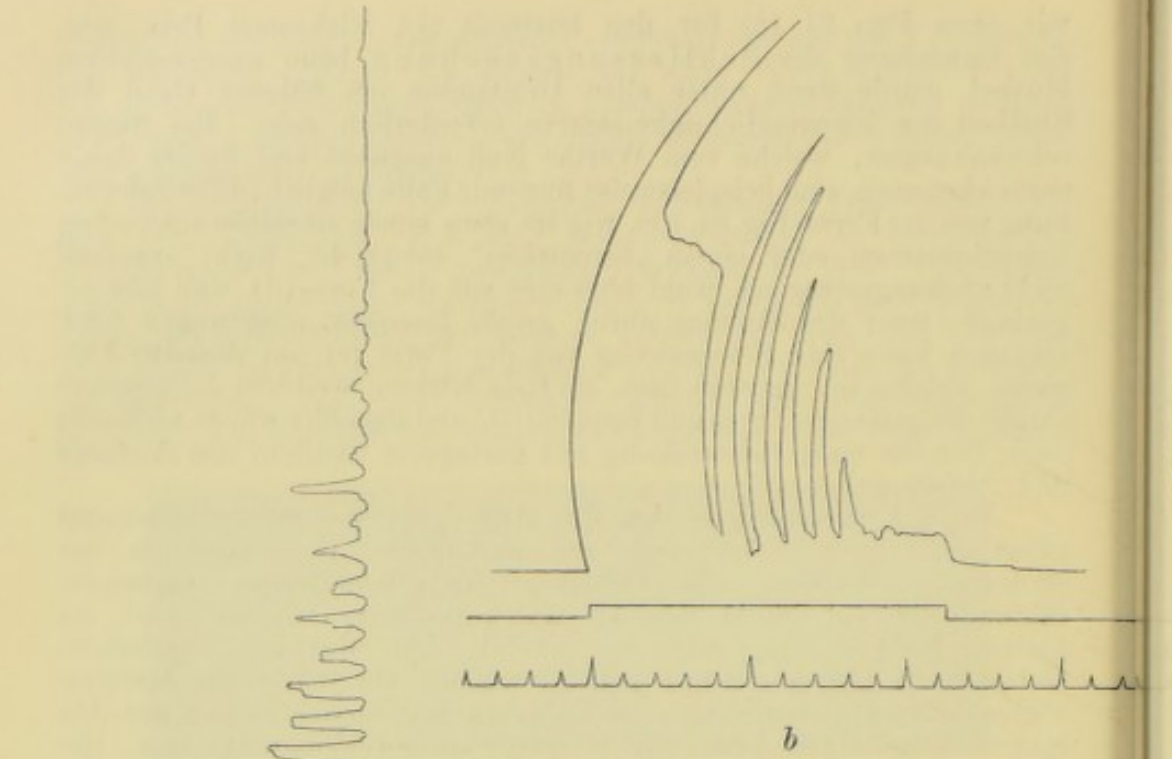



Fig. 82. 2 Reihen rhythmischer Zuckungen während dauernder Schliessung eines Kettenstromes (Thermo-Sternsäule, Reochordwiderstand 60) nach 15 Minuten dauernder Einwirkung von $Na_2CO_3$ (2 %) auf das tibiale Ende des Sartorius; *b* zweite Reizung desselben Muskels; Einfluss der Ermüdung.

schen Doppelmyographen eingespannten, belasteten Sartorius durch einmalige dauernde Schliessung eines Kettenstromes lange Serien sehr kräftiger Zuckungen auszulösen, wenn vorher die Erregbarkeit der Muskelsubstanz am Orte der directen Reizung (wie wir sehen werden, dem Kathodenende des Muskels) durch Behandlung mit nicht zu schwachen Lösungen von $Na_2CO_3$ (1—3 %) local gesteigert wurde (14). Fig. 82, *a*, zeigt eine solche Curvenreihe, welche nach 13 Minuten dauernder Einwirkung einer 2 % Lösung von $Na_2CO_3$ auf das tibiale Ende eines curarisirten Sartorius während der Schliessung eines mittleren, absteigend gerichteten Stromes gezeichnet wurde. Vor Ablauf der mächtigen ersten Zuckung beginnt, lange bevor noch der absteigende Curvenschenkel die Abscisse erreicht hat, neuerdings eine rasche Verkürzung („Zuckung") des Muskels. Durch Superposition von drei einander rasch folgenden Zuckungen erreicht derselbe nahezu wieder das frühere Maximum der Contraction, und nun folgen in ganz regel-

mässigem Rhythmus 25 kräftige, der Anfangszuckung an Grösse zunächst kaum nachstehende Einzelzuckungen, welche, Anfangs etwas dichter gedrängt, später in Zwischenräumen von etwa 1 Sekunde ausgelöst werden. Von der 20. Zuckung an nimmt die Grösse der Verkürzung rasch ab, und schliesslich bleibt nur eine spurweise Dauercontraction übrig, die erst bei Oeffnung des Stromes völlig schwindet. Es scheint, dass die einzelnen Impulse sich Anfangs rascher folgen, als später. Bisweilen nehmen die gewissermaassen aus der Auflösung der Schliessungsdauercontraction hervorgehenden rhythmischen Zuckungen im Verlaufe einer Curvenreihe plötzlich rasch an Höhe zu, wobei die Verbindungslinie der Gipfelpunkte zunächst steil ansteigt, um ebenso rasch unter Abnahme der Zuckungshöhe wieder abzusinken (Fig. 83), ein Verhalten, welches an das bekannte treppenartige Anwachsen der Zuckungen verschiedener Muskeln bei Reizung mit gleichstarken Inductionsströmen erinnert. Da bei Anwendung sehr starker Ströme,

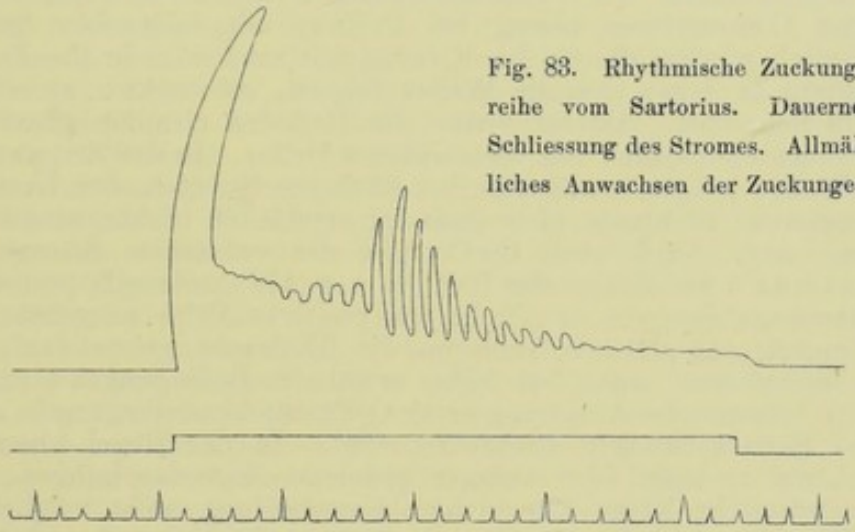


Fig. 83. Rhythmische Zuckungsreihe vom Sartorius. Dauernde Schliessung des Stromes. Allmähliches Anwachsen der Zuckungen.

wie nach Hering's Beobachtungen auch selbst sehr schwacher, auch ohne Hinzukommen einer künstlichen Erregbarkeitssteigerung ganz analoge rhythmische Erregungserscheinungen entstehen können, die meist nur weniger regelmässig sind, so scheint die Vermuthung nicht unberechtigt, dass ein dauernd und stetig fliessender Strom in vielen Fällen, vielleicht sogar immer, einen discontinuirlichen Erregungszustand setzt, der nur deshalb zu einer scheinbar stetigen Contraction führt, weil die Bedingungen des Versuches in der Regel derart sind, dass schwache, wenig kräftige oder nur auf einzelne Faserbündel beschränkte rhythmische Contractionen ohne sichtbaren mechanischen Effect bleiben. Von diesem Gesichtspunkte aus würde man demnach in der That von tetanischen Schliessungszuckungen und von einem tetanischen Charakter der Schliessungsdauercontraction sprechen können, ja es erscheint sogar zweifelhaft, ob bei Reizung curarisirter Muskeln mit starken Kettenströmen wirklich einfache, nicht tetanische Schliessungszuckungen überhaupt vorkommen; der gedehnte Verlauf spricht jedenfalls eher zu Gunsten dieser Anschauung als dagegen. Inwieweit hier jedoch ein Rückschluss auch auf die Wirkungsweise schwächerer

Ströme gestattet ist, muss vorläufig unentschieden bleiben, ebenso wie es auch auf Grund der bis jetzt vorliegenden Erfahrungen nicht möglich erscheint, die discontinuirliche Natur der Schliessungsdauercontraction als Regel hinzustellen, wenngleich Manches dafür zu sprechen scheint. Wenn bei dem Herzmuskel ganz regelmässig und ausnahmslos, bei dem quergestreiften Skelettmuskel wenigstens unter gewissen Bedingungen der constante Strom während seiner Schliessung rhythmisch sich folgende Contractionen auslöst, so ist dies, wie es scheint, viel häufiger bei glatten Muskeln der Fall. Hier hat zuerst Engelmann (5) am Ureter des Kaninchens eine Erscheinung beobachtet, welche, wie ich glaube, ohne Bedenken als ein Analogon der vorstehend erörterten Thatsachen gelten darf. Ich meine jene periodisch von der Kathode des constanten Stromes ausgehenden Contractionswellen, welche entstehen, ohne dass merkliche Verschiebungen des Reizobjectes auf den Elektroden nachweisbar waren. „Die Zahl der während einer Schliessungsdauer von 1—2 Minuten beobachteten Contractionen betrug bei Reizung mit schwachen Strömen gewöhnlich weniger (2—3), bei Reizung mit starken mehr (5—7). Die Zeiträume, in denen sich die Wellen folgten, schwankten zwischen 4 und 20 Sekunden. Häufig waren die Perioden ziemlich gleich und kurz, in anderen Fällen von verschiedener Dauer. In der Zeit zwischen zwei Wellen pflegte, wenigstens bei stärkeren Strömen, der Ureter an der negativen Elektrode nicht ganz zu erschlaffen (Schliessungsdauercontraction)." Auch nach Oeffnung des constanten Stromes sah Engelmann am Ureter der Ratte (l. c. p. 414) mehrmals periodische Contractionswellen von der Stelle des positiven Poles ausgehen, eine Erscheinung, zu der als Analogon die Thatsache gelten darf, dass auch am Sartorius unter den früher erwähnten Bedingungen bisweilen, wiewohl seltener, die Auflösung einer Oeffnungsdauererregung in rhythmische Einzelzuckungen beobachtet wird. In der Regel kommt es freilich nur zu mehr oder weniger gedehnten Einzelzuckungen, über deren tetanische Natur eine sichere Entscheidung nicht möglich ist.

Wie man sieht, besteht also ein principieller Unterschied hinsichtlich der am Herzen, sowie an anderen quergestreiften und glatten Muskeln bei constanter Durchströmung zu beobachtenden Erscheinungen in keiner Weise, und nur in quantitativer Beziehung machen sich Verschiedenheiten insofern geltend, als rhythmische Erregungsauslösung, welche im einen Falle ausnahmslose Regel ist, andernfalls nur unter gewissen Bedingungen erfolgt. Die sehr viel langsamere Aufeinanderfolge der einzelnen Contractionswellen bei elektrischer Reizung des Ureter erklärt sich leicht durch die geringere Erregbarkeit und trägere Reaction der glatten im Vergleich zu quergestreiften Muskeln. Besteht ja doch, wie später zu zeigen sein wird, ein ähnliches Verhältniss auch wieder zwischen diesen letzteren und den motorischen Nerven, so dass sich in gradweiser Abstufung dieselben Erscheinungen bei elektrischer Reizung glatter Muskeln, des Herzmuskels, quergestreifter Stammesmuskeln und motorischer Nerven wiederholen. Man kann hieraus zugleich ersehen, dass die Aufeinanderfolge der rhythmischen Erregungsimpulse im Allgemeinen eine um so raschere ist, je grösser die Erregbarkeit ist. Es ergiebt sich dies nicht nur aus einer vergleichenden Betrachtung der Reizerfolge an glatten und quergestreiften Muskeln, Herzmuskel und Nerven, sondern auch aus den Erscheinungen, welche man bei jedem einzelnen Reiz-

versuche an einem dieser Gebilde beobachtet. Sinkt die Erregbarkeit unter dem Einfluss des Stromes oder aus anderen Gründen unter einen gewissen Grenzwerth, so hört unter allen Umständen die Möglichkeit rhythmischer Dauererregung auf; es kommt bloss zur Auslösung einer einzigen „Zuckung" oder zur Entwicklung einer wenigstens anscheinend stetigen Dauercontraction. Man könnte geneigt sein, in den vorstehend besprochenen Erscheinungen eine Ausnahme jenes Satzes zu erblicken, wonach die Auslösung einer „Zuckung" (beziehungsweise einer sich fortpflanzenden Contractionswelle) stets nur durch eine mehr oder weniger steile Intensitätsschwankung des elektrischen Stromes vermittelt wird. Es darf aber dabei nicht vergessen werden, dass dies im Grunde nur bedeutet, dass die durch den Strom (wie durch jedes beliebige andere Reizmittel) gesetzten Veränderungen der erregbaren Substanz mit einer gewissen Raschheit von Null oder einem endlichen Werthe anwachsen müssen, wenn es überhaupt zur Entstehung einer Contractionswelle kommen soll. Mehr oder weniger rasche Schwankungen des Erregungszustandes einer irritablen Substanz sind aber auch denkbar und kommen wirklich vor, wenn die Reizursache an sich ganz stetig wirkt; man braucht hier nur an die Pulsationen der Herzspitze bei chemischer oder mechanischer Reizung zu erinnern. Es hängt dies offenbar wesentlich nur von der Natur und dem Erregbarkeitszustand der betreffenden Substanz ab.

Nachdem wir die Abhängigkeit der Erregung von der Intensität des Stromes, sowie von der Dauer und Art des Ansteigens des letzteren im Allgemeinen kennen gelernt haben, erübrigt es noch, den Einfluss der Stromesrichtung näher ins Auge zu fassen. Es scheint von vornherein klar, dass dieselbe bei reiner Längsdurchströmung eines parallelfaserigen Muskels kaum eine Rolle spielen kann, wenn dieser wirklich geometrisch regelmässig gebaut und insbesondere an beiden Enden gleich dick wäre, so dass die Dichte des Stromes allerorts gleich sein würde. Derartige Präparate stehen aber kaum zur Verfügung, und gerade der am meisten benützte, verhältnissmässig regelmässige Frosch-Sartorius bietet, wie wir sehen werden, ein sehr abweichendes Verhalten. Ehe aber hierauf näher eingegangen werden kann, muss des ausserordentlich auffallenden Einflusses gedacht werden, welchen der Durchströmungswinkel, d. i. der Winkel zwischen Strom- und Faserrichtung, in Bezug auf die Erregung spielt.

Frühere Beobachter waren bei ihren diesbezüglichen Versuchen zu sehr widersprechenden Resultaten gelangt, und speciell Sachs (15) vertrat die Ansicht, dass der Muskel gleiche Erregbarkeit für quere wie für longitudinale Durchströmung besitze; doch giebt die von ihm angewendete Versuchsmethode begründeten Zweifeln Raum, ob ein den Muskel wirklich in rein querer Richtung durchfliessender elektrischer Strom wirksam zu erregen vermag. Zwei Nadelspitzen dienten in diesen Versuchen als Elektroden und wurden so mit dem Muskel in Berührung gebracht, dass ihre Verbindungslinie in genau querer Richtung die Muskelfasern schnitt, also auch ein durch dieses Nadelpaar gehender Strom in einer im Wesentlichen queren Richtung die Muskelfasern durchfliessen musste. Dass aber unter diesen Umständen selbst bei genauester Querdurchströmung longitudinale Stromfäden auftreten müssen, ist fast selbstverständlich. Es kommt dann nur auf die Stärke des Reizstromes an, ob dieselben auch ihrerseits Erregungen auszulösen vermögen. Sachs war nun der Ansicht, dass

die Stromstärke, welche bei seiner Versuchsanordnung eben wirksam ist, allein durch den elektrischen Verbindungsfaden der beiden Elektrodenspitzen wirke, was, wie Leicher (16) richtig bemerkt, nur unter gewissen, nicht zutreffenden Voraussetzungen gelten könnte.

Ein besseres Verfahren, das schon 1838 Matteucci angegeben hat und welches dann auf Hermann's Anregung zuerst von Luchsinger (17) für den Nerven angewendet wurde, besteht darin, das zu durchströmende Object (Nerv oder Muskel) in eine leitende, möglichst indifferente Flüssigkeit zu versenken, in welche auch die stromzuführenden Elektroden eintauchen. In diesem Falle wird der senkrecht zur Verbindungslinie der Elektroden liegende Muskel entweder nur oder doch ganz vorwiegend von senkrechten Stromfäden getroffen, das erstere, wenn die Elektroden linear bezw. flächenhaft, das letztere, wenn sie punktförmig sind. Tschirjew (18), welcher sich dieser Methode bediente, fand nun zwar, dass zur Erregung des Muskels bei querer Durchströmung eine grössere Stromstärke erforderlich ist, als bei longitudinaler, glaubte jedoch, demungeachtet mit Rücksicht darauf, dass nach Hermann der Leitungswiderstand des Muskels in der Querrichtung sehr viel grösser ist, als in der Längsrichtung (4—9mal so gross), so dass bei longitudinaler Durchströmung ein grösserer Stromantheil durch denselben geht, als bei querer, annehmen zu müssen, dass der Muskel für quere Durchströmung sogar noch erregbarer sei, als für longitudinale. Indessen müssen sowohl diesen Versuchen gegenüber, wie auch gegen jene, welche Giuffrè, Albrecht und Meyer (19) unter Hermann's Leitung anstellten, schwerwiegende methodische Bedenken geltend gemacht werden, die übrigens schon von Hermann selbst hervorgehoben wurden. Tschirjew band an beide Enden des ausgeschnittenen, in den Reiztrog versenkten Muskels Seidenfäden, durch welche dieser mit einem Muskelzeiger verbunden werden konnte, oder benützte gar kleine quadratische Muskelstückchen; in ähnlicher Weise suchte Giuffrè die Schwierigkeiten, welche durch die unregelmässige Form der Enden des benützten Muskels (Sartorius) bedingt werden, dadurch zu umgehen, dass er nur den durch künstliche Querschnitte begrenzten parallelfaserigen Theil des Sartorius in die Flüssigkeit versenkte. Da nun, wie später gezeigt werden soll, die erregende Wirkung eines Stromes ganz ausserordentlich vermindert wird, wenn derselbe durch künstliche Schnittflächen oder anderweitig verletzte Faserstellen ein- und austritt, so ist klar, dass bei allen den zuletzt erwähnten Versuchen das Erregbarkeitsverhältniss unter Umständen sogar zu Gunsten der Querdurchströmung verändert erscheinen kann. Wenn nichtsdestoweniger thatsächlich eine viel geringere Erregbarkeit des Muskels bei reiner Querdurchströmung gefunden wurde, so kann man dies nur als einen Beweis a fortiori ansehen, dass die letztere als ein schwächerer Reiz wirkt wie die Längsdurchströmung.

Eine experimentelle Entscheidung in diesem Sinne brachten die Untersuchungen von D. Leicher. Derselbe bediente sich eines Apparates, welcher im Wesentlichen mit einer von Hering zu demselben Zwecke schon viel früher benützten Vorrichtung übereinstimmt (Fig. 84). Der Muskel (curarisirter Sartorius) wird mittels der beiden daran gelassenen Knochen in ganz ähnlicher Weise zwischen zwei Klemmen fixirt wie bei dem Hering'schen Doppelmyographen; die eine Klemme ist fix, die andere, frei bewegliche, überträgt die Bewegung

des Muskels auf einen Schreibhebel. Der „Reiztrog“ besteht aus einem parallelepipedischen Hartgummikästchen, dessen beiden kürzeren Wände mit amalgamirten Zinkplatten verkleidet sind, die den Strom zuführen. In einiger Entfernung von diesen befinden sich noch zwei Scheidewände aus gebranntem porösen Thon, so dass jederseits eine Rinne entsteht, welche den etwa quadratischen Innenraum des Troges abgrenzt. Während dieser letztere 0,6 % NaCl-Lösung enthält, werden die beiden Rinnen mit concentrirter Zinksulphatlösung gefüllt. Der Muskel wird nun, durch ein Gewicht gehörig gespannt, in völlig un-

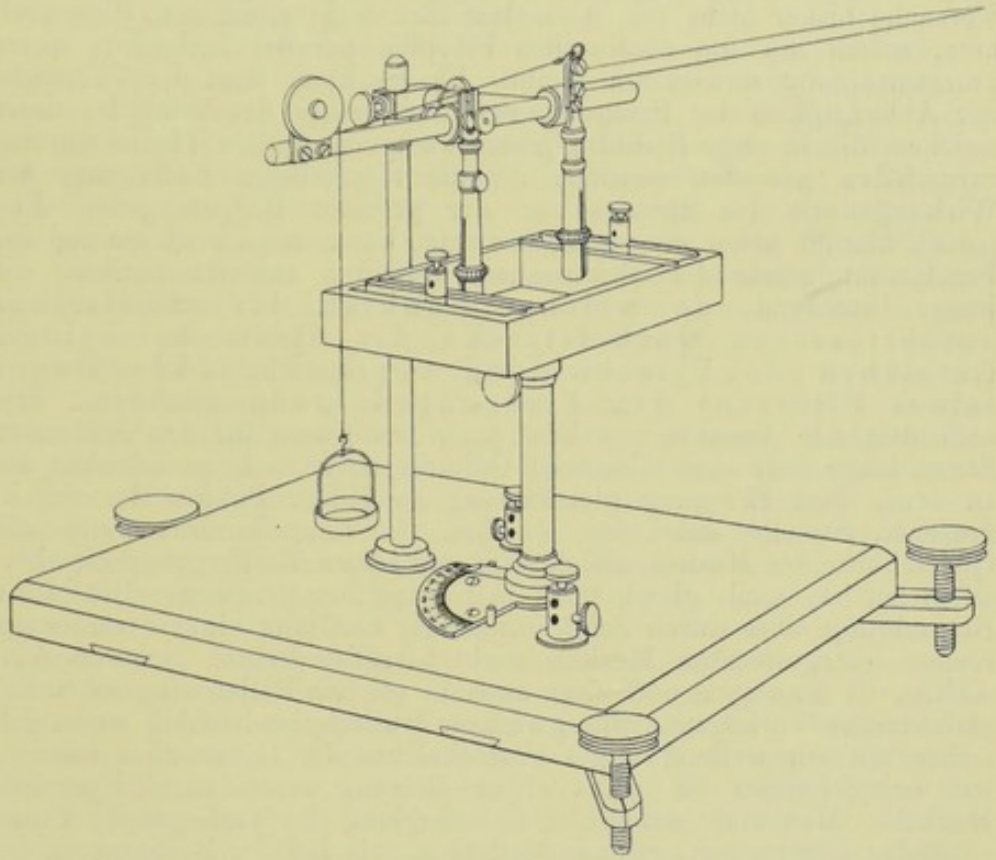


Fig. 84. Apparat zur Querdurchströmung des Muskels (Sartorius) nach Hering (Catalog physiologischer Apparate von R. Rothe, Universitätsmechaniker in Prag).

versehrtem Zustande in den mittleren Raum versenkt, so dass sich, wie man ohne Weiteres sieht, der Winkel der Durchströmung einfach durch Drehen des Troges beliebig ändern lässt.

Wie zu erwarten war, tritt bei reiner Längsdurchströmung (Winkel 0) gerade wie ausserhalb der Flüssigkeit, Schliessungszuckung bezw. eine Schliessungsdauercontraction hervor, dagegen beobachtete Leicher bei den benützten Stromstärken (9 Daniell) niemals eine wirksame Oeffnungserregung. Trifft ein Strom den Muskel unter einem Winkel von 45°, so zeigt sich derselbe zwar wirksam, aber viel schwächer, als bei reiner Längsdurchströmung. „Lässt man endlich den Strom genau quer unter einem Winkel von 90° den Muskel durchfliessen, so bleibt er in der Regel ganz in Ruhe. Selten findet bei querer Durchströmung eine schwache Erregung statt, die trotz

ihrer geringen Grösse einen Unterschied bemerken lässt, sobald die Stromesrichtung verändert wird.“ Die gänzliche Unerregbarkeit des quergestreiften Muskels für genau senkrecht zur Faseraxe gerichtete elektrische Ströme dürfte nach diesen leicht zu bestätigenden Versuchen wohl als eine hinlänglich gesicherte Thatsache gelten. Es ist selbstverständlich, dass sich die Versuche in reiner Form nur an einem möglichst regelmässig gebauten, parallelfaserigen Muskel anstellen lassen, und dass alle Präparate mit complicirterem Faserverlauf von vornherein ausgeschlossen sind. Für glattmuskelige Theile liegen entsprechende Versuche bisher nicht vor, doch darf man wohl annehmen, dass auch hier, sofern nur die contractilen Fibrillen parallel verlaufen, quere Durchströmung unwirksam bleibt. Es ist klar, dass die Thatsache der Abhängigkeit der Erregung von der Grösse des Winkels, unter welchem die in einer Richtung gestreckten, contractilen Theile von den Stromfäden getroffen werden, für die theoretische Auffassung der Wirkungsweise des Stromes von der grössten Bedeutung ist. Ehe jedoch hierauf näher eingegangen werden kann, muss noch ein anderes Fundamentalgesetz der elektrischen Erregung erörtert werden, die Frage betreffend, an welchen Punkten der unmittelbar durchflossenen Muskelstrecke der Strom bei seinem Entstehen oder Verschwinden, sowie während der Dauer seines Fliessens den Erregungsvorgang auslöst. Die nächstliegende Annahme, welche auch wenigstens für den inducirten Strom lange Zeit ausschliessliche Geltung hatte, scheint offenbar die zu sein, dass Erregung gleichmässig an jedem Punkte der durchflossenen Strecke stattfindet, so dass bei Längsdurchströmung alle Querschnitte des Muskels gleichzeitig und sofern die Erregbarkeit überall gleich ist, auch gleich stark in Contraction gerathen. Die blosse Betrachtung eines durch Schliessung oder Oeffnung eines Stromes gereizten quergestreiften Muskels giebt hierüber keinen sicheren Aufschluss, da man stets und zwar auch in solchen Fällen eine scheinbar gleichzeitige Verkürzung des ganzen Muskels beobachtet, wo es sich sicher um ein wellenförmiges Fortschreiten der Contraction handelt, wie beispielsweise bei partieller Reizung eines parallelfaserigen Muskels. Man muss daher zur Entscheidung der vorliegenden Frage entweder feinere, zeitmessende Methoden, wie bei der Bestimmung der Leitungsgeschwindigkeit, zu Hülfe nehmen oder Versuche an Muskeln anstellen, bei welchen, wie an glatten Faserzellen, der Contractions- und Leitungsvorgang überhaupt träger verläuft. Beides führt in der That zum Ziele.

Wenn bei totaler Längsdurchströmung eines parallelfaserigen, quergestreiften Muskels, wie etwa des Sartorius, die Erregung (bezw. Contraction) von dem einen oder anderen Pole aus sich wellenförmig fortpflanzt, so müsste es offenbar möglich sein, durch Auflegen von zwei Fühlhebeln, welche an verschiedenen Stellen des Muskels durch die unter ihnen weglaufende Contractionswelle zu verschiedenen Zeiten nach einander gehoben werden, zwei Verdickungscurven zu erhalten, welche, wenn die Zeichenspitzen genau vertical über einander liegen, leicht erkennen lassen müssen, ob beide Fühlhebel gleichzeitig stiegen oder nicht; letzterenfalls liesse sich noch aus der Richtung der Verschiebung erkennen, von woher die Welle kam. Nach diesem Princip hat es Aeby versucht (20), die vorliegende Frage experi-

mentell zu entscheiden. Er legte im Verlauf des horizontal gelagerten curarisirten Muskels zwei Hebel auf in einem gegenseitigen Abstand von 17 mm, welche die bei der Thätigkeit eintretende Verdickung des Muskels auf einer rasch rotirenden Trommel verzeichneten und fand, dass beide Hebel vom Muskel gleichzeitig gehoben wurden, wenn derselbe durch Schliessung oder Oeffnung eines ihn durchfliessenden Kettenstromes erregt wurde. Dies hätte, so scheint es, unmöglich der Fall sein können, wenn die Erregung wirklich nur von dem einen Muskelende ausgegangen wäre. Das Ergebniss dieser Versuche steht also in directem Widerspruch mit der oben geäusserten Vermuthung einer polaren Erregung des Muskels.

In anderer Weise als Aeby versuchte v. Bezold (10) die schwebende Frage zu lösen. Er bediente sich der gewöhnlichen myographischen Methoden, wobei die Längenänderung eines Muskels oder Muskelstückes verzeichnet wird und benutzte das Latenzstadium der Schliessungs- und Oeffnungszuckung als Kriterium. Der curarisirte M. sartorius wurde mit seinem oberen Theile in einer für seine Gestalt passenden Korkrinne derart befestigt, dass zwei Kupferdrähte den Muskel senkrecht auf seine Längsrichtung kreuzten und einen bestimmten Theil der Länge desselben, beiläufig 4 mm, zwischen sich fassend, an zwei Stellen dieser Rinne festklemmten. Diese beiden Drahtenden bildeten zu gleicher Zeit die Befestigung des Muskels am Kork und stellten die Elektroden des Stromes dar. Der zwischen diesen beiden Drähten befindliche Theil des Muskels war also die vom Strom durchflossene Strecke des Muskels. Trat der Strom durch die dem schreibenden Muskelende nähere untere Elektrode in den Muskel ein, war also, wie v. Bezold sagt, der Strom im Muskel aufsteigend, so zeigte die erhaltene Curve, dass zwischen dem Momente der Schliessung und dem Beginn der Zuckung eine längere Zeit verfliesst, als wenn der Strom durch die untere Elektrode austrat (absteigend war). Ersterenfalls hatte nach seiner Auffassung die an der oberen (negativen) Elektrode entstandene Erregungswelle erst die beiderseits fixirte intrapolare Strecke zu durchlaufen, ehe sie unter der unteren (positiven) Elektrode hindurch auf das bewegliche Muskelstück übertreten konnte; im anderen Falle ging die Erregung von der unteren (jetzt negativen) Elektrode selbst aus und konnte unmittelbar auf das bewegliche Muskelstück übergehen. Die Differenz der beiden Zeiten, welche vom Moment der Stromschliessung bis zum Beginn der Zuckung vergingen, entsprach der Zeit, welche die Erregung brauchte, um die intrapolare Strecke von 4 mm Länge zu durchlaufen. In analoger Weise führte v. Bezold den Beweis, dass bei der Oeffnung die Erregung von der positiven Elektrode ausgehe. Aeby hat Bezold's Versuchen die Beweiskraft abgesprochen, doch lässt sich, wie Hering (1, p. 248) bemerkt, nicht denken, wie anders die von Bezold gefundenen und in immer gleichem Sinne auftretenden Zeitdifferenzen bedingt sein sollten, als durch die verschiedene Richtung der Durchströmung. Die auffallenden Schwankungen in der Grösse der in Rede stehenden Zeitdifferenz, welche zwischen 0,005 und 0,025 (im Mittel 0,012) Sek. betrug, erklärt Hering vielleicht aus dem Umstande, dass das Leitungsvermögen des Muskels an der geklemmten Stelle je nach der Stärke des hier stattfindenden Druckes in verschiedenem Grade gestört war. Muss man also zugeben, dass wirklich die Zeit vom Momente der Schliessung oder Oeffnung bis zum Beginn

der Zuckung eine längere war, wenn der obere Draht bei der Schliessung die Kathode, bei der Oeffnung die Anode bildete, so kann sich nur noch fragen, inwiefern die verschiedene Richtung des Stromes zu dieser Verschiedenheit Anlass geben kann. Diese Frage aber wird auf die einfachste Weise durch die Bezold'sche Hypothese beantwortet. Als nächste und einfachste Consequenz dieser Versuche würde sich daher die Folgerung ergeben:

„Dass der (quergestreifte) Muskel bei der Schliessung eines constanten Stromes durch ihn zunächst erregt werde in der Gegend der negativen Elektrode und nicht in der Gegend der positiven Elektrode, während bei der Oeffnung der im Muskel fliessenden Ströme die unmittelbare Erregung am positiven Pole und nicht am negativen stattfindet."

Diese Versuchsergebnisse v. Bezold's und die daraus abgeleiteten Schlussfolgerungen erhalten eine wesentliche Stütze durch die bereits

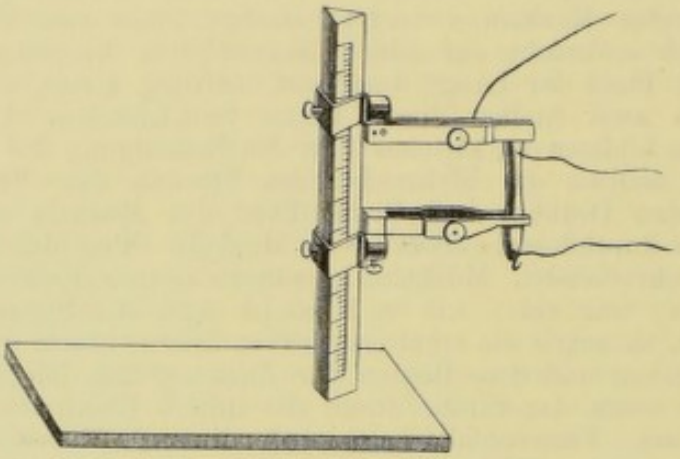


Fig. 85.

länger bekannte Thatsache, dass die Contractionserscheinungen bei Reizung mit dem Kettenstrome unter Umständen (bei gesunkenem Leitungsvermögen) auf die Gegend der Austrittsstelle (Kathode) des Stromes beschränkt bleiben und dass dies ausnahmslos für die Schliessungsdauercontraction bei Anwendung nicht allzu starker Ströme gilt. In ersterer Beziehung hat v. Bezold auf eine ältere Beobachtung von Schiff (21) hingewiesen, welcher fand, dass, wenn ein absterbender Muskel bereits aufgehört hat, eine Schliessungszuckung zu geben, an dem negativen Pole eines constanten Stromes noch „eine schwach ausgesprochene, sehr beschränkte und der durch mechanische Reize hervorgerufenen sehr an Deutlichkeit nachstehende idiomuskuläre Contraction auftritt, die so lange gleichmässig anhält wie der Strom, um sich dann wieder zu lösen". Es ist nicht schwer, zu zeigen, dass diese „idiomuskuläre" kathodische Dauercontraction mit der oben beschriebenen Schliessungsdauercontraction vollkommen identisch ist, sofern man zur Reizung nicht sehr starke Ströme verwendet. Schon Engelmann (5) lieferte den directen, experimentellen Beweis,

dass auch am völlig frischen Muskel die der Schliessungszuckung folgende Dauercontraction auf die Gegend der Kathode beschränkt bleibt. Die Anordnung seines Versuches ist aus der nebenstehenden Abbildung ersichtlich (Fig. 85). Engelmann durchströmte den ganzen Sartorius und machte den oberen Abschnitt durch eine Klemme unbeweglich, welche sich 7 mm oder auch mehr unterhalb der oberen Drahtelektrode befand, während die untere Elektrode ein in den Muskel eingeführtes Drahthäkchen war. Der unterhalb der Klemme befindliche Muskelabschnitt war also allein beweglich und verzeichnete seine Contraction auf einer langsam bewegten Fläche. War nun der Strom im Muskel absteigend, so blieb der Stift nach Ablauf der Schliessungszuckung während der Dauer der Schliessung über der Abscisse, war dagegen der Strom aufsteigend, so kehrte er nach dieser Zuckung ganz zur Abscisse zurück. Mittels derselben Versuchsanordnung gelingt es übrigens auch leicht, die Bezold'schen Ergebnisse zu bestätigen. Engelmann fand in zwei Versuchen, dass die Schliessungszuckung bei aufsteigendem Strom 0,006 und 0,009 Sek. später begann, als bei absteigendem, welche Differenz also darauf zu beziehen ist, dass bei aufsteigendem Strom die am oberen Muskelende ausgelöste Contraction sich erst durch eine 7 mm lange Muskelstrecke fortpflanzen musste, ehe sie auf den unteren beweglichen Muskelabschnitt wirken konnte. Sehr schön lässt sich die Thatsache der localen Beschränkung der Schliessungsdauercontraction, sowie auch der Oeffnungsdauercontraction mittels der folgenden, der Engelmann'schen nachgebildeten Versuchsanordnung zeigen. Der curarisirte M. sartorius wird im Hering'schen Doppelmyographen mit unpolarisirbaren Elektroden eingespannt, welche letztere in diesem Falle beide beweglich bleiben. Um die Gestaltveränderungen der beiden Muskelhälften unabhängig von einander beobachten zu können, wird die Mitte des Muskels durch eine geeignete Klemme fixirt. Dieselbe besteht aus zwei nur 5 mm langen, von einer Säule getragenen Halbrinnen, welche mit einer Schichte öligen Modellirthones ausgekleidet sind (Fig. 71). Dieser schmiegt sich der Form des Muskels innig an und hält ihn auch ohne erhebliche Pressung durch blosse Reibung genügend fest, um eine directe Uebertragung der Gestaltveränderungen einer Muskelhälfte auf die andere zu verhindern, ohne zugleich die Fortleitung des Erregungsvorganges zu hemmen. Die unpolarisirbaren Elektroden ermöglichen es, die Durchströmung des Muskels beliebig lange fortzusetzen, ohne befürchten zu müssen, dass während des Versuches die Intensität des Stromes in merklich störendem Grade abnimmt, was insbesondere das Studium der Oeffnungsdauercontraction wesentlich erleichtert. Man überzeugt sich zunächst, dass je nach der Richtung des den Muskel durchfliessenden Stromes abwechselnd bald die eine und bald die andere Hälfte in den Zustand dauernder Verkürzung geräth (Fig. 88), und dass bei Verstärkung des Stromes die Dauercontraction erheblich wächst (Fig. 78), ohne das ein Uebergreifen derselben auf die andere (anodische) Muskelhälfte erfolgt. Beobachtet man den nicht zu stark gespannten Muskel mit blossem Auge oder mit der Lupe, so erkennt man schon bei Anwendung ganz schwacher, nur eben wirksamer Ströme nach Ablauf der Schliessungszuckung deutlich die locale Wulstung der Faserenden auf Seite der Kathode, wie dies auch schon Engelmann beschrieben hat. Es macht fast den Eindruck, als strömte gewissermaassen plötzlich die contractile

Substanz im Augenblick der Schliessung aus der Umgebung der Kathode nach dieser hin, um sich da anzuhäufen. An stark abgekühlten Muskeln, deren Leitungsvermögen durch die Kälte gelitten hat, kann man, wie Hermann gezeigt hat, ohne Weiteres erkennen, wie der Muskel sich bei der Schliessung nach der Kathode, bei der Oeffnung nach der Anode verzieht. Stets betrifft die Wulstung nur die äussersten Faserenden, unmittelbar vor dem Uebergang in die Sehne. Selbst noch bei ziemlich starker Spannung des Muskels sieht man hier eine schmale, wulstige Verdickung entstehen, welche während der ganzen Dauer einer auch länger anhaltenden Durchströmung unverändert bestehen bleibt. Bei Verstärkung des Reizstromes nimmt auch die Schliessungsdauercontraction an Stärke und Ausdehnung erheblich zu, ohne jedoch selbst bei hoher Stromintensität den Charakter der localen Beschränktheit zu verlieren. Es kommt niemals vor, dass von der Kathode aus sämmtliche Querschnitte des Muskels bis zur Mitte desselben während der Durchströmung im Zustand dauernder Verkürzung verharren. Man muss sich bei Beurtheilung der räumlichen Ausdehnung einer Contractionserscheinung am Muskel bei directer Betrachtung sehr hüten, die wirkliche Verkürzung mit der nur passiv bewirkten Verziehung der angrenzenden Theile zu verwechseln. Ein sehr einfaches Hülfsmittel der Beobachtung besteht darin, an der Oberfläche des Muskels feste Merkzeichen anzubringen, deren gegenseitige Lageänderung bei der Verkürzung die räumliche Ausdehnung derselben zu beurtheilen gestattet. Am geeignetsten fand ich es, den Muskel seiner ganzen Länge nach senkrecht zur Faserrichtung mit Tusche quer zu bändern, so dass der Abstand zwischen je zwei mit einer feinen Borste auf der trockenen Aussenfläche des Sartorius gezogenen Querlinien etwa $^1/_2$ mm beträgt. Jede noch so beschränkte Contraction verräth sich dann sofort durch eine mehr oder minder erhebliche Verschmälerung eines oder mehrerer Querbänder bezw. der sie trennenden ungefärbten Zwischenräume. Innerhalb der nur passiv betheiligten Muskelstrecken erscheinen dagegen die farbigen Querbänder zwar mannigfach verzogen, ohne jedoch schmäler zu werden. An besonders stark gedehnten Stellen verbreitern sie sich sogar oft erheblich, wie später noch gezeigt werden wird (22).

Bei graphischer Verzeichnung sieht man in Uebereinstimmung mit der directen Betrachtung die Schliessungsdauercontraction stets nur an der der kathodischen Hälfte des Muskels entsprechenden Curve hervortreten, wenn nicht allzu starke Ströme benutzt werden (Fig. 77 und 78), dagegen macht sich die Schliessungszuckung beiderseits in ziemlich gleicher Weise geltend. Nur bei den schwächsten eben wirksamen Strömen erscheint dieselbe auf Seite der Kathode merklich höher als auf Seite der Anode und kann hier bisweilen sogar nur als kleiner Höcker angedeutet sein. Dieser Grössenunterschied, der bei Anwendung der schwächsten Ströme sehr deutlich ausgesprochen ist, erhält sich zuweilen ziemlich lange, verschwindet aber in der Regel, wenn anders die Erregbarkeit und das Leitungsvermögen des Muskels nicht gelitten haben, bei einer noch immer als gering zu bezeichnenden Stromesintensität, um völliger Gleichheit der Zuckungen beider Muskelhälften Platz zu machen. Die Vermuthung, dass die mechanischen Bedingungen der Verkürzung der einen Hälfte ungünstigere seien als die der anderen, lässt sich leicht

durch besondere Controlversuche als unzutreffend erweisen, so dass das geschilderte Verhalten des Sartorius gegen die schwächsten, eben wirksamen Schliessungsreize nicht minder geeignet ist, die Bezold'sche Ansicht über den Ort der directen Reizung durch den Strom zu bestätigen, wie bei Anwendung stärkerer Ströme die Thatsache der Localisirung der Schliessungsdauercontraction. Aus den erwähnten Versuchen geht übrigens auch hervor, dass die Erregungs- respective Contractionswelle auf ihrem Wege durch die intrapolare Strecke erlöschen kann, wenn der auslösende Reiz sehr schwach ist, und dass sie sich auch bei etwas stärkeren Reizen in abnehmendem Grade (mit Decrement) auf die Anoden- (bei Oeffnungserregung dagegen Kathoden-) Hälfte fortpflanzt. Dies lässt sich auch sehr deutlich im Verlaufe einer grösseren Serie von Zuckungen erkennen, welche durch wiederholte Schliessung bei gleichbleibender Stärke und Richtung des Stromes gewonnen wurden. Man sieht dann die Höhe der Zuckungscurven rascher abnehmen als die Grösse der Dauercontraction, die auch nach dem völligen Ausbleiben der Schliessungszuckung auf der Kathodenseite bei jeder neuen Schliessung hervortritt; andererseits macht sich aber auch im Verlauf der fortschreitenden „Ermüdung" sehr deutlich die ungleichmässige Abnahme der Höhe der Schliessungszuckung auf Seite der Kathode und Anode geltend; während beide Curven Anfangs fast gleich hoch sind, erscheint später die Zuckung der Anodenhälfte kaum halb so hoch als die der Kathodenhälfte und bleibt schliesslich ganz aus, wenn die letztere noch immer deutlich zuckt (Fig. 77). Wächst die Stromstärke über eine gewisse Grenze hinaus, so findet regelmässig ein scheinbares Uebergreifen der zuerst immer nur an dem Kathodenende auftretenden Schliessungsdauercontraction über die fixirte Muskelmitte hinaus statt; es macht sich diese Erscheinung meist schon bei Strömen geltend, welche noch nicht einmal genügen, um nach der gewöhnlichen Schliessungszeit wirksame Oeffnungserregung auszulösen. Dabei ist besonders bemerkenswerth, dass nicht, wie man vielleicht von vornherein erwarten könnte, der Grad der Dauerverkürzung auf Seite der Kathode stets und unter allen Umständen ein höherer bleibt, als auf Seite der Anode, sondern das Verhältniss kehrt sich bei Strömen von einer gewissen Stärke in der Regel um. Hinsichtlich der Schliessungszuckung hat schon Aeby (20) auf ein analoges Verhältniss aufmerksam gemacht, indem er fand, dass das Verhältniss der Zuckungsgrösse beider Muskelhälften bei Anwendung starker Ströme und unter dem Einflusse fortschreitender Ermüdung sich umkehrt, indem die Zuckungen der Anodenhälfte, welche Anfangs gleich oder gar kleiner als die der Kathodenhälfte waren, allmählich diese letzteren an Grösse übertreffen; ja es kann dann sogar der Fall eintreten, dass gerade umgekehrt wie bei Strömen von mittlerer Intensität die Kathodenhälfte nur mehr eine schwache Dauercontraction zeigt, während die Anodenhälfte noch deutlich bei jeder neuen Schliessung zuckt.

Bei allen derartigen Versuchen ist die Assymetrie des Sartorius sehr störend, da, wie später noch genauer zu erörtern sein wird, von vornherein eine Ungleichheit der Reizerfolge an beiden Muskelhälften bei wechselnder Stromesrichtung bedingt wird. Damit steht es auch in Zusammenhang, dass die vorhin erwähnte Ausbreitung der Schliessungsdauercontraction über beide Muskelhälften sich bei auf-

steigender (d. i. vom Knieende nach dem Beckenende gerichteter) Durchströmung stets früher und in einem viel höheren Grade bemerkbar macht, als bei absteigender. Es ist dieser Umstand auch insofern noch besonders bemerkenswerth, als in Folge der zunehmenden Dichte am schmal zulaufenden unteren Muskelende und der dadurch bedingten stärkeren Schliessungserregung bei absteigender Durchströmung eher ein gegentheiliges Verhalten hätte erwartet werden können, wenn bei Steigerung der Stromstärke die Grösse der Schliessungszuckung und der Grad der Ausbreitung der Schliessungsdauercontraction wirklich in erster Linie von der Stärke der Erregung an der Kathode abhinge. Wir werden aber später sehen, dass in Wirklichkeit die unter den genannten Umständen auftretende Dauerverkürzung der anodischen Muskelhälfte eine Erscheinung sui generis darstellt und mit der normalen kathodischen Schliessungsdauercontraction an den Faserenden in gar keinem ursächlichen Zusammenhang steht. In Bezug auf die Localisation der Oeffnungserregung erübrigt noch die Bemerkung, dass sie in ganz derselben Weise wie die Schliessungserregung an der Kathode zunächst nur an der Anode merklich wird, indem Anfangs nur die entsprechende Muskelhälfte zuckt und erst wenn die Erregung an der Anode eine gewisse Grösse erreicht hat, pflanzt sich die Contractionswelle durch den ganzen Muskel, wenngleich mit einem merklichen, sich in der verschiedenen Zuckungshöhe beider Hälften ausprägenden Decrement fort. In gleicher Weise erscheint auch die Oeffnungsdauercontraction auf die nächste Umgebung der Eintrittsstelle des Stromes beschränkt.

Sieht man ab von der eben erwähnten, nur unter gewissen Umständen zu beobachtenden Schliessungsdauercontraction auf Seite der Anode, so ist nicht zu verkennen, dass die vorstehend erörterten Thatsachen sämmtlich sehr zu Gunsten der von Bezold vertretenen Annahme einer polaren Erregung des Muskels durch den Strom sprechen. Dem ungeachtet kann aber die Localisation der Schliessungs- und Oeffnungsdauercontraction an sich noch nicht als ein strenger Beweis hierfür gelten. Denn wenn auch die Schliessungsdauercontraction nur auf die Umgebung der Austrittsstelle des Stromes beschränkt erscheint, so kann man doch die Annahme machen, und sie wurde thatsächlich gemacht (Brücke 23), dass der Strom auf der ganzen Strecke erregend wirkt, wenn man weiter annimmt, dass diese directe Erregung in der Gegend der Anode wegen einer von derselben etwa ausgehenden Depression der Erregbarkeit sehr bald wirkungslos wird. Dagegen spricht freilich wieder die ausserordentlich beschränkte Ausdehnung der kathodischen Schliessungsdauercontraction, die sich schon bei blosser Inspection stets leicht constatiren lässt. Immerhin erscheint es wünschenswerth, noch weitere Beweise beizubringen und insbesondere die Thatsache über jeden Zweifel sicherzustellen, dass bei jeder Schliessungszuckung eine Contractionswelle von der Kathode, bei jeder Oeffnungszuckung dagegen eine solche von der Anode abläuft. Auch hierzu bietet die zuletzt besprochene Versuchsanordnung an einem in der Mitte geklemmten Muskel erwünschte Gelegenheit.

Ehe jedoch hierauf näher eingegangen wird, erscheint es erforderlich, die für alle folgenden Erörterungen wichtige Frage zu besprechen, was man bei elektrischer Reizung eines Muskels unter Kathode und Anode zu verstehen hat. Bei der Mehr-

zahl der älteren Versuchen, wo der Strom durch metallische, dem Muskel direct anliegende Drähte zugeführt wurde, kann natürlich über die Bedeutung des Ausdruckes Anode und Kathode kein Zweifel bestehen. So ist auch bei den Bezold'schen Versuchen der Ausdruck „die Schliessungserregung geht von der Kathode, die Oeffnungserregung von der Anode aus" kaum misszuverstehen. Anders verhält sich dies aber schon, wenn man den Strom zwar auch durch metallische Leiter, aber unter Vermittelung der Knochen und Sehnen dem Muskel zuführt. Dann erhält der obige Ausdruck eine wesentlich andere Bedeutung. Denn es ist klar, dass die Erregung diesfalls nicht von den Stellen ausgehen kann, wo die metallischen Elektroden den thierischen Theilen anliegen, also den Knochen beziehungsweise Sehnen, sondern hier bilden offenbar die sehnigen Enden der Muskelfasern selbst die für ihn wesentlichen Elektroden, und wenn bei solcher Anordnung von Elektroden gesprochen wird, so kann darunter nur verstanden werden, dass der Strom an den Stellen eine besondere Wirkung entfaltet, wo er in die Muskelfasern ein- oder aus denselben austritt. Wie leicht so Missverständnisse entstehen können, ergiebt sich besonders klar aus der Betrachtung gewisser von Aeby (20) und Brücke (23) angestellten Versuche, welche die Bezold'schen Anschauungen widerlegen sollten. Der Erstere durchströmte die beiden noch durch das Becken vereinten Schenkel eines Frosches der Art, dass er die als Elektroden dienenden Drähte mit den unteren Enden der beiden Schenkel verband. Da jederseits ein Stück des Oberschenkelknochens subcutan herausgeschnitten worden war, so verkürzten sich bei Schliessung des Stromes die Muskeln beider Oberschenkel, aber am absteigend durchströmten stärker als am aufsteigend durchströmten. Indem Aeby dies daraus erklärte, dass der erstere dem negativen, als dem seiner Meinung nach stärker wirkenden Pole näher lag, verwechselte er, wie schon Engelmann hervorhob, die wesentlichen oder natürlichen Elektroden der Muskeln mit den für sie unwesentlichen künstlichen Elektroden des Gesammtpräparates. Denn offenbar lag im aufsteigend durchströmten Oberschenkel die eigentliche Anode am Knie, die Kathode am Becken, während für den anderen das Gegentheil der Fall war. Brücke benützte ein analoges Präparat, nur entfernte er die ganze Haut und ausser den Diaphysen der Oberschenkelknochen auch noch die Streckmuskeln. Fasste er die beiden Waden mit Pincetten, die mit einer Kette von 6—10 kleinen Daniell'schen Elementen verbunden waren, so contrahirten sich beiderseits die Muskeln der Oberschenkel und der Wade. „Hier hatten," sagt Brücke, „von der Kathode keine Contractionswellen auf die Beuger der Oberschenkel ablaufen können. Man muss deshalb zugeben, dass sie sich unabhängig von jeder Kathodenwirkung contrahirten und lediglich, weil der Strom durch sie hindurchging; oder man müsste sich dann vorstellen, dass für die Oberschenkelmuskeln der Kathodenseite das Kniegelenk, für die Anodenseite der Rest des Beckens als Kathode wirkt." Diese Auffassung ist aber, wie Hering bemerkt, eben die, welche Engelmann längst ausdrücklich vertreten hatte, denn für ihn ist Anode der Ort, wo der Strom in die Muskelfaser eintritt, Kathode der Ort, wo er dieselbe wieder verlässt. Hering (1. p. 241) drückt dies noch genauer so aus: die für den Muskel wesentliche physiologische Anode ist die Gesammtheit der Stellen, wo der Strom in die contractile

Substanz eintritt, die physiologische Kathode die Gesammtheit der Stellen, wo er aus jener austritt.

Dieser Satz führt zu einer Ueberlegung, welche am besten mit Hering's (1) eigenen Worten wiedergegeben wird. „Denken wir uns den ganzen, den Muskel längs durchziehenden Strom in einzelne Stromfäden zerlegt, so werden diese zwar in einem parallelfaserigen Muskel im Allgemeinen der Richtung und den Grenzen der einzelnen Muskelfasern parallel sein, und die Gesammtheit der anodischen Stellen wird im Allgemeinen an einem, die der kathodischen am andern Muskelende liegen, im Besonderen aber wird es hiervon zahlreiche Ausnahmen geben. Zunächst ist, ganz abgesehen von etwaigen sehnigen Inscriptionen, des Falles zu gedenken, in welchem einzelne Muskelfasern an verschiedenen Stellen im Verlaufe des Muskels endigen, wenn auch die Hauptmasse derselben nachweisbar annähernd so lang ist wie der Muskel selbst. Sobald es aber solche Muskelfasern giebt, sind auch die Ein- oder Austrittsstellen des Stromes nicht mehr ausschliesslich an den Muskelenden zu suchen, und ausser den hier gelegenen Hauptangriffspunkten der polaren Stromwirkung sind noch andere Angriffspunkte im Muskel zerstreut.

Ferner ist ein absoluter Parallelismus zwischen dem Verlaufe der Stromfäden und dem der Muskelfasern überhaupt nicht anzunehmen insbesondere dann nicht, wenn der Muskel nicht gespannt, oder wenn er an irgend einer Stelle gedrückt, oder wenn seine Oberfläche nicht ganz von Resten anhängender fester oder flüssiger Leiter gesäubert ist.

In Muskeln, welche schlaff auf einer Platte liegen, verlaufen bekanntlich die Fasern oft keineswegs geradlinig, sondern wellenförmig, besonders nach einer vorausgegangenen Zuckung des Muskels, weil die Fasern wegen der Reibung auf der Unterlage sich nicht wieder strecken konnten. An den Rändern jeder einzelnen Muskelfaser findet dann ein den Muskel längsdurchfliessender Strom zahllose Ein- und Austrittsstellen, und es ist ganz falsch, hier die physiologische Anode und Kathode ausschliesslich an den Muskelenden zu suchen. Klemmt man den Muskel an irgend einer Stelle seines Verlaufes ein, so sind starke Einbiegungen eines Theiles der Muskelfasern unvermeidlich, besonders dann, wenn der Muskel dabei zwischen zwei Branchen mit convexer Oberfläche zusammengedrückt wird. Das Gleiche ist der Fall, wenn man Hebel oder Pelotten auf den Muskel setzt, die ihn an den berührten Stellen eindrücken. In allen diesen Fällen muss nothwendig ein Theil der Stromfäden in zahlreichen Muskelfasern an den gedrückten Stellen aus der contractilen Substanz aus- und wieder in dieselbe eintreten."

Diese Erörterungen zeigen nun auch, weshalb die negativen Resultate der oben erwähnten Versuche von Aeby, bei welchen durch aufgelegte Fühlhebel die Fortpflanzung einer Contractionswelle bei totaler Durchströmung eines parallelfaserigen Muskels nachgewiesen werden sollte, den positiven Ergebnissen v. Bezold's gegenüber nicht als beweisend gelten können. Bei den Versuchen Aeby's fand eine sehr beträchtliche Einbiegung der Fasern an den beiden Stellen statt, wo die Hebel auf den Muskel aufgesetzt waren. Aeby sagt selbst, dass „der Hebel in die Oberfläche des Muskels etwas hineingepresst war". So konnte daher der Strom an der Einbiegungsstelle der Fasern sehr wohl aus der contractilen Substanz an verschiedenen Stellen aus- und eintreten und daher direct erregend wirken.

Bei dieser Sachlage waren neue Versuche über die Polwirkung des elektrischen Stromes durchaus erforderlich. Der schon früher erwähnte Engelmann'sche Klemmversuch am Sartorius des Frosches, wobei zwar die Erregung ungehindert die fixirte Stelle zu passiren vermag, die Möglichkeit einer directen Uebertragung der Contraction der einen Muskelhälfte auf die andere jedoch unmöglich gemacht ist, giebt ein einfaches Mittel an die Hand, den Verlauf der Contractionswelle graphisch zu verzeichnen und so der Messung zugänglich zu machen; denn geht die Erregung bei Schliessung eines Stromes von der Kathode aus, so muss nothwendig an einem der Art fixirten, seiner ganzen Länge nach durchströmten Muskel die der Kathode entsprechende Hälfte früher zucken, als die der Anode entsprechende. Die letztere wird sich erst dann verkürzen, wenn die von der Kathode ausgehende Contractionswelle die geklemmte Strecke passirt hat. Die Grösse der Zeitunterschiedes im Beginn der Contraction beider Hälften entspricht dann offenbar der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregungs- resp. Contractionswelle vom Kathodenende bis zu dem ersten, jenseits der Klemme gelegenen Querschnitt.

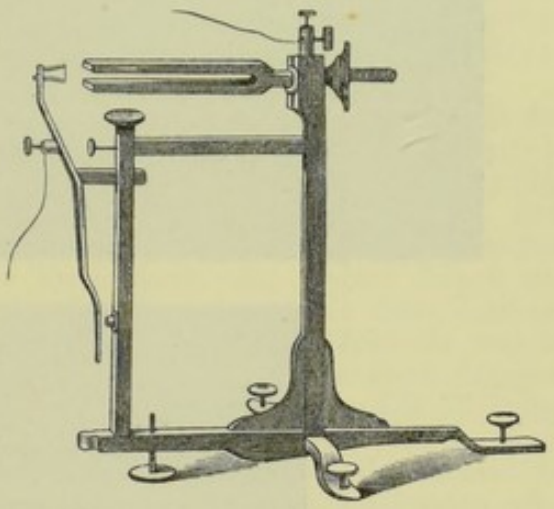


Fig. 86. Registrirende Stimmgabel zur Unterbrechung (resp. Schliessung) eines Stromes eingerichtet. (Nach Hering.)

Die Versuchsanordnung war folgende: Als Chronoskop diente eine mit einer Schreibfeder versehene Stimmgabel, welche 353 Schwingungen in der Sekunde machte. Diese wurde nebst dem Doppelmyograph mit unpolarisirbaren beweglichen Elektroden vor einem vertical stehenden Cylinder, der mittels einer Kurbel gedreht wurde und auf dessen berusster Fläche die Zuckungen beider Muskelhälften verzeichnet werden sollten, der Art angebracht, dass die Spitze der Stimmgabelschreibfeder mit den zwei in entgegengesetzter Richtung (nach oben und unten) sich bewegenden Muskelschreibstiften in einer Verticallinie lag; es ist auf diese Weise ermöglicht, unabhängig von der Umdrehungsgeschwindigkeit des Cylinders, den Zeitunterschied im Beginn der beiden Zuckungen, sowie auch das Stadium der latenten Reizung zu messen, wenn man den Versuch so einrichtet, dass genau im Momente der Schliessung oder Oeffnung des Reizstromes die Stimmgabel zu schwingen beginnt, was sich leicht durch Herausziehen eines zwischen die Branchen geschobenen leitenden Keiles bewerkstelligen lässt (Fig. 86).

Man erhält so bei Schliessung eines Kettenstromes von hinreichender Intensität zwei Zuckungscurven, die eine nach oben, die andere nach unten gezeichnet, die nun jedesmal der Art gegeneinander verschoben sind, dass die der Kathodenhälfte des Muskels entsprechende merklich früher von der Abscisse sich erhebt als die andere (Fig. 87 *a* und *b*).

Errichtet man auf jeder der beiden Abscissen in dem Punkte, wo sich die betreffende Curve abhebt, je eine Senkrechte, so ergiebt die Zahl der zwischen den beiden Senkrechten eingeschlossenen Stimmgabelschwingungen unmittelbar die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Contractionswelle, gemessen von dem Orte ihres Entstehens an der Kathode bis zu dem ersten jenseits der fixirten Stelle gelegenen Muskelquerschnitt. Die Länge dieser Strecke beträgt je nach der Grösse des Frosches 20—27 mm; darauf entfallen 4—6 Stimmgabelschwingungen, und es berechnet sich somit die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Schliessungserregung in der Sekunde zu 1—2 m.

Genau dasselbe Verfahren, wie es eben geschildert wurde, kann auch dazu dienen, den zeitlichen Verlauf der Oeffnungserregung

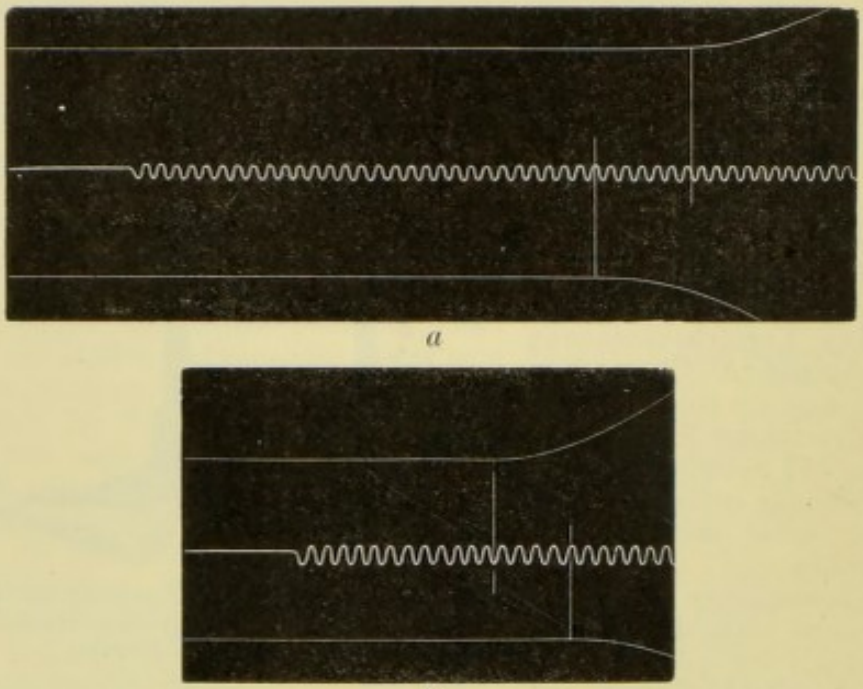


Fig. 87. *a* Schliessungszuckung. Aufsteigende Stromesrichtung (die Kathode liegt am Beckenende des Sartorius). Die untere Linie entspricht der Kathodenhälfte; *b* Schliessungszuckung. Absteigende Stromesrichtung. Die obere Linie entspricht der Kathodenhälfte des Muskels.

zu untersuchen. Da der entnervte Muskel schwerer auf den Oeffnungsreiz reagirt, so muss dann die Stromstärke beträchtlich höher gewählt werden; ausserdem kommt es, wie bereits früher auseinandergesetzt wurde, sehr auf die Dauer der Durchströmung an; ausnahmslos beginnt bei der Oeffnungserregung die Anodenhälfte des Muskels früher zu zucken, als die Kathodenhälfte, und es erscheinen die beiden Zuckungscurven in diesem Sinne gegeneinander verschoben (24).

Kettenströme von sehr kurzer Dauer (Stromstösse), sowie einzelne Inductionsschläge wirken im Allgemeinen nur bei ihrem Entstehen, nicht aber beim Verschwinden erregend. Schon Chauveau beobachtete an den Muskeln lebender Warmblüter, dass schwache Inductionsströme und Flaschenentladungsströme vorzugsweise in der

Kathodengegend erregen, und Engelmann betonte mit Nachdruck die völlige Uebereinstimmung in der Wirkungsweise sehr kurz dauernder Kettenströme und einzelner Inductionsschläge, indem er zeigte, dass ein durch ein längeres Stück des Kaninchenureter geschickter Inductionsschlag zumeist bloss an der Stelle eine Contractionswelle auslöst, wo sich die Kathode befindet, und dass nur bei sehr hoher Erregbarkeit und Strömen von bedeutender Intensität bisweilen scheinbar gleichzeitig an beiden Polen die Contraction beginnt. Ein analoges Verhalten des quergestreiften Muskels bei gleicher Reizung lässt sich ohne Schwierigkeit erweisen. Bedient man sich als Versuchsobject wieder des curarisirten Sartorius vom Frosch und reizt man mit einem einzelnen Oeffnungsinductionsschlag, so erhebt sich an dem im Doppelmyographen eingespannten, in der Mitte geklemmten Muskel die der Kathodenhälfte entsprechende Zuckungscurve nach einem sehr kurzen Stadium der latenten Reizung stets früher von der Abscisse, als die der Anodenhälfte entsprechende (24).

Bei hoher Intensität der Inductionsströme scheint jedoch auch der anodische Oeffnungsreiz wirksam werden zu können, was nach Engelmann's Erfahrungen am Ureter nicht überraschen kann. Regeczy (25) befestigte den Sartorius ähnlich wie Engelmann der Art, dass die Mitte desselben durch eine Elfenbeinzange schwach aber sicher fixirt war, während das obere Ende durch eine andere Zange unbeweglich befestigt wurde; das untere Ende stand mit dem Zeichenhebel des Myographen in Verbindung. Die untere Elektrode war in der den Muskel in der Mitte befestigenden Zange, die obere dagegen an dem oberen Muskelende befestigt (vergl. Fig. 85). Die Richtung des Inductionsstromes (übergeschobene Rollen) konnte durch einen Stromwender verändert werden. Es ergab sich kein Unterschied in der Grösse des Latenzstadiums bei Anwendung des aufsteigenden oder absteigenden Stromes, wie es nach Bezold's, Engelmann's und meinen eigenen Versuchen mit Kettenströmen hätte erwartet werden dürfen. Während daher bei schwachen Inductionsströmen die Erregung nur an der Kathode entsteht, ist die Möglichkeit einer bipolaren Reizung bei starken inducirten Strömen durch die erwähnten Versuche nahe gelegt. Selbstverständlich würde die Erregung an der Kathode als Schliessungs-, die an der Anode als Oeffnungsreizung aufzufassen sein.

Es wurde schon oben erwähnt, dass rein theoretisch betrachtet die Stromesrichtung bei reiner Längsdurchströmung eines parallelfaserigen Muskels ohne jede Bedeutung für den Erfolg der Reizung sein würde, dass aber gerade der Sartorius in dieser Beziehung ein sehr abweichendes Verhalten darbietet, welches, wie sich leicht zeigen lässt, im Wesentlichen in seinem assymetrischen Bau und der dadurch bedingten Verschiedenheit der Stromdichte an beiden Enden begründet ist. Bei sorgfältiger Abstufung der Stromesintensität mit dem Rheochord bemerkt man in allen Fällen, dass an dem seiner ganzen Länge nach durchströmten Sartorius regelmässig zuerst die Schliessung des absteigenden Stromes zuckungerregend wirkt; erst bei weiterer Steigerung der Stromesintensität beginnt auch die Schliessung des aufsteigenden Stromes zu wirken; ein mehr oder weniger deutlicher Unterschied zu Gunsten der absteigenden Stromesrichtung bleibt in vielen Fällen auch weiterhin noch bemerk-

bar. In der Regel aber verwischt sich die Anfangs äusserst auffallende Differenz immer mehr und mehr, um endlich bei stärkeren Strömen unmerklich zu werden. Umgekehrt wie die Schliessungserregung verhält sich die Oeffnungserregung, deren Entstehen durch die aufsteigende Stromesrichtung begünstigt wird. Die Stelle der grössten Stromdichte befindet sich bei Längsdurchströmung des Sartorius am unteren Ende des Muskels und fällt daher bei absteigender Stromesrichtung mit der Austrittsstelle, bei aufsteigendem Strome mit der Eintrittsstelle desselben in die Muskelsubstanz zusammen. Da im ersteren Falle die Schliessungszuckung, im andern die Oeffnungszuckung früher eintritt, so gestattet schon diese Thatsache allein, allerdings nur für Ströme von nicht zu grosser Intensität, den Wahrscheinlichkeitsschluss, dass die Schliessungserregung von der Kathode, die Oeffnungserregung von der Anode ausgeht (24).

Auch in Bezug auf die Grösse des Stadiums der latenten Reizung macht sich die verschiedene Stromdichte an den beiden Enden des längsdurchströmten Sartorius in sehr auffälliger Weise geltend. Dies gilt ebensowohl für die Schliessungs- wie für die Oeffnungserregung, und zwar ist das Latenzstadium immer dann kleiner, wenn die Erregung an dem unteren (Knie-) Ende des Muskels entsteht, vorausgesetzt, dass die Stromstärke in beiden Fällen gleich ist (Fig. 87 *a* und *b*). Zu demselben Resultate gelangte in der Folge auch Tigerstedt (2, p. 185 ff.).

Bei der fundamentalen Wichtigkeit des polaren Erregungsgesetzes erscheint es wünschenswerth, dasselbe in möglichst umfassender und eindringlicher Weise durch experimentelle Thatsachen zu stützen. Obschon nun die bisher mitgetheilten Erfahrungen wohl als genügende Beweise angesehen werden können, so darf doch das Verhalten partiell verletzter Muskeln bei elektrischer Durchströmung ganz besonderes Interesse beanspruchen, da es nicht nur einen unmittelbar anschaulichen Beweis für die polare Erregung im Sinne v. Bezold's liefert, sondern auch für die Theorie der Wirkungsweise des Stromes von grosser Bedeutung ist.

Präparirt man mit möglichster Sorgfalt den M. sartorius eines stark mit Curare vergifteten Frosches und spannt denselben im Hering'schen Doppelmyographen ein, so bleibt nach Abquetschen des einen oder andern Muskelendes mit der Pincette die vorher bei beiden Stromesrichtungen in annähernd gleicher Stärke eintretende Schliessungserregung entweder ganz aus oder erscheint doch bedeutend geschwächt, wenn der Reizstrom den Muskel in der Richtung vom unverletzten zum verletzten Ende durchfliesst, während der Erfolg der Schliessungsreizung nach Wendung des Stromes, wobei die Kathode an das unversehrte Muskelende zu liegen kommt, unverändert bleibt. Oeffnungserregung lässt sich auch nach lange andauernder Durchströmung nur äusserst selten erzielen, wenn die Anode an der verletzten Seite liegt (26) (Fig. 88). In einer noch viel schlagenderen Weise als bei mechanischer Verletzung macht sich der Einfluss partieller Abtödtung durch Wärme geltend, indem nach Anlegung eines „thermischen Querschnittes" die Erregbarkeit des Muskels für Ströme

mittlerer Intensität jedesmal ganz oder nahezu aufgehoben erscheint, wenn die wirksame Elektrode an dem wärmestarren Ende sich befindet. Da sowohl durch mechanische Verletzung wie durch thermische Abtödtung eine Wulstung des Muskelendes, sowie andere Störungen des regelmässigen Faserverlaufes bedingt werden, so erscheint es wünschenswerth, eine Methode der Abtödtung anzuwenden, bei welcher dieser Uebelstand sich möglichst wenig geltend macht. Als solche empfiehlt sich nach dem Vorgange Kühne's das locale Gefrierenlassen, wobei die Form des Muskelendes kaum merklich geändert wird. Bedient man sich dabei noch ausserdem des Vortheiles, den das Versenken des Muskels in eine indifferente, von parallelen Stromfäden durchzogene Flüssigkeit gewährt, so lassen sich nach dem

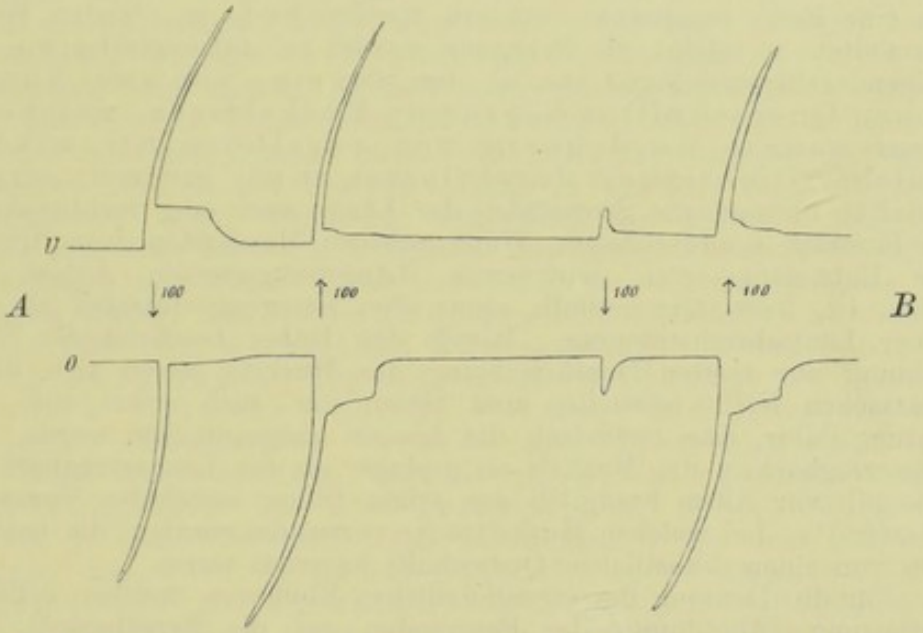



Fig. 88. Zuckungscurve des in der Mitte fixirten, im Doppelmyographen eingespannten Sartorius (*U* entspricht der unteren, *O* der oberen Muskelhälfte). Einfluss der Verletzung (Abtödtung) des einen (unteren) Muskelendes. Das Zuckungspaar *A* vor, *B* nach der Verletzung gezeichnet.

Vorgange Engelmann's (27) und Bernstein's (16) die betreffenden Versuche noch wesentlich exacter gestalten, da hierbei der Einfluss der assymetrischen Gestalt des Muskels ausgeschaltet ist.

Durch die oben erwähnten zeitmessenden Versuche ist der Nachweis geliefert, dass inducirte Ströme auf den quergestreiften Muskel ganz ebenso einwirken, wie Kettenströme von sehr kurzer Dauer, und dass demnach der Erregungsvorgang in der Regel nur an Stelle der Kathode ausgelöst wird. Wenn man die weitere Thatsache berücksichtigt, dass der Oeffnungsschlag stärker erregend wirkt als der Schliessungsschlag, so ist es leicht, die Reihenfolge der Erscheinungen zu begreifen, welche man beobachtet, wenn ein durch Curare entnervter Sartorius mit allmählich an Stärke zunehmenden Schliessungs- und Oeffnungsschlägen gereizt wird, so dass diese den Muskel der ganzen Länge nach durchsetzen.

Es wurde oben gezeigt, dass der durch die Gestalt des Muskels bedingte Unterschied der Dichte des Stromes an der Ein- und Aus-

trittsstelle den ungleichen Erfolg der Erregung durch den absteigenden und aufsteigenden Kettenstrom bedingt; dies gilt nun auch ebenso für inducirte Ströme, so dass die polare Wirkung derselben auch hierdurch festgestellt erscheint. Fast noch beweisender zeigen dies Versuche an einseitig verletzten Muskeln. Sowohl Oeffnungs- wie Schliessungsinductionsströme, deren Intensität ausreichend ist, um den unversehrten Sartorius maximal zu erregen, falls die Kathode an dem tibialen Ende sich befindet, wirken nach mechanischer, thermischer oder chemischer Zerstörung des letzteren erst dann wieder erregend, wenn die Stromesintensität durch weitere Annäherung der Rollen bedeutend verstärkt wird (26). Wird die Verletzung eines parallelfaserigen Muskels nicht allein auf das eine Ende beschränkt, sondern werden beide in gleicher Weise abgetödtet, so bleibt die Erregung sowohl bei aufsteigender wie absteigender Stromrichtung aus, so dass also eine von zwei künstlichen Querschnitten begrenzte Muskelfaser, welche in ihrer ganzen Ausdehnung von parallelen Stromfäden gleicher Dichtigkeit durchflossen wird, stets unerregt bleibt, ob nun die Stromfäden der Länge nach oder rechtwinkelig zur Faseraxe hindurchgehen. Unter gewissen Umständen, wenn irgend zur Entstehung von wirksamen Längscomponenten Anlass gegeben ist, kann letzterenfalls sogar eher Erregung eintreten als bei reiner Längsdurchströmung. Mittels der früher beschriebenen Vorrichtung zur queren Durchströmung des Muskels lassen sich diese Thatsachen leicht feststellen und bieten nun auch sofort eine Erklärung dafür, dass mehrfach die Ansicht ausgesprochen wurde, die Quererregbarkeit des Muskels sei geringer als die Längserregbarkeit. Dies gilt vor Allem bezüglich der schon früher erwähnten Versuche Giuffrè's, bei welchen Muskelstücke verwendet wurden, die beiderseits von einem künstlichen Querschnitt begrenzt waren.

Für die Deutung des eigenthümlichen Einflusses, welchen örtliche Verletzung (Abtödtung) der Faserenden auf die Erregbarkeit des Muskels bei Längsdurchströmung ausübt, erscheint die Thatsache von besonderer Bedeutung, dass zur Erreichung des genannten Zweckes das völlige Abgestorbensein der Faserenden gar nicht erforderlich ist, sondern gewisse chemische Veränderungen der Muskelsubstanz bereits genügen, um die so auffallenden Erscheinungen bei elektrischer Erregung herbeizuführen. Bekanntlich sind die meisten Kalisalze als heftige Muskelgifte zu bezeichnen, indem sie in grösserer Menge in den Kreislauf gebracht oder auch local applicirt die Erregbarkeit des quergestreiften Stammesmuskels und des Herzens wesentlich herabsetzen, bezw. aufheben; kaum minder schädlich erweisen sich für die Muskelsubstanz auch die verschiedensten Säuren selbst schon in hohen Verdünnungsgraden. Es lässt sich nun leicht zeigen, dass locale Behandlung des einen oder anderen Sartoriusendes mit derartigen, die Erregbarkeit am Orte der Einwirkung schädigenden Substanzen ein ganz analoges Verhalten des Muskels dem Strome gegenüber erzeugt, wie örtliche Abtödtung. Die Versuche wurden ganz ebenso angestellt wie die früher beschriebenen. Die zu untersuchenden chemischen Substanzen wurden in wechselndem Grade verdünnt angewendet, indem etwa das dünnere Knieende des Sartorius durch Auflegen eines kleinen, mit der zu prüfenden Flüssigkeit getränkten

Baumwollbausches, oder durch Eintauchen des vertical hängenden Muskels benetzt wird. Am auffallendsten sind die Wirkungen bei Anwendung stark verdünnter (1—2%) Lösungen von saurem Kaliumphosphat oder einer daran reichen Lösung von Fleischextract; ausnahmslos findet man nach 5—10 Minuten dauernder Einwirkung auf das tibiale Muskelende die Erregbarkeit für Schliessung des absteigenden und Oeffnung des aufsteigenden Stromes mehr oder weniger geschwächt, so dass die Contractionserscheinungen ausbleiben oder doch nur in geringerem Grade eintreten, wenn die wirksame Elektrode an dem chemisch veränderten Muskelende sich befindet (26). Es muss bemerkt werden, dass es sich auch hier, wie in den oben erwähnten Versuchen, nicht um eine völlige Aufhebung, sondern nur um eine durch locale „Ermüdung" bedingte Verminderung der Erregbarkeit für die eine Stromesrichtung handelt, so dass starke absteigende Ströme einen in der geschilderten Weise behandelten Sartorius allerdings wirksam zu erregen vermögen, obschon nicht die kleinste wahrnehmbare Bewegung desselben Muskels den Moment verräth, in welchem ein schwächerer absteigender Strom einbricht, wenngleich die Intensität desselben völlig ausreicht, um bei aufsteigender Richtung maximale Schliessungserregungen auszulösen. Lässt sich schon aus diesem Resultate der Schluss ziehen, dass es in allen erwähnten Fällen nicht sowohl von dem wirklichen Abgestorbensein der contractilen Substanz an irgend einer beschränkten Stelle, sondern vielmehr von einer durch den Eingriff bedingten chemischen Veränderung derselben abhängt, ob und in welchem Grade der Schliessungs- oder Oeffnungsreiz an der betreffenden Stelle wirksam wird, so geht dies doch noch überzeugender aus dem Umstande hervor, dass nach örtlicher Einwirkung verdünnter Kalisalzlösungen die normale Erregbarkeit für beide Stromesrichtungen durch Auslaugen mit 0,6% NaCl-Lösung schon nach kurzer Zeit (10—15 Minuten) vollständig wieder hergestellt werden kann. Es braucht kaum besonders hervorgehoben zu werden, dass dies bei Anwendung von Substanzen, welche tiefergreifende chemische und physikalische Veränderungen der contractilen Substanz bewirken, wie z. B. Sublimat, starke Säuren, Alkohol etc., ebensowenig möglich ist, wie nach mechanischer oder thermischer Abtödtung (26).

In einem interessanten Gegensatze zu den Kalisalzen stehen hinsichtlich ihrer physiologischen Wirkung auf quergestreifte Muskeln die entsprechenden, chemisch so nahe stehenden Na-Salze. Es wurde schon an anderer Stelle hervorgehoben, dass insbesondere durch $Na_2CO_3$, wenn es in verdünnter Lösung angewendet wird, die Erregbarkeit gewisser contractiler Substanzen (Saamenfäden, Flimmerzellen) sehr erheblich gesteigert wird, und als von der Möglichkeit rhythmischer Erregung quergestreifter Muskeln durch den dauernd geschlossenen Kettenstrom die Rede war, wurde erwähnt, in wie hohem Grade diese Wirkungen begünstigt werden, wenn vor der elektrischen Reizung die Erregbarkeit des kathodischen Muskelendes durch Behandlung mit $Na_2CO_3$ gesteigert wird. Taucht man das Beckenende eines curarisirten unverletzten Sortorius in eine 0,5—1% Lösung des

genannten Salzes, so zeigt sich schon nach kurzer Zeit die Erregbarkeit des Muskels für Schliessung schwacher, aufsteigender Ströme ganz ausserordentlich gesteigert, während der absteigende Strom noch in völlig normaler Weise erregend wirkt, jedoch Oeffnungserregungen bereits bei einer so geringen Stromstärke und nach so kurzer Schliessungsdauer auslöst, wie es an einem normalen Muskel niemals beobachtet wird (26). (Fig. 89.) Bisweilen tritt unter diesen Umständen bei Anwendung schwacher absteigender Ströme die Oeffnungszuckung sehr bedeutend verspätet ein, so dass das an sich ziemlich lange Latenzstadium der Oeffnungserregung hier ohne alle weiteren Hülfsmittel direct zu beobachten ist. Wir werden später einer analogen Erscheinung auch bei indirecter Muskelreizung wieder begegnen. Die Bedeutung, welche die eben erörterten Thatsachen für die Theorie der Stromeswirkung und insbesondere für das Gesetz der polaren Erregung besitzen, ist unmittelbar klar und bedarf kaum noch einer eingehenden Besprechung. Sie liefern zunächst ein Mittel, den Satz, dass die elektrische Erregung des Muskels eine polare Wirkung des Stromes ist, ebenso schlagend zu beweisen, wie es durch zeitmessende Versuche früher geschehen ist; denn würden wirklich alle Querschnitte der intrapolaren Strecke gleichzeitig erregt, so könnte niemals eine so ausserordentliche Verschiedenheit in der erregenden Wirkung beider Stromesrichtungen vorhanden sein, wie es der Fall ist, wenn ein einseitig verletzter oder chemisch veränderter Sartorius seiner ganzen Länge nach durchströmt wird. Es zeigte sich, dass die Erregung nur dann unverändert bleibt, wenn die wirksame Elektrode an dem unversehrten Muskelende sich befindet; sie kann anderenfalls im positiven oder negativen Sinne verändert werden, wenn die Erregbarkeit local gesteigert oder herabgesetzt wird. Man kann, wenn die Richtigkeit des Satzes zugegeben wird, dass die elektrische Erregung eines Muskels eine polare Wirkung des Stromes ist, nicht bezweifeln, dass die Grösse sowohl der Schliessungserregung wie

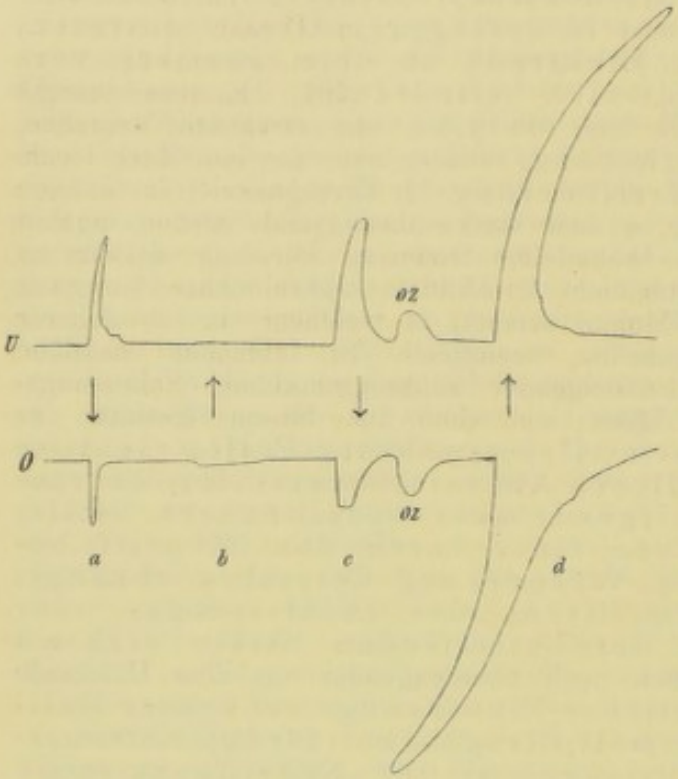



Fig. 89. Zuckungscurven des in der Mitte fixirten, im Doppelmyographen befindlichen Sartorius; *a*, *b* normal, *c*, *d* nach einseitiger Behandlung mit $Na_2Cl_3$ (am oberen Muskelende). Enorme Verstärkung der aufsteigenden Schliessungszuckung; Oeffnungszuckung bei schwachem absteigenden Strom.

auch der Oeffnungserregung ab- oder zunehmen muss, wenn die Erregbarkeit der contractilen Substanz an der Aus- bezw. Eintrittsstelle ab oder zunimmt. Ob die Erregbarkeit in allen übrigen Querschnitten des Muskels dabei unverändert geblieben oder im positiven oder negativen Sinne verändert ist, ist zwar *für die Fortleitung* des Erregungsprocesses von dem Orte seiner Entstehung aus von wesentlicher Bedeutung, beeinflusst jedoch nicht im Geringsten die Intensität des an der Kathode oder Anode ausgelösten Erregungsvorganges. Man kann sich einen an beiden Enden gleich dicken parallelfaserigen Muskel vorstellen, dessen sämmtliche Querschnitte normal und hochgradig erregbar sind mit alleiniger Ausnahme der Faserenden auf der einen Seite, an welcher Stelle die Erregbarkeit der contractilen Substanz durch irgend ein Mittel vermindert worden wäre; wir sind dann theoretisch zu der Erwartung berechtigt, dass bei Längsdurchströmung eines solchen Muskels der Erfolg des Schliessungs- wie auch des Oeffnungsreizes sich in hohem Grade von der *Stromesrichtung* abhängig zeigen würde, da ein und derselbe Reiz im einen Falle auf normal erregbare, im anderen auf „ermüdete" Substanz einwirken würde. Je hochgradiger die örtliche Herabsetzung der Erregbarkeit an dem einen Muskelende ist, desto deutlicher wird natürlich auch die Differenz in der erregenden Wirkung der beiden Stromesrichtungen hervortreten müssen. Es dürfte aber auch die *Ausdehnung der „localen Ermüdung"* nicht ohne Einfluss auf den Reizeffect sein, wie aus der folgenden Betrachtung hervorgeht. Wenn man sich die eine Muskelhälfte in gleich grosse Zonen getheilt denkt und annimmt, dass nur die Erregbarkeit der Endzone herabgesetzt, die der übrigen aber normal geblieben ist, so wird es offenbar gelingen, einen Reiz zu finden, dessen Stärke eben ausreichend ist, um in der ersteren einen Erregungsvorgang auszulösen, der sich durch Leitung von hier aus noch fortzupflanzen vermag und auf diese Weise zu einer merklichen Gestaltveränderung entweder des ganzen Muskels oder doch zum mindesten der betreffenden Muskelhälfte führt. Derselbe Minimalreiz wird aber dann unvermögend sein, diesen Effect hervorzubringen, wenn auch die Erregbarkeit der unmittelbar an den Endquerschnitt grenzenden Zonen in demselben Maasse herabgesetzt ist. Denn es wird dann die in derselben Stärke, wie vorhin, ausgelöste Erregung schon innerhalb einer ganz kurzen Strecke erlöschen oder doch nur zur Entstehung einer schwachen Dauercontraction Veranlassung geben.

Ein Muskel, wie er bei den vorstehenden Betrachtungen vorausgesetzt wurde, lässt sich nun in der That künstlich darstellen. Es gelingt in schonendster Weise durch Behandlung des einen oder anderen Sartoriusendes mit schwachen Lösungen gewisser Salze (insbesondere des sauren Kaliumphosphates und Fleischsaftes, dessen Wirkung höchstwahrscheinlich dem Gehalte an dem genannten Salze zuzuschreiben ist), welche die Structur des eingetauchten Muskelabschnittes nicht wesentlich alteriren, die Erregbarkeit partiell herabzusetzen, und man hat dann Gelegenheit, sich von der Uebereinstimmung der beobachteten Thatsachen mit den theoretischen Folgerungen zu überzeugen.

In noch viel vollkommener Weise lässt sich aber *durch den elektrischen Strom selbst* und zwar durch oft wiederholte Schliessung bei unveränderter Stromesrichtung ein Zustand des Muskels herbeiführen, in welchem derselbe bloss bei einer und zwar der entgegengesetzten Stromesrichtung auf den Schliessungsreiz

reagirt, ohne dass äusserlich wahrnehmbare Veränderungen vorhanden sind. Es ist kaum zu bezweifeln, dass auch dieser Zustand durch eine auf die Austrittsstelle des Stromes aus der contractilen Substanz beschränkte locale Ermüdung erklärt werden muss, indem zur Zeit kein Grund vorhanden ist, Erregbarkeitsänderungen der intrapolaren Muskelstrecke, weder im positiven, noch im negativen Sinne anzunehmen, während es andererseits zweifellos sichersteht, dass an der („physiologischen") Kathode der Vorgang der Erregung nicht nur im Augenblicke der Schliessung erfolgt, sondern continuirlich, wenn auch in abnehmender Stärke, andauert, solange der Strom geschlossen bleibt; es muss daher als feststehend betrachtet werden, dass zum mindesten jene Muskelstrecke, über welche sich die Schliessungsdauercontraction erstreckte, in höherem Grade ermüdet sein wird, als der Rest des Muskels, an dem man während einer länger andauernden, nicht allzu starken Durchströmung keinerlei Erregungserscheinungen wahrzunehmen vermag.

Der Unterschied zwischen localer und allgemeiner Ermüdung eines Muskels tritt besonders deutlich hervor, wenn man das Verhalten eines durch Tetanus ermüdeten Muskels mit dem eines durch den Kettenstrom polarisirten vergleicht, indem man gleich starke Reize (am besten einzelne Inductionsschläge), von deren Wirksamkeit am normalen Muskel man sich vorher überzeugt hat, auf verschiedene Stellen einwirken lässt, und den Unterschied der Zuckungsgrösse vor und nach der Ermüdung bestimmt; man findet im ersteren Falle die Erregbarkeit des ganzen Muskels sehr vermindert, für schwächere (vorher jedoch wirksame) Reize sogar ganz aufgehoben, während ein polarisirter Muskel auf Reize, die in der Continuität desselben einwirken, ebenso gut reagirt, wie vor der Durchströmung, obgleich die Schliessung des dem „polarisirenden" gleich gerichteten Stromes keine Spur einer Contraction bewirkt, falls derselbe wieder dieselben Austrittsstellen hat wie zuvor. Daraus geht hervor, dass die Ursache des Ausbleibens der Erregung in diesem Falle nur in Veränderungen gesucht werden kann, die eben an den Austrittsstellen des Stromes aus der Muskelsubstanz, beziehungsweise in der nächsten Umgebung derselben, localisirt sind. Dasselbe beweist ferner auch der Reizerfolg bei Schliessung eines dem polarisirenden entgegengesetzt gerichteten Stromes, wobei die Erregung an jener Stelle ausgelöst wird, wo sich vorher die Anode befand. Die dann zu beobachtende Schliessungszuckung des polarisirten Muskels ist sogar beträchtlich grösser als vor der Durchströmung (Volta'sche Alternative). Ist dies richtig, so muss auch der Erfolg einer Reizung durch den Inductionsstrom verschieden ausfallen, wenn man ihn das eine Mal durch die ganze Länge eines normalen Muskels, das andere Mal aber nach Polarisirung desselben hindurchgehen lässt, wobei dafür zu sorgen ist, dass im einen wie im anderen Falle die Aus- beziehungsweise Eintrittsstellen des Stromes nicht gändert werden. Denn da durch zeitmessende Versuche festgestellt ist, dass schwächere Inductionsschläge ausschliesslich an der Kathode den Erregungsvorgang auslösen, so kann man sich mit Vortheil derselben bedienen, um die Erregbarkeit des Kathodenendes eines polarisirten Muskels zu untersuchen, indem man sie durch die ganze Länge desselben hindurchschickt.

Es stellte sich auch bei diesen Versuchen eine vollständige Uebereinstimmung in dem Verhalten eines Sartorius, dessen eines Ende durch

die Einwirkung gewisser chemischer Substanzen in einen Zustand herabgesetzter Erregbarkeit versetzt wurde und eines solchen heraus, der durch andauernde Durchströmung in unveränderter Richtung polarisirt worden war; um nicht bereits Gesagtes zu wiederholen, verweise ich auf das, was bereits oben hierüber mitgetheilt wurde.

Wenn man endlich noch berücksichtigt, dass auch die Reihenfolge der Ermüdungserscheinungen nach Einwirkung eines constanten Stromes genau dieselbe ist, wie nach einseitiger Verletzung, Erwärmung oder chemischer Abtödtung eines Muskels, indem vor dem gänzlichen Wegfall der Schliessungszuckung in beiden Fällen eine verschiedengradige Abnahme der Zuckungsgrösse beobachtet wird, während die Schliessungsdauercontraction sich am längsten erhält, so dürfte es wohl kaum mehr einem Zweifel unterliegen, dass die locale Erregbarkeitsherabsetzung, welche in dem einen Falle durch die an der Austrittsstelle des Stromes erfolgende Dauererregung, im anderen aber durch eine in verschiedener Weise zu bewerkstelligende chemische Veränderung der Muskelsubstanz bedingt wird, die einzige Ursache dafür ist, dass der Muskel gar nicht oder nur in geringerem Grade erregt wird, wenn der Strom an dem derartig veränderten Muskelende aus- oder eintritt, während andernfalls sowohl Schliessungs- wie auch Oeffnungserregung in normaler Weise erfolgt.

Als interessanten Beweis für die Richtigkeit des vorstehenden Satzes sei schliesslich noch folgende Thatsache angeführt: es kommt bei Präparation des Sartorius bisweilen, wenn auch selten, vor, dass sich die Fasern an ganz umschriebenen Stellen bleibend contrahiren, so dass ein „idiomuskulärer" Wulst entsteht, der bald in der Mitte, bald an dem einen oder anderen Ende des Muskels auftritt; besonders häufig ist das erstere der Fall; es muss dahingestellt bleiben, ob dies mit der von Kühne seiner Zeit behaupteten grösseren Erregbarkeit des Sartorius an der Eintrittsstelle seiner Nerven zusammenhängt. Ist nun die Wulstbildung auf das untere Sartoriusende beschränkt, so beobachtet man bei Längsdurchströmung des Muskels das interessante Verhalten, dass nur der aufsteigende Strom in normaler Weise Schliessungserregung auslöst, während der sonst stärker wirksame absteigende Strom entweder gar nicht (bei mittelstarken Strömen) erregend wirkt oder doch in viel geringerem Grade, als der aufsteigende. Durch Versuche an stark abgekühlten Muskeln ist es Hermann (28) gelungen, diese Thatsache des „polaren Versagens" am idiomuskulären Wulste noch sicherer festzustellen.

Dies ist auch dann noch der Fall, wenn bereits keine Spur localer Contraction mehr vorhanden ist; denn diese verschwindet bisweilen nach einiger Zeit von selbst, besonders aber dann, wenn man den Muskel in 0,6 % Kochsalzlösung badet.

Es muss demnach hier in ganz ähnlicher Weise wie durch die Schliessungsdauercontraction bei Einwirkung des constanten Stromes, durch die einer mechanischen Reizung (vielleicht Dehnung?) unter Umständen folgende partielle Dauererregung ein Zustand herabgesetzter Erregbarkeit an dem Orte der idiomuskulären Contraction zu Stande gekommen sein, was ja im Grunde eine nothwendige Folge des Umstandes ist, dass jede Erregung mit Stoffverbrauch einhergeht.

Es wurde bereits zu wiederholten Malen hervorgehoben, dass auch das Verhalten, welches ein Sartorius, dessen eines Ende mechanisch oder durch Wärme abgetödtet wurde, dem elektrischen Strome gegenüber darbietet, sich durch die Annahme einer auf den Ort des Eingriffes beschränkten Erregbarkeitsverminderung befriedigend erklären lasse, und es obliegt mir jetzt noch, diese Anschauung näher zu begründen.

Da es als eine wohlbegründete Thatsache angesehen werden kann, dass eine unversehrte, allseitig vom Sarkolemm umhüllte Muskelfaser jedesmal dann erregt wird, wenn ein elektrischer Strom an irgend einem Punkte ihrer Oberfläche austritt, und da ferner die Beschaffenheit des Leiters, durch welchen der Aus- oder Eintritt des Stromes erfolgt, erfahrungsgemäss gleichgültig ist, wenn man von der unvermeidlichen Polarisation metallischer Elektroden absieht, so scheint auf den ersten Blick das Verhalten eines einseitig verletzten Muskels eine Ausnahme von der allgemeinen Regel zu bilden, indem sich herausstellt, dass sowohl die Schliessungs- wie auch die Oeffnungserregung ausbleibt oder doch nur in geschwächtem Maasse eintritt, wenn der Strom aus lebender, unversehrter Muskelsubstanz in abgestorbene übertritt oder umgekehrt.

Es lässt sich leicht zeigen, dass die todte contractile Substanz als solche dem Strome gegenüber sich ganz ebenso verhält, wie irgend ein anderes als indifferenter Leiter dienendes thierisches Gewebe (Sehne, Knochen etc.); man kann die Thonspitzen unpolarisirbarer Elektroden mit abgestorbenem Muskelfleisch umhüllen und mittels derselben den Strom der unversehrten Oberfläche eines Muskels zuführen, ohne das Zustandekommen des Erregungsvorganges zu hindern oder zu erschweren.

Es müssen demnach an der Grenze zwischen abgestorbenem und lebendem Faserinhalt in der Continuität eines Muskels noch ganz besondere Verhältnisse in Betracht kommen, welche die Erregung zu hemmen im Stande sind.

Dass die Gesammterregbarkeit des Muskels durch einseitige Abtödtung nicht geschädigt wird, lehrt der einfache Versuch der Stromwendung; allein es muss bemerkt werden, dass allerdings hinreichender Grund zu der Annahme vorliegt, dass in nächster Nähe einer verletzten Stelle die Erregbarkeit mehr oder minder herabgesetzt ist. Dem scheint zwar der Versuch zu widersprechen, dass, wenn man eine Brücke aus Kochsalzthon bildet, welche die Epiphyse der tibia (oder des Beckenknochens, wenn das obere Sartoriusende verletzt wurde) mit einem jenseits der verletzten Stelle gelegenen Punkte der Muskeloberfläche in leitende Verbindung setzt, der Muskel bei Schliessung eines absteigenden (beziehungsweise eines aufsteigenden) Stromes fast ebenso stark zuckt, wie vor der Verletzung, allein es ist zu bedenken, dass aller Wahrscheinlichkeit nach der Zustand hochgradiger Erregbarkeitsherabsetzung auf die nächste Umgebung der verletzten Stelle beschränkt ist; wenigstens dürfte dies in der ersten Zeit nach dem einfachen Zerdrücken der Faserenden auf der einen Seite zutreffend sein. Dass aber überhaupt die Erregbarkeit an der Grenze abgestorbenen und lebenden Faserinhaltes vermindert sein muss, geht schon aus dem Umstande hervor, dass ja der Process des Absterbens unaufhaltsam durch die ganze Länge einer Faser hindurch fortkriecht, wenn

er einmal an irgend einer Stelle eingeleitet wurde, und dass demnach abgestorbener und lebender Faserinhalt niemals unvermittelt aneinandergrenzen, sondern dass ausgehend von jenem Querschnitte des Muskels, dessen Structur durch den gesetzten Eingriff zerstört wurde und der völlig abgestorben ist, in den darauf folgenden Querschnitten nahe zusammengedrängt alle nur möglichen Stadien des Absterbens und dem entsprechend auch der Erregbarkeit aufeinander folgen, wie dies bereits Hermann*) hervorgehoben hat.

Wenn es richtig ist, dass, wie oben schon erwähnt wurde, auch die Ausdehnung der „localen Ermüdung" von Einfluss darauf ist, ob ein elektrischer Reiz von gegebener Grösse eine Gestaltveränderung des Muskels zur Folge hat oder nicht, so kann man wohl voraussetzen, dass die langsame Abtödtung des einen oder anderen Sartoriusendes durch Eintauchen in erwärmtes Wasser die Erregbarkeit des Muskels für die eine Stromesrichtung in vollkommenerer Weise herabzusetzen vermöchte als die einfache mechanische Verletzung; denn es dürfte nicht zu bezweifeln sein, dass gerade hier durch die locale, nur langsam sich steigernde Einwirkung erhöhter Temperatur eine möglichst vollkommene Abstufung der Erregbarkeit der dem wärmestarren Abschnitte des Muskels zunächst gelegenen Querschnitte erreicht werden kann. Das Versuchergebniss bestätigt denn auch in der That, wie oben gezeigt wurde, diese Voraussetzung.

Nachdem für den quergestreiften Skeletmuskel die ausnahmslose Gültigkeit des polaren Erregungsgesetzes über jeden Zweifel sichergestellt erscheint, kann von vornherein kaum bezweifelt werden, dass dasselbe auch auf den Herzmuskel, sowie auf glatte Muskeln Anwendung findet. Mit Rücksicht auf die Zusammensetzung des Herzmuskels, sowie aller glattmuskeligen Theile aus zahllosen, dicht an einander grenzenden Zellindividuen, welche unter einander durch eine Kittsubstanz verbunden sind, erscheint jedoch die Frage gerechtfertigt, was man in Hinblick auf die früher gegebenen Definitionen in diesem Falle unter „physiologischer Anode oder Kathode" zu verstehen hat. Stellt man sich, um an einen einfachen Fall anzuknüpfen, ein aus parallel zu einander verlaufenden Faserzellen gebildetes Band vor, wie es annähernd ein Präparat des Muschelschliessmuskels darstellt, so würde von vornherein zu erwarten sein, dass ein derartiges Präparat bei Längsdurchströmung sich ähnlich verhielte, wie etwa ein polymerer, quergestreifter Muskel, dessen einzelne Theilstücke nicht nur im anatomischen, sondern auch im physiologischen Sinne als selbstständige Individuen zu betrachten sind. In sehr anschaulicher Weise lässt sich dies an dem Musculus rectus abdominis des Frosches zeigen. Wird derselbe frei präparirt und zwischen Kork mässig gespannt durchströmt, so zeigt sich, wie zu erwarten war, bei und während der Schliessung an der der Anode zugewendeten Seite jeder sehnigen Inscription eine namentlich im durchfallenden Lichte, bei Lupenvergrösserung sehr deutliche und scharf begrenzte Wulstung der Faserenden, entsprechend der kathodischen Schliessungsdauercontraction. Dieselbe verschwindet sofort im Momente der Oeffnung des Stromkreises, um eventuell einer anodischen Oeffnungsdauercontraction an der anderen Seite der Inscription Platz zu machen. Es ist selbstverständlich, dass auch die

*) Hermann, Weitere Unters. z. Phys. d. Nerven u. Muskeln. Berlin 1867. p. 5 f.

Schliessungs- und Oeffnungszuckung jedes Theilstückes von denselben Stellen ausgeht.

Das ganze gegliederte Muskelband wird also an so vielen Stellen in der Continuität erregt, als Theilstücke vorhanden sind, indem jedes Glied der Muskelkette seine zugehörige Kathode und Anode besitzt. Würden nun benachbarte Zellindividuen des Herzens oder irgend eines glattmuskeligen Theiles sich ähnlich verhalten, wie die Glieder eines polymeren Muskels, und spielte demnach die Zwischen- oder Kittsubstanz dieselbe Rolle, wie die sehnigen Inscriptionen, so müsste man erwarten, dass der elektrische Strom in der Continuität der Theile an so vielen Stellen bei der Schliessung (bezw. Oeffnung) erregend wirkt, als einzelne Zellen vorhanden sind. Denn offenbar würde dann jede der letzteren ihre eigene Kathode und Anode haben, so dass bei der geringen Länge der betreffenden zelligen Elemente die Erregung (Contraction) thatsächlich auf der ganzen durchflossenen Strecke an zahllosen Punkten gleichzeitig beginnen würde. Dieser theoretischen Folgerung entspricht nun aber das Verhalten derartiger, aus einkernigen Zellen aufgebauter Muskeln in keiner Weise. Durch Engelmann's classische Untersuchungen (5) wissen wir, dass der Ureter sowohl wie das Herz sich nicht nur in Bezug auf die Leitung des Erregungsvorganges, sondern auch hinsichtlich der polaren Erregung durch den elektrischen Strom „wie eine einzige, kolossale hohle Muskelfaser" verhalten. Es beweist dies aufs Neue, dass die Kittsubstanz nicht eine Trennung der Zellen im Sinne indifferenter Scheidewände bedingt, sondern sozusagen die Continuität der Substanz vermittelt. Denkt man sich daher eine Reihe mit den Enden an einander stossender Muskelzellen der Länge nach durchströmt, so verhalten sie sich dem Strom gegenüber wie eine einzige Muskelfaser, und die Kittleisten bilden ebenso wenig secundäre Kathoden und Anoden, wie etwa die Zwischenscheiben innerhalb der quergestreiften Fibrillen. Im einen wie im andern Falle besteht im physiologischen Sinne Continuität der Substanz. Dies lässt sich in sehr anschaulicher Weise sowohl am Herzmuskel wie an verschiedenen glattmuskeligen Theilen beweisen. Bedient man sich des vom Vorhof getrennten Ventrikels des Froschherzens (der „Herzspitze") als Untersuchungsobject, so befindet man sich in Folge der assymetrischen Form des Präparates in ähnlicher Lage wie beim Sartorius, indem die Stromdichte bei directem Anlegen der Elektroden an beiden Enden (Spitze und Basis) sehr ungleich ausfallen würde. Es erscheint daher zweckmässig, die Herzspitze nach dem Vorgange Engelmann's (27, p. 101) in ein mit indifferenter Flüssigkeit gefülltes Reizkästchen zu versenken, wobei dann während der Dauer der Durchströmung annähernd gleiche Stromdichte an allen Stellen des Präparates herrscht. Engelmann benutzt ein 13 cm langes, 4 cm breites und 3 cm hohes Glasgefäss, das etwa $1^1/_2$ cm hoch mit einer wässerigen Lösung von NaCl (0,5 %) und arabischen Gummi (2 %) gefüllt wird und in welches die Elektroden tauchen. Schliesst man nun einen Kettenstrom oder schickt einen einzelnen Inductionsschlag hindurch, so zeigt sich, dass, wenn die Längsaxe des Ventrikels parallel der Stromesrichtung liegt, die Schnittfläche daher senkrecht zu dieser steht, aufsteigend (d. h. von der Herzspitze nach der Basis hin) gerichtete Ströme unmittelbar und

kurze Zeit nach Anlegung des Schnittes unwirksam sind oder doch schwächer erregend wirken als absteigend gerichtete. Nach wenigen Minuten wird jedoch die Erregbarkeit für aufsteigende Ströme wieder merklich und nimmt nun rasch zu, um bei Anfrischung der Wundfläche wieder auf Null zu sinken u. s. w. Die gleiche Abhängigkeit des Reizerfolges von der Richtung des Stromes tritt auch hervor nach Verletzung der einen oder der andern Seitenfläche des Präparates, sofern dasselbe so gelagert wird, dass die Wundfläche lotrecht zur Richtung des Stromes steht.

Um einen kurzen Ausdruck einzuführen, soll nach dem Vorschlag Hermann's diejenige Richtung des Reizstromes, bei welcher derselbe nach der Wundfläche hin gerichtet ist, als „atterminal" („admortal") und die andere als „abterminal" („abmortal") bezeichnet werden. Dann lässt sich das beobachtete Verhalten kurz so ausdrücken: Unmittelbar nach der Verletzung der Herzspitze ist die Schliessung atterminaler Ströme wirkungslos, wogegen unter gleichen Verhältnissen die Schliessung abterminaler erregend wirkt. Es besteht hier offenbar eine vollkommene Analogie mit dem Verhalten des einseitig verletzten (oder sonstwie chemisch veränderten) Sartorius, und dieselben Schlussfolgerungen werden in beiden Fällen zu ziehen sein. Zunächst beweisen die Versuche schlagend, dass die Contractionen des Herzens bei elektrischer Reizung ausschliesslich von dem Orte ausgehen, wo der Strom aus dem lebenden Muskelgewebe in das angrenzende fremde Medium austritt, sei dies nun Salzlösung oder abgestorbene Muskelsubstanz. Hier liegt die physiologische Kathode der Präparate, und hier allein entsteht die Schliessungserregung. Nur unter dieser Voraussetzung ist der Einfluss örtlicher Verletzung auf die Erregbarkeit für Schliessung atterminaler Ströme bei fehlendem Einfluss auf die Erregbarkeit für abterminale Schliessung verständlich. Es gilt aber für die aus zahllosen unregelmässig durcheinander geflochtenen Zellen gebildete Herzspitze ganz dasselbe wie für den annähernd parallelfaserigen, monomeren Sartorius. Wie hier, pflanzt sich auch die Erregung bei der Schliessung von ihrem Ausgangspunkte stets auf die ganze übrige Muskelmasse durch Leitung (von Zelle zu Zelle) fort, wobei die Lage der Kathode an der Oberfläche des Präparates vollkommen gleichgültig erscheint, während dagegen die Erregbarkeit der betreffenden Stelle von wesentlichem Einfluss auf den Reizerfolg ist. Tritt der Strom an einer verletzten Stelle aus, so findet die Erregung an einer minder erregbaren Stelle statt, und es erklärt sich der Erfolg ganz ebenso, wie unter gleichen Umständen beim Sartorius. Als bemerkenswerther Unterschied bleibt nur die rasche Wiederherstellung des normalen Verhaltens bestehen. Nach Engelmann ergiebt sich die Erklärung dieses Verhaltens ungezwungen unter der Voraussetzung, dass die einzelnen Zellen, obschon im Leben mit ihren Nachbarn leitend verbunden, doch jede für sich absterben; mit anderen Worten, dass der Process des Absterbens nicht wie der der Erregung von Zelle auf Zelle übergreift. Sind die oberflächlich gelegenen Zellen ganz abgestorben, so wird die Kathode nicht mehr an der Grenze von absterbender, also weniger reizbarer Muskelsubstanz einerseits, und umgebender Flüssigkeit oder abgestorbener Zellsubstanz anderseits liegen,

sondern tiefer: an der Grenze lebender und abgestorbener Zellen, d. h. an der Demarcationsfläche. Ein analoges Verhalten würde, wie leicht zu ersehen, auch jeder polymere quergestreifte Stammesmuskel darbieten. Eine weitere Bestätigung dieser Anschauung werden wir später bei Betrachtung der elektromotorischen Wirkungen des Herzens kennen lernen.

Um am gänzlich unversehrten, in diastolischer Erschlaffung verharrenden Herzmuskel das Gesetz der polaren Erregung zu demonstriren, bietet sich noch eine andere Versuchsmethode dar, nämlich die sogenannte monopolare Reizung. Da die Erregung durch den elektrischen Strom in erster Linie von der Dichte desselben an der Ein- resp. Austrittsstelle abhängt, so ist ohne Weiteres klar, dass man durch Herabminderung derselben am einen Pole bei gleichzeitiger möglichster Steigerung am anderen sich über die Gesetze der polaren Stromwirkungen ebenfalls Aufschluss zu verschaffen vermag. Ja, es gelingt auf diesem Wege, wie Kühne (28) gezeigt hat, eine so localisirte elektrische Erregung zu bewirken, wie sonst höchstens durch mechanische Reizung. Denkt man sich an der Oberfläche eines irgendwie gestalteten Leiters zwei punktförmige, stromzuführende Elektroden angelegt, so wird bekanntlich das ganze Innere desselben von Stromfäden durchflossen, deren Dichte an den Berührungsstellen am grössten ist und von da aus sehr rasch abnimmt. Sorgt man nun durch Anwendung einer flächenhaft ausgedehnten Elektrode dafür, dass entweder an der Ein- oder Austrittsstelle des Stromes die Dichte desselben und damit auch die erregende Wirkung möglichst gering oder gänzlich unzureichend ist, so bleibt schliesslich unmittelbar an der Berührungsstelle nur die Wirkung der anderen Elektrode übrig, die man nun durch möglichste Begrenzung der Berührungsfläche so zu sagen localisiren kann. Enthäutet man beispielsweise an einem mit Curare vergifteten Frosch die ventrale Fläche eines Oberschenkels, und legt die eine (indifferente) Elektrode mit breiter Fläche an die Kehlhaut, während die andere, möglichst fein zugespitzte Pinselelektrode irgend einen Punkt der feuchten Muskeloberfläche berührt, so treten sehr charakteristische Reizerfolge hervor, welche durchaus verschieden sind, je nachdem die Berührung mit der Kathode oder Anode erfolgt. Ersterenfalls beobachtet man bei Anwendung schwacher Ströme, wie im Momente der Schliessung des Kreises die unmittelbar unter der Pinselspitze verlaufenden Faserbündel zusammenzucken, wodurch sich für einen kurzen Augenblick eine schmale Längsfurche an der ebenen glatten Muskeloberfläche bildet, während sich an der Berührungsstelle selbst ein kleiner, aber scharf begrenzter Querwulst erhebt, der nun, vorausgesetzt dass die Berührung eine stetige ist, während der ganzen Schliessungsdauer unverändert bleibt. Dass es sich hier um die kathodische Schliessungsdauercontraction handelt, kann nicht bezweifelt werden. Wird die Intensität des Reizstromes verstärkt, so nimmt sowohl die Zuckung, wie auch die Dauercontraction an Stärke zu, ohne dass jedoch die letztere auch bei dieser Reizmethode den Charakter der localen Beschränktheit verlieren würde. Dies lässt sich besonders klar erkennen, wenn man, wie oben bereits erwähnt wurde, an der Oberfläche des Muskels feste Merkzeichen anbringt, deren gegenseitige Lageänderung bei der Verkürzung die räumliche Ausdehnung derselben zu beurtheilen gestattet. So kann man den zu untersuchenden Muskel senkrecht zur Faserrichtung mit

Tusche quer bändern, so dass der Abstand zwischen je zwei mit einer feinen Borste gezogenen Querlinien etwa $^1/_2$ mm beträgt. Jede auch noch so beschränkte Contraction verräth sich dann sofort durch eine mehr oder minder erhebliche Verschmälerung eines oder mehrerer Querbänder, bezw. der sie trennenden ungefärbten Zwischenräume. Innerhalb nur passiv betheiligter Muskelstrecken erscheinen dagegen die farbigen Querbänder zwar mannigfach verzogen, ohne jedoch schmäler zu werden. Es ist nicht zu verkennen, dass bei der geschilderten monopolaren Reizmethode, wo die Stromfäden im Allgemeinen nicht durch die natürlichen Enden des Muskels ein- oder austreten, sondern die Fasern in der verschiedensten Richtung, quer und schräg durchsetzen, wodurch ihre Wirkung theilweise beeinträchtigt wird, die Versuchsbedingungen gegenüber der gewöhnlichen bipolaren Methode weniger übersichtlich und die Resultate namentlich in Hinblick auf die Möglichkeit des Wirksamwerdens secundärer, kathodischer oder anodischer Stellen in der Umgebung der Reizelektrode oft schwer zu deuten sind. Dem ungeachtet bietet das Verfahren in manchen Fällen, wo sich die bipolare Methode nicht gut anwenden lässt, gewisse Vortheile. Dies gilt in erster Linie von zahlreichen glattmuskeligen Theilen, nicht minder aber auch vom Herzmuskel, dessen complicirter und verwickelter Faserverlauf es von vornherein unmöglich macht, alle einzelnen Elemente der Länge nach zu durchströmen. Vielmehr werden die in den verschiedensten Richtungen durch einander gefilzten Zellen unter allen Umständen auch in den verschiedensten Richtungen und unter den verschiedensten Winkeln von Stromfäden getroffen. Nach dem oben Mitgetheilten ist dies aber auch für den schliesslichen Erfolg ziemlich belanglos. Versetzt man nach dem Vorgange Bernstein's den Ventrikel eines Froschherzens dadurch in dauernden diastolischen Stillstand, dass man ihn vom Vorhof durch Abquetschen trennt, so erscheint er prall mit Blut gefüllt und reagirt auf jeden mechanischen Reiz mit einer kräftigen Totalcontraction. Legt man nun wieder, wie in dem schon erwähnten Falle, die eine Elektrode eines Kettenstromes mit breiter Fläche an irgend einer indifferenten Stelle des Froschkörpers an und berührt mit der Spitze der andern die Oberfläche des Ventrikels, so zeigt sich ausnahmslos, dass bei Anwendung eben wirksamer Ströme die Schliessung des Stromkreises nur dann erregend wirkt, wenn die Berührung des Herzens mit der Kathode erfolgt, niemals aber im andern Falle bei Berührung mit der Anode; bisweilen findet man dann aber die Oeffnung (wenigstens nach längerer Schliessungsdauer) wirksam. Wenn so die Gültigkeit des polaren Erregungsgesetzes für den Herzmuskel nicht bezweifelt werden kann, so lässt sich dasselbe an geeigneten Objecten auch für glatte Muskeln constatiren.

Als solches erweist sich unter anderem der Schaalenschliessmuskel von Anodonta, dessen Verhalten dem Strome gegenüber bereits mehrfach Erwähnung fand, und der wegen seines im Allgemeinen sehr regelmässigen, parallelfaserigen Baues am ehesten eine Vergleichung mit dem Sartorius des Frosches gestattet. Es wurde schon oben hervorgehoben, dass ein möglichst tonusfreies Präparat des Schliessmuskels während der ganzen Dauer der Durchströmung verkürzt bleibt. Es ist nun nicht schwer, sich schon durch die blosse Inspection von der Thatsache zu überzeugen, dass weder bei der

Schliessung des Stromes, noch bei der Oeffnung (falls diese letztere von Erfolg begleitet ist) die ganze intrapolare Strecke gleichmässig dauernd contrahirt ist, sondern ersterenfalls vorwiegend die kathodische, anderenfalls die anodische Hälfte desselben. Man hat es hier zweifellos mit einer ganz analogen Erscheinung zu thun, wie bei dem quergestreiften M. sartorius des Frosches, wo die entsprechende Localisirung der Schliessungs- beziehungsweise Oeffnungsdauercontraction bereits seit lange bekannt ist und immer als wesentliche Stütze für den Satz von der polaren Erregung durch den elektrischen Strom angesehen wurde. Genaueren Aufschluss giebt noch die Anwendung der graphischen Methode bei gesonderter Verzeichnung der Contraction jeder der beiden Muskelhälften, welche sich hier in ähnlicher Weise wie beim Sartorius ermöglichen lässt, indem man die Muskelmitte fixirt. Während sich aber beim quergestreiften Muskel in der Regel im Augenblick der Schliessung, wie auch eventuell bei Oeffnung des

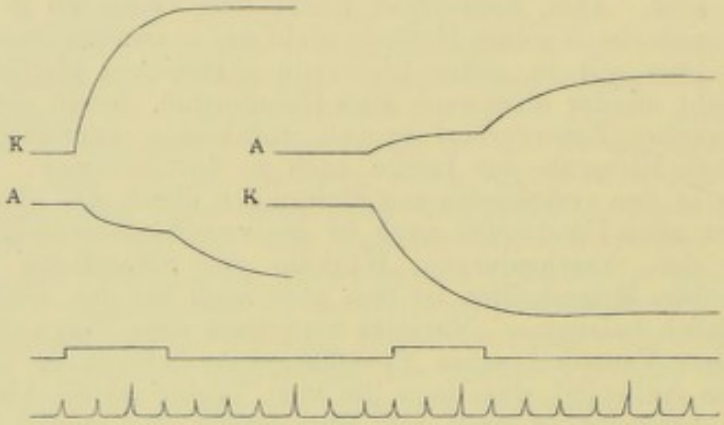



Fig. 90. Localisation der Schliessungsdauercontraction an der Kathode (*K*) bei Reizung des in der Mitte fixirten Muschelschliessmuskels. (*S* = Schliessung; *O* = Oeffnung.)

Stromes eine Contractionswelle von der Kathode, beziehungsweise Anode aus mit grosser Geschwindigkeit durch die ganze Länge des Muskels fortpflanzt und zur Entstehung einer zu beiden Seiten der fixirten Mitte annähernd gleich starken Schliessungs- oder Oeffnungszuckung führt, tritt beim Muschelmuskel nur eine mehr oder minder beschränkte örtliche Dauercontraction auf, welche der Schliessungs- und Oeffnungsdauercontraction des quergestreiften Muskels entspricht, und wie diese ausbleibt, wenn der Aus- oder Eintritt des Stromes durch eine Schicht abgestorbener, contractiler Substanz erfolgt (3). Ein Blick auf die beistehenden Curven (Fig. 90) beweist dies zur Genüge. Wie beim Herzmuskel, gleicht sich auch hier der unmittelbar nach der Verletzung höchst auffallende Unterschied der Wirkungsweise beider Stromesrichtungen allmählich aus und wird schliesslich unmerklich. Die Erklärung muss wohl ebenfalls in dem isolirten Absterben der einzelnen Faserzellen gesucht werden.

Wenn die vorstehend erörterten Befunde am Schliessmuskel von Anodonta noch in fast vollkommener Uebereinstimmung mit den Er-

fahrungen über die polaren Stromeswirkungen am quergestreiften Stammesmuskel und am Herzen stehen, so gilt dies schon nicht in gleichem Maasse hinsichtlich anderer, aus glatten Spindelzellen bestehender Theile, bei deren Reizung mit Kettenströmen eine Reihe von Erscheinungen auftreten, welche in mancher Beziehung, wenigstens auf den ersten Blick, viel Abweichendes zeigen und sogar den Gedanken aufkommen lassen, es möchte das polare Erregungsgesetz nicht für alle Muskelarten strenge Geltung haben (31).

An der Innenseite des Integumentes der Holothurien verlaufen durch die ganze Länge des Körpers schöne parallelfaserige Längsmuskelzüge in Form von fünf platten Bändern, welche aus einzelnen, beiderseits zugespitzten Spindelzellen bestehen und nach Eröffnung des Thieres (bei Holothuria Poli) als weissliche oder röthlich gefärbte, durchscheinende Streifen hervortreten. Zwischen je zwei Längsmuskelbändern sieht man viel dünnere und zartere Ringmuskelzüge verlaufen, welche rechtwinkelig zu jenen eine vollständige Umhüllung des Körpers bilden und aus ähnlichen Spindelzellen bestehen wie jene. An dem der Länge nach aufgeschnittenen und gehörig ausgespannten Hautmuskelschlauch lassen sich übrigens die Längsmuskelbänder in ihrem ganzen Verlauf oder doch streckenweise leicht isoliren, indem man eine Sonde am einen Ende unter dem Muskel hindurchführt und dieselbe dann gegen die Unterlage drückend, stetig längs des Muskelstreifens vorschiebt. Man kann dann, wie beim Muschelmuskel, auch an dem ganz isolirten, frei ausgespannten Muskelbande Reizversuche anstellen. In allen Fällen erscheint die lang anhaltende tonische Contraction, in welche diese Muskeln namentlich nach mechanischen Insulten gewöhnlich verfallen, recht störend; doch nach einiger Ruhe unter Seewasser tritt stets wieder soweit Erschlaffung ein, dass Reizversuche möglich sind; ein gewisser Grad von „Tonus“ bleibt aber (und es ist dies wesentlich mit zu berücksichtigen) immer bestehen. Setzt man nun zwei fein zugespitzte Pinselelektroden gleichzeitig an zwei nicht zu nahe bei einander liegenden Punkten eines entweder noch in situ befindlichen oder frei zwischen Kork ausgespannten Längsmuskelbandes auf oder legt man die eine Elektrode an irgend eine indifferente Stelle des Präparates, während nur die andere mit dem Muskel in Berührung gebracht wird, so beobachtet man in beiden Fällen an der Aus- bezw. Eintrittsstelle des Stromes überaus charakteristische Gestaltveränderungen des Muskels, welche an den beiden Polen durchaus verschieden sind (29).

An der Kathode entsteht sofort bei Schliessung des Kreises, genau unter der berührenden Pinselspitze und von dieser aus senkrecht zur Faserrichtung sich erstreckend, ein schmaler Querwulst, welcher unter Umständen (bei nicht zu schwachen Strömen) die ganze Breite des Muskelbandes durchsetzt und sich ziemlich scharf von der Umgebung abhebt. Dieser „idiomusculäre“ kathodische Wulst bleibt während der Schliessungsdauer bestehen und pflanzt sich, was besonders hervorzuheben ist, niemals vom Orte seiner Entstehung aus fort. Die Gesammtverkürzung des Muskelbandes, welche durch diese örtliche Zusammenziehung bewirkt wird, ist immer sehr unerheblich, indem im Wesentlichen nur die der Reizelektrode zunächst gelegenen Theile des Muskels zur Bildung der localen Verdickung beitragen. Es hängt dies natürlich auch mit von der Stärke des zur Reizung benützten Stromes ab, so dass innerhalb gewisser Grenzen der katho-

dische Wulst, der ja ohne Zweifel der Schliessungsdauercontraction bei quergestreiften Muskeln entspricht, mit der Stromstärke an Grösse zunimmt und dann auch eine grössere Muskelstrecke umfasst. Bei Anwendung der schwächsten, eben wirksamen Ströme contrahiren sich örtlich nur die obersten Faserschichten, so dass der kathodische Wulst nicht die ganze Dicke des Muskels durchsetzt.

Sehr bemerkenswerth ist in allen Fällen die scharfe Begrenzung der kathodischen Dauercontraction, die sich kammförmig mit beiderseits steil abfallenden Bändern über die Muskeloberfläche erhebt.

Ganz wesentlich verschieden gestaltet sich der unter gleichen Verhältnissen zu beobachtende Reizerfolg an der Eintrittsstelle des Stromes. Hier sieht man an der Stelle, wo die anodische Pinselspitze die glatte ebene Muskeloberfläche berührt, bei Schliessung des Stromes eine mehr oder weniger tiefe Rinne oder Furche entstehen, welche quer über den Muskel verläuft und in Bezug auf Länge und Breite etwa dem Querwulste entspricht, welcher unter gleichen Umständen an der Kathode entsteht oder (bei monopolarer Reizung) entstanden sein würde. Man sieht sehr deutlich, wie im Augenblick der Schliessung die Muskelmasse von der anodischen Stelle verdrängt wird und so zu sagen abfliesst, während sich zu beiden Seiten der vertieften Rinne je ein Wulst erhebt, von ähnlichem Aussehen, wie die kathodische Dauercontraction. Die Gestaltveränderung des Muskels, welche sich daraus ergiebt, lässt sich demgemäss charakterisiren als eine unter der Elektrode entstehende vertiefte Rinne, die beiderseits von einem Querwulste begrenzt wird.

Unter gewissen, noch näher zu bezeichnenden Umständen gewinnt es den Anschein, als seien die beiden Wülste lediglich durch die von der Anode weggedrängte Muskelsubstanz gebildet. Macht man aber den Versuch an frischen, gut erregbaren Präparaten, so findet man ausnahmslos, dass beiderseits von der Anode eine sehr deutliche und über verhältnissmässig weite Strecken ausgedehnte Contraction des Muskels eintritt, die in unmittelbarer Nähe der vertieften Rinne am stärksten ausgeprägt, nach beiden Seiten hin allmählich an Stärke abnimmt. Es verlängert sich mit anderen Worten bei Schliessung des Stromes der Muskel unmittelbar an der Anode, indem er daselbst erschlafft, während in Folge der in der Umgebung sich geltend machenden Erregung ein Hindrängen der Muskelsubstanz nach der erschlafften Stelle erfolgt. Für den Gesammtmuskel ergiebt sich daraus eine oft sehr beträchtliche und jedenfalls immer viel bedeutendere Verkürzung, als bei kathodischer Reizung.

Da die flachen Längsmuskelbänder der Holothurien eine ziemliche Breite besitzen, so machen sich, wenn die Pinselspitze etwa auf die Mitte des Muskels aufgesetzt wird, die geschilderten Reizerfolge nur an einem Theil der Faserzüge geltend. Viel auffallender und selbst aus grösserer Entfernung bemerkbar werden aber die Gestaltveränderungen, wenn man mit der Spitze des Pinsels senkrecht zur Faserrichtung leicht über den Muskel hinstreift.

Dieselben Erscheinungen wie bei elektrischer Reizung der Längsmuskelbänder treten, wenn auch entsprechend der grösseren Zartheit minder augenfällig, an den dünnen Bündeln der Ringmuskeln hervor. Berührt man eine ganz ebene Stelle derselben mit der Kathode, so sieht man, wie sich unter der Pinselspitze sofort bei Schliessung

des Stromes ein kleiner länglicher Wulst erhebt, dessen Längsaxe senkrecht zum Faserverlauf des gereizten Muskelbündels steht. Die ganze Erscheinung ist unverkennbar nur im verkleinerten Maassstabe dieselbe wie die kathodische Dauercontraction bei Reizung eines Längsmuskelbandes.

Hier wie dort fällt die scharfe Begrenzung des Wulstes, sowie die geringe Gesammtverkürzung des Muskels auf, welche durch die locale Erregung bedingt wird. Im Gegensatze hierzu ist die Gesammtverkürzung der Ringmuskeln eine sehr beträchtliche, wenn monopolar mit der Anode gereizt wird. Um sich von der völligen Uebereinstimmung des Reizerfolges an Ring- und Längsmuskeln auch in diesem Falle zu überzeugen, bedarf es vorsichtiger Abstufung der Stromstärke und einer sehr fein zugespitzten Pinselelektrode. Berührt man nur ein einzelnes Ringfaserbündel etwa in der Mitte zwischen je zwei Längsmuskelbändern, so ist die auffallendste Erscheinung bei Schliessung des Stromes die Bildung einer parallel der Faserrichtung verlaufenden Furche, deren Entstehung sich leicht durch die starke Contraction des gereizten Faserzuges erklärt. Wendet man Lupenvergrösserung an, so kann man sich leicht überzeugen, dass die Muskelfasern unmittelbar unter der anodischen Pinselspitze an der Contraction nicht theilnehmen, sondern dass ganz wie unter gleichen Umständen an den Längsmuskeln, daselbst eine mehr oder weniger deutliche, quer zur Faserung verlaufende Rinne entsteht, zu deren beiden Seiten das Muskelbündel sich verkürzt. Bisweilen erscheinen auch die diese Furche beiderseits begrenzenden Querwülste ganz deutlich ausgeprägt. Immerhin bedarf es besonderer Aufmerksamkeit, um eine Erscheinung wahrzunehmen, welche bei Reizung der Längsmuskeln sich so zu sagen unmittelbar aufdrängt. Während hier bei anodischer Reizung in Folge der grossen Länge der Muskelbänder die Gesammtverkürzung derselben gegenüber der localen Gestaltveränderungen zurücktritt, verhält sich dies gerade umgekehrt bei den schmalen, kurzen Ringfaserzügen, bei welchen der Totaleffect mehr auffällt, als die localen Veränderungen. In besonders instructiver Weise macht sich dies an Stellen bemerkbar, wo, sei es durch Contraction umliegender Theile und dadurch bewirkte Faltung der Haut oder durch locale stärkere Erschlaffung, einzelne Partien sich blasig hervorwölben. Berührt man eine solche Stelle, wo die Ringfasern nach aussen convex gekrümmt erscheinen, mit der Anode, so bildet sich bei der Schliessung sofort parallel der Faserrichtung eine segmentale Einschnürung, welche unmittelbar an die ganz ähnliche Erscheinung erinnert, welche man unter analogen Verhältnissen am Darm, insbesondere am Dickdarm der Pflanzenfresser beobachtet. Dadurch wird aber, wie leicht ersichtlich, eine genauere Untersuchung der an der Berührungsstelle selbst entstehenden localen Veränderungen so gut wie unmöglich gemacht. Dagegen treten dieselben bei kathodischer Reizung auch in diesem Falle überaus deutlich hervor, indem bei kaum merklicher Gesammtverkürzung an der Austrittsstelle des Stromes ein kleiner, aber scharf begrenzter Querwulst sich erhebt.

Ein nicht minder bemerkenswerthes und charakteristisches Verhalten zeigen bei elektrischer Reizung mit dem Kettenstrome die glatten Muskeln des Kauapparates von Echinus esculentus, die sich ausserdem noch durch eine viel raschere Reaction vor den Holothurienmuskeln auszeichnen (29). Bekanntlich besteht das Kalkskelet der sogenannten

Laterne des Aristoteles aus 5 gleichartigen Theilen, von denen jeder wieder aus mehreren Stücken zusammengesetzt ist. Diese Theile sind unter einander theils durch Bänder, theils durch mächtig entwickelte Muskeln von zum Theil sehr regelmässigem Bau verbunden. Dies gilt in erster Linie von den 5 zwar kurzen, aber ganz parallelfaserigen Muskeln, welche an der nach innen gekehrten Basalfläche der Laterne 5 längliche, bewegliche Kalkbügel mit einander verketten, die von der centralen Schlundhöhle aus in radialer Richtung gegen die Peripherie verlaufen, wo sie sich auf den Seitenflächen der Laterne nach unten krümmen. Nebst diesen, einen vollkommen geschlossenen Ring bildenden 5 Muskeln, deren jeder bei grossen Exemplaren eine Länge von etwa 1,5 cm und eine Breite von beiläufig 4 mm erreicht, bieten auch noch die anderen grösseren Muskeln, welche sich theils an den Kiefern inseriren und die darin steckenden Zähne bewegen, theils die Zwischenräume zwischen jenen ausfüllen, sehr geeignete Versuchsobjecte. Einer eigentlichen Präparation bedarf es für die ersten orientirenden Versuche gar nicht. Es genügt, den Seeigel mit der Scheere in eine obere und untere Hälfte zu zerschneiden und hierauf an dem ovalen, die Laterne enthaltenden Theilstück noch soviel von der Schaale abzubrechen, um mit den Elektroden bequem heranzukommen. Entfernt man nach Ausziehen der Zähne mittels einer Pincette noch die die Muskeln theils umhüllenden, theils verbindenden Membranen, so ist das Präparat für den Versuch genügend vorbereitet. Taucht man dasselbe in ein Gefäss mit Seewasser, welches sich für diese Muskeln als ebenso indifferent erweist, wie für jene der Holothurien, so dass nur die Basis der Kalkpyramide mit dem Muskelringe frei herausragt, und berührt nun monopolar mit der fein zugespitzten Kathode irgend einen Punkt in der Continuität eines der 5 Muskeln, während die andere unpolarisirbare Elektrode in das Wasser des Gefässes taucht, so lässt sich die Bildung eines idiomuskulären localen Wulstes hier noch viel schöner beobachten, als an den Längsmuskeln der Holothurien. Bei gehöriger Abstufung der Stromstärke bietet sich die Erscheinung in den verschiedensten Graden der Entwicklung dar. Die durchscheinende Beschaffenheit der platten, dünnen Muskeln, sowie die Raschheit der Reaction sind hierbei sehr günstig, und es dürfte kaum ein anderes Object geben, das auch nur annähernd so schön die örtlichen Erregungserscheinungen an der Kathode zu demonstriren gestattete. Ausserordentlich scharf und so zu sagen plastisch hebt sich die contrahirte Stelle von der Umgebung als ein weisslicher, undurchsichtiger Wulst von eigenthümlich mattem Glanze ab, der bei Schliessung des Stromes rasch entsteht und während der Schliessungsdauer unverändert bestehen bleibt, um sich erst nach Oeffnung des Kreises allmählich auszugleichen. Reizt man mit einem eben nur wirksamen Strom, so erscheint die Contraction immer nur auf die nächste Umgebung der Austrittsstelle beschränkt, gewinnt aber bei Steigerung der Stromesintensität an Stärke und Ausdehnung, bis endlich der kathodische Wulst an Stelle der Elektrode die ganze Dicke des Muskels in Form einer knotigen Anschwellung durchsetzt. Da die Muskelsubstanz zur Bildung der letzteren sozusagen von beiden Seiten herangezogen wird, so ergiebt sich daraus eine nicht unerhebliche Gesammtverkürzung des Muskels. Doch ist dieselbe niemals so stark, wie bei monopolarer anodischer Reizung.

Hier tritt bei Schliessung des Stromes sofort eine sehr kräftige Zusammenziehung des ganzen Muskels ein, wobei sich die beweglichen Insertionsstellen nach Möglichkeit nähern. Der Muskel erscheint straff gespannt und wie es zunächst den Anschein hat, in allen seinen Theilen gleichmässig verkürzt. Gerade dieser letztere Umstand ist mit Rücksicht auf das früher geschilderte Verhalten bei kathodischer Reizung in hohem Grade auffallend. Dazu kommt noch, dass sich an der Anode selbst nicht nur keine stärkere locale Contraction entwickelt, sondern dass daselbst bei Anwendung nur einigermaassen stärkerer Ströme sogar eine Continuitätstrennung des Muskels erfolgt. Legt man die Elektrode (Anode) an irgend eine Stelle des freien scharfen Randes eines Muskels, so spannt sich derselbe bei der Schliessung sofort sehr stark an, und bald darauf sieht man bei Lupenvergrösserung an der Pinselspitze eine verdünnte, durchsichtige Stelle entstehen, worauf alsbald zunächst die unmittelbar berührten Fasern daselbst reissen und sich nach beiden Seiten zurückziehen. Folgt man mit der Pinselspitze, so lässt sich unter Umständen der ganze Muskel der Quere nach durchtrennen, indem die Fasern in dem Maasse, als man immer tiefere Schichten trifft, an der berührten Stelle einreissen.

Für die richtige Beurtheilung dieser auf den ersten Blick sehr auffallenden Thatsache scheint nun der Schlüssel in dem oben geschilderten Verhalten der Holothurienmuskeln gegeben zu sein. Darüber, dass bezüglich der kathodischen Reizerfolge in beiden Fällen eine fast vollkommene Uebereinstimmung besteht, kann wohl kaum ein Zweifel obwalten. Aber auch das scheinbar ganz abweichende Ergebniss monopolarer, anodischer Reizung der Echinusmuskeln ist im Grunde auf analoge Veränderungen zurückzuführen, wie sie in so klarer Weise an den Längsmuskeln der Holothurien hervortreten. Hier sahen wir an der Eintrittsstelle des Stromes selbst eine locale Erschlaffung entstehen, welche sich durch die Bildung einer verdünnten Stelle markirte, von der aus nach beiden Seiten hin eine bei frischen Präparaten sehr starke Contraction sich entwickelte und so zu einer sehr beträchtlichen Gesammtverkürzung des Muskels führte. Denkt man sich nun einen kurzen, zarten Muskel von gleichen oder ähnlichen Eigenschaften zwischen zwei Insertionsstellen ausgespannt, welche bei der Contraction nur bis zu einem gewissen Grade einander genähert werden können, so wird offenbar der Erfolg der kathodischen Schliessungsreizung sich hier ganz ebenso zu äussern vermögen, wie bei den auf einer nachgiebigen Unterlage ausgespannten Holothurienmukeln. Ganz anders aber wird sich dies bei monopolarer anodischer Reizung verhalten. Tritt dann der Strom irgendwo in der Continuität des Muskels ein, und erfolgt bei der Schliessung eine örtliche Erschlaffung oder bleibt die betreffende Stelle auch nur unerregt, während beiderseits davon eine kräftige Contraction erfolgt, so muss offenbar, wenn die Insertionspunkte nicht weiter genähert werden können, an der Stelle des geringsten Widerstandes eine Continuitätstrennung erfolgen.

Das Zerreissen an der Anode würde demnach darauf zu beziehen sein, dass bei monopolarer anodischer Reizung in der Continuität an der Elektrode selbst eine Erschlaffung, beiderseits aber ein starker Spannungszustand entsteht, wenn sich der Muskel, den gegebenen mechanischen Bedingungen zufolge, nicht weiter zu verkürzen vermag. Auf diesem Umstande beruht es wohl auch, dass es bei den

in situ gereizten Echinusmuskeln nicht wie bei denen der Holothurien an der Anode zur Entstehung einer vertieften Rinne mit wallartig aufgeworfenen Rändern kommt, sondern dass nur eine scheinbar an allen Punkten gleichmässige Spannung sich bemerkbar macht.

Die beiden im Vorstehenden ausführlich besprochenen Fälle eröffnen nun auch das Verständniss für jene complicirteren Fälle, wo, wie beispielsweise im Hautmuskelschlauch vieler Würmer, sowie im Darm von Wirbelthieren, zwei flächenhaft angeordnete Systeme von glatten Muskelzellen unmittelbar über einander liegen, wobei die Richtung der Faserung in beiden rechtwinklig auf einander steht (30). Bringt man einen am besten durch verdünnten Alkohol (5—7 %) gelähmten, möglichst grossen Regenwurm auf eine leitende Unterlage aus mehrfach zusammengelegtem Filtrirpapier oder Kochsalzthon, welche mit der einen (indifferenten) Elektrode in Verbindung steht, und berührt man mit der andern, fein zugespitzten Pinselelektrode die Mitte der dorsalen Fläche eines der breiten Segmente am Vorderende des Wurmes, so sieht man bei genügender Stromstärke und unter Voraussetzung einer möglichst vollständigen Lähmung der Willkürbewegungen und Reflexe das direct berührte Segment, und zwar nur dieses allein, sich ringförmig einschnüren und in diesem Zustand verharren, so lange der Strom geschlossen bleibt. War der Strom stark und die Erregbarkeit der Muskeln eine hohe, so kann diese durch Contraction der Ringmuskeln bewirkte Einschnürung fast bis zum Verschwinden des Lumens der Körperhöhle gehen, wodurch dann natürlich die umgebenden Theile, insbesondere die nächst angrenzenden Segmente passiv mehr oder weniger verzogen werden. Immer jedoch bleibt der Reizerfolg auf das direct berührte Segment beschränkt, und es findet keine Fortpflanzung der Contraction etwa in Form einer peristaltischen Welle statt. Nebst der erwähnten passiven Verziehung der angrenzenden Theile des Hautmuskelschlauchs fehlt aber kaum jemals eine zweifelsohne activ durch Contraction der Längsmuskeln bewirkte Abnahme der Höhe der benachbarten Segmente, die, am stärksten in unmittelbarer Nähe der Einschnürung, weiterhin allmählich abnimmt und sich auch niemals an der ganzen Peripherie der betreffenden Segmente, sondern nur an der der Reizstelle entsprechenden Seite geltend macht. Es handelt sich daher um eine wohl zum grössten Theil activ, theilweise aber auch passiv bewirkte einseitige Verziehung der dem anodisch gereizten Segment benachbarten Körperringe. Dass hier nun wirklich eine Verkürzung der Längsmuskeln vorliegt, geht — abgesehen von der oft sehr beträchtlichen räumlichen Ausbreitung der betreffenden Veränderungen zu beiden Seiten der Ringmuskelcontraction — ganz unzweifelhaft aus der schon erwähnten, meist sehr bedeutenden Abnahme der Höhendimension der betreffenden Segmente hervor, und es bleibt nur fraglich, wie sich in dieser Beziehung das direct gereizte Segment selbst verhält. Es scheint nun, dass hier zwar — wie ohne weiteres ersichtlich — eine oft maximale Erregung der Ringmuskeln vorhanden ist, dass dagegen eine merkliche Verkürzung der Längsmuskeln durchaus fehlt. Dies lässt sich allerdings vielleicht nicht mit voller Bestimmtheit aus dem Umstand allein erschliessen, dass keine Abnahme der Höhe des betreffenden Segmentes eintritt, da ja beide Muskelschichten antagonistisch sowohl in Bezug auf Veränderungen der Länge (Höhe) des Segmentes, als der Breite

wirken, doch scheint auf der anderen Seite der Umstand ausschlaggebend zu sein, dass Fälle beobachtet werden, wo die Contraction der Ringmuskeln vergleichsweise schwächer entwickelt ist, als die Zusammenziehung der Längsmuskeln beiderseits von dem mit der Anode berührten Ringe, so dass dieser letztere sich nur in geringem Maasse zusammenschnürt; gleichwohl nimmt die Höhe dieses Segmentes nicht ab, während dies bei den Nachbarsegmenten in hohem Grade der Fall ist. Jedes Mal aber lässt sich hier auch noch eine andere Thatsache feststellen, welche für die Auffassung der anodischen Reizerfolge von Bedeutung zu sein scheint.

Ist die Contraction der Ringmuskeln eine starke, so gewinnt es den Anschein, als sei die Erregung an allen Stellen des Muskelringes in annähernd gleicher Weise entwickelt, als habe sich, von der Anode ausgehend, der Erregungs- beziehungsweise Contractionsvorgang nach beiden Seiten hin von Querschnitt zu Querschnitt fortgepflanzt. Diese Vorstellung scheint aus einer unbefangenen Betrachtung des Reizerfolges sich unmittelbar zu ergeben. Ist jedoch die ringförmige Einziehung nicht eine maximale, so dass die von der Anode berührte Stelle des Segmentes stets deutlich sichtbar bleibt, so lässt sich meist ohne Schwierigkeit (besonders bei Lupenvergrösserung) erkennen, dass an der Eintrittsstelle des Stromes selbst, sowie in deren allernächster Umgebung nicht nur die Contraction der Längsmuskeln fehlt, sondern dass daselbst auch keine irgend merkliche Zusammenziehung der Ringmuskeln erfolgt. Besonders deutlich lässt sich dieses erkennen, wenn durch Verdunstung die Oberfläche des Wurmes etwas trocken und in Folge davon auch minder elastisch geworden ist. Dann sieht man sehr schön, wie durch Faltung der Epidermis an der Oberfläche des contrahirten Ringes zarte Querrunzeln entstehen, welche sich beiderseits von der Elektrode sehr deutlich ausprägen, in der nächsten Umgebung der anodischen Pinselspitze aber durchaus fehlen. Die letztere muss bei diesem Versuch nur eben feucht sein, um eine Benetzung der Reizstelle zu vermeiden. Man kann sogar in jedem solchen Falle eine direct erschlaffende (hemmende) Wirkung der Anode nachweisen, wenn man die Pinselspitze, während der Strom geschlossen bleibt, nach einer Stelle desselben gereizten Segmentes verschiebt, wo in Folge der Contraction bereits deutliche Querrunzeln ausgebildet sind. Sobald eine solche Stelle mit der Anode berührt wird, sieht man, wie sich dieselbe sofort glättet, und hat ganz den Eindruck, als ob ungeachtet der Contraction benachbarte Theile des Muskelringes an der berührten Stelle selbst eine Erschlaffung und Verlängerung einträte.

Gar nicht selten hat man Gelegenheit, dieses Ausbleiben der Contraction sowohl der Längs- wie der Ringmuskeln an der Anode selbst dadurch noch deutlicher markirt zu sehen, dass sich um die Pinselspitze herum eine kleine flache Delle oder Vertiefung bildet, deren Entstehung sich leicht erklären lässt. Offenbar wird, wenn an zwei sich rechtwinklig kreuzenden, etwa gleich breiten Muskelfaserzügen an der Kreuzungsstelle keine Erregung erfolgt, während sich dagegen die jenseits der Deckfläche gelegenen Arme des Kreuzes, und zwar um so stärker verkürzen, je näher der betreffende Querschnitt der Kreuzungsfläche liegt, eine von vier gleich grossen Wülsten umgrenzte Vertiefung von quadratischer Form entstehen. Ohne dass nun die

Erscheinung an dem gereizten Wurmsegmente wirklich in dieser schmatischen Form sich zeigte, was ja schon durch die anatomischen Verhältnisse ausgeschlossen ist, kann man doch oft genug sehen, dass das mit der Anode berührte Segment an dieser Stelle eingezogen und von etwas gewulsteten Rändern umgeben erscheint, welche letztere theils auf die sich contrahirenden Theile des Ringmuskels an demselben Segmente, theils auf die ebenfalls verkürzten Längsmuskeln der nächst benachbarten Segmente zu beziehen sind.

Noch deutlicher lässt sich die ganze Erscheinung oft machen, wenn man bei geschlossenem Strom mit der Pinselspitze wiederholt leicht über zwei benachbarte Segmente senkrecht zur Faserrichtung der Ringmuskeln hinstreift, da dann sowohl der unerregt bleibende Flächenraum, wie auch das Gebiet der Contraction grösser werden und sich daher schärfer von einander abheben.

Am überzeugendsten tritt übrigens die erwähnte local hemmende Wirkung der Anode an solchen Stellen hervor, wo entweder die Längs- oder die Ringmuskeln oder beide aus irgend welchem Grunde dauernd contrahirt erscheinen. An dem direct berührten Segmente lässt sich die örtliche Erschlaffung beider Fasersysteme dann immer sehr deutlich und in ganz unverkennbarer Weise wahrnehmen.

Nicht minder charakteristisch als an der Anode erscheinen bei elektrischer Reizung des Hautmuskelschlauchs von Lumbricus auch die an der Kathode bei der Schliessung hervortretenden Veränderungen. Man könnte sich eigentlich begnügen, zu sagen, dass sie sich in gerade gegentheiliger Weise äussern, doch dürfte es immerhin nicht überflüssig sein, etwas näher darauf einzugehen.

Richtet man seine Aufmerksamkeit bloss auf das mit der Elektrode berührte Segment, so tritt der Gegensatz des anodischen und des kathodischen Reizerfolges in auffallendster Weise hervor, und man könnte sich — wenigstens bei nicht sehr aufmerksamer Untersuchung — veranlasst sehen, den Sachverhalt einfach so auszudrücken, dass bei Schliessung des Stromes an der Anode ausschliesslich die Ringmuskeln, an der Kathode ausschliesslich die Längsmuskeln erregt werden.

Es wurde jedoch bereits gezeigt, dass die Verhältnisse bei anodischer Reizung keineswegs so einfache sind, und ebenso wenig ist dies bei kathodischer Erregung der Fall. Darüber, dass die Längsmuskeln des direct gereizten Segmentes erregt werden, kann allerdings nicht der geringste Zweifel bestehen, fraglich bleibt aber aus gleich zu erörternden Gründen doch, ob nicht auch die Ringmuskeln, wenigstens örtlich, an der Berührungsstelle selbst miterregt werden.

Für eine genauere Untersuchung empfiehlt es sich zunächst, nicht allzu starke Ströme zu verwenden, da die Beurtheilung sonst nicht unwesentlich erschwert wird. Es sei auch hier wieder bemerkt, dass die Resultate der bipolaren Reizung genau mit denen der monopolaren übereinstimmen. Die auffälligste Veränderung ist, wie schon erwähnt, die Verkürzung (Abnahme der Höhe) des betreffenden Körperringes. Dieselbe macht sich jedoch in der Regel nicht in der ganzen Peripherie gleichmässig geltend, sondern erscheint im Wesentlichen auf die nächste Umgebung der Kathode beschränkt. Hier erscheint in Folge der Längsmuskelcontraction das betreffende Segment wulstförmig gewölbt und reliefartig zwischen den benachbarten Theilen hervortretend. Diese

letzteren nehmen bei Anwendung stärkerer Ströme ebenfalls und in gleicher Weise an der Erregung Theil, so dass dann bei Schliessung des Stromes durch die über mehrere Segmente sich erstreckende Längsmuskelcontraction ein mehr oder weniger stark hervorspringender, im Wesentlichen auf die direct gereizte Stelle beschränkter Wulst entsteht, der sich unter der Kathode selbst am steilsten erhebt und beiderseits ziemlich rasch abfällt. Untersucht man bei geeigneter Stromstärke das kathodische Erregungsgebiet mit der Lupe und achtet besonders auf das Entstehen der Reizwirkung im Momente der Schliessung an dem direct mit der Elektrode berührten Segmente, so ist es in der Regel nicht schwer, sich mit voller Bestimmtheit davon zu überzeugen, dass daselbst auch eine örtlich auf die kathodische Stelle beschränkte Contraction der Ringmuskeln erfolgt, die bei minder aufmerksamer Beobachtung nur deshalb unbemerkt bleibt, weil sie ihrer räumlichen Beschränktheit wegen zu keiner merklichen Verkleinerung des Durchmessers des Muskelringes führt. Diese Wirkung ist bei Anwendung nicht übermässig starker Ströme auf das direct gereizte Segment beschränkt, und man sieht in Folge dessen an der Berührungsstelle oft ganz deutlich eine stärkere höckerförmige Hervorragung entstehen, welche ohne Zweifel auf die sich deckende locale Contraction der Längs- und Ringmuskeln zurückzuführen ist. Für den sicheren Nachweis der letzteren ist der Umstand von wesentlicher Bedeutung, dass am Hautmuskelschlauch die Ringmuskelschicht umgekehrt wie am Darme der Wirbelthiere nach aussen gelegen und daher der Beobachtung direct zugänglich ist. Andernfalls würde es schwer sein, über die Veränderungen der Ringmuskeln, insbesondere bei kathodischer Reizung, sicheren Aufschluss zu erhalten (Fürst, 30).

Im Vorstehenden wurden bisher nur die Erscheinungen der Schliessungserregung näher berücksichtigt. Es erübrigt, nun noch einige Worte über die bei Oeffnung des Stromkreises hervortretenden polaren Veränderungen zu sagen. Wie fast immer, so lässt sich auch hier constatiren, dass zur Auslösung wirksamer Oeffnungserregung im Allgemeinen stärkere Ströme und eine längere Schliessungsdauer erforderlich sind. Dass auch individuelle Verschiedenheiten der Erregbarkeit der Präparate wesentlich mit in Betracht kommen, bedarf kaum besonderer Erwähnung. Im Allgemeinen sind jedoch die Oeffnungsreizerfolge — wenigstens bei Lumbricus — niemals so scharf ausgeprägt wie die Folgewirkungen der Schliessung des Stromes. Am sichersten lässt sich noch das Auftreten einer der anodischen Schliessungswirkung ähnlichen Ringmuskelcontraction an dem vorher kathodisch gereizten Segment bei Oeffnung des Kreises feststellen; doch gelingt es kaum, mit voller Sicherheit zu entscheiden, ob sich auch in diesem Falle wie bei der anodischen Schliessungsreizung die Contraction zu beiden Seiten einer erschlafften Stelle ausbreitet. Noch schwieriger lässt sich über die Art der Betheiligung der Längsmuskeln bei der Oeffnungswirkung Aufschluss erlangen, welche unter Umständen nach starker anodischer Reizung eines Segmentes eintritt. Es ist dies hier zum Theil mit bedingt durch die verhältnissmässig langsame Ausgleichung des Schliessungsreizerfolges, wodurch — wenigstens zeitweise — so zu sagen eine Uebereinanderlagerung der, wie man wohl annehmen darf, antagonistischen Folgewirkungen der Schliessung und

Oeffnung des Stromes eintritt, was wieder die Beurtheilung des Sachverhaltes wesentlich erschwert.

Ebenso charakteristisch, wie am Hautmuskelschlauch des Regenwurmes, gestalten sich die Erfolge der elektrischen Reizung auch am Blutegel und besonders schön bei Arenicola (29). Auch hier sind die am meisten hervortretenden Erscheinungen bei der Schliessung des Stromes einerseits (an der Anode) die Contraction der Ringmuskeln des direct mit der Elektrode berührten Segmentes, andererseits (an der Kathode) die starke Verkürzung desselben in Folge der Contraction der Längsmuskeln. Der geringe Abstand der den Wurmkörper umgreifenden Querfurchen bedingt es, dass beim Egel insbesondere der kathodische Reizerfolg sich über eine grössere Anzahl von Segmenten erstreckt, während an einem langen Körperring, wie beispielsweise gerade am Vorderende von Lumbricus die kathodische Contraction der Längsmuskeln, wenigstens bei schwacher Reizung, oft nur segmental entwickelt erscheint. Die platte Körperform des Egels lässt ferner die locale Beschränktheit des kathodischen Reizerfolges auf die gereizte Rückenfläche des Wurmes besonders deutlich hervortreten. Niemals sieht man auch hier eine wellenförmige Fortpflanzung der Contraction über grössere Abschnitte des Wurmleibes. Vielmehr bleibt dieselbe in der bei der Schliessung vorhandenen Ausdehnung während der ganzen Schliessungsdauer bestehen, und es gilt dies in gleicher Weise für die anodische Ring- wie für die kathodische Längsmuskelcontraction. Dass die letztere auch bei dem Egel nicht allein vorhanden, sondern von einer gleichzeitigen örtlichen Verkürzung der Ringmuskeln an der Berührungsstelle der Elektrode begleitet ist, lässt sich in jedem Falle mit Sicherheit erkennen. Es entsteht in Folge derselben gerade unter der Pinselspitze ein kleiner, aber deutlicher, quer zur Faserung der Ringmuskeln verlaufender Wulst, welcher der durch die Contraction der Längsmuskeln erzeugten Verdickung gewissermaassen aufgesetzt erscheint. Zu beiden Seiten des kleinen, ziemlich scharf begrenzten Ringmuskelwulstes lässt sich an demselben Ringfaserzuge keine Spur von Erregungserscheinungen erkennen. Wenn bereits vor der Schliessung eine merkliche („tonische") Contraction daselbst bestand, so sieht man dieselbe allerdings an der Austrittsstelle selbst zu jenem localen Wulst sich steigern. Zu beiden Seiten desselben macht sich dann jedoch ganz deutlich eine Erschlaffung der Ringmuskeln geltend, so dass bisweilen die seitlichen Theile des betreffenden Segmentes sich convex fast blasenförmig nach aussen wölben, wodurch eine ganz eigenthümliche, ziemlich complicirte Gestaltsveränderung des Hautmuskelschlauchs in der Umgebung der Elektrode herbeigeführt wird. Auch der durch die örtliche Zusammenziehung der Längsmuskeln bedingte Wulst erscheint, obschon er sich, wie erwähnt, stets über mehrere Körpersegmente erstreckt, nach beiden Seiten hin ziemlich scharf begrenzt (Fürst, l. c.).

Bei Oeffnung des Stromkreises gleichen sich die geschilderten Veränderungen entweder einfach aus, oder es macht sich (bei stärkeren Strömen und längerer Schliessungsdauer) eine Oeffnungserregung in ähnlicher Weise geltend wie beim Regenwurm, indem eine über grössere Abschnitte des vorher gereizten Segmentes sich erstreckende Verkürzung der Ringmuskeln zu einer mehr oder weniger starken segmentalen Einschnürung führt, eine Veränderung, deren Aehnlichkeit mit dem Erfolg der anodischen Schliessungsreizung sofort in die

Augen springt, obschon es schwer ist, eine vollkommene Uebereinstimmung in beiden Fällen nachzuweisen. Während bei Berührung beliebiger Punkte der Oberfläche des Hautmuskelschlauchs von Hirudo mit der Kathode in Folge der gleichzeitigen Verkürzung der Längs- und Ringmuskeln so zu sagen ein Herandrängen der Muskelsubstanz nach der Austrittsstelle des Stromes von allen Seiten her erfolgt, beobachtet man bei der anodischen Reizung ein gerade gegentheiliges Verhalten. Fast deutlicher noch als bei Lumbricus sieht man bei Hirudo im Momente der Schliessung das mit der Anode berührte Segment an der Berührungsstelle selbst unerregt bleiben oder, wenn ein merklicher Tonus vorhanden war, erschlaffen. Für die Contraction beziehungsweise Erschlaffung der Ringmuskeln hat man in diesem Falle ein gutes Merkzeichen in dem gegenseitigen Abstande der zarten Querlinien der Haut, durch welche jedes Segment senkrecht zur Faserrichtung der Ringmuskeln parallel gestreift erscheint. Bei jeder Verkürzung der Ringmuskeln nähern sich an den verkürzten Stellen diese Querstreifen, bei jeder Verlängerung wird ihr Abstand grösser. Das letztere ist nun in ganz unverkennbarer Weise bei Schliessung des Stromes in der nächsten Umgebung der anodischen Pinselspitze der Fall, während weiterhin eine starke Contraction und in Folge dessen eine ringförmige Einziehung des betreffenden Segmentes erfolgt.

Dasselbe gilt nun an gleicher Stelle auch von den Längsmuskeln. Auch diese bleiben an der Elektrode selbst unverkürzt, die Höhe des Segmentes ändert sich nicht. Dagegen macht sich, wie am Regenwurm, beiderseits von der ringförmigen Einschnürung eine je nach der Stromstärke mehr oder weniger ausgebreitete Contraction der Längsmuskeln an den betreffenden Segmenten geltend, welche am stärksten in unmittelbarer Nähe des mit der Anode berührten Körperringes entwickelt nach aussen hin allmählich abnimmt.

Alle im Vorstehenden mitgetheilten Thatsachen weisen übereinstimmend darauf hin, dass sogenannte glatte Muskeln sehr verschiedener wirbelloser Thiere in Bezug auf ihr Verhalten bei elektrischer Reizung eine sehr weitgehende, man könnte wohl sagen vollständige Uebereinstimmung darbieten. Im Allgemeinen erweist sich auch hier das polare Erregungsgesetz als geltend, obschon gewisse Erscheinungen hervortreten, für welche, wie es zunächst scheint, am quergestreiften Muskel alle Analogien fehlen. Als durchgreifende Regel gilt vor Allem wieder der Satz, dass bei Schliessung eines genügend starken Stromes an der physiologischen Kathode Erregung und Contraction erfolgt. Dort, wo es zunächst den Anschein hatte, als handle es sich um eine Ausnahme von dieser Regel (wie insbesondere an den Ringfasern des Hautmuskelschlauches der Würmer), lässt sich nichtsdestoweniger bei genauerer Prüfung die Geltung des erwähnten Gesetzes nachweisen. Als besonders bemerkenswerth muss hierbei der Umstand erwähnt werden, dass die kathodische Schliessungserregung in allen Fällen nur auf die Austrittsstelle des Stromes und deren nächste Umgebung in Form eines localen „idiomuskulären" Wulstes (Schliessungsdauercontraction) beschränkt bleibt. Niemals ist eine wellenförmige Fortpflanzung der Contraction zu bemerken.

In Uebereinstimmung mit dem polaren Erregungsgesetz steht ferner auch die weitere Thatsache, dass bei Schliessung des

Stromes örtlich an der Anode keine Erregung, wohl aber Hemmung eines bereits bestehenden Erregungszustandes eintritt, während dagegen an gleicher Stelle unter Umständen Oeffnungserregung erfolgt. Wenn dem ungeachtet bei monopolarer anodischer Reizung fast stets eine oft sehr starke Gesammtverkürzung der Muskelzüge eintritt, so konnte nachgewiesen werden, dass die zu Grunde liegende Erregung bei Schliessung des Stromes nicht von der Anode selbst ausgeht, sondern vielmehr in der Umgebung derselben in einer noch näher zu erörternden Weise entsteht. Hierauf muss bei elektrischer Reizung des Hautmuskelschlauches der Würmer die auf den ersten Blick so auffallende Thatsache bezogen werden, dass bei Schliessung des Stromes an der Anode eine unter Umständen maximale Einschnürung des direct berührten Segmentes erfolgt, und in gleicher Weise erklärt sich die starke Verkürzung der Echinus- und Holothurienmuskeln bei monopolarer anodischer Reizung, sowie das nicht minder auffallende Zerreissen der ersteren an der Eintrittsstelle des Stromes.

Von dem gewonnenen Standpunkte aus lassen sich nun auch die auf den ersten Blick so sehr überraschenden und scheinbar sehr abweichenden Reizerfolge am Darm der Wirbelthiere leicht und befriedigend erklären (31). Berührt man bei genügender Intensität des Reizstromes eine beliebige Stelle der Oberfläche einer ruhig daliegenden Dünndarmschlinge irgend eines Säugethieres mit der anodischen Pinselspitze, während sich die Kathode wieder an einer indifferenten Körperstelle (Leber, Magen etc.) befindet, so sieht man ganz ähnlich wie beim Hautmuskelschlauch der Würmer sofort eine ringförmige Einschnürung entstehen, welche unter Umständen zum völligen Verschluss des Darmrohres an der betreffenden Stelle führen kann. Diese Contraction bleibt während der Dauer der Schliessung bestehen, vorausgesetzt, dass sich die letztere nicht über eine allzu lange Zeit erstreckt, und gleicht sich nach Oeffnung des Stromes ziemlich rasch wieder aus. Besonders schön lässt sich dieser Erfolg der Reizung an Darmschlingen beobachten, welche entweder durch flüssigen oder gasförmigen Inhalt mässig ausgedehnt sind. Solange der blossgelegte Darm noch wenig abgekühlt und daher noch sehr erregbar ist, pflegen bei Schliessung des Stromes neben der localen Contraction der Ringmuskeln an der Anode auch mehr oder minder deutliche peristaltische, beziehungsweise antiperistaltische Bewegungen in der Umgebung der direct gereizten Stelle aufzutreten, von denen sich in diesem Falle kaum mit Sicherheit sagen lässt, ob sie direct durch Stromzweige verursacht oder von dem primären Reizorte aus fortgeleitet sind. Es wird später noch zu erwähnen sein, dass die Anode unter Umständen in der That der Ausgangspunkt peristaltisch nach beiden Seiten hin fortschreitender Contractionen werden kann, während in anderen Fällen eine bloss locale Einschnürung hervortritt. Verschiedene Abschnitte des Darmes verhalten sich in dieser Beziehung ganz gleichartig und machen sich höchstens gradweise Unterschiede bemerkbar, die durch die verschiedene Entwicklung der Ringmuskelschicht bedingt sind. So kommt es an den dünnwandigen und gewöhnlich stark gefüllten Colon der Pflanzenfresser meist nicht zu einer die ganze Peripherie umgreifenden Einschnürung, sondern nur zur Bildung mehr oder weniger tiefer segmentaler Furchen.

Ganz wesentlich verschieden gestaltet sich der Erfolg nach Wendung des Stromes bei kathodischer Reizung des Darmes. Wenn

Schillbach, welcher zuerst die Folgeerscheinungen der elektrischen Reizung des Darmes näher untersuchte, in diesem Falle kurzweg von einer localen Contraction spricht und den Unterschied in der Wirkungsweise beider Elektroden im Wesentlichen nur darin erblickt, dass „an der Anode peristaltische Wellen besonders in aufsteigender Richtung", an der Kathode dagegen meist locale Contractionen hervortreten, so kann man dem nicht ganz beistimmen. Denn einerseits ist das Auftreten einer nur auf den Ort der directen Reizung beschränkten Contraction auch an der Anode ein überaus häufiger Befund, und auf der anderen Seite muss hervorgehoben werden, dass die sichtbaren Erregungserscheinungen an Stelle der Kathode immer einen von dem Reizerfolg an der Anode ganz wesentlich verschiedenen Charakter zeigen. Während die ganz typische, ringförmige Einschnürung an der Anode niemals fehlt und sowohl am Dünndarm wie auch am Colon oder Rectum in gleicher Weise hervortritt, sind die Erregungserscheinungen an der Kathode sowohl bei verschiedenen Thierspecies, wie auch an verschiedenen Darmabschnitten eines und desselben Thieres in sehr wechselndem Grade entwickelt. Bei Kaninchen, Meerschweinchen, Mäusen sieht man bei Schliessung eines Stromes, der an der Anode eine vollkommene Zuschnürung des Darmrohres bewirkt, an der Berührungsstelle der Kathode eine kaum merkliche Veränderung eintreten, und nur bei genauerem Zusehen erkennt man, dass sich daselbst eine schmale leistenförmige Verdickung bildet, welcher zugleich in der nächsten Umgebung eine flache, dellenartige Einziehung der Oberfläche entspricht. Diese an der Austrittsstelle des Stromes am Dünndarm von Kaninchen oder Meerschweinchen nur angedeutete Längsleiste tritt am Katzen- oder Hundedarm stets als eine kammartig hervorspringende, der Längsaxe des Darmrohres parallel laufende Verdickung hervor, welche nach Art einer Narbe zu einer Verziehung der nächsten Umgebung führt, wodurch an der betreffenden Seite der Darmwand eine flache, dellenförmige Vertiefung entsteht, aus deren Mitte sich die erwähnte Leiste erhebt. Auch diese Veränderungen bleiben während der Schliessungsdauer des Stromes bestehen und gleichen sich erst nach der Oeffnung des Kreises mehr oder weniger rasch aus. Sehr interessant gestalten sich ferner die polaren Erregungserscheinungen an den verschiedenen Abschnitten des Colon der Pflanzenfresser, wo die anatomische Anordnung der Muskelschichten in unverkennbarer Weise an die bei den Holothurien gegebenen Verhältnisse erinnert. In beiden Fällen bilden die beim Darm aussen gelegenen Längsmuskeln keine zusammenhängende Schichte, sondern sind ausschliesslich (Holothurien) oder doch vorwiegend (Dickdarm) auf einzelne bandförmige Streifen (Tänien) zusammengedrängt, zwischen denen die Ringmuskulatur zu Tage tritt. Tritt nun ein elektrischer Strom an irgend einem Punkte einer solchen Tänie aus, so entsteht eine sehr deutliche locale Dauercontraction, welche ausbleibt, wenn der Strom an gleicher Stelle eintritt; dagegen erfolgt dann in der Regel eine segmentale Einschnürung der Darmwand, die auf eine Erregung der Ringmuskeln zu beziehen ist. Befindet sich die Anode an irgend einer Stelle der Oberfläche eines Haustrums selber, so tritt die zuletzt erwähnte Folgewirkung der Reizung nur um so deutlicher hervor. Tritt dagegen der Strom an der Oberfläche eines Haustrums aus, so entsteht daselbst ein narbenähnlicher, senkrecht zur Faserrichtung ver-

laufender, schmaler Wulst, der auf die nächste Umgebung der Kathode beschränkt bleibt und, wie sich besonders bei Lupenvergrösserung erkennen lässt, im Wesentlichen nur durch eine locale Dauercontraction der Ringmuskelfasern bedingt wird. Die Erscheinung ist sonach durchaus analog dem kleinen, scharf begrenzten Querwulst bei kathodischer Reizung der Holothurienringmuskeln. Minder klar tritt begreiflicher Weise diese locale Erregung der Ringmuskeln des Darmes an der Kathode in allen jenen Fällen hervor, wo eine Längsmuskelschicht von erheblicher Dicke vorhanden ist. Doch darf man wohl die eigenthümliche, dellenförmige Einziehung der Oberfläche des Dünndarmes, aus deren Mitte sich der narbenähnliche Wulst erhebt, zum Theil mit auf eine locale kathodische Erregung der durch die Längsfasern gedeckten Ringmuskeln beziehen. Und ebenso scheint das sehnenartige Vorspringen einer Dickdarmtänie bei kathodischer Reizung durch die Entstehung eines localen Ringmuskelwulstes mitbedingt zu sein. Erinnert man sich jenes eigenthümlichen und ganz charakteristischen Verhaltens der Ringmuskeln der Holothurien bei anodischer Reizung, sowie der entsprechenden Erregungserscheinungen am Hautmuskelschlauch der Würmer, so dürfte kaum ein Zweifel bestehen können, dass auch die ringförmige oder segmentale Einschnürung der Darmwand an der Anode in gleicher Weise zu Stande kommt. Freilich sind die Verhältnisse hier bei Weitem nicht so klar und leicht zu erkennen wie dort, am allerwenigsten aber wieder am Dünndarm. Viel eher erscheint hierzu noch der stark gefüllte Dickdarm der Pflanzenfresser geeignet. Hier ist bei schwächeren Strömen die Contraction an der Anode keine vollständig umgreifende, und man sieht dann unter Umständen sehr deutlich, besonders wenn die Oberfläche des Darmes etwas trocken geworden ist, wie bei Schliessung des Kreises die nächste Umgebung der Anode glatt bleibt, während sich beiderseits davon in Folge der Zusammenziehung der Ringmuskeln zahlreiche Runzeln bilden. Auch die Längsmuskelzüge der Tänien bleiben keineswegs unerregt, wenn die Anode irgendwo im Verlauf derselben angelegt wird; doch sind die Folgewirkungen hier leichter zu übersehen. Wieder bleibt die nächste Umgebung der Anode unerregt, während in der Umgebung Contraction erfolgt. Am Dünndarm, wo die anatomischen Verhältnisse in Bezug auf die elektrische Reizung noch ungünstiger sind, als am Hautmuskelschlauch der Würmer, sind dem entsprechend die eben geschilderten Erregungserscheinungen sehr schwer im Einzelnen zu analysiren, und bleiben als deutlich hervortretende Erfolge eigentlich nur die starke und ausgebreitete Schliessungscontraction der Ringmuskeln an der Anode, sowie die locale Verkürzung der Längsfasern an der Kathode erkennbar. Es kann aber nicht bezweifelt werden, dass ersterenfalls auch die Längsmuskeln, letzterenfalls (wenigstens bei stärkeren Strömen) auch die Ringmuskeln gleichzeitig und in gleicher Weise miterregt werden (29).

An die zuletzt besprochenen Erfahrungen am Darme der Warmblüter reihen sich naturgemäss die Resultate einer ausgedehnten Experimentaluntersuchung von Engelmann über die elektrische Erregung des Ureter an (5). Es ist begreiflich, dass mit Rücksicht auf die geringe Grösse dieses, Ring- und Längsmuskeln in analoger Anordnung wie der Darm enthaltenden Rohres, feinere Details der

Gestaltveränderungen beider Muskelhäute an den Polen des Reizstromes sich hier viel schwerer werden erkennen lassen, als in den bisher besprochenen Fällen. Dazu kommt noch, dass eine Erscheinung, welche beim Darm nur ausnahmsweise beobachtet wird, beim Ureter beherrschend in den Vordergrund tritt, nämlich die peristaltische Fortleitung des Erregungs- beziehungsweise Contractionsvorganges vom Orte der Entstehung aus. Schon Schillbach (32) giebt an, dass bei Reizung des Darmes mit dem Kettenstrome „an der Kathode nur eine an dem Ort der Reizung beschränkt bleibende Contraction sich bildete", während an der Anode eine locale Contraction auftrat, die sich wenige Sekunden später in eine intensive peristaltische Contraction nach auf- und abwärts umwandelte. An ausgeschnittenen, überlebenden (erwärmten) Darmstücken habe ich selbst ebenfalls oft das peristaltische resp. antiperistaltische Fortschreiten der an der Anode ausgelösten Contraction der Ringmuskeln beobachtet. Wie aber überhaupt die Fortleitung einer örtlich gesetzten Erregung in der Darmmuscularis von verschiedenen, vorläufig nicht genauer festgestellten Momenten abhängt, so gilt dasselbe auch hinsichtlich der polaren Reizwirkungen. Es scheint einerseits eine hohe Erregbarkeit der reizbaren Theile erforderlich zu sein, während andererseits wieder der im Darm selbst gelegene Nervenmechanismus bei dem Zustandekommen fortschreitender Contraction eine ganz wesentliche Rolle spielen dürfte. Die Mehrzahl der Autoren neigt sich überhaupt der Ansicht zu, dass sowohl die normale, wie jede durch künstliche Reizung auszulösende Peristaltik stets und nur durch das Darmnervensystem vermittelt wird (Nothnagel, Lüderitz 33). Ohne in dieser Frage, welche bereits früher berührt wurde, bestimmte Stellung zu nehmen, sollte hier nur auf die Möglichkeit der Fortleitung der an den Polen des Kettenstromes ausgelösten Erregungswirkungen hingewiesen werden. Bei Anwendung starker Ströme beobachtete dies Lüderitz sowohl vom positiven wie vom negativen Pole aus; doch schien die Kathode stärker zu wirken als die Anode. „Beim Kaninchen und Meerschweinchen stellt diese Wirkung in ausgeprägten Fällen sich dar als eine, mehrere Centimeter weit je auf- und abwärts von der Elektrode eintretende Contraction der Längsmuskellage des Darmes, der eine ausschliesslich oder vorwiegend pyloruswärts verlaufende Contraction der Ringmuskellage sich anschliesst: bei der Katze tritt eine entweder auf- und abwärts gleichweit oder pyloruswärts weiter sich erstreckende Contraction der Ringmuskeln auf" (33. p. 14).

Diesen sehr wechselnden und in ihrer Deutung noch unsicheren Befunden gegenüber zeichnen sich die Folgewirkungen der elektrischen Reizung des Ureter ebenso sehr durch die Sicherheit ihres Eintretens, wie durch ihre grosse Regelmässigkeit aus. Die grundlegenden Untersuchungen von Engelmann haben ergeben, dass, abgesehen von der Langsamkeit aller Reactionen, hinsichtlich der polaren Erregungserscheinungen eine vollkommene Uebereinstimmung zwischen dem Ureter und quergestreiften Stammesmuskeln besteht, so dass diese Beobachtungen geradezu mit die wichtigste Stütze für die Annahme der unumschränkten Gültigkeit des polaren Erregungsgesetzes bilden. Um so mehr muss auf den ersten Blick die Thatsache überraschen, dass, so lange sich nur der Ureter in situ befindet, der Erfolg der elektrischen Reizung mit dem Kettenstrome sich gerade entgegengesetzt gestaltet, als es nach Engelmann's Untersuchungen zu er-

warten war. Legte Engelmann unpolarisirbare Elektroden an zwei Punkten in der Continuität des mit möglichster Schonung und unter Vermeidung erheblicher Abkühlung völlig frei präparirten Ureter vom Kaninchen an, so schnürte sich bei Schliessung eines Kettenstromes nach einem kürzeren oder längeren, immer jedoch unmittelbar merklichen Latenzstadium das Muskelrohr an der von der Kathode berührten Stelle zusammen, während zur selben Zeit noch innerhalb der ganzen intrapolaren Strecke, sowie an der Anode Ruhe herrscht. Unmittelbar darauf sieht man dann eine Contractionswelle ganz wie nach örtlicher mechanischer Reizung von der Kathode ablaufen, und zwar ebensowohl in peristaltischer wie antiperistaltischer Richtung. Wie die Schliessungserregung von der Kathode, so sah Engelmann die Oeffnungserregung ausschliesslich von der Anode ausgehen; die Zusammenziehung fängt stets genau an der Stelle an, wo vorher der Strom aus der Elektrode in den Ureter eintrat, nie gleichzeitig in einem grösseren Stück der durchflossenen Strecke. Wie beim quergestreiften Muskel bildet auch hier die Oeffnung eines Kettenstromes im Allgemeinen einen schwächeren Reiz als die Schliessung, so dass es einer grösseren Stromesintensität und insbesondere einer längeren Schliessungsdauer bedarf, um einen sichtbaren Erfolg zu erzielen. Inducirte Ströme wirken nach Engelmann genau so wie Kettenströme von sehr kurzer Dauer (Stromstösse), d. h. im Allgemeinen nur als Schliessungsreize, wobei die Erregung von der Kathode ausgeht. Nur bei sehr hoher Erregbarkeit und Strömen von bedeutender Intensität scheint die Contraction unter Umständen an beiden Polen gleichzeitig zu beginnen.

Legt man jedoch bei einem Meerschweinchen oder Kaninchen die beiden Elektroden nach Beiseiteschieben der Eingeweide an zwei verschiedenen Stellen in der Continuität des in situ befindlichen Ureter an oder berührt nur mit der einen Elektrode nach einander beliebige Stellen desselben, während die andere an irgend einen indifferenten Punkt des Thieres angelegt wird, so sieht man die Schliessungserregung stets von der Anode ausgehen. Niemals lässt sich unter diesen Umständen kathodische Schliessungs- oder anodische Oeffnungserregung wahrnehmen.

Von den schwächsten, wirksamen Strömen angefangen bis zu den stärksten, die man berechtigter Weise anwenden kann, sowie im Allgemeinen auch unabhängig von der Lage der Elektroden und der Richtung des Stromes schnürt sich der Ureter bei Schliessung des Kreises stets zuerst an der Anode zusammen, worauf sich die Welle ganz in der von Engelmann geschilderten Weise in der Regel nach beiden Seiten hin fortpflanzt. Dasselbe gilt bezüglich der Oeffnungserregung, welche bei Anwendung genügend starker Ströme nach längerer Schliessungsdauer an der Kathode entsteht. Die Art der Contraction lässt es nicht zweifelhaft erscheinen, dass es sich in beiden Fällen um eine gleichzeitige Erregung der Ring- und Längsmuskeln handelt. Die Kleinheit des Objectes macht es dagegen schwierig, mit Sicherheit zu entscheiden, ob die Schliessungscontraction wirklich von der Berührungsstelle der anodischen Pinselspitze mit dem Ureter ausgeht und ob andererseits eine locale Dauercontraction an der Kathode vorhanden ist. Das letztere lässt sich nun in der That mittels der Lupe feststellen, so dass es kaum zu bezweifeln sein dürfte, dass man es bei den polaren Reizerfolgen an dem in situ

befindlichen Ureter mit Erscheinungen zu thun hat, welche eine vollkommene Analogie bilden zu den entsprechenden Reizerfolgen am Darm.

Der auffallende Gegensatz der Befunde Engelmann's und der Erfahrungen an dem in situ befindlichen Organ legt sofort den Gedanken nahe, dass die scheinbare Umkehr der Polwirkungen im Wesentlichen nur auf der Verschiedenheit der physikalischen Bedingungen, insbesondere der Stromvertheilung beruht. Versuche, welche in dieser Richtung angestellt wurden, haben die Richtigkeit dieser Vermuthung durchaus bestätigt und sind zugleich geeignet, den Schlüssel zu liefern zur Erklärung der in der Umgebung der Anode an vielen anderen glattmuskeligen Theilen auftretenden Erregungserscheinungen, von denen oben ausführlich die Rede war.

Da der ausgeschnittene Ureter von Säugethieren selbst nach Stunden wieder vollkommen reizbar wird, wenn man ihn auf Körpertemperatur erwärmt, so lassen sich an demselben unter verschiedenen Bedingungen leicht Reizversuche anstellen. Bringt man ein solches Präparat auf eine mit physiologischer Kochsalzlösung benetzte, oder noch besser mit einem schmalen Streifen feuchten Fliesspapiers belegte, von unten her auf etwa 38—40° erwärmte Glasplatte, so

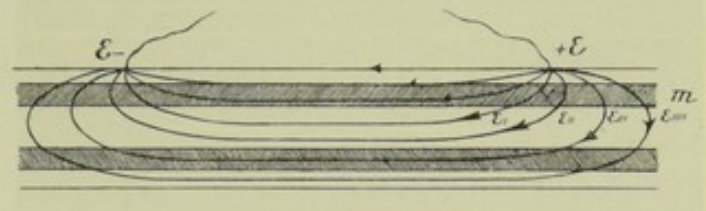



Fig. 91.

stimmen, wenn die Elektroden irgendwo in der Continuität angelegt werden, die Erregungserscheinungen in Bezug auf ihre Localisation stets mit den Befunden Engelmann's am freipräparirten Ureter des lebenden Thieres überein. Mit aller nur wünschenswerthen Deutlichkeit sieht man, wie immer auch die Elektroden angelegt werden, den schlaff auf der Unterlage liegenden Ureter im Augenblick der Schliessung an Stelle der Kathode sich zusammenschnüren, worauf die Contraction wellenförmig entweder nur in einer oder in beiden Richtungen fortschreitet. Genau dasselbe erfolgt bei Anwendung stärkerer Ströme und längerer Schliessungsdauer an der Anode im Momente der Oeffnung des Reizkreises. Bettet man nun, ohne an der sonstigen Versuchsanordnung etwas zu ändern, den ausgeschnittenen Ureter auf einen dicken Bausch aus mehrfach zusammengelegtem Fliesspapier oder auf einen entsprechend erwärmten Block aus Kochsalzthon, so zeigt sich sowohl bei bipolarer wie bei monopolarer Reizung ebenso regelmässig ein entgegengesetztes Verhalten, indem, wie an dem frischen in situ befindlichen Organ, die Schliessungserregung an der Anode, die Oeffnungserregung an der Kathode zu erfolgen scheint. Es ist klar, dass dies nur aus der Verschiedenheit der Stromvertheilung erklärt werden kann. Befindet sich das dünne Muskelrohr des Ureter frei in der Luft ausgespannt oder auf einer nichtleitenden Unterlage, so wird sich die Stromvertheilung etwa in der Weise gestalten, wie dies in der beistehenden Figur (Fig. 91) nach Engel-

mann dargestellt ist. Man sieht, dass auch, wenn die Schliessungserregung nur an den Austrittsstellen des Stromes aus der Muskelhaut zu Stande kommt (die letztere ist in der Figur schraffirt), dasselbe doch auch in der Nähe der positiven Elektrode der Fall sein könnte und eigentlich müsste. „Verfolgt man die in der Figur gezeichneten, von $E+$ (der Anode) ausgehenden Stromzweige, so bemerkt man, dass ein Theil derselben an den Punkten $E^1$, $E^2$, $E^3$ etc. aus der Muskelhaut austritt. Diese Punkte (secundäre Kathodenstellen) liegen in unmittelbarer Nähe der positiven Elektrode, sind aber natürlich in Bezug auf die Muskelsubstanz als negative Pole (physiologische Kathode) aufzufassen. An ihnen müsste also Schliessungserregung eintreten." Dass dies thatsächlich nicht geschieht, bezieht Engelmann theils auf die Verschiedenheit der Stromdichte an der der Elektrode zugewendeten und der davon abgekehrten Seite, anderntheils auf die Herabsetzung der Erregbarkeit und des Leitungsvermögens der contractilen Substanz in der Gegend der positiven Elektrode, von der später noch näher zu handeln

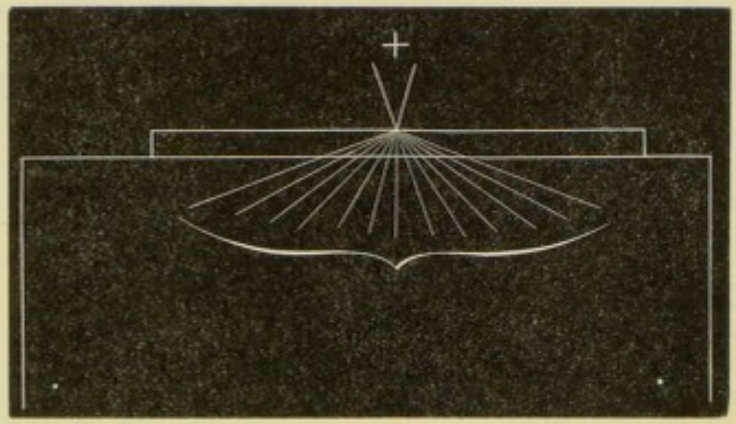



Fig. 92.

sein wird. Eine viel weitere Ausbreitung der Stromfäden und daher eine viel reichere Entwicklung secundärer Kathodenstellen in der Umgebung der Anode und umgekehrt secundär anodischer Stellen in der Umgebung der Kathode wird aber immer dann gegeben sein, wenn sich der Ureter noch in situ befindet oder auf einer massigen leitenden Unterlage liegt (Fig. 92). Es wird dann unter sonst günstigen Bedingungen bei Schliessung des Stromkreises an zahllosen Stellen in der Umgebung der Anode (nicht an dieser selbst) Erregung (Contraction) erfolgen, die sich entweder wellenförmig fortpflanzt (Ureter) oder als Dauercontraction localisirt bleibt. Umgekehrt wird durch die Nachbarschaft secundär anodischer Stellen jede weitere Ausbreitung der an der eigentlichen Kathode ausgelösten Schliessungserregung verhindert.

Es bedarf kaum noch des besonderen Hinweises, dass dieselben Betrachtungen auch in allen andern früher schon erwähnten Fällen Berechtigung und Geltung haben müssen, wo, wie bei den Muskeln der Holothurien und Echiniden, sowie am Hautmuskelschlauch der Würmer und am Darm der Wirbelthiere, von vornherein und unvermeidlich die Bedingungen für eine weitere Ausbreitung der Stromfäden in der Umgebung der berührenden Elektroden und daher auch

für das Wirksamwerden secundärer Elektrodenstellen gegeben sind. Die beträchtliche Dicke aller dieser Theile bedingt es, dass die Stromfäden auch bei bipolarer Reizung nicht, wie etwa beim freipräparirten Nerven oder Ureter, sich vorwiegend parallel der Längsaxe des Organes zwischen den beiden von den Elektroden berührten Stellen abgleichen, sondern es muss unter allen Umständen eine weitere Ausbreitung und so zu sagen ein Ausstrahlen der Stromfäden in der Umgebung der Eintrittsstelle sowohl, wie der Austrittsstelle erfolgen.

Als wichtigstes und wesentliches Ergebniss der vorstehend beschriebenen Versuche an verschiedenen glattmuskeligen Theilen stellt sich vor Allem die Thatsache heraus, dass in Uebereinstimmung mit dem polaren Erregungsgesetz, wie es sich für den quergestreiften Muskel als geltend zeigte, die Schliessungserregung ausnahmslos nur an der physiologischen Kathode, d. i. den wirklichen Austrittsstellen des Stromes aus der contractilen Substanz des Gesammtmuskels, ausgelöst wird, von wo sie sich nur ausnahmsweise über weitere Strecken fortpflanzt; an der physiologischen Anode selbst tritt dagegen niemals bei Schliessung des Stromkreises Erregung ein, wohl aber macht sich im Falle des Bestehens eines tonischen Contractionszustandes an der genannten Stelle eine locale Hemmung des bestehenden Erregungszustandes als eine mehr oder weniger deutliche örtliche Erschlaffung des Muskelgewebes bemerkbar, worauf unter Umständen nach Oeffnung des Stromes eine Contraction folgt, die in Bezug auf Ausdehnung und Charakter vollkommen der kathodischen Schliessungsdauercontraction gleicht. Während nun diese letztere fast immer als ein ziemlich scharf begrenzter Wulst auftritt, macht sich zu beiden Seiten der Anode eine oft über grössere Strecken ausgedehnte Schliessungsdauercontraction von ganz anderem Charakter bemerkbar, welche in einzelnen Fällen (Darm, Hautmuskelschlauch der Würmer, Ureter) den Anschein erweckt, als ob hier die Schliessungserregung überhaupt nur oder doch ganz vorwiegend von der Anode ausginge, eine Ansicht, die in der That von Jofè hinsichtlich des Darmes geäussert wurde (34).

Es fragt sich, ob etwas diesem Verhalten Analoges sich auch am quergestreiften Stammesmuskel beobachten lässt. Es wird sich jedoch empfehlen, vor Erörterung dieser Frage die hiermit in nahem Zusammenhang stehenden und in vieler Beziehung sehr interessanten polaren Reizwirkungen am Herzmuskel noch etwas näher, als es bisher schon geschehen ist, ins Auge zu fassen (35). Da sich das Herz in rhythmisch wechselnden Zuständen der Contraction und Erschlaffung befindet, so ist man hier in die Lage versetzt, die Wirkung des Stromes in beiden Phasen vergleichend zu prüfen. Man bedient sich hierbei am besten des möglichst langsam schlagenden Herzens eines Kaltblüters, etwa eines recht stark abgekühlten grossen Frosches. Setzt man dann zwei ganz fein zugespitzte Pinselelektroden auf die Oberfläche des Ventrikels an zwei möglichst von einander entfernten

Punkten und schliesst nun einen hinreichend starken Kettenstrom dauernd, so beobachtet man eine höchst auffallende Erscheinung: Bei jeder neuen systolischen Zusammenziehung entsteht während der Schliessungsdauer des Stromes an der Anode eine locale Erschlaffung des Ventrikels in Form einer dunkelrothen, blasenartigen Vorwölbung, während an der Kathode keinerlei merkliche Veränderungen auftreten; dagegen erschlafft nach Oeffnung des Stromkreises die kathodische Stelle während einer oder mehrerer Systolen immer zuerst, und bietet daher ein ganz ähnliches Bild dar, wie die Anode während der Schliessungsdauer. Noch besser lassen sich diese Erscheinungen bei Anwendung der monopolaren Reizmethode untersuchen, indem man die eine unpolarisirbare Pinselelektrode an einer indifferenten Stelle (etwa der Kehlhaut) ansetzt, während die andere fein zugespitzt einen beliebigen Punkt des Ventrikels der Art berührt, dass ohne starken Druck die leitende Verbindung auch während der Bewegungen des Herzens in keinem Augenblicke aufgehoben ist. Je nach Stärke und Richtung des Stromes, und je nach dem Zustande, in welchem sich das Herzmuskel im Momente der Reizung befindet, beobachtet man dann verschiedene Wirkungen.

Tritt der Strom durch die den Ventrikel berührende Elektrode ein und schliesst man im Beginne der Systole, so sieht man als erste Wirkung schwacher Reizung (1 Dan., Rheochordwiderstand 20 und mehr) regelmässig eine Erschlaffung an der Berührungsstelle und in deren nächster Umgebung eintreten, die sich bei jeder neuen systolischen Zusammenziehung wiederholt, so lange der Strom geschlossen bleibt. Mit wachsender Stromesintensität nimmt auch der Grad und die Ausdehnung der Anfangs streng localen, sich dann nur als kleiner rother Fleck von kaum 1 mm Durchmesser von der contrahirten, blassen Umgebung abhebenden Erschlaffung zu. Dieselbe tritt immer deutlicher als bluterfüllte Ausbauchung der Muskelwand des Ventrikels hervor und breitet sich nun verhältnissmässig rasch nach allen Seiten über den Umfang der primär erschlafften Stelle aus. Wie Schiff mit Rücksicht auf die ganz analogen Folgeerscheinungen localer mechanischer Reizung richtig beschreibt, scheint es bisweilen, als bliebe die diastolische Erschlaffung, wenn sie erst eine gewisse Ausdehnung erreicht hat, „einen kurzen Moment“ stehen, um sich dann langsamer über die ganze Kammer zu verbreiten. Ebenso deutlich habe ich jedoch in anderen Fällen, besonders an sehr stark abgekühlten, langsam schlagenden Herzen, deren man sich überhaupt mit Vortheil bei allen diesen Versuchen bedient, beobachten können, dass von der primär erschlafften Stelle an der Anode die diastolische Welle sich mit gleichmässiger Geschwindigkeit über den ganzen Ventrikel ausbreitet.

Genau dieselben Erscheinungen, welche man an dem contrahirten Ventrikel bei Schliessung eines Kettenstromes an Stelle der Anode beobachtet, treten unmittelbar nach Oeffnung des Kreises an Stelle der Kathode hervor.

Wenn man demnach bei derselben Versuchsanordnung wie vorher den Strom wendet, ohne die Elektroden zu verschieben, so sieht man bei genügender Intensität und Schliessungsdauer nach der Oeffnung im Momente der stärksten systolischen Zusammenziehung die vorher

anodische, nunmehr kathodische Stelle des Ventrikels immer zuerst erschlaffen. Wieder wächst die Ausbreitung der ursprünglich localen Diastole mit der Stromstärke, aber es kommt hier noch ein zweites, nicht minder wichtiges Moment in Betracht, nämlich die Schliessungsdauer des Reizstromes. Bis zu einem gewissen Grade kann man daher die Wirkung stärkerer Ströme durch ein längeres Geschlossenbleiben schwächerer ersetzen. Immer jedoch bedarf es von vornherein stärkerer Ströme, um die kathodische Oeffnungserschlaffung mit gleicher Deutlichkeit hervortreten zu sehen, wie die anodische Schliessungserschlaffung.

Man kann die vorstehend geschilderten polaren Erschlaffungserscheinungen an dem systolisch contrahirten Ventrikel des Froschherzens in sehr zierlicher und instructiver Weise zur Anschauung bringen, wenn man beide, fein zugespitzte Faden- oder Pinselelektroden an zwei von einander möglichst entfernten Punkten der Ventrikeloberfläche in Längs- oder Querrichtung aufsetzt und einen nicht zu schwachen Strom während einiger Zeit geschlossen lässt. Während der Schliessungsdauer entsteht dann bei jeder neuen, systolischen Zusammenziehung eine locale Diastole an der Anode. Nach Oeffnung des Stromes kehrt sich dagegen das Verhältniss um, indem jetzt während zwei oder selbst mehrerer auf einander folgender Systolen die kathodische Stelle zuerst erschlafft.

Wenn es gelänge, das Froschherz in einer länger dauernden systolischen Zusammenziehung zu erhalten, so würde in diesem Zustande offenbar die einzige sichtbare Wirkung der elektrischen Reizung mit dem Kettenstrome eine bei der Schliessung an der Anode, bei der Oeffnung aber an der Kathode auftretende locale Erschlaffung der Muskelwand des Ventrikels sein, also so zu sagen ein Gegenstück zu dem Verhalten des diastolisch erschlafften Muskels. Es ist schwer und mehr oder weniger Sache des Zufalls, am Froschherzen eine lang anhaltende systolische Zusammenziehung zu erreichen, dagegen gelingt dies ausserordentlich leicht an dem Herzmuskel mancher wirbellosen Thiere, wie beispielsweise am Schneckenherzen (35). Es wurde schon früher erwähnt, dass der auf einer Canüle aufgebundene Ventrikel desselben in Folge plötzlicher Füllung mit Flüssigkeit (Schneckenblut, 0,6 % NaCl) nach Ablauf einer grösseren oder kleineren Zahl regelmässiger Zusammenziehungen sehr oft in einen lang anhaltenden, gleichmässigen Contractionszustand geräth. Leitet man nun während dieser Zeit den Strom von 1—2 Daniell'schen Elementen mittels unpolarisirbarer Elektroden hindurch, indem man das gehörig durchfeuchtete Fadenende der unteren, um die Herzspitze gelegten Ligatur in ein Gefäss mit Kochsalzlösung tauchen lässt, in welche zugleich die eine Elektrode eintaucht, während die andere fein zugespitzte Pinselelektrode oberhalb der an der Grenze zwischen Vorkammer und Ventrikel befindlichen Ligatur anliegt, so beobachtet man bei Schliessung des Stromkreises in allen Fällen eine sofortige Erschlaffung des Ventrikels, die jedoch bemerkenswerther Weise niemals gleichzeitig an allen Punkten der durchflossenen Strecke erfolgt, sondern ausnahmslos an dem Ende beginnt, wo der Strom eintritt, also an der Anode. In Form einer mehr oder weniger rasch sich fortpflanzenden, immer jedoch mit dem Auge leicht zu verfolgenden Welle

schreitet die Erschlaffung stets in der Richtung des Stromes vom positiven zum negativen Pole fort. Hält man nur so lange geschlossen, bis die „Erschlaffungswelle“ an dem kathodischen Ende des Präparates angelangt ist und öffnet man dann den Strom, so kehrt in der Regel, wenigstens in allen Fällen, wo der Tonus von vornherein stärker entwickelt war, der Ventrikel in seinen ursprünglichen, andauernden Contractionszustand zurück. Nur dann, wenn bereits bei Beginn des Versuches ein wenig ausgeprägter Tonus herrschte oder wenn man zu einer Zeit reizt, wo voraussichtlich die Pulsationen auch spontan bald begonnen haben würden, schliesst sich an eine einmalige kurzdauernde Schliessung des Kettenstromes eine ununterbrochene Reihe regelmässiger, rhythmischer Contractionen an, wobei dieselben entweder unbegrenzt fortdauern oder nach einiger Zeit einer abermaligen tonischen Contraction weichen. In vielen Fällen verharrt der Ventrikel während der Schliessungsdauer des Stromes einige Sekunden lang in diastolisch erschlafftem Zustand, worauf dann erst rhythmisch peristaltische Contractionen beginnen. Oft bemerkt man, dass die anodische Erschlaffung leichter an dem einen als an dem anderen Ende des Präparates eintritt, und in der Regel erscheint die Basis des Ventrikels in dieser Beziehung begünstigt. Es dürfte dies damit zusammenhängen, dass, wie ich schon oben erwähnte, gerade an der Herzspitze der mechanische Reiz der Ligatur oft zu einer localen, stärkeren Contraction Anlass giebt, die, wie sich auch anderweitig zeigen lässt, der Einwirkung der Anode einen viel bedeutenderen Widerstand entgegensetzt, als die durch den Spannungszustand der Wand bedingte, tonische Zusammenziehung.

Legt man die Elektroden einander gegenüber an die Endpunkte der Queraxe des Ventrikels, so beginnt auch dann bei Schliessung des Stromes die Erschlaffung auf Seite der Anode, und es tritt dem entsprechend eine Ausbauchung des Herzens auf dieser Seite ein.

Was die Intensität der Ströme betrifft, bei welcher die geschilderten Erscheinungen hervortreten, so hängt dies wesentlich von der Stärke des bestehenden „Tonus“ ab. Ich habe oft noch deutliche Wirkungen bei Anwendung eines Daniell'schen Elementes mit Einschaltung eines Rheochordwiderstandes von kaum 5 cm Drahtlänge beobachtet, und man kann es im Allgemeinen als Regel gelten lassen, dass unter den erwähnten Versuchsbedingungen die anodische Erschlaffung bei einem Widerstand von 100 cm Drahtlänge selten ausbleibt.

Beschränkt man sich auf die Anwendung der schwächsten, eben wirksamen Ströme, so bleibt die Erschlaffung immer nur auf die nächste Umgebung der Eintrittsstelle beschränkt. Sie tritt dann bei der Schliessung hervor und verschwindet allmählich wieder, auch wenn der Reizstrom geschlossen bleibt. In anderen Fällen verbreitet sie sich je nach der Richtung des Stromes nur über die eine oder andere Hälfte des Ventrikels. Bei Anwendung nicht zu starker Ströme und hoher Reizbarkeit des Präparates ist die Fortpflanzung der anodischen Erschlaffungswelle über den ganzen Ventrikel unabhängig davon, ob der Strom unmittelbar nach Beginn der Wirkung geöffnet wird oder ob derselbe weiterhin geschlossen bleibt. Letzterenfalls dauern jedoch rhythmische Contractionen während der ganzen Schliessungsdauer fort, wobei zu bemerken ist, dass fortdauernd bei jeder neuen Diastole

die Erschlaffung stets an der Anode beginnt und peristaltisch von hier aus fortschreitet. Man kann daher bei blosser Betrachtung eines unter dem Einflusse des constanten Stromes pulsirenden Schneckenherzens sofort mit grösster Sicherheit die Stromesrichtung bestimmen.

Da die systolische Zusammenziehung des Ventrikels viel rascher erfolgt, so lässt sich durch blosse Inspection nicht mit Sicherheit ermitteln, ob sie unter den in Rede stehenden Verhältnissen auch peristaltisch (von der Kathode ausgehend) erfolgt oder nicht.

Wie schon erwähnt, ist die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der anodischen Erschlaffungswelle eine so geringe, dass ihr Fortschreiten sich mit dem Auge stets bequem verfolgen lässt. Im Uebrigen erscheint dieselbe jedoch ausserordentlich wechselnd. Während in dem einen Falle die Welle mehrere Sekunden braucht, um die kurze zur Verfügung stehende Strecke von durchschnittlich 5—7 mm zu durchlaufen, genügen anderenfalls Bruchtheile einer Sekunde. Es hängt dies hauptsächlich wieder von dem Grade des jeweiligen Tonus ab, und man kann sagen, dass je stärker dieser ausgeprägt ist, desto langsamer auch die Erschlaffung sich vom Orte ihrer Entstehung aus verbreitet. Wenn man wiederholt bei unveränderter Stromesrichtung reizt oder den Strom dauernd geschlossen lässt, so bemerkt man leicht, dass die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der anodischen Welle mit der Zeit bis zu einem gewissen, übrigens bald erreichten Grenzwerth zunimmt, bei darauffolgender Wendung des Stromes dagegen wieder vermindert erscheint.

Ein analoges Verhalten zeigt im Allgemeinen auch das Stadium der latenten Reizung. Die Erschlaffung an der Anode beginnt, wie man ohne Weiteres erkennt, niemals genau im Momente der Schliessung des Stromes, sondern immer merklich und oft bedeutend verspätet, so dass ein Latenzstadium von einer Sekunde Dauer und mehr keineswegs zu den seltenen Fällen gehört. Oft ist es allerdings viel kürzer, kaum jemals aber so kurz, dass man es nicht noch unmittelbar mit dem Auge wahrnehmen könnte.

Wenn man mit Präparaten experimentirt, welche von vornherein in einem beträchtlichen Grade tonisch contrahirt waren, so scheint die von der Anode ausgehende Erschlaffung die einzige sichtbare Wirkung des Stromes zu sein, eine vorgängige Zunahme der Contraction ist unter solchen Verhältnissen wenigstens nicht merklich. Dass eine solche jedoch unter Umständen der Erschlaffung thatsächlich vorausgeht, lässt sich mit aller Sicherheit in Fällen constatiren, wo Anfangs nur ein mittlerer Grad tonischer Zusammenziehung besteht. Dann sieht man bei Schliessung eines Stromes von genügender Stärke den Ventrikel sich zunächst, wie es scheint, gleichzeitig in allen seinen Theilen, contrahiren, worauf dann erst die peristaltische Erschlaffung von der Anode aus beginnt.

Wenn hier, wie ich auf Grund später mitzutheilender Versuche behaupten darf, die Contraction von der Kathode ausgeht, so lässt sich aus diesem Verhalten jedenfalls der Schluss ziehen, dass das Latenzstadium der kathodischen Schliessungserregung kleiner, die Fortpflanzungsgeschwindigkeit derselben aber grösser ist, als bei der anodischen Schliessungswirkung. Dagegen scheint die letztere schon bei einer geringeren Stromesintensität wirksam zu werden, als jene, denn ich sah mehrmals bei schwachem Tonus eine (locale) Erschlaffung an

der Anode früher, d. i. bei geringerem Rheochordwiderstand, eintreten, als die erwähnte Schliessungscontraction.

Engelmann zeigte bekanntlich, dass jede kleine Muskelbrücke, welche zwei sonst völlig von einander getrennte Theile des Froschherzventrikels mit einander verbindet, den physiologischen Leitungsvorgang zwischen beiden noch zu vermitteln vermag, indem die vom Vorhof kommende Erregung durch die Brücke hindurch auf den unteren Theil des Ventrikels übertragen wird. Er schliesst hieraus auf eine Leitung des Erregungsprocesses von Zelle zu Zelle ohne Vermittlung nervöser Elemente. In ganz analoger Weise lässt sich nun auch zeigen, dass die anodische Erschlaffungswelle von einer Ventrikelhälfte auf die andere übertragen wird, wenn nur ein kleiner Rest normaler Muskelwand die Verbindung herstellt. Man kann durch vorsichtiges Quetschen des anodisch erschlafften Ventrikels eines möglichst grossen Schneckenherzens von der Seite her mittels einer kleinen, schmalen Pincette sehr leicht den grössten Theil seiner Wand im mittleren Umfange leitungsunfähig machen. Gleichwohl sieht man bei darauffolgender Durchströmung die Erschlaffung sich durch die schmale, leitungsfähige Brücke hindurch, allerdings wesentlich langsamer als unter normalen Verhältnissen, fortpflanzen.

Eine Quetschung, welche sich über den ganzen mittleren Umfang des Ventrikels erstreckt und denselben in zwei erregbare, durch eine schmale, unerregbare Zone getrennte Hälften theilt, bietet übrigens ein Mittel, um die Erscheinungen, welche bei Reizung mit Kettenströmen auftreten, noch genauer zu untersuchen, als dies an dem ganzen, unversehrten Herzen möglich ist. Es bietet der Versuch allerdings einige Schwierigkeiten insofern dar, als wegen der grossen Empfindlichkeit des Präparates für mechanische Reizung die beiden Ventrikelhälften nicht selten ungleich anspruchsfähig sind, indem die eine oder andere stärker contrahirt bleibt oder überhaupt nicht mehr in den erschlafften Zustand zurückkehrt, indessen gelangt man, wenn nur möglichst grosse Thiere zur Verfügung stehen, bei einiger Uebung doch oft genug zum Ziele. Schickt man durch ein derartiges, entsprechend vorbereitetes Präparat einen nicht zu schwachen Kettenstrom hindurch, so sieht man, wie zu erwarten war, stets nur die anodische Hälfte erschlaffen, die kathodische lässt entweder keinerlei Veränderungen erkennen, oder sie contrahirt sich deutlich bei Schliessung des Stromes, wenn ihr Tonus nur wenig ausgeprägt war. Bei Oeffnung des Kreises kehrt sich günstigen Falles dieses Verhalten geradezu um: jetzt erschlafft der kathodische Ventrikelabschnitt, während der anodische sich zusammenzieht. Es ist hier zu bemerken, dass allerdings jede Ventrikelhälfte ihre physiologische Anode und Kathode besitzt. Der Grund, weshalb dem ungeachtet nur einseitige Wirkungen beobachtet werden, kann lediglich darin gesucht werden, dass an der Quetschungsstelle einerseits die Stromdichte eine geringere ist (wegen des grösseren Querschnittes), während andererseits wohl auch die durch den mechanischen Eingriff bedingte Schädigung der Muskelsubstanz in gleichem Sinne wirkt.

Besonders bemerkenswerth ist bei dieser Versuchsweise die Erschlaffung, welche an Stelle der wirksamen Kathode unmittelbar nach Oeffnung des Stromes erfolgt, indem sie sich in keiner Weise von der

anodischen Schliessungserschlaffung unterscheidet und, wie die noch mitzutheilenden Thatsachen zeigen werden, auch wahrscheinlich als ein gleichwerthiger Vorgang aufzufassen sein dürfte.

Die zeitliche Reihenfolge der Erscheinungen ist immer die, dass bei der Schliessung zunächst die kathodische Hälfte sich contrahirt, worauf erst die anodische erschlafft. Ebenso folgt bei der Oeffnung der anodischen Oeffnungserregung, die sich durch eine rasche, stärkere Zusammenziehung des betreffenden Ventrikelabschnittes verräth, die kathodische Oeffnungswirkung, die ganz wie die anodische Schliessungswirkung zu einer Erschlaffung vorher contrahirter Theile führt. Es stimmen demnach hinsichtlich des Erfolges die kathodische Schliessungs- und die anodische Oeffnungserregung einerseits und die anodische Schliessungs- und kathodische Oeffnungswirkung andererseits mit einander überein.

Es ist für die Deutung der kathodischen Oeffnungserschlaffung wichtig, dass dieselbe mit voller Deutlichkeit nur an frischen, gut erregbaren Präparaten und auch dann nur bei wenigen, auf einander folgenden Schliessungen, beziehungsweise Oeffnungen beobachtet wird. Je länger man den Strom geschlossen lässt oder je öfter man die Reizungen bei gleicher Richtung und Stärke des Stromes wiederholt, desto schwächer und undeutlicher wird die Erscheinung, die schliesslich durch kein Mittel wieder hervorzurufen ist.

In besonders überzeugender Weise habe ich dies in einigen Fällen beobachten können, wo in Folge doppelter Unterbindung der Herzspitze und dadurch bewirkter, sehr starker Contraction der Umgebung bei der darauf folgenden Durchströmung immer nur einseitige Wirkungen auftraten. Der volle absteigend gerichtete Strom eines Daniell'schen Elementes bewirkte hier bei der Schliessung an dem im Uebrigen ganz unversehrten Ventrikel an der Basis eine starke (anodische) Erschlaffung, die sich nur über einen kleinen Theil desselben verbreitete. Die Schliessung des aufsteigend gerichteten Stromes blieb wirkungslos oder hatte höchstens eine schwache Contraction des vorher erschlafften oberen Abschnittes zur Folge, dagegen trat jetzt nach etwa vier Sekunden langer Schliessungsdauer die kathodische Oeffnungserschlaffung an der Basis mit grösster Deutlichkeit hervor, jedoch immer nur in wenigen, unmittelbar auf einander folgenden Versuchen. Auf das Vorhandensein dieser Erscheinung einmal aufmerksam geworden, ist es mir in der Folge wiederholt gelungen, dieselbe auch an ganz normalen Herzen unmittelbar nach dem Einbinden der Canüle und nach Entwicklung der tonischen Contraction zu beobachten. Zwei Bedingungen sind hier wesentlich: Erstens muss das Präparat frisch und möglichst erregbar sein, und zweitens darf man sich nicht zu schwacher Ströme bedienen und dieselben nicht zu kurz geschlossen lassen. Im Allgemeinen fand ich den vollen Strom eines Daniell'schen Elementes bei 2—3 Sekunden Schliessungsdauer genügend. Nachdem die erste anodische Erschlaffungswelle abgelaufen ist, zieht sich der Ventrikel systolisch zusammen, es beginnt neuerdings eine peristaltische Diastole u. s. w. Wenn man kurz nach Beginn der zweiten oder dritten Systole den Strom öffnet, so sieht man häufig eine an der Kathodenseite beginnende diastolische Welle über den ganzen Ventrikel ablaufen, also in einer der früheren gerade entgegengesetzten Rich-

tung. Bisweilen lässt sich dieselbe Erscheinung auch noch bei der zweiten und selbst dritten, der Oeffnung des Stromes folgenden Diastole wahrnehmen, worauf jedoch, wenn die Pulsationen überhaupt fortdauern, an Stelle der peristaltischen Erschlaffung normale, wie es scheint an allen Punkten des Ventrikels gleichzeitig beginnende Diastolen folgen. Aus der eben angeführten Thatsache scheint hervorzugehen, dass die kathodische Oeffnungserschlaffung sich ganz ebenso wie die anodische Schliessungserschlaffung vom Orte ihrer ersten Entstehung durch Leitung von Zelle zu Zelle fortzupflanzen vermag, wodurch bei gleichzeitiger Berücksichtigung des Umstandes, dass die erstere Erscheinung überhaupt nur unter den allergünstigsten Verhältnissen deutlich hervortritt, die naheliegende Auffassung derselben als einer durch die kathodische Dauererregung bedingten Ermüdungserscheinung ausgeschlossen erscheint. Es spricht vielmehr Alles dafür, dass man es hier mit einer eigenthümlichen, der anodischen Schliessungswirkung gleichwerthigen, activen Reaction des tonisch contrahirten Herzmuskels zu thun hat.

Die mitgetheilten Thatsachen betreffend die Wirkungen des elektrischen Stromes auf den Herzmuskel von wirbellosen und Wirbelthieren sind nun nicht minder geeignet, die Aufmerksamkeit zu fesseln, wie die früher geschilderten Reizerfolge an glatten Muskeln, indem unsere Kenntnisse über die Wirkungsweise des elektrischen Stromes durch dieselben wesentlich erweitert werden. Es zeigt sich vor Allem, dass die kathodische Schliessungs- und anodische Oeffnungserregung keineswegs die einzigen sichtbaren Folgewirkungen der elektrischen Reizung darstellen, sondern dass während eines bestehenden Erregungszustandes unter Umständen auch antagonistische Hemmungswirkungen auftreten, die sich demgemäss als Erschlaffung vorher contrahirter Theile zeigen. Da in der grossen Mehrzahl der Fälle, wo es sich um elektrische Reizung contractiler Gebilde handelt, dieselben sich zur Zeit der Reizung im Zustande relativer Ruhe befinden, so ist es leicht erklärlich, dass fast sämmtliche Untersuchungen sich nur auf jene Thätigkeitsäusserungen beziehen, welche man gewöhnlich allein als Reizerscheinungen zu bezeichnen pflegt. Nun zeigt aber die Untersuchung geeigneter Objecte, dass der elektrische Strom, der bei directer Einwirkung den erschlafften „ruhenden“ Muskel in gesetzmässiger Weise zur Contraction anregt, eine schon bestehende Erregung in nicht minder gesetzmässiger Weise zu hemmen und eine active Erschlaffung des contrahirten Muskels herbeizuführen vermag. Es lässt sich ferner nachweisen, dass diese „Hemmungswirkungen“ des Stromes ganz ebenso wie die erregenden Processe reine „Polwirkungen“ darstellen, und wie man von diesen zwei hinsichtlich des Ortes und der Zeit der Auslösung verschiedene, wenn auch im Uebrigen gleichwerthige „Erregungen“ als Schliessungs- und Oeffnungserregung unterscheidet, so erscheint es gerechtfertigt, in den besprochenen Fällen auch von zwei in gleicher Weise verschiedenen „Hemmungen“, einer Schliessungs- und Oeffnungshemmung, oder richtiger einer anodischen und kathodischen Hemmung zu sprechen, da jene an der Eintrittsstelle, diese dagegen an der Austrittsstelle des Stromes entsteht. Bei der sonstigen weitgehenden Uebereinstimmung der physiologischen Eigenschaften der Herz- und Skeletmuskelfasern war von vornherein zu erwarten, dass

unter günstigen Umständen polare Hemmungserscheinungen auch an den letzteren hervortreten würden.

Es ist ohne Weiteres klar, dass man, um diese Frage zu entscheiden, einen geeigneten Muskel zunächst in einen dauernden Erregungszustand versetzen muss, jenem vergleichbar, in welchem sich der Herzmuskel während einer systolischen Zusammenziehung, oder während jenes eigenthümlichen, am Schneckenherzen so auffallenden „Tonus" befindet. Am besten kommt man zum Ziele, wenn man sich der Wirkung des Veratrins bedient, welches, wie früher besprochen wurde, die Muskelsubstanz in der Weise verändert, dass es nach einem kurzen Reizanstoss nicht, wie unter normalen Verhältnissen, zu einer rasch verlaufenden Zuckung, sondern zu einer lang, oft mehrere Sekunden in gleicher Stärke anhaltenden, tonischen Zusammenziehung kommt, während deren Dauer man bequem die Folgen einer elektrischen Durchströmung untersuchen kann (36). Ich fand es am zweckmässigsten, 6—7 Tropfen einer 1% Lösung von Veratrinacetat in den Rückenlymphsack eines Frosches zu bringen und diesen nach etwa 10 Minuten zu tödten. Der charakteristische Verlauf der Contraction eines der Art vergifteten Muskels (Sartorius) wurde schon früher besprochen. Hier soll nur des Erfolges gedacht werden, welchen man beobachtet, wenn der in bekannter Weise in der Mitte fixirte, im Hering'schen Doppelmyographen eingespannte und durch einen einmaligen Inductionsschlag gereizte Muskel, nachdem das Maximum der Contraction erreicht ist, von einem am besten aufsteigend gerichteten Kettenstrom durchflossen wird. Man sieht dann im Momente der Schliessung die anodische Muskelhälfte sich sofort beträchtlich verlängern, die derselben entsprechende Curve daher plötzlich steil absinken, während in der Regel gleichzeitig die kathodische Hälfte sich noch etwas mehr verkürzt oder aber keinerlei Längenänderungen erkennen lässt. Oeffnet man hierauf den Strom nach kurzer Schliessungsdauer, so zeigen sich günstigen Falls gerade entgegengesetzte Gestaltveränderungen beider Muskelhälften. Die anodische verkürzt sich nun in oft nicht unerheblichem Grade, welche Contraction offenbar als Ausdruck der Oeffnungserregung gedeutet werden muss, während zugleich die der Kathode entsprechende Hälfte deutlich stärker erschlafft, als es ohne Hinzukommen der Reizung voraussichtlich der Fall gewesen sein würde. Bei rascher Wiederholung der Reizungen mit gleichgerichtetem Strome treten, wenngleich in abnehmendem Maasse, dieselben Erscheinungen wie zu Anfang des

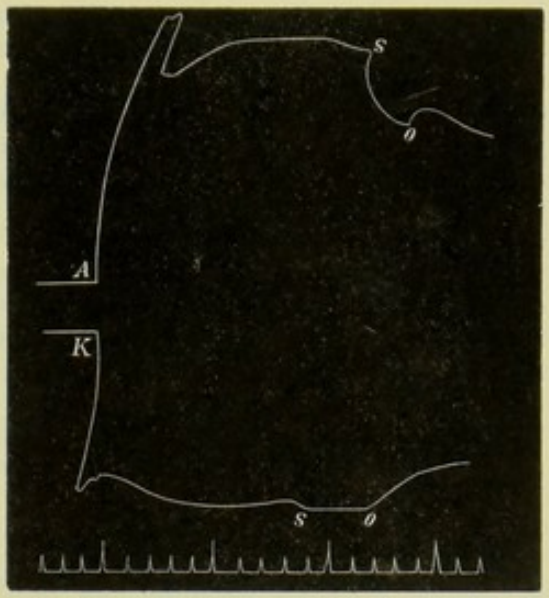



Fig. 93. Sartorius in der Mitte fixirt (Doppelmyograph). Veratrindauercontraction. Bei *s* Schliessung, bei *o* Oeffnung eines Kettenstromes. Erschlaffung der anodischen (*A*), Contraction der kathodischen Muskelhälfte (*K*).

Versuches hervor, so lange sich überhaupt der Muskel noch in beträchtlichem Grade verkürzt zeigt (Fig. 93). Es ergiebt sich hieraus, dass es sich hier im Wesentlichen um locale, auf die nächste Umgebung der physiologischen Anode bezw. Kathode beschränkte Veränderungen des Muskels handelt, die sich nicht wie beim Herzmuskel über grössere Strecken desselben zu verbreiten scheinen. Man darf wohl in den beschriebenen Gestaltveränderungen des durch Veratrin künstlich in einen „tonusähnlichen" Zustand versetzten Sartorius ein vollkommenes Analogon zu den oben erörterten Folgeerscheinungen der elektrischen Reizung des systolisch contrahirten Herzmuskels erblicken. Hier wie dort lassen sich neben den gewöhnlichen polaren Erregungserscheinungen, die allerdings minder deutlich als während des Ruhezustandes hervortreten und unter Umständen gar nicht zum Ausdruck kommen, auch polare Hemmungsvorgänge direct nachweisen, die sich durch Aufhebung, bezw. Verminderung eines schon bestehenden Erregungszustandes und eine dadurch bedingte, zunächst locale Erschlaffung des Muskels äussern. Als eine hierher gehörige Erscheinung ist sicher auch die seit lange bekannte Verlängerung eines in Oeffnungsdauercontraction befindlichen Muskels bei Schliessung des gleichgerichteten Stromes zu betrachten, die sich nur insoweit unterscheidet, als es sich dabei um Hemmung eines durch die Nachwirkung der vorhergehenden Durchströmung an der physiologischen Anode erzeugten Erregungszustandes handelt. Da sich wenigstens andeutungsweise auch eine kathodische Oeffnungshemmung am Veratrinmuskel constatiren lässt, indem die betreffende Curve plötzlich steiler absinkt, so scheint die Annahme zweier, den polaren Erregungsprocessen antagonistischer Hemmungsvorgänge, die sich am quergestreiften Stammesmuskel für gewöhnlich nur nicht sichtbar zu äussern vermögen, bei vielen glatten Muskeln, sowie am Herzmuskel während der systolischen Zusammenziehung aber immer leicht nachweisbar sind, durchaus gerechtfertigt.

Es bleiben jetzt nur noch einige Erscheinungen zu erörtern, welche unter gewissen Umständen bei elektrischer Reizung quergestreifter Muskeln während der Schliessung hervortreten und offenbar den bei so vielen glattmuskeligen Theilen in der Umgebung der Anode auftretenden Erregungserscheinungen analog sind. Wie hier handelt es sich dabei wohl lediglich um das Wirksamwerden secundär kathodischer Stellen. Es wurde schon früher bemerkt, dass sich bei Längsdurchströmung des (in der Mitte fixirten) Sartorius, namentlich bei Anwendung starker aufsteigender Ströme, eine oft sehr starke Schliessungsdauercontraction auch an der anodischen Hälfte des Präparates bemerkbar macht, die durchaus nicht auf ein Uebergreifen der kathodischen Schliessungsdauercontraction bezogen werden kann. Am überzeugendsten lässt sich dies nach einseitiger Verletzung (Abtödtung) des Kathodenendes zeigen. Selbst sehr starke, admortal (d. h. zur Demarcationsfläche hin) gerichtete Ströme bewirken dann, obschon der Muskel bei Schliessung des Kreises kräftig zuckt, keine Spur von Dauerverkürzung an der Demarcationsgrenze; dagegen macht sich regelmässig am anodischen Muskelende eine Dauercontraction bemerkbar, die um so stärker hervortritt, je stärker der Strom ist. Wenn diese Thatsache schon bei Betrachtung mit blossem Auge oder mit

der Lupe unzweifelhaft hervortritt, so lassen sich doch manche Details mittels der graphischen Methode noch besser erkennen. Reizt man einen im Doppelmyographen eingespannten, am Beckenende abgetödteten und in der Mitte geklemmten Sartorius mit Strömen von zunehmender Stärke (4—8 Daniell mit Rheochord), so zeigt sich Anfangs nur jenes hinreichend bekannte Verhalten einseitig verletzter Muskeln, welches oben schon beschrieben wurde. Bei absteigender Durchströmung erfolgt eine kräftige und an beiden Muskelhälften etwa in gleicher Weise sich ausprägende Schliessungszuckung mit darauf folgender Dauercontraction, welche ausschliesslich an der Kathodenhälfte zur Geltung kommt. Die Schliessung des aufsteigenden Stromes bleibt zunächst ganz wirkungslos, und es ist dies auch noch bei einer Stromstärke der Fall, bei welcher voraussichtlich am unversehrten Muskel unter sonst gleichen Bedingungen maximale Schliessungszuckungen ausgelöst worden wären. Jenseits einer gewissen Intensitätsgrenze beginnt jedoch auch der aufsteigende (admortale) Strom bei der Schliessung wieder erregend zu wirken, oft, ehe noch bei gleicher Stromesrichtung eine wirksame Oeffnungserregung hervortritt, für deren Auslösung die Bedingungen günstig sind, da der Strom mit grösster Dichte am unteren schmalen Muskelende austritt.

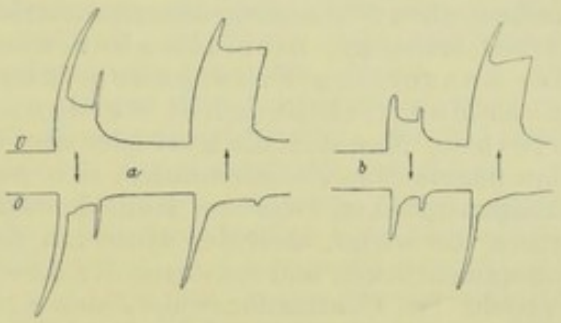



Fig. 94. Sartorius, in der Mitte fixirt, am Beckenende (*O*) abgetödtet. 8 Dan. Anodische Schliessungsdauercontraction. Nach einer Pause von 12 Min. hat (bei *b*) der absteigende Schliessungsreizerfolg stark abgenommen, während die aufsteigende Reizung gleich stark wirkt.

Die Schliessungserregung äussert sich dann immer zunächst als eine auf Seite der Anode stärker entwickelte Zuckung ohne erhebliche Dauercontraction. Bei weiterer Verstärkung des Stromes tritt aber auch die letztere bald hervor, und zwar ausschliesslich an der Anodenhälfte des Muskels; die kathodische Hälfte erschlafft nach Ablauf der Schliessungszuckung vollkommen (Fig. 94).

Diese letztere übertrifft bei einer gewissen Stromstärke an Höhe fast immer die Zuckung bei Schliessung des absteigenden („abmortalen") Stromes. Mit wachsender Stromesintensität nimmt auch die anodische Schliessungsdauercontraction am unteren Muskelende rasch an Grösse zu und übertrifft nun ihrerseits ebenfalls bald die kathodische Schliessungsdauercontraction bei absteigender Stromesrichtung an Grösse und Ausdehnung (Fig. 94).

Abgesehen hiervon ist besonders nach mehrmaliger Wiederholung der Reizung auch das allmähliche Anschwellen der anodischen Schliessungsdauercontraction bemerkenswerth. Dass auch die Zuckung eines einseitig abgetödteten, parallelfaserigen Muskels bei Schliessung eines hinreichend starken, admortal gerichteten Stromes innerhalb der anodischen Muskelhälfte ausgelöst wird und sich von da aus weiterverbreitet, dürfte kaum zu bezweifeln sein und liesse sich leicht durch zeitmessende Versuche entscheiden. Dafür spricht unter Anderem

auch schon der Umstand, dass unter diesen Verhältnissen die Zuckungscurve der anodischen Hälfte jene der kathodischen fast immer an Grösse erheblich übertrifft, während in allen Fällen, wo die Erregung von der Kathode allein ausgeht, auch die entsprechende Muskelhälfte sich stärker contrahirt.

Directe Betrachtung des anodischen Muskelendes, am besten bei Lupenvergrösserung nach vorhergehender Querbänderung mit Tusche, zeigt nun, dass die bei Schliessung stärkerer Ströme auftretende anodische Dauercontraction ganz im Gegensatz zu der streng begrenzten kathodischen Schliessungsdauercontraction sich über ein ziemlich grosses Gebiet erstreckt, niemals aber wie dort zu einer Wulstung der äussersten Faserenden führt, welche letztere vielmehr deutlich gedehnt werden, also jedenfalls unerregt bleiben. Man sieht die zwei oder drei äussersten Tuschebänder, sowie ihre ungefärbten Zwischenräume sich nicht merklich verschmälern oder zusammenrücken (was am Kathodenende so charakteristisch ist), wogegen die weiter nach der Mitte hin folgenden unter Verschmälerung zusammenrücken und sich nach der Anode hin convex krümmen. Dabei entsteht ein Contractionswulst, der eigentlich in der Continuität des Muskels, aber sehr nahe dem anodischen Ende, beginnt und sich nach der Mitte hin allmählich verliert. Wird die eine Elektrode (Kathode) an einen der beiden Knochenstümpfe des Sartorius angelegt, während die Anode mit möglichst feiner Spitze irgend einen Punkt der Oberfläche des mässig gespannten Muskels berührt, so zeigt sich schon bei schwachen Strömen (2—3 Daniell) sehr deutlich, dass an der Eintrittsstelle selbst keine Spur von Contraction erfolgt, und hat man mit Tusche Querlinien gezogen, so ist leicht zu erkennen, dass an gleicher Stelle sogar eine nicht unbeträchtliche Dehnung der Fasern bewirkt wird, die sich sehr deutlich durch eine entsprechende Verbreiterung des mit der Elektrodenspitze berührten Querbandes, sowie der nächst angrenzenden Fasersegmente verräth. Diese passive Dehnung an der Eintrittsstelle des Stromes wird bewirkt durch eine mehr oder minder starke Contraction, welche beiderseits von der Anode sofort bei der Schliessung entsteht und während der Schliessungsdauer bestehen bleibt. Diese Versuchsanordnung gestattet auch, die locale anodische Hemmung (Erschlaffung) am veratrinisirten Muskel noch leichter und deutlicher zu beobachten, als es mittels der oben beschriebenen graphischen Methode möglich ist. Man braucht dann nur zweimal hinter einander den Stromkreis bei unveränderter Lage der Elektroden zu schliessen, das eine Mal kurz zur Auslösung der anhaltenden Contraction des veratrinisirten Sartorius und hierauf länger, um die locale Erschlaffung an der Anode zu beobachten.

Reizt man einen noch in situ befindlichen normalen Muskel monopolar, so tritt schon bei den schwächsten Strömen der Unterschied zwischen kathodischen und anodischen Reizerfolgen auf das schärfste hervor. Während bei punktförmiger Berührung der Muskeloberfläche mit der Kathode, nach Ablauf der Schliessungszuckung, nur an der Berührungsstelle selbst eine ganz locale Dauercontraction entsteht, die übrige Fläche aber vollkommen glatt bleibt, bildet sich bei anodischer Reizung in Folge der zu beiden Seiten der Eintrittsstelle des Stromes auftretenden Dauererregung der betreffenden Faserbündel an der Oberfläche des Muskels eine vertiefte, bleibende Längsfurche, während die berührte Stelle selbst und

deren nächste Umgebung unerregt ist und daher mehr oder weniger gedehnt wird, wodurch eine flache, dellenförmige Einziehung entsteht. Sehr deutlich tritt bei dieser Art der Reizung die Oeffnungserregung in Gestalt eines kleinen Wulstes hervor, der sich sofort nach Oeffnung des Kreises an der Eintrittsstelle des Stromes erhebt und längere Zeit sichtbar bleibt. Die Aehnlichkeit, welche zwischen den geschilderten Befunden an quergestreiften Stammesmuskeln und den früher besprochenen Folgeerscheinungen der elektrischen Reizung glattmuskeliger Theile besteht, ist wohl kaum zu verkennen, so dass die Annahme einer principiellen Uebereinstimmung in dem Verhalten beider Muskelarten, sowie des Herzmuskels gegenüber dem elektrischen Strome kaum ernstlichem Widerspruch begegnen dürfte. Es gilt dies ebensowohl hinsichtlich der polaren Erregungserscheinungen wie bezüglich der ebenfalls polaren Hemmungswirkungen. Erwägt man, dass die Erregungserscheinungen in der Umgebung der Anode bei Anwendung schwacher Ströme nur dann auftreten, wenn „monopolar" gereizt wird, dass dieselben, wie mich neuere Versuche lehrten, ganz fehlen, wenn der Muskel (Sartorius) in Flüssigkeit versenkt, der Länge nach durchströmt wird und erst bei hoher Stromesintensität und ganz vorwiegend bei aufsteigender Richtung hervortreten, wenn das Präparat im Hering'schen Doppelmyographen eingespannt wird, so dürfte es kaum einem Zweifel unterworfen sein, dass es sich auch hier nur um Erregungswirkungen an secundär kathodischen Stellen handelt, deren Entstehung bei monopolarer Reizung ohne Weiteres zuzugeben ist, die aber auch insbesondere am Knieende des Sartorius bei Durchströmung von den Knochenstümpfen aus vorhanden sein müssen. Dies lässt sich schon aus der eigenthümlich abgestuften Endigung der Fasern an dem betreffenden Ende folgern, wodurch vielfach Gelegenheit zum Austritt von Stromfäden in benachbarte Fasern in der Continuität des Muskels gegeben ist.

Obschon daher die betreffenden Erregungserscheinungen kein eigentlich physiologisches Interesse darbieten, so verdienen sie doch eingehend Berücksichtigung, einmal in Hinblick auf die so auffallenden, der gleichen Ursache zuzuschreibenden, polaren Reizerfolge an verschiedenen glattmuskeligen Theilen, die leicht zu der irrthümlichen Auffassung einer Umkehr des Pflüger'schen Erregungsgesetzes führen können. Andererseits dürfte hier aber auch der Schlüssel zum Verständniss einer Reihe von älteren Erfahrungen an quergestreiften Muskeln gegeben sein. Schon aus der älteren Literatur liegen, wiewohl nur sehr vereinzelt, Angaben vor, welche darauf hinzudeuten schienen, dass quergestreifte Muskeln, wenn auch nicht immer, so doch unter gewissen Umständen bei elektrischer Reizung ein von dem normalen abweichendes Verhalten erkennen lassen, indem angeblich bei Schliessung des Stromes auch auf Seite der Anode Erregung entsteht. Hierher gehören vor Allem Beobachtungen von Aeby (20) aus dem Jahre 1867, die ihn im Gegensatze zu Bezold und Engelmann zu der Annahme einer bipolaren, jedoch ungleich starken Erregung des Muskels durch den Kettenstrom führten. Ausserdem glaubt sich Aeby überzeugt zu haben, dass unter gewissen Bedingungen, insbesondere bei vorgeschrittener Ermüdung der Präparate, das normale Verhalten, wobei die erregende Wirkung der Kathode jene der Anode immer bedeutend überwiegt, sich geradezu umkehrt. Die Versuche Aeby's sind jedoch keineswegs einwandfrei, worauf so-

wohl Engelmann wie auch später Hering (1) hingewiesen haben. Es gilt dies insbesondere von einem Versuche, bei welchem die beiden Schenkel eines Frosches, die noch durch das Becken vereint und mittels desselben aufgehängt waren, durchströmt wurden, indem die beiden als Elektroden dienenden Drähte mit den unteren Enden der beiden Schenkel verbunden wurden. Die Knochen der Oberschenkel waren vorher herausgelöst worden, und es verkürzte sich nun bei der Reizung der absteigend durchströmte Schenkel stärker als der aufsteigend durchflossene, woraus Aeby auf ein Ueberwiegen der Wirkungen des negativen Poles schliesst. Es ist dabei einerseits der von Engelmann und Hering betonte Unterschied zwischen physikalischen und physiologischen Elektrodenstellen, andererseits aber auch der Unterschied der Stromdichte am Knie und Beckenende jedes der beiden Schenkel nicht berücksichtigt. Immerhin bleibt aber doch die auch in diesem Falle beobachtete Umkehr der Wirkungen nach längerer Versuchsdauer bemerkenswerth. Aeby zieht daraus den Schluss, dass der ermüdete absterbende Muskel andere Eigenschaften besitzt, als der frische; „ihn regt nicht mehr der negative, sondern der positive Pol zur höheren Thätigkeit an". Engelmann kam später auch zu der Anschauung, dass eine solche völlige Umkehr der Erscheinung (d. h. des polaren Erregungsgesetzes) vorkommen könnte. So lange dies jedoch nicht durch ganz unzweideutige Versuche sicher gestellt erscheint, wird man allen derartigen Angaben gegenüber im äussersten Maasse skeptisch sein müssen.

Aeby stellte auch Versuche an, wobei ein einzelner Muskel (Sartorius, Adductor magnus) in der Mitte durch eine Klemme der Art fixirt wurde, dass beide Hälften frei beweglich blieben. Bei wechselnder Richtung der Durchströmung wurde nur die Zuckung der einen (unteren) Hälfte graphisch verzeichnet. „Bei der Schliessungszuckung entwickelte im frischen Muskel der negative Pol ausnahmslos eine viel grössere Energie als der positive"; bei sehr schwachen Strömen zuckte überhaupt nur die kathodische Hälfte. Die Oeffnungszuckung verhielt sich umgekehrt wie die Schliessungszuckung. Engelmann ist geneigt, dies Resultat auf Störungen des Leitungsvermögens an der geklemmten Stelle zu beziehen, wodurch bewirkt wurde, dass z. B. bei der Schliessung die von der Kathode ausgehende Erregung sich nicht ungeschwächt auf die anodische Hälfte fortpflanzen konnte. Doch scheint auch hier wieder die Behauptung Aeby's beachtenswerth, „dass die negative Zuckung durch Ermüdung weit mehr leidet, als die positive", und dass bei starker Ermüdung das für den frischen Muskel geltende Verhalten sich umkehren könne. Die oben erwähnten Beobachtungen am geklemmten Satorius könnte man leicht geneigt sein als eine weitere Bestätigung der Angaben von Aeby anzusehen (vergl. Fig. 94); doch treten die betreffenden Erscheinungen in charakteristisch ausgeprägter Weise nur bei Anwendung so starker Ströme hervor, dass das Wirksamwerden secundär kathodischer resp. anodischer Stellen dabei nicht ausgeschlossen werden kann und wohl auch bei den Versuchen Aeby's eine Rolle gespielt hat.

Es dürfen schliesslich auch die viel besprochenen, bisher aber fast nur von Pathologen untersuchten Veränderungen nicht unerwähnt bleiben, welche im Gefolge peripherer Lähmungen quergestreifter (Warmblüter-) Muskeln in Bezug auf die elektrische Reaction derselben eintreten. Dieselben machen sich, wie früher schon erwähnt

wurde, theils durch quantitative Veränderungen der Erregbarkeit für inducirte und constante Ströme geltend, theils aber, wie angegeben wird, auch durch eine qualitative Aenderung der polaren Reizerfolge, und zwar ganz im Sinne der oben erwähnten Befunde Aeby's an ermüdeten Muskeln. Während unter normalen Verhältnissen bei directer monopolarer Reizung eines Muskels mit einem Kettenstrom der kathodische Reizerfolg (die sogenannte „Kathodenschliessungszuckung") stets beträchtlich überwiegt, soll sich dies Verhältniss an gelähmten Muskeln in einem gewissen Stadium der Degeneration umkehren („Entartungsreaction"). Um ein abschliessendes Urtheil zu gewinnen, sind hier wie bei ermüdeten Muskeln weitere Untersuchungen nach einwandfreien Methoden dringend erforderlich; denn die Bedingungen, unter welchen die betreffenden Versuche an Menschen allein angestellt werden können oder an Thieren angestellt worden sind, entsprechen in keiner Weise den Anforderungen exacter physiologischer Methodik. Auf der anderen Seite stehen zudem so zahlreiche, durch einwandfreie Versuche an verschiedenen Muskeln und Nerven gewonnene Resultate der Annahme einer Umkehr der Polwirkungen entgegen, dass die Behauptung irgend eines Ausnahmefalles von vornherein einem gewissen Misstrauen begegnen musste und nur dann auf Anerkennung rechnen kann, wenn die Bedingungen der Versuche und alle begleitenden Nebenumstände möglichst einfache und übersichtliche sind.

Zu den unter dem Einfluss des elektrischen Stromes am (quergestreiften) Muskel hervortretenden sichtbaren Erregungserscheinungen muss auch das sogenannte Porret'sche Phänomen oder galvanische Wogen des Muskels gezählt werden. Im Jahre 1860 beschrieb Kühne (37) zuerst die merkwürdige Erscheinung, dass ein von einem starken Strom durchflossener, parallelfaseriger Muskel in eine eigenthümlich wogende oder fliessende Bewegung geräth, welche im Sinn des positiven Stromes abläuft und auf die intrapolare Strecke beschränkt bleibt. Nur vermuthungsweise deutete Kühne auf einen möglichen Zusammenhang dieser Erscheinung mit dem Reuss-Porret'schen Phänomen der Elektrotransfusion hin, betonte aber andererseits auch ausdrücklich die „tiefe innere Beziehung zu dem, was wir Zuckung auf elektrischen Reiz nennen". Auch Du Bois Reymond (38) fasste das Wogen als eine Erregungserscheinung auf, als den Ausdruck local beschränkter Contractionen, welche von der Anode zur Kathode laufen. In der That erinnert die ganze Erscheinung ganz ausserordentlich an jenes zarte Wogen und Rieseln, welches man im Sartorius des Frosches unter gewissen Umständen auch bei mechanischer Reizung beobachtet, und wodurch ohne Weiteres bewiesen ist, dass „das Wogen eine Bewegungsform des Muskels ist, welche ohne alle Durchströmung eintreten kann". Man sieht zweifellos Contractionswellen ablaufen, deren Höhe sehr verschieden sein kann; „bald sind sie ungemein dick, bald so fein, dass sie mit blossem Auge eben noch als ein zartes Rieseln erkennbar sind; bald verlaufen sie in den einzelnen Bündeln sehr unabhängig von einander, so dass man neben einander viele Wülste in verschiedener Lage ablaufen sieht, bald erstreckt sich ein mehr einheitlicher Wulst über einen grösseren Theil der Muskelbreite" (Hermann 39, p. 603). Die Geschwindigkeit des Wogens ist sehr wechselnd, im Uebrigen aber stets gering. Hermann (l. c.) schätzt sie bei frischen, lebhaft wogenden Präparaten

auf 4—5 mm in der Sekunde. Es wurde schon erwähnt, dass ziemlich starke Ströme erforderlich sind, um die Erscheinung deutlich hervortreten zu lassen. Für die Auffassung des Wogens als einer Erregungserscheinung ist es wesentlich, dass dasselbe ganz ausschliesslich dem quergestreiften lebenden Muskel eigenthümlich ist, bei anderen feuchten Geweben aber niemals vorkommt*); es lässt sich ferner, wie Hermann (l. c.) gezeigt hat, auch ein Einfluss der Ermüdung und Erholung des Muskels nachweisen, indem die Energie und Geschwindigkeit des Wogens allmählich abnimmt, um nach einer längeren Ruhepause wieder zu wachsen. Vor Allem aber ist zu beachten, dass, wie es für die Muskelerregung überhaupt gilt, die jeweils herrschende Temperatur auch das galvanische Wogen in auffallendster Weise beeinflusst. Wenn Hermann (l. c.) frische Muskeln (Sartorien) in erwärmtem Oel durchströmte, so trat die Erscheinung in einer überraschenden Schönheit hervor, „von der man nach den gewöhnlichen Versuchen keine Vorstellung hatte." Sowohl die Ausbreitung wie die Wellenhöhe und Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Wogens werden bei höherer Temperatur ausserordentlich verstärkt; dagegen beseitigt schon mässige Abkühlung des Muskels dasselbe vollkommen. Sehr auffallend ist ferner der Einfluss der Spannung des Muskels. Stets zeigt sich, dass das Wogen bei einem gewöhnlichen mittleren Spannungsgrade am lebhaftesten ist und sowohl bei zu starker Spannung wie bei völliger Entspannung aufhört, sichtbar zu sein. Wenn man sich erinnert, welche Bedeutung der jeweilige Spannungsgrad auf die Erregung des Muskels, sowie auf den gesammten Stoffumsatz besitzt, so kann auch das erwähnte Verhalten kaum befremden.

Es wurde schon bemerkt, dass das Wogen stets von der Anode nach der Kathode hin gerichtet ist, doch bildet die Anode selbst keineswegs den Ausgangspunkt der Contractionswellen. Bedient man sich zur Reizung eines Stromes von solcher Intensität, dass das Wogen eben deutlich hervortritt, so erscheint dasselbe in der Regel in derjenigen Muskelstrecke am deutlichsten und stärksten entwickelt, welche während der Schliessung in dauernder Contraction verharrt. Es kommt dann sehr häufig vor, dass sowohl die äussersten Faserenden auf Seite der Anode, wie auch die ganze kathodische Muskelhälfte keine Spur des Wogens erkennen lassen, während der grösste Theil der anodischen Hälfte in lebhaftestem Wogen begriffen erscheint. Unter allen Umständen aber beginnt dasselbe in nächster Nähe des anodischen Muskelendes und verbreitet sich von hier aus erst bei sehr viel stärkeren Strömen über den ganzen Muskel. Es weist dies auf eine sehr nahe Beziehung zwischen der oben erwähnten anodischen Schliessungsdauercontraction und dem „galvanischen Wogen" hin, und man wird kaum fehl gehen, beide Erscheinungen nur als zwei verschiedene Symptome einer und derselben Veränderung des Muskels zu betrachten. In dieser Beziehung erscheint es sehr beachtenswerth, dass Hermann (l. c. p. 602) bisweilen den Eindruck gewann, als ob

*) Bei Anwendung starker Ströme sah Neumann (12) bisweilen am Herzmuskel (vom Frosch) ein Phänomen, welches dem galvanischen Wogen analog erschien, indem peristaltische Wellen während der Schliessungsdauer in der Richtung des Stromes abliefen, deren Aufeinanderfolge oft so regelmässig ist, „dass das Herz schwache zierliche Pulsationen aufzuzeichnen scheint".

nach Oeffnung des Stromkreises „ein ganz kurzes wirkliches Rieseln oder Wogen nach der Anode hin, also dem eigentlichen Phänomen entgegengesetzt", stattfände. Abtödtung oder chemische Veränderung der Muskelenden hat auf das galvanische Wogen ebensowenig Einfluss, wie auf die anodische Schliessungsdauercontraction. Giebt man die Berechtigung zu, diese letztere als eine Erregungserscheinung aufzufassen, welche auf dem Wirksamwerden secundärer Elektrodenstellen in der Continuität des durchströmten Muskels beruht, so wird man auch das galvanische Wogen kaum anders deuten können. Mit Rücksicht auf alle mitgetheilten Erfahrungen darf man die insbesondere von Jendrássik (40) und Regeczy (41) vertretene Ansicht, der zu Folge als Hauptursache des galvanischen Wogens jene Form- und Lageveränderungen anzusehen wären, „welche die Blut und Lymphe enthaltenden Canalräume eines ganzen Muskels oder einer aus mehreren Bündeln bestehenden Partie desselben in Folge der durch den Kettenstrom in ihnen bewirkten endosmotischen Ueberführung flüssiger Bestandtheile erleiden", als genügend widerlegt ansehen, zumal an der activen Betheiligung der lebenden und erregbaren Muskelfasern seit Hermann's Untersuchungen absolut nicht mehr zu zweifeln ist. Dagegen lässt sich gegen die von Hermann (l. c.) gegebene Erklärung des galvanischen Wogens kaum ein Bedenken geltend machen. Hermann geht von der unzweifelhaft richtigen Annahme aus, dass auch bei möglichst reiner Längsdurchströmung eines parallelfaserigen Muskels „die Mehrzahl der Fasern nicht bloss eine Anoden- und eine Kathodenstelle haben wird, welche den Elektroden des Gesammtmuskels entsprechen, sondern eine grössere Anzahl von Ein- und Austrittsstellen wegen schrägen oder queren Verlaufes der Strömungslinien zu den einzelnen Stellen der Fasern, ganz besonders wo die letzteren zufällig gekrümmt liegen". Starke Ströme setzen nun an jeder der secundären Kathodenstellen eine Erregung, durch welche ein Contractionswulst bedingt wird, welcher sich langsam nach der Kathode hin fortpflanzt. „Die Entstehung und Fortbewegung der Wülste macht neue Veränderungen und neue Unregelmässigkeiten im Verlaufe der Strömungslinien zur Faserung und giebt so zu immer neuen Erregungen Anlass. So entsteht das merkwürdige Wogen." Besonders hervorzuheben ist jedoch einerseits der Ausgangspunkt des Phänomen, sowie anderseits die auch von Hermann betonte Schwierigkeit, dass gerade dann, wenn, wie es scheint, die Bedingungen für die Entstehung von secundären Kathoden durch Faserknickungen die allergünstigsten sind, nämlich im gänzlich erschlafften Muskel, das Wogen ausbleibt. Wenn man auch zugeben will, dass, wie Hermann hervorhebt, unter Umständen bei zickzackförmiger Krümmung der Muskelfasern der physiologische Effect der Längsdurchströmung dem der reinen Querdurchströmung gleich kommen kann, indem sich hier wie dort Anoden und Kathoden von derselben Faser gerade gegenüber liegen, so muss doch betont werden, dass in vielen Fällen das Wogen nachweislich ausbleibt, wo am entspannten Muskel die Faserkrümmungen kaum merklich angedeutet sind. Um die langsame Fortpflanzung der Contractionswellen (in nur einer Richtung) zu erklären, nimmt Hermann eine Schädigung des Leitungsvermögens innerhalb der ganzen intrapolaren Strecke als Folge der starken Durchströmung an; doch scheint dies fraglich, wenn man berücksichtigt, dass ein ganz ähnliches Wogen auch unabhängig von jeder Durchströmung an ganz

frischen Muskeln beobachtet werden kann, wenn dieselben in einer bestimmten Weise (mechanisch) gereizt werden. Es wurde schon früher erwähnt, dass ein und derselbe Muskel langsame und schnelle Contractionswellen fortzupflanzen vermag, ohne dass eine irgend erhebliche Zustandsänderung zu Grunde liegt. Es kommt also wohl mehr auf die Qualität des Reizes an.

Für die ganze Auffassung dieser in der Continuität der Muskelfasern hervortretenden Erregungserscheinungen, an denen noch viel aufzuklären bleibt, ist es nun offenbar sehr wesentlich, zu wissen, ob überhaupt der elektrische Strom ausser den geschilderten Polwirkungen nicht doch noch andersartige Veränderungen innerhalb der durchflossenen Muskelstrecke erzeugt, oder ob dieselbe, wie bisher stillschweigend vorausgesetzt wurde, nur indirect durch die von den physiologisch vor Allem wichtigen Stellen, der Anode und Kathode her, sich fortpflanzenden Wirkungen beeinflusst wird. Dabei ist natürlich von vornherein abzusehen von dem etwaigen Wirksamwerden secundärer Elektrodenstellen. Schon v. Bezold (10), dem wir ja überhaupt die ersten eingehenden Untersuchungen über die elektrische Erregung entnervter Muskeln verdanken, zog jene Frage in das Bereich seiner experimentellen Untersuchungen und beantwortete dieselbe dahin, dass, während der Strom in constanter Stärke einen Muskel durchfliesst, fortwährend physiologische Aenderungen in der ganzen durchflossenen Strecke geschehen, wodurch einerseits die Erregbarkeit und andererseits das Leitungsvermögen der intrapolaren Strecke wesentlich beeinflusst werde. Da sich Veränderungen der Erregbarkeit oder des Leitungsvermögens irgend eines Muskelabschnittes nur indirect durch entsprechende Veränderungen der Contractionsgrösse, welche man bei immer gleicher Reizung derselben Stelle beobachtet, erschliessen lassen, so kommt es im vorliegenden Falle vor Allem darauf an, gleiche Reize auf beliebige Punkte der intrapolaren Strecke vor, während und nach der Durchströmung einwirken lassen zu können und die Zuckungshöhe mittels graphischer Methoden zu messen. Es ist von vornherein klar, dass hier nur der elektrische Reiz anwendbar ist, da er allein eine genaue Abstufung der Stärke zulässt und ausserdem die gereizte Stelle nicht unmittelbar schädigt. Allein die Anwendung des elektrischen Stromes als Prüfungsreiz für Untersuchung der Erregbarkeit einer bereits durchströmten Muskelstrecke begegnet erheblichen methodischen Schwierigkeiten wegen der kaum oder doch nur schwer zu vermeidenden Interferenz der beiden Ströme. Bezeichnet man den dauernd geschlossenen Kettenstrom, durch dessen Wirkungen die Erregbarkeit und das Leitungsvermögen der durchflossenen Muskelstrecke verändert werden soll, als den „polarisirenden", den als Prüfungsreiz verwendeten Inductionsstrom dagegen als „Reizstrom", so ist klar, dass, wenn man etwa die Elektroden des letzteren direct an den vom Kettenstrom durchflossenen Muskel anlegen wollte, nothwendig der Strom aus einem Kreise in den andern sich ergiessen müsste, und zwar nach Maassgabe der Widerstände in beiden Kreisen. Wenn aber der polarisirende, dauernd geschlossene Kettenstrom zum Theil in den Kreis des Reizstromes abzweigt, so wird nothwendig an der einen Reizelektrode eine physiologische Kathode gebildet und daher ein dauernder Erregungszustand bedingt, welcher seinerseits die Wirkungen des Prüfungsreizes complicirt, so dass etwaige Ver-

änderungen in der Höhe der durch den Prüfungsreiz ausgelösten Zuckung vor und während der Schliessung des polarisirenden Stromes nicht wohl auf eine Veränderung der Erregbarkeit der betreffenden Stelle bezogen werden können, die unabhängig von einer directen Erregung durch den polarisirenden Strom sein würde. Dabei ist auch noch Folgendes zu bedenken. Nach dem polaren Erregungsgesetze findet bei Schliessung des Reizstromes je nach seiner Richtung die Erregung bald am einen, bald am anderen Ende der durchflossenen Strecke statt, wobei allerdings wegen des schrägen, durch die seitliche Anlagerung der Elektroden bedingten Verlaufes der Stromfäden die physiologische Kathode beziehungsweise Anode immer eine beträchtliche Ausdehnung besitzt. Im einen Falle fällt daher, wenn ein Zweig des polarisirenden Stromes sich in den Reizkreis ergiesst, die physiologische Kathode des Reizstromes auf bereits kathodische Faserstellen, anderenfalls aber geschieht das Gegentheil, indem dann die Kathode des Reizstromes mit anodischen Stellen sich deckt. Dadurch wird natürlich der Effect des Reizstromes auch noch von dessen Richtung abhängig gemacht. Da jedoch die Vertheilung des Stromes in beiden Kreisen lediglich von dem Verhältniss der Widerstände abhängt, so lässt sich, wenn man im gegebenen Falle in den Reizkreis einen so grossen Widerstand einschaltet, dass dagegen der Widerstand des zwischen den zugehörigen Elektroden befindlichen kurzen Muskelstückes verschwindet, eine Verzweigung des Kettenstromes in den Reizkreis vermeiden (Hermann, Handb. II. 1. p. 44).

Das Versuchsverfahren gestaltet sich demnach in folgender Weise: Zwei an einem verschiebbaren Träger angebrachte unpolarisirbare Elektroden werden an verschiedenen Stellen des im Hering'schen Doppelmyographen in gewöhnlicher Weise eingespannten Sartorius angelegt. Die Zuführung des als Prüfungsreiz ausschliesslich benützten Schliessungsinductionsstromes wird, um die Gestaltveränderungen des Muskels möglichst wenig zu behindern, durch Fäden, welche mit physiologischer NaCl-Lösung befeuchtet sind, vermittelt. Die Länge der intrapolaren Strecke beträgt etwa 3—4 mm, und es kann daher deren Widerstand gegenüber dem einer in den Kreis der primären Spirale eingeschalteten 2 m langen, 0,5 cm im Durchmesser haltenden und mit sehr verdünnter $CuSO_4$-Lösung gefüllten Glasröhre kaum in Betracht kommen. Die Zuckungen werden auf einer berussten Fläche verzeichnet, indem die eine Elektrode des Doppelmyographen dauernd fixirt, die andere dagegen mit einem Schreibstift in Verbindung gesetzt wird. Die Intensität des polarisirenden Kettenstromes wird durch ein Rheochord beliebig abgestuft. Die Oeffnung und Schliessung des Kettenkreises besorgt ein zwischen Rheochord und Stromquelle (2 Dan.) eingeschalteter Quecksilberschlüssel. Hat der polarisirende und der Reizstrom gleiche Richtung (beide absteigend), so ist zunächst der Fall denkbar, dass die Austrittsstellen beider zusammenfallen, indem die negative Reizelektrode an den Knochenstumpf der Tibia angelegt wird, während die andere das untere Sartoriusende berührt. In diesem Falle treten sehr ausgeprägte Veränderungen der Erregbarkeit hervor, deren nähere Besprechung später folgen soll. Ganz anders gestaltet sich jedoch das Resultat, wenn beide Reizelektroden in der Continuität des Muskels liegen. Nach v. Bezold wäre zu erwarten gewesen, dass während der Schliessungsdauer eines sehr schwachen Stromes von dem kathodischen Muskel-

ende aus ein Zustand gesteigerter Erregbarkeit sich über einen gewissen, nach Umständen grösseren oder kleineren Theil der intrapolaren Strecke verbreitet. Dem scheint auch in der That auf den ersten Blick die Beobachtung zu entsprechen, dass, wenn beide Reizelektroden an das untere Muskelende so angelegt werden, dass die eine (Kathode) etwa 2—3 mm von dem Sehnenende entfernt ist, während die andere 4 mm höher oben sich befindet, die Höhe der durch einen absteigenden Schliessungsinductionsstrom ausgelösten Minimalzuckung während der Polarisation mit einem ganz schwachen absteigenden Kettenstrom grösser ist als vorher. Indessen zeigt eine nähere Ueberlegung, dass eine derartige Schlussfolgerung dennoch nicht gerechtfertigt sein würde, indem das genannte Versuchsresultat nur durch den Bau des Muskels bedingt wird. Da nämlich die Fasern desselben nicht alle von gleicher Länge sind und sich am unteren Ende in einer schrägen Fläche inseriren, so erstreckt sich nothwendig die physiologische Kathode des der Länge nach in absteigender Richtung durchströmten Muskels über einen messbaren und zwar ziemlich beträchtlichen Theil der unteren Muskelhälfte. So lange daher bei der oben beschriebenen Versuchsanordnung noch eine genügende Zahl von Faserenden in das Bereich der Kathode des Reizstromes fallen, erscheint eine merklich veränderte Reizwirkung während der Polarisation durchaus verständlich, die sich je nach Umständen entweder als eine Erhöhung oder Herabsetzung der Erregbarkeit geltend macht. Das Letztere, d. h. scheinbare Ausbreitung einer Erregbarkeitsherabsetzung über die intrapolare Muskelstrecke lässt sich bei derselben Versuchsanordnung beobachten, wenn entweder bei absteigender Richtung des polarisirenden und des Reizstromes die Intensität des ersteren zunimmt oder wenn bei aufsteigender Richtung des polarisirenden Stromes die in geringer Distanz von einander befindlichen Reizelektroden dem unteren Muskelende soweit genähert werden, dass die Erregung zum Theil noch innerhalb der anodischen Strecke ausgelöst wird. Werden jedoch die Reizelektroden nach und nach entlang dem Muskel bis an dessen oberes Ende verschoben, so lässt sich leicht constatiren, dass bei der angewendeten Stärke des polarisirenden Kettenstromes an keiner anderen Stelle der intrapolaren Strecke ein merklicher Unterschied der Zuckungshöhe vor und während der Durchströmung nachweisbar ist. Es ist also lediglich die durch den nicht ganz regelmässigen Bau des Sartorius bedingte räumliche Vertheilung der Aus- beziehungsweise Eintrittsstellen des Stromes am unteren Ende des Muskels, welche unter Umständen eine weitere Ausbreitung der, wie noch zu zeigen sein wird, auf die physiologische Kathode und Anode beschränkten Erregbarkeitsänderungen vortäuscht. Befindet sich die negative Reizelektrode ausserhalb des Bereiches der physiologischen Kathode beziehungsweise Anode eines parallelfaserigen, längsdurchströmten Muskels, so lassen sich bei Anwendung nicht zu starker, polarisirender Kettenströme keinerlei Erregbarkeitsveränderungen der intrapolaren Strecke weder im negativen noch im positiven Sinne nachweisen. Ebensowenig ist dies natürlich nach Oeffnung des polarisirenden Stromes der Fall. Es scheint hiernach, dass der elektrische Strom den Muskel in der That durchsetzen kann, ohne (mit alleiniger Aus-

nahme der polaren Stellen) eine nachweisbare Veränderung der Substanz direct hervorzubringen. Ganz anders verhält es sich nun aber, wie schon angedeutet wurde, an der physiologischen Kathode und Anode selbst. Hier lassen sich stets mit Leichtigkeit sehr ausgeprägte Erregbarkeitsveränderungen im positiven oder negativen Sinne nachweisen, die entweder im Gefolge einer bestehenden Dauererregung, beziehungsweise als Nachwirkung einer solchen auftreten, oder aber durch polare Hemmungsvorgänge bedingt sind. Auf diesen Umstand sind daher auch die Angaben v. Bezold's über Erregbarkeitsveränderungen der durchflossenen Muskelstrecke zurückzuführen, da die von ihm angewendete Methode lediglich die Erregbarkeit der kathodischen und anodischen Faserstellen zu prüfen

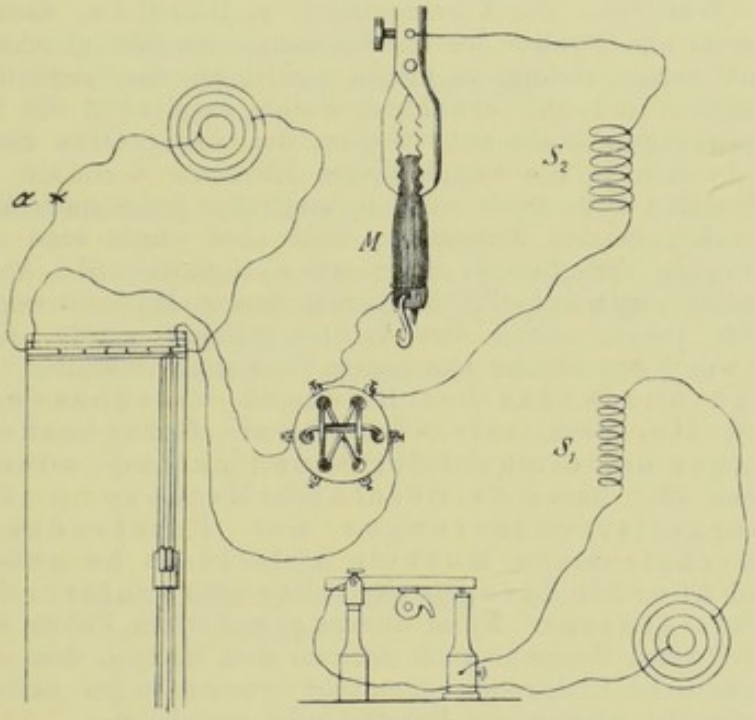



Fig. 95.

gestattete. Von der Voraussetzung ausgehend, dass ein inducirter nicht wie ein Kettenstrom nur polar erregend wirkt, sondern alle Punkte der durchflossenen Strecke gleichzeitig und gleich stark erregt, versuchte v. Bezold die sogenannte „Totalerregbarkeit" der von dem polarisirenden Kettenstrom durchflossenen Muskelstrecke zu prüfen, indem er sich als Prüfungsreiz eines Schliessungsinductionsstromes bediente, welcher dem Muskel durch dieselben Elektroden zugeleitet wurde, die auch den polarisirenden Strom zuführten. Die Versuchsanordnung v. Bezold's wird durch beistehende Zeichnung versinnlicht (Fig. 95). In dem Kreis des Kettenstromes, dessen Intensität durch ein Rheochord abgestuft werden kann, befindet sich auch zugleich die secundäre Spirale eines Inductionsapparates ($S_2$) eingeschaltet. Ist der Kettenstrom bei ($a$) geöffnet, so durchsetzt im Momente der Schliessung oder Oeffnung des Kreises der primären Spirale ein Inductionsstrom den Muskel in der einen oder andern Richtung und löst

eine Zuckung aus. Wird nun der Kettenkreis bei (*a*) geschlossen, so durchfliesst ein Stromzweig von beliebiger, durch das Rheochord abzustufender Intensität dauernd den Muskel. Oeffnet oder schliesst man jetzt wieder den Kreis der primären Spirale, so durchsetzt abermals ein inducirter Strom von gleicher Stärke wie vorher in bestimmter Richtung den nunmehr polarisirten Muskel, und die Verhältnisse sind offenbar nur insoweit andere, als der Reizstrom jetzt nicht wie früher von der Dichtigkeit Null ausgeht und wieder zu ihr zurückkehrt, sondern von einer je nach der Stärke des polarisirenden Stromes verschiedenen Dichtigkeit. Die zweite Zuckung wurde nun wie die erste graphisch verzeichnet, und beide lieferten so ein vergleichbares Bild von dem zeitlichen Verlauf und der Stärke der Zuckung des durchströmten (polarisirten) und nicht durchströmten Muskels. Wäre nun die Voraussetzung v. Bezold's, dass der Inductionsstrom alle Punkte der durchflossenen Strecke gleichzeitig und gleich stark erregt, richtig, so würde man durch die Vergleichung der Zuckungshöhen in beiden erwähnten Fällen zwar nicht die Erregbarkeitsveränderungen bestimmter Stellen der intrapolaren Strecke erkennen, da sich ja die verschiedenen Elemente derselben natürlich sämmtlich daran betheiligen würden, und zwar jedes nach Maassgabe des ihm zukommenden Zustandes; wohl aber würde man sozusagen die resultirende Erregbarkeit oder, wie sich v. Bezold ausdrückte, die „Totalerregbarkeit" der durchflossenen Muskelstrecke kennen lernen. Da jedoch seither der Beweis geliefert wurde, dass auch inducirte wie Kettenströme nur polare Wirkungen entfalten, so kann natürlich durch das beschriebene Versuchsverfahren nichts weiter ermittelt werden, als Erregbarkeitsveränderungen an der physiologischen Kathode oder Anode. Es ist daher klar, dass die v. Bezold'sche Methode nur über die Erregbarkeitsveränderungen der Faserenden eines längsdurchströmten Muskels Aufschluss zu geben vermag und über die Erregbarkeit der intrapolaren Strecke gar nichts aussagt. Nebst diesem principiellen Fehler leiden die v. Bezold'schen Versuche auch noch an dem Mangel, dass der Strom durch metallische Elektroden zugeführt wurde, wobei natürlich der Einfluss der Polarisation das Resultat sehr complicirt.

Um nun mit möglichster Vermeidung aller Fehlerquellen die polare Erregbarkeit eines von einem Kettenstrom durchflossenen, durch Curare entnervten, parallelfaserigen Muskel mittels der beschriebenen Methode untersuchen zu können, und zwar zunächst während der Durchströmungsdauer, wird der gänzlich unversehrte, beiderseits mit Knochenstümpfen in Verbindung stehende Sartorius im Doppelmyographen mit unpolarisirbaren Elektroden befestigt, deren eine dauernd fixirt wird, während die andere, beweglich, mit einem Schreibhebel verbunden ist. Die Anordnung ist zunächst eine solche, dass der polarisirende Kettenstrom und der Schliessungsinductionsstrom in gleicher Richtung aufsteigend oder absteigend den Muskel durchsetzen.

Der Uebersichtlichkeit halber und zum besseren Vergleich mit v. Bezold's Resultaten mögen zwei Versuchsreihen aus vielen hier Platz finden, bei denen im Allgemeinen derselbe Gang befolgt erscheint, wie in v. Bezold's analogen Versuchen.

I.

| | | Zuckungshöhe |
|---|---|---|
| 1. Zuckung. | Muskel unpolarisirt . . . . . | 4 mm |
| 2. „ | „ „ . . . . . | 4 „ |
| 3. „ | Unmittelbar nach Schliessung eines sehr schwachen absteigenden *) Stromes (2 Dan. RW = 1) . . . . . | 29 „ |
| 4. „ | Sofort nach Oeffnung dieses Stromes . . . | 4 „ |
| 5. „ | Muskel unpolarisirt . . . . . | 4 „ |
| 6. „ | Unmittelbar nach Schliessung eines stärkeren absteigenden Stromes (RW = 4) . . . | 32 „ |
| 7. „ | Nach Oeffnung dieses Stromes . . . . . | 3 „ |
| 8. „ | Der polarisirende Strom abermals verstärkt (RW = 8); sofort nach der Schliessung desselben . . . . . | 26 „ |
| 9. „ | 3 Sekunden später . . . . . | 0 „ |
| 10. „ | Unmittelbar nach der Oeffnung . . . . . | 0 „ |
| 11. „ | 1 Minute später . . . . . | Spur. |

II.

| | | |
|---|---|---|
| 1. Zuckung. | Muskel unpolarisirt . . . . . | 6 mm |
| 2. „ | „ „ . . . . . | 6 „ |
| 3. „ | Unmittelbar nach Schliessung eines schwachen absteigenden Stromes (2 Dan. RW = 5) | 26 „ |
| 4. „ | Nach 5 Sekunden . . . . . | 26 „ |
| 5. „ | Nach weiteren 7 Sekunden . . . . . | 21 „ |
| 6. „ | „ „ 4 „ . . . . . | 18 „ |
| 7. „ | „ „ 4 „ . . . . . | 16 „ |
| 8. „ | „ „ 4 „ . . . . . | 14 „ |
| 9. „ | „ „ 5 „ . . . . . | 8 „ |
| 10. „ | „ „ 5 „ . . . . . | 5 „ |
| 11. „ | „ „ 5 „ . . . . . | 0 „ |
| 12. „ | Nach Oeffnung des Stromes . . . . . | 0 „ |
| 13. „ | „ 40 Sekunden . . . . . | 0 „ |
| 14. „ | „ 50 „ . . . . . | 3 „ |
| 15. „ | „ 62 „ . . . . . | 5 „ |
| 16. „ | Unmittelbar nach Schliessung desselben polarisirenden Stromes . . . . . | 25 „ |
| 17. „ | 5 Sekunden später . . . . . | 21 „ |
| 18. „ | 5 „ „ . . . . . | 17 „ |
| 19. „ | 5 „ „ . . . . . | 12 „ |
| 20. „ | 5 „ „ . . . . . | 4 „ |
| 21. „ | 5 „ „ . . . . . | 0 „ |

Aus den vorstehenden Versuchsreihen ist nun ohne Weiteres ersichtlich, dass, wie v. Bezold gefunden hat, sehr schwache Kettenströme in der That die Reizwirkung einzelner, die ganze intrapolare Strecke durchsetzender Inductionsströme wesentlich erhöhen, wenn sie mit diesen gleiche Richtung haben. Die angeführten Zahlenwerthe zeigen übrigens, dass die Zunahme der Zuckungshöhen eine viel bedeutendere ist, als es v. Bezold in seinen Versuchen jemals beob-

*) Absteigende und aufsteigende Ströme wirken wegen der assymetrischen Form des Sartorius verschieden.

achtete, was wohl zum grossen Theil dem Umstande zuzuschreiben sein dürfte, dass durch die Anwendung unpolarisirbarer Elektroden der sonst nicht zu vermeidenden, raschen Intensitätsabnahme des an sich schwachen polarisirenden Stromes vorgebeugt war.

Eine wesentliche Differenz zwischen diesen Versuchsresultaten und denen v. Bezold's ergiebt sich jedoch, wenn man den Einfluss der Durchströmungsdauer auf den Erfolg des Prüfungsreizes in Betracht zieht. Während nämlich v. Bezold bei Anwendung eines polarisirenden Stromes die Höhe der durch einen Inductionsschlag ausgelösten Zuckung mit der Länge der Schliessungsdauer des ersteren (ungeachtet des eben erwähnten Uebelstandes der fortschreitenden Polarisation der metallischen Elektroden) merklich zunehmen sah, war dies bei meinen Versuchen niemals der Fall. Es zeigte sich vielmehr, dass, wenn der Kettenstrom zunächst nur sehr geringe Intensität besass, so dass keine wahrnehmbare Spur sichtbarer Erregungserscheinungen den Moment seines Einbrechens in den Muskel verrieth, die Höhe der durch einen gleichgerichteten Inductionsstrom ausgelösten, verstärkten Zuckungen sich nicht merklich ändert, wenn der polarisirende Strom nicht sehr lange geschlossen bleibt. Dagegen beobachtete ich im letzteren Falle unter sonst gleichen Umständen stets eine mehr oder weniger ausgesprochene Abnahme der Zuckungshöhe. Uebrigens hängt es in unverkennbarer Weise von dem jeweiligen Erregbarkeitszustande des Präparates vor Beginn der Polarisation ab, innerhalb welcher Zeit nach Schliessung eines Kettenstromes von sehr geringer Intensität sich der erregbarkeitsmindernde Einfluss desselben geltend macht. Im Allgemeinen kann man sagen, dass dem Stadium erhöhter Anspruchsfähigkeit der kathodischen Faserstellen eines schwach polarisirten Muskels um so rascher eine Herabsetzung derselben folgt, je mehr durch irgendwelche Einflüsse die Erregbarkeit des Muskels von vornherein, sei es local oder allgemein, gesunken war.

Man bemerkt dies ebensowohl an Präparaten, welche wenig lebenskräftigen Fröschen entnommen wurden, wie auch an solchen, deren Erregbarkeit nur örtlich (an der Kathode) durch eine etwa vorhergegangene Durchströmung herabgesetzt ist. Der letztere Einfluss lässt sich auch an der unter II. mitgetheilten Versuchsreihe erkennen. Innerhalb 34 Sekunden nach Schliessung des schwachen, polarisirenden Stromes wurde der Anfangs ausserordentlich gesteigerte Erfolg des als Prüfungsreiz dienenden, gleichgerichteten Schliessungsinductionsstromes gleich Null. Sobald sich nun nach Oeffnung des Kettenstromes der Muskel wieder soweit erholt hatte, dass der gleiche Prüfungsreiz, wie vor der ersten Durchströmung, deutliche Zuckungen auslöste, wurde der polarisirende Strom abermals geschlossen. Unmittelbar nachher erreichte die Höhe der ausgelösten Zuckung nahezu denselben Werth, wie in der ersten Reihe; dagegen nahm jetzt die Anspruchsfähigkeit der kathodischen Faserstellen ungleich rascher ab als vorher, indem schon die Durchströmungsdauer von 20 Sekunden genügte, um den Erfolg des gleichen Prüfungsreizes aufzuheben.

Je grösser die Intensität des den Muskel durchfliessenden Kettenstromes ist, um so rascher folgt dem Stadium erhöhter Reizwirkung eines gleichgerichteten

Inductionsstromes die Herabsetzung und schliessliche Aufhebung derselben.

Wenn man mit den allerschwächsten, polarisirenden Strömen beginnt und deren Intensität durch Verschiebung des Reochordschlittens nach und nach steigert, während man dem Muskel zwischen je zwei Versuchen immer hinreichend Zeit zur Erholung lässt, kann man sich leicht von der Richtigkeit des eben ausgesprochenen Satzes überzeugen. Bei einem gewissen, nach dem jeweiligen Erregbarkeitszustande des Präparates wechselnden Intensitätsgrad des Stromes tritt die erhöhte Anspruchsfähigkeit an der Kathode nur in den der Schliessung unmittelbar folgenden Zeitmomenten deutlich hervor und lässt sich bei weiterer Steigerung der Stromesintensität gar nicht mehr nachweisen. Es ist dies jedoch nicht, wie man vielleicht im Hinblick auf die oben erwähnten Beobachtungen von Engelmann am Kaninchenureter glauben könnte, erst dann der Fall, wenn durch den Kettenstrom bereits eine deutliche Schliessungsdauercontraction an der Kathode bewirkt wird; vielmehr entgeht, der äusserst kurzen Dauer wegen, das Stadium erhöhter Anspruchsfähigkeit in den meisten Fällen bereits der Beobachtung, wenn die Intensität des polarisirenden Stromes nicht einmal ausreicht, eine maximale Schliessungszuckung des Muskels auszulösen. Es muss daher als Regel gelten, sich nur der allerschwächsten Kettenströme zu bedienen, wenn es darauf ankommt, die in einem gewissen Stadium der Polarisation hochgradig gesteigerte Anspruchsfähigkeit kathodischer Faserstellen nachzuweisen, da sie andernfalls leicht ganz übersehen werden könnte. In Uebereinstimmung mit älteren Befunden von Pflüger und Nasse fand auch Hermann (42), dass „sowohl am Nerven als am Muskel die Wirkung eines gegebenen Inductionsstromes durch gleichgerichtete Bestandströme erhöht, durch entgegengesetzte herabgesetzt wird (bis zur Annullirung)". Bei den schwächsten Bestandströmen beginnend, macht die Steigerung des Reizerfolges gleichsinniger Stromesschwankungen einer Herabsetzung Platz, wenn die Stärke des Bestandstromes eine gewisse Grenze überschreitet; Hermann erhielt dasselbe Resultat in noch einwandfreierer Weise, wenn auch zur Reizung Kettenströme verwendet wurden.

In den beiden oben mitgetheilten Versuchsreihen (I und II) waren die durch den Prüfungsreiz unmittelbar nach Schliessung des Kettenstromes ausgelösten Zuckungen nahezu maximale. Es lässt sich jedoch von vornherein mit Wahrscheinlichkeit annehmen, und der Versuch bestätigt die Voraussetzung, dass die Anspruchsfähigkeit der kathodischen Faserstellen eines durchströmten Muskels bis zu einer gewissen Grenze mit der Intensität des polarisirenden Stromes zunimmt. Diese Grenze liegt jedoch ausserordentlich niedrig; sie wurde in meinen Versuchen bei Anwendung von zwei Daniell'schen Elementen als Stromquelle in der Regel schon bei 1—2 cm Draht Nebenschliessung erreicht. Jenseits derselben nimmt, wie schon erwähnt, die Erregbarkeit mit der Dauer des Geschlossenseins um so rascher ab, je stärker der polarisirende Strom ist.

Gerade in dem Falle, wo die Intensität des letzteren so gering ist, dass jede Steigerung derselben eine entsprechende Verstärkung der Reizwirkung eines gleichgerichteten Inductionsstromes zur Folge hat, hätte sich die von v. Bezold beobachtete Zunahme der Zuckungs-

höhe mit wachsender Schliessungsdauer des Kettenstromes zeigen müssen, was jedoch niemals zu beobachten war.

Welche Schlussfolgerungen dürfen wir nun aus diesen Versuchen ziehen? Da es bekannt ist, dass der als Prüfungsreiz benutzte Inductionsstrom im Allgemeinen nur an der Kathode sichtbar erregend wirkt, also an Faserstellen, welche während der Schliessungsdauer des polarisirenden Stromes sich bereits im Zustande dauernder Erregung befinden, so können die beobachteten, mit der Stärke und Dauer der Durchströmung wechselnden Zustände der Erregbarkeit an der Kathode nur als Folgen der örtlichen Dauererregung daselbst betrachtet werden, und es fragt sich nur, wie es dann bald zu einer Erregbarkeitserhöhung, bald zu einer Herabsetzung derselben kommt.

Es darf als sicher gelten, dass der einen Muskel durchfliessende elektrische Strom nicht nur im Augenblick der Schliessung, sondern *während der ganzen Dauer des Geschlossenseins* als Erregungsursache wirkt. Es ist ferner experimentell festgestellt, dass die dem Erregungsvorgang zu Grunde liegenden Veränderungen der contractilen Substanz auf jene Faserstellen beschränkt sind, durch welche der Strom austritt. Jeder Reizversuch zeigt aber auch sofort, dass das Zustandekommen einer Schliessungs*zuckung*, d. i. die Auslösung einer Erregungs- beziehungsweise Contractions*welle* am Orte der Reizung, in der Regel an die Bedingung geknüpft ist, dass die Stromesschwankung von Null oder einem endlichen Werthe aus mit einer gewissen Raschheit erfolgt; dem wäre noch hinzuzufügen, dass auch die absolute Intensität des Reizstromes einen gewissen Grenzwerth übersteigen muss, wenn sichtbare Erregungserscheinungen ausgelöst werden sollen. Gesetzt nun, es werde ein Muskel dauernd von einem Kettenstrom durchflossen, dessen Intensität so gering ist, dass keine Spur sichtbarer Erregungserscheinungen dessen Vorhandensein verräth, so werden wir nichtsdestoweniger anzunehmen berechtigt sein, dass ein so zu sagen „latenter Erregungszustand" aller jener Faserstellen, deren Gesammtheit die „physiologische Kathode" repräsentirt, während der Dauer der Durchströmung vorhanden ist; denn jener veränderte Zustand der contractilen Muskelsubstanz, dessen rasches Entstehen an der Austrittsstelle des Stromes eine Contractionswelle auslöst, wenn die Stromesintensität einen gewissen unteren Grenzwerth überschreitet, und dessen Fortbestehen während der Schlussdauer stärkerer Ströme die Schliessungsdauercontraction beweist, muss offenbar auch nach Schliessung der schwächsten Ströme, wenn auch nur in geringem Grade vorhanden sein. Dann wird es aber auch nur eines geringen, je nach Umständen grösseren oder kleineren *plötzlichen Zuwachses* zu dem dauernd vorhandenen, an sich unzureichenden Reize bedürfen, um an der Kathode eine Erregungswelle auszulösen. *Es wird, mit anderen Worten, eine rasche, positive Schwankung eines den Muskel durchfliessenden, sehr schwachen Stromes als auslösender Reiz wirken können, auch wenn die gleiche Schwankung, von dem Abscissenwerthe Null ausgehend, keine oder nur eine minimale Erregung des Muskels bewirkte.* Der unter Umständen zu beobachtende *verstärkte* Reizerfolg eines Inductionsstromes, dessen Richtung mit der des polarisirenden Kettenstromes übereinstimmt, lässt sich daher durch Summation zweier an sich unzureichender Reize erklären, und es erscheint die erhöhte Anspruchsfähigkeit an

der Kathode nicht sowohl als eine besondere, den Erregungsvorgang einleitende Stromwirkung, sondern sie ist durch diesen selbst bedingt. Mit dieser Auffassung steht das entgegengesetzte Verhalten eines Muskels während und unmittelbar nach einer länger anhaltenden, schwachen Polarisation oder bei Anwendung stärkerer Ströme in völliger Uebereinstimmung.

Die im letzteren Falle zu beobachtenden Nachwirkungen wurden bereits oben auf eine locale, durch den Strom bedingte „Ermüdung" der kathodischen Faserstellen bezogen (25). Aus den hier mitgetheilten Thatsachen geht hervor, dass fast unmittelbar nach Schliessung eines mittelstarken Stromes eine während der Dauer der Durchströmung zunehmende Verminderung, beziehungsweise völlige Aufhebung der Anspruchsfähigkeit für Inductionsströme an der Kathode vorhanden ist. Die directe Abhängigkeit, in welcher bei geringerer Intensität des polarisirenden Stromes die Herabsetzung der Erregbarkeit während der Durchströmung von der Dauer dieser letzteren steht, macht es sehr wahrscheinlich, dass in diesem Falle der Erregungsvorgang selbst, oder richtiger die durch denselben bedingte Ermüdung am Orte der directen Reizung, als Ursache der verminderten Anspruchsfähigkeit der kathodischen Faserstellen anzusehen ist.

Der während längerer Zeit anhaltende schwache Erregungszustand an der Kathode hat hier allmählich Veränderungen der contractilen Muskelsubstanz bewirkt, welche sich nicht nur während der Schliessungsdauer des Stromes, sondern in der Regel auch nach der Oeffnung desselben noch einige Zeit durch eine verminderte Erregbarkeit verrathen und daher in herkömmlicher Weise als Ermüdungserscheinung erklärt werden dürfen. Es fragt sich jedoch: wie haben wir die Herabsetzung der Anspruchsfähigkeit an der Kathode unmittelbar nach Schliessung stärkerer Ströme aufzufassen und zu erklären? Hier kann von einer „Ermüdung" in dem gewöhnlichen Sinne des Wortes schon darum eigentlich nicht die Rede sein, weil sich eine den Reiz länger überdauernde, beträchtliche Nachwirkung in der Regel nicht nachweisen lässt, sofern die Schliessungsdauer des Stromes nur kurz war. Allerdings fehlt sie auch dann nicht ganz, wie schon aus dem Umstande hervorgeht, dass in einer Zuckungsreihe, welche durch in kurzen Pausen auf einander folgende Schliessungen eines Kettenstromes bei unveränderter Richtung desselben erhalten wurde, die Höhe jeder Zuckung merklich hinter der der nächst vorhergehenden zurückbleibt; allein diese geringfügige Nachwirkung nach einmaliger kurzer Schliessung würde nicht hinreichen, um die sofortige, sehr beträchtliche Herabsetzung der Anspruchsfähigkeit während der Schliessungsdauer desselben Stromes zu erklären. Ist doch ein Inductionsstrom, welcher maximale Zuckungen des nicht durchströmten Muskels auslöste, während der Schliessungsdauer eines gleichgerichteten Kettenstromes von mittlerer Intensität vollkommen unwirksam, während er sofort nach Oeffnung des letzteren seine volle frühere Wirksamkeit entfaltet.

Allein es ist nicht zu vergessen, dass auch dem ausgeschnittenen Muskel in hohem Grade die Fähigkeit der Restitution zukommt, vermöge deren er die durch den Erregungsvorgang bewirkten Substanzveränderungen um so rascher und vollkommener wieder auszugleichen vermag, je kürzere Zeit der Reiz einwirkte und je lebenskräftiger andererseits das Präparat ist. Aus Engelmann's Versuchen am

Ureter geht hervor, dass nach jeder Contraction, also schon nach einer relativ sehr kurzen Dauer der Erregung, nicht nur die Erregbarkeit, sondern auch das Leitungsvermögen geschädigt erscheinen und sich erst während der folgenden Ruhepause, und zwar um so rascher wieder herstellen, je grösser die Erregbarkeit an dem betreffenden Präparate von vornherein war. Auch darf an die „refractäre" Periode des sich contrahirenden Herzmuskels erinnert werden. Es ist aber klar, dass, wenn in demselben Maasse als die Erregbarkeit des quergestreiften Muskels, die der glatten Muskelfasern übertrifft, auch die Restitutionsfähigkeit des ersteren grösser ist, eine durch den Erregungsvorgang bedingte Herabsetzung der Anspruchsfähigkeit an der Kathode unmittelbar nach Schliessung eines stärkeren Stromes einen hohen Grad erreicht haben kann, ohne dass sich eine merkliche Nachwirkung bei der Oeffnung geltend zu machen brauchte, vorausgesetzt, dass die Schliessungsdauer nur wenige Sekunden betrug. Immerhin wird aber ein etwaiger Einfluss der absoluten Stromdichte der Art, dass bei einem schon bestehenden Strom von gewisser Stärke eine superponirte positive Schwankung auch unabhängig von den durch ersteren bewirkten Ermüdungserscheinungen in geringerem Grade erregend wirkt als vorher, nicht ganz auszuschliessen sein. Es steht daher, wie ich glaube, nichts im Wege, anzunehmen, dass nicht nur die während und nach einer andauernden Polarisation auftretende Erregbarkeitsherabsetzung, sondern auch die unmittelbar nach Schliessung eines stärkeren Stromes vorhandene Herabsetzung der Anspruchsfähigkeit der kathodischen Faserstellen eines Muskels im Wesentlichen auf einem localen „Ermüdungszustande" beruhen, wobei unter „Ermüdung" die Gesammtheit aller am Orte der Reizung durch den Erregungsprocess bewirkten Veränderungen der contractilen Muskelsubstanz verstanden wird, welche während ihres Bestehens das Zustandekommen einer abermaligen Erregung hindern oder doch erschweren.

Wir können demnach als Resultat aller vorstehenden Erörterungen den Satz aufstellen, dass die im positiven oder negativen Sinne veränderte Anspruchsfähigkeit an der Kathode eines durchströmten Muskels im Wesentlichen beruht auf dem je nach der Stärke des polarisirenden Stromes wechselnden Zustand der latenten Dauererregung und deren Folgen.

Nicht so leicht ist es, sich über das Verhalten der Erregbarkeit an der „physiologischen Anode" eines Muskels während der Dauer der Durchströmung Aufschluss zu verschaffen. Die Versuche, durch dem polarisirenden Strom entgegengesetzt gerichtete, die ganze intrapolare Strecke durchsetzende Inductionsströme der Lösung dieser Frage näher zu treten, sind nicht eindeutig genug, um unmittelbar entscheidende Folgerungen zu gestatten. v. Bezold, welcher derartige Versuche, wenn auch von einem anderen Gesichtspunkte aus, anstellte, giebt (10) an, dass „sowohl der aufsteigend als absteigend gerichtete Kettenstrom, den Muskel durchfliessend, die Erregbarkeit des letzteren für aufsteigende Schliessungsinductionsströme, wenn sie eine gewisse Dichtigkeit nicht überschreiten, anfänglich erhöhen, bei einer gewissen Dichtigkeit aber und über dieselbe hinaus dagegen herabsetzen". Ausserdem sollte „der Wendepunkt der Curve der Erregbarkeitszunahme, bezogen auf die Dichtigkeit des Polari-

sationsstromes als Abscisse, bei dem erregenden Strom entgegengesetzt gerichteten Polarisationsströmen früher eintreten, als bei gleichgerichteten".

Hat der inducirte Reizstrom gleiche Richtung mit dem Polarisationsstrom, so kommt die Erregung des Muskels offenbar nur dadurch zu Stande, dass der stetig fliessende Strom im Augenblicke der Schliessung des Kreises der primären Spirale eine plötzliche, äusserst rasch vorübergehende, positive Schwankung erleidet*) (Fig. 96 *a*).

Das Umgekehrte gilt natürlich in dem Falle, wo die Richtung des Reizstromes der des polarisirenden Kettenstromes entgegengesetzt ist (Fig. 96 *b*).

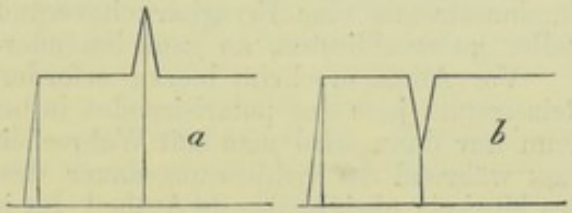


Fig. 96.

Es hängt dann in erster Linie von der Grösse der Intensitätsschwankung des ersteren ab, ob eine Zuckung des Muskels ausgelöst wird oder nicht. Wenn man die Intensitätslinie des der Voraussetzung zu Folge sehr schwachen, polarisirenden Stromes durch eine über der Abscisse und derselben parallel verlaufende Gerade darstellt, so ist ersichtlich, dass, während bei gleicher Richtung des Reizstromes und des polarisirenden Kettenstromes ausschliesslich der ansteigende Theil der superponirten Schwankungscurve für die Erregung des Muskels in Betracht kommt, dies keineswegs der Fall sein wird bei entgegengesetzter Richtung beider interferirenden Ströme. Hier kann unter Umständen sowohl der absteigende, wie auch der aufsteigende Theil der Schwankungscurve erregend wirken (vergl. Grützner, Pflüger's Arch. 28. p. 146); im ersteren Falle würde es sich um eine Oeffnungserregung, andernfalls um eine Schliessungserregung handeln. Bei geringer Intensität des polarisirenden Kettenstromes kommt jedoch die erstere Wirkung gewiss nicht in Betracht. Aber auch die andere wird voraussichtlich erfolglos bleiben, wenn der Kettenstrom so schwach ist, dass dessen Schliessung an sich keine deutliche Zuckung bewirkte. So lange dann der tiefste Punkt der Schwankungscurve die Abscisse nicht erreicht oder wenn dies nur eben der Fall ist, wird auch das plötzliche Wiederansteigen des für einen Moment geschwächten oder unterbrochenen Kettenstromes nicht erregend wirken. Erst dann, wenn der tiefste Punkt der Schwankungscurve unter die Abscissenlinie herabreicht, d. i. wenn die Intensität des Reizstromes so gross ist, dass nicht nur der polarisirende Bestandstrom durch denselben unterbrochen wird, sondern dass auch noch ein gewisser Antheil des ersteren in einer dem Kettenstrom entgegengesetzten Richtung den Muskel durchsetzt, wird möglicherweise eine Zuckung des letzteren erfolgen, wobei noch zu berücksichtigen ist, dass der Erregungsvorgang diesfalls an vorher anodischen Faserstellen ausgelöst wird. Es handelt sich daher dann nicht sowohl um eine Reizung der Eintritts-

*) Da wegen der äusserst kurzen Dauer inducirter Ströme deren Verschwinden in der Regel nicht zu einer Oeffnungerregung Anlass giebt, so kann man unbedenklich im vorliegenden Falle die Wirkung eines gleichgerichteten Inductionsstroms als die einer einmaligen, rasch verlaufenden positiven Schwankung des Kettenstromes betrachten.

stellen des Kettenstromes *während des Bestehens des letzteren*, sondern in einer allerdings unmessbar kurzen Zeit nach Oeffnung desselben. Das unmittelbar darauf erfolgende Ansteigen des polarisirenden Stromes zu seiner ursprünglichen Höhe wird der Voraussetzung zu Folge nicht erregen, da dessen Intensität zu gering ist. Man sieht leicht, dass die Verhältnisse bei grösserer Stärke des Kettenstromes noch complicirter werden, indem dann sowohl dessen negative Intensitätsschwankung, wie auch das Wiederansteigen nach vorhergehender Schwächung oder Unterbrechung erregend zu wirken vermag.

Es geht aus dem Gesagten hervor, dass die Möglichkeit, mit Hülfe eines dem polarisirenden Strom entgegengesetzt gerichteten Inductionsstromes eine Erregbarkeitsveränderung der anodischen Faserstellen zu erschliessen, an ganz besondere Bedingungen geknüpft ist.

Vor Allem erscheint hierzu erforderlich, dass die Intensität des Reizstromes jene des polarisirenden in beträchtlichem Grade überwiegt, denn nur dann wird man mit Wahrscheinlichkeit voraussetzen dürfen, dass während der Schliessungsdauer des letzteren der zur Erregung des Muskels übrigbleibende Antheil des inducirten Stromes hinreichend gross ist, um eine Zuckung auszulösen, falls die Erregbarkeit an der Anode normal geblieben wäre. Würde aber in einem solchen Falle die Erregung ausbleiben, so wäre man wohl berechtigt, auf eine verminderte Anspruchsfähigkeit der anodischen Faserstellen zu schliessen. Ob nun in einem gegebenen Falle dieser theoretischen Forderung genügend Rechnung getragen ist, lässt sich um so schwieriger beurtheilen, als der Reizstrom von dem polarisirenden Kettenstrom sich ausser durch eine verschiedene Intensität auch noch durch die Spannung sehr wesentlich unterscheidet, ein Umstand, der ja für den Erfolg der Reizung bekanntlich von grosser Bedeutung ist. Nun ist allerdings durch *Brücke's* Untersuchungen festgestellt, dass es wegen der äusserst kurzen Dauer inducirter Ströme einer relativ viel grösseren Intensität derselben bedarf, um einen durch Curare entnervten Muskel in gleichem Grade zu erregen, als unter denselben Umständen bei Anwendung eines Kettenstromes. Da sich nun durchwegs herausstellte, dass schon ein sehr schwacher Kettenstrom (2 Dan. RW = 1—3 cm) den Reizerfolg eines entgegengesetzt gerichteten, eine maximale Zuckung auslösenden Inductionsstromes aufzuheben vermag, so dass selbst bei weiterer Verstärkung des Reizstromes während der Schliessungsdauer des Kettenstromes kein Erfolg beobachtet wird, so dürfte der Schluss wohl gerechtfertigt sein, *dass die Anspruchsfähigkeit der anodischen Faserstellen während der Polarisation herabgesetzt ist.*

Fassen wir nochmals kurz die Resultate der vorstehenden Erörterungen zusammen, so lässt sich sagen: Wird ein Muskel dauernd von einem Kettenstrom durchflossen, so findet man während der Schliessungsdauer die Erregbarkeit der kathodischen Faserstellen entweder erhöht oder erniedrigt. Das Erstere ist der Fall bei geringer Intensität des polarisirten Stromes, das Letztere bei grösserer Stärke oder bei längerer Schliessungsdauer schwacher Ströme. Soweit sich dies auf Grund elektrischer Reizversuche darthun lässt, ist die Erregbarkeit anodischer Faserstellen während der Schliessungsdauer des polarisirenden Stromes stets vermindert oder gänzlich aufgehoben.

Wie verhält es sich nun mit der *Erregbarkeit an den polaren Stellen nach Oeffnung eines polarisirenden*

Stromes? Diese „Nachwirkungen“ sind noch in Kürze zu besprechen.

Es war bereits davon die Rede, dass sich nach nicht allzu lange dauernder Schlusszeit eines sehr schwachen elektrischen Stromes keinerlei Nachwirkung an der Kathode constatiren lässt, indem die während der Polarisationsdauer bedeutend gesteigerte Reizwirkung einzelner, gleichgerichteter Inductionsschläge unmittelbar nach Oeffnung des Kettenstromes ihre ursprüngliche Grösse wieder erreicht. War dagegen ein Kettenstrom von mittlerer Intensität hinreichend lange geschlossen (es genügen in der Regel schon 1—2 Minuten), dann lässt sich immer, wie aus den oben mitgetheilten Versuchsbeispielen I und II hervorgeht, eine Verminderung der Anspruchsfähigkeit an der Kathode nicht nur während der Dauer der Durchströmung, sondern auch nach Oeffnung des polarisirenden Stromes nachweisen. Dieselbe ist um so andauernder, je grösser die Intensität und je länger die Schlussdauer des Stromes war. Nach längerer Ruhe, bisweilen erst nach mehreren Minuten, erholt sich ein solcher Muskel wieder soweit, dass ein Inductionsstrom von entsprechender Richtung, der vor der Polarisation deutliche Zuckungen auslöste, neuerdings erregend wirkt. Um vieles rascher jedoch und selbst dann, wenn in Folge weit vorgeschrittener localer Ermüdung eine spontane Erholung nicht mehr erfolgt, kann man die normale Erregbarkeit an der Kathode wieder herstellen, wenn man den polarisirenden Strom für kurze Zeit wendet. Mit dieser Erfahrung steht die Thatsache in engstem Zusammenhang, dass nach nicht allzu kurzer Polarisation eines curarisirten Muskels die Erregbarkeit der anodischen Faserstellen in der Regel bedeutend erhöht gefunden wird, falls die Intensität des Kettenstromes nicht zu gering war.

Obschon die hierher gehörigen Erscheinungen der sogenannten „Volta'schen Alternative“ seit lange bekannt sind, hat man sich doch nicht genau darüber Rechenschaft gegeben, dass es sich hier ganz ebenso um eine polare, also rein örtliche Wirkung des Stromes handelt, wie bei dem Erregungsvorgang an der Kathode. Nachdem bereits Heidenhain (43) gefunden hatte, dass Muskeln, deren Erregbarkeit durch irgendwelche schädliche Einflüsse (Tetanisiren, andauernde Durchströmung, Erwärmen etc.) soweit herabgesetzt war, dass sie selbst auf Schliessung sehr kräftiger Ströme nicht merklich reagirten, ihre Leistungsfähigkeit wenigstens zum Theil wiedererlangen, wenn sie einige Zeit der Einwirkung eines starken, in auf- oder absteigender Richtung fliessenden Stromes ausgesetzt waren, indem dann in höherem oder geringerem Grade wieder Erregung erfolgt bei Oeffnung des polarisirenden, sowie bei Schliessung eines entgegengesetzt gerichteten Stromes, hat Rosenthal (44) auf die Uebereinstimmung hingewiesen, in welcher sich diese Thatsachen mit den von ihm zuerst näher untersuchten Erscheinungen der Volta'schen Abwechselungen am frischen, nicht erschöpften Muskel befinden.

Nach Rosenthal's leicht zu bestätigenden Beobachtungen sinkt bei jedem Muskel durch anhaltende Durchströmung in einer und derselben Richtung die Anspruchsfähigkeit für die Schliessung eben dieses Stromes, wird dagegen beträchtlich gesteigert für dessen Oeffnung, sowie für die Schliessung eines Stromes von entgegengesetzter Richtung. Die erstere Wirkung beruht, wie oben gezeigt wurde, auf

einem ausschliesslich den kathodischen Faserstellen eigenthümlichen Ermüdungszustand.

Das gleiche Versuchsverfahren, welches zu dieser Ueberzeugung führte, gestattet aber auch den Beweis zu liefern, dass die, nach dem Oeffnen eines polarisirenden Stromes von genügender Stärke nachweisbare Steigerung der Anspruchsfähigkeit für Schliessung eines entgegengesetzt gerichteten Stromes lediglich eine den anodischen Faserstellen zukommende Eigenthümlichkeit ist.

Da es als feststehende Thatsache gelten darf, dass bei Schliessung eines Stromes Erregung nur an den Austrittsstellen desselben aus der Muskelsubstanz erfolgt, so liegt der Beweis, dass nach der Polarisation die Erregbarkeit an der Anode gesteigert ist, eigentlich schon in dem Umstande, dass der Reizerfolg bei Schliessung eines dem polarisirenden entgegengesetzten Stromes verstärkt gefunden wird. Es wäre jedoch denkbar gewesen, dass die in Rede stehende Erregbarkeitsveränderung sich über einen grösseren oder kleineren Theil der durchströmt gewesenen Muskelstrecke ausbreitet, obzwar das vollständige Fehlen elektrotonischer Erregbarkeitsveränderungen der intrapolaren Strecke während der Durchströmung dies von vornherein sehr unwahrscheinlich macht. Durch directe elektrische Reizung verschiedener Stellen in der Continuität eines vorher polarisirten Muskels lässt sich aber auch leicht zeigen, dass ebensowenig, als die negative Nachwirkung der Polarisation die physiologische Kathode überschreitet, die positive Nachwirkung über die Grenzen der physiologischen Anode hinausgeht, sofern nur der polarisirende Strom nicht zu stark gewählt wird, da sonst durch das Wirksamwerden secundärer Elektrodenstellen mannigfache Störungen entstehen können.

Es ist nicht zu verkennen, dass die bisher erörterten Erregbarkeitsveränderungen während und nach der Durchströmung eines Muskels offenbar in nächster Beziehung stehen zu den früher besprochenen polaren Erregungs- und Hemmungserscheinungen und eigentlich nur einen anderen Ausdruck derselben Thatsachen darstellen. Wenn, wie wir gesehen haben, der elektrische Strom an der Kathode dauernd als Erregungsursache wirkt, so sind, wie früher auseinandergesetzt wurde, die beobachteten Veränderungen der Erregbarkeit oder Anspruchsfähigkeit hiervon die nothwendige Folge, und ebenso muss unter allen Umständen eine Erregbarkeitsherabsetzung an der Anode vorausgesetzt werden, wenn daselbst während der Schliessungsdauer eine bestehende Erregung gehemmt wird. Dass aber nach der Oeffnung des polarisirenden Stromes sich Alles umkehrt, ergiebt sich ebenso nothwendig aus der Umkehr der polaren Erregungs- und Hemmungserscheinungen. Da innerhalb der intrapolaren Strecke weder Erregungs- noch Hemmungserscheinungen durch den Strom direct bewirkt werden und sich daselbst nur als von den Polen fortgeleitete Veränderungen oder durch Wirksamwerden secundärer Elektrodenstellen geltend machen können, so ist von vornherein klar, dass auch direct durch den Strom erzeugte Erregbarkeitsveränderungen der intrapolaren Strecke im Sinne v. Bezold's nicht vorhanden sein können und, wie gezeigt wurde, auch thatsächlich nicht vorhanden sind.

Ebensowenig haben wir auch Grund, Veränderungen des Leitungsvermögens der intrapolaren Strecke anzunehmen, und können die Versuche v. Bezold's für ein gegentheiliges Verhalten nicht als strenge beweisend gelten.

v. Bezold untersuchte den Einfluss, den die Polarisation einer Muskelstrecke von 3 mm Länge auf die Leitung einer ausserhalb derselben ausgelösten Erregungswelle ausübt. Er fand, dass die Leitungsfähigkeit des polarisirten Muskelabschnittes abnimmt, und zwar um so mehr, je stärker der Strom ist und je länger die Durchströmung andauerte. Bei einem gewissen Grade der Polarisation erscheint das Leitungsvermögen angeblich vollständig aufgehoben. (Dies war z. B. der Fall nach 40 Sekunden langer Durchleitung eines Stromes von 4 Dan. Elem., bei einem Rheochordwiderstand = 100 durch eine 3 mm lange Muskelstrecke.) Die Muskel- wie auch die Nervensubstanz wird daher nach v. Bezold's Meinung durch den Strom „gelähmt". Diese Lähmung beruht dem genannten Forscher zu Folge im Wesentlichen auf einer Leitungsverzögerung, beziehungsweise Hemmung, während doch die angeblich gelähmte Muskelstrecke durch äussere Einwirkungen noch mit derselben Geschwindigkeit an Ort und Stelle in den Zustand der Erregung versetzt werden kann.

Wie die verschiedenen Abschnitte der intrapolaren Strecke sich hinsichtlich der Veränderungen ihres Leitungsvermögens verhalten, hat v. Bezold nicht untersucht, neigt sich jedoch der Ansicht zu, „dass die Curve der Verzögerungen in der intrapolaren Muskelstrecke, ebenso wie beim Nerven, von beiden Polen aus nach der Mitte sinkt".

Da sich so vielfache Analogien im Verhalten der glatten Muskulatur des Ureter und des quergestreiften Muskels hinsichtlich des Verhaltens gegen den elektrischen Strom herausstellten, dürfte es umsomehr geboten sein, an dieser Stelle auch Engelmann's Angaben über den Einfluss der Polarisation auf das Leitungsvermögen des ersteren zu berücksichtigen, als, wie es scheint (gerade hier), eine wesentliche Differenz zwischen meinen Befunden am quergestreiften Muskel und Engelmann's Beobachtungen am Ureter besteht.

Diesen letzteren zu Folge nimmt das Leitungsvermögen einer polarisirten Ureterstrecke in dem auf Seite der Anode gelegenen Theil ab und in dem auf Seite der Kathode gelegenen zu. Die Grösse der Aenderungen soll ein Maximum an den Polen sein. Mit der Stromstärke und Stromdauer soll die Länge der Strecke herabgesetzten Leitungsvermögens zunehmen und schliesslich soll dieses in der ganzen intrapolaren Strecke aufgehoben sein. Wenn von einem oberhalb eines aufsteigend polarisirten Ureterabschnittes gelegenen Punkte eine Contractionswelle ausging, sah sie Engelmann, wenn der polarisirende Strom sehr schwach war, die ganze intrapolare Strecke durchlaufen, jedoch mit einer merklichen Verzögerung an der Anode. Bei stärkeren Strömen erlischt hier die Welle ganz und bei noch stärkeren (wenn an der Kathode Dauercontraction eintrat) erlosch die Welle schon an der Kathode.

Was nun zunächst v. Bezold's Versuche anbelangt, so geht aus denselben keinesfalls hervor, dass die Leitungsfähigkeit der ganzen intrapolaren Strecke vermindert oder aufgehoben ist, da dieselbe viel zu kurz war. Es konnte die Hemmung der Fortpflanzung der Contractionswelle ebensowohl an der Anode ihren Sitz haben, wenn es, wie allerdings aus Engelmann's Ureterversuchen hervorzugehen scheint, richtig ist, dass daselbst das Leitungsvermögen der Muskelsubstanz sehr herabgesetzt ist, wie auch an der Kathode, da bei der Stärke des angewendeten polarisirenden Stromes daselbst jedenfalls

eine Dauercontraction vorhanden sein musste, und da, wie man ebenfalls nach Engelmann's Beobachtungen zu schliessen berechtigt war, eine contrahirte Stelle unter Umständen die Erregungsleitung zu unterbrechen vermag.

Es erwächst daher zunächst die Aufgabe, die Leitungsfähigkeit der Muskelsubstanz sowohl an Stelle der Anode wie auch an der Kathode zu prüfen und deren Abhängigkeit von Stärke und Dauer des Stromes festzustellen.

Ich brachte zu diesem Zweck einen stark mit Curare vergifteten M. sartorius in gewöhnlicher Weise mit den unpolarisirbaren Elektroden des Hering'schen Doppelmyographen in Verbindung, fixirte die Mitte des Muskels zwischen Oelthon und liess die Gestaltveränderungen beider Hälften auf einer berussten Papierfläche verzeichnen. In der Regel wurde das untere Sartoriusende mit einzelnen, absteigend gerichteten Schliessungsinductionsschlägen gereizt. Der Reizstrom trat durch die eine Elektrode des Doppelmyographen aus; der Eintritt desselben wurde durch eine mit 0,5 % NaCl-Lösung getränkte, in die Thonspitze einer gewöhnlichen, unpolarisirbaren Elektrode eingeknetete Fadenschlinge vermittelt, um die Gestaltveränderungen der betreffenden Muskelhälfte bei der Reizung möglichst wenig zu hindern. Unmittelbar neben der fixirten Stelle, etwa der Mitte des Muskels entsprechend, erfolgte durch eine Elektrode von ganz gleicher Beschaffenheit der Aus- beziehungsweise Eintritt des polarisirenden Kettenstromes, welcher demnach stets die ganze obere Muskelhälfte durchfloss. Eine am untern Sartoriusende ausgelöste Contractionswelle pflanzt sich ungehindert durch die fixirte Stelle hindurch fort, und beide Muskelhälften verkürzen sich in der Regel annähernd gleich stark, so lange der polarisirende Strom nicht geschlossen ist. Auch wenn ein schwacher Kettenstrom (sei es in auf- oder absteigender Richtung) die obere Muskelhälfte dauernd durchfliesst, übt dies keinen merklichen Einfluss auf die Zuckungsgrösse beider Hälften aus. Wird jedoch die Intensität des polarisirenden Stromes gesteigert (etwa 2 Dan. = 100 RW) und befindet sich die Kathode in der Mitte des Muskels, so entwickelt sich in allen Fällen während der Dauer der Durchströmung und mit derselben zunehmend, eine immer deutlicher hervortretende Hemmung für die Fortpflanzung der im nicht polarisirten Muskelabschnitt ausgelösten Contractionswelle. Zunächst bemerkt man, dass die beiden Muskelhälften sich nicht, wie vorher, gleich stark verkürzen, indem die Zuckungscurven der polarisirten Hälfte mit der Dauer der Durchströmung immer kleiner und kleiner werden, während die der direct erregten Hälfte ihre anfängliche Höhe unverändert beibehalten. Schliesslich bleibt bei erneuter Reizung der nicht polarisirten Muskelhälfte die Gestaltveränderung jenseits der fixirten Stelle vollständig aus, die Contractionswelle vermag die kathodischen Faserstellen nicht mehr zu passiren.

v. Bezold's Annahme zu Folge müsste man nun erwarten, dass zu dieser Zeit bereits die ganze intrapolare Strecke leitungsunfähig geworden ist. Dem widerspricht jedoch auf das Entschiedenste die Thatsache, dass, wenn der polarisirende Strom in der Mitte des Muskels eintritt, wenn sich also daselbst die Anode befindet, niemals, selbst bei Anwendung sehr starker Kettenströme und bei beliebiger Dauer der Durchströmung, eine merkliche Behinderung der Fortpflan-

zung einer Contractionswelle wahrnehmbar ist, ja unter Umständen beobachtet man, wie unten näher zu erörtern sein wird, das gerade Gegentheil. Es kann demnach kein Zweifel darüber bestehen, dass Faserstellen, welche einige Zeit hindurch den Austritt eines genügend starken, elektrischen Stromes vermittelten, in einen Zustand gerathen, in welchem sie sich als ungeeignet erweisen, eine diesseits ausgelöste Erregungswelle auf jenseits derselben befindliche Querschnitte zu übertragen. Auch für den Nerven ist diese Undurchdringlichkeit der Kathode von Hermann und Werigo festgestellt worden und wird später darauf zurückzukommen sein. Die Bedingungen ihrer Entwicklung sind hier ganz dieselben wie beim Muskel.

Dass nicht etwa die an der Kathode localisirte Schliessungsdauercontraction als solche das die Fortpflanzung hemmende Moment bildet, geht, abgesehen von dem Umstand, dass oft genug unmittelbar nach Schliessung des polarisirenden Stromes beide Muskelhälften gleichstark sich verkürzen, obschon an der Kathode, in der Mitte des Muskels, eine deutlich ausgesprochene Dauercontraction vorhanden ist, auch daraus hervor, dass die Hemmung gerade dann am stärksten ausgebildet ist, wenn durch anhaltende absteigende Durchströmung der oberen Muskelhälfte die Anfangs vorhandene Schliessungsdauercontraction zum Verschwinden gebracht wurde. Es dürfte demnach die Annahme wohl gerechtfertigt erscheinen, dass die locale, durch den Strom bewirkte Ermüdung der Muskelsubstanz an der Kathode die wesentlichste Ursache der daselbst nachweisbaren Leitungshemmung ist. Mit Rücksicht auf die oben mitgetheilten Beobachtungen über die rasche Abnahme der Anspruchsfähigkeit kathodischer Faserstellen während der Polarisation könnte es auffallend erscheinen, dass, unter den obengenannten Versuchsbedingungen, die Leitungshemmung an der Kathode erst verhältnissmässig spät nach Schliessung relativ starker Ströme beobachtet wird. Der Grund des abweichenden Verhaltens ist, wie ich glaube, wesentlich in der Verschiedenheit der Art des Stromaustrittes in beiden Fällen zu suchen. Denn während im ersteren Falle die Faserenden denselben vermitteln, befindet sich die „physiologische Kathode“ andernfalls in der Mitte des Muskels, wo einmal schon wegen des grösseren Querschnittes die Stromdichte geringer sein muss, andererseits aber der schief nach einer schmalen Zone der Muskeloberfläche hingerichtete Verlauf der einzelnen Stromfäden es bedingt, dass die im Innern gelegenen Fasern schwächer erregt werden, als die an der Peripherie befindlichen, da der Strom die ersteren mit geringerer Dichte verlässt, als die letzteren. Dem entsprechend findet man auch stets, dass, wenn der Austritt des Stromes in der eben beschriebenen Weise in der Mitte des Muskels erfolgt, zur Auslösung einer Schliessungszuckung in der Regel viel stärkere Ströme nothwendig sind, als im umgekehrten Falle. So lange also nicht durch anhaltende Durchströmung der Gesammtquerschnitt des Muskels an der Austrittsstelle des Stromes ermüdet ist, wird jede ankommende Erregungswelle den kathodischen Muskelquerschnitt zu passiren vermögen, indem wie so zu sagen unter der am stärksten erregten peripheren Zone hinweggleiten kann und erst dann vollständig gehemmt wird, wenn der Muskel durch die Fortdauer des localen Erregungszustandes, um mich so auszudrücken,

functionell durchtrennt, d. i. in zwei erregbare, durch eine schmale unerregbare Zone getrennte Abschnitte zerlegt wurde. Die eben gemachte Auseinandersetzung lässt es daher begreiflich erscheinen, warum es im Allgemeinen einer ziemlich anhaltenden Polarisation mit verhältnissmässig starken Strömen bedarf, um an irgend einer Stelle in der Continuität des Muskels das Leitungsvermögen soweit herabzusetzen, dass eine ankommende Erregungswelle in ihrem Fortschreiten gehindert wird. War die obere Muskelhälfte, wie bisher vorausgesetzt wurde, absteigend polarisirt und wendet man hierauf plötzlich den Strom, so kann die kräftige Schliessungserregung, welche dann an dem vorher anodischen Muskelende ausgelöst wird, den durch die dauernde Erregung an der Kathode leitungsunfähig gewordenen Querschnitt nicht passiren, und es zuckt daher im Momente der Schliessung nur die direct erregte, vorher polarisirte Muskelhälfte, während die andere jenseits der fixirten Stelle in Ruhe bleibt.

Das Leitungsvermögen kehrt unter Umständen nach Oeffnung des Stromes wieder zurück; war jedoch die Intensität des letzteren zu gross und wurde die Polarisation zu lange fortgesetzt, so kann es geschehen, dass der kathodische Abschnitt dauernd leitungsunfähig bleibt.

Im Vorhergehenden war bereits davon die Rede, dass, im Gegensatz zu dem von Engelmann beobachteten Verhalten der Uretermuskulatur, das Leitungsvermögen des quergestreiften Muskels (Sartorius) unter dem Einfluss der Anode keine merkliche Verminderung erkennen lässt. Es ist dies um so auffallender, als hinsichtlich der directen Erregbarkeit in beiden Fällen völlige Uebereinstimmung herrscht. An eine wirkliche Verschiedenheit des Verhaltens in beiden Fällen wird man umsoweniger denken können, als auch am Nerven die anodische Leitungshemmung sehr ausgeprägt hervortritt. Es dürfte daher das auffallende Verhalten lediglich in äusseren Umständen begründet sein, unter welchen wohl die Dicke des Muskels und der quere Verlauf der Stromfäden in erster Linie stehen.

Die früher besprochene Erfahrung, dass kathodische, unerregbare Faserstellen unter dem Einfluss der Anode der Art modificirt werden, dass sie fähig sind, abermals in den Zustand der Erregung zu gerathen, sobald der elektrische Strom den Muskel an den betreffenden Stellen verlässt, beweist zunächst nur, dass dieselben für den directen elektrischen Reiz wieder empfänglich geworden sind. Da sich jedoch herausstellte, dass Veränderungen der muskulären Erregbarkeit keineswegs immer gleichsinnige Veränderungen des Leitungsvermögens im Gefolge haben, so wäre es denkbar gewesen, dass, ungeachtet der Wiederherstellung der directen Erregbarkeit, das Leitungsvermögen, d. i. die Fähigkeit, indirect durch eine von andern Faserstellen ausgehende Contractionswelle in den Zustand der Erregung versetzt zu werden, an der Kathode unter Umständen dauernd vernichtet bleibt. Die Versuche mit halbseitiger Durchströmung des curarisirten Sartorius haben jedoch zu einem gegentheiligen Resultat geführt, indem sich herausstellte, dass selbst in Fällen, wo die Polarisation so lange fortgesetzt wurde, dass an eine spontane Erholung des leitungsunfähig gewordenen Muskelabschnittes nicht zu denken war, die Fähigkeit, den Erregungsvorgang weiter zu leiten, unter dem Einfluss der Anode stets, und zwar

dauernd, wiederhergestellt wird, falls der angewendete Strom nicht allzu schwach ist.

Man hat es auf diese Weise in seiner Gewalt, einen und denselben Querschnitt eines parallelfaserigen Muskels nach Belieben für eine von aussen kommende Contractionswelle durchgängig oder undurchgängig zu machen, je nachdem man den die eine Hälfte durchfliessenden Strom in der Mitte des Muskels ein- oder austreten lässt.

Hinsichtlich der Erregbarkeitsveränderungen eines polarisirten Muskels liess sich der directe Beweis liefern, dass dieselben weder extra- noch intrapolar über die physiologische Kathode, beziehungsweise Anode hinausreichen, und es liegt kein Grund vor, bezüglich der Leitungsveränderungen ein gegentheiliges Verhalten anzunehmen. Vielmehr spricht Alles dafür, dass sie ebenso wie jene als rein polare Wirkungen des Stromes aufzufassen sind.

## Die elektrische Reizung des nicht fibrillär differenzirten Plasmas.

Während die Wirkungen des elektrischen Stromes auf Muskeln seit lange die Aufmerksamkeit der Physiologen auf sich gezogen haben, blieben die in theoretischer Beziehung höchst interessanten Folgeerscheinungen der Durchströmung nicht fibrillär differenzirter plasmatischer Gebilde bis in die neueste Zeit fast gänzlich unbeachtet, und nur wenige vereinzelte Beobachtungen wiesen darauf hin, dass es sich hier um Thatsachen von weitreichender Bedeutung handelt.

Mit Rücksicht auf gewisse theoretische Vorstellungen über die Ursache der Plasmabewegung, speciell der Strömungserscheinungen in Pflanzenzellen, hatte schon Bequerel den Einfluss eines starken Stromes untersucht, welcher durch einen schraubenförmig um eine entrindete Zelle von Chara herumgelegten Draht floss. Es zeigte sich keine Wirkung, gleichviel ob die Axe der Drahtwindungen der Zellaxe parallel war oder zu ihr senkrecht stand. Ebensowenig Erfolg hatten alle späteren Versuche, eine Fernwirkung des Stromes auf irgend welches reizbare Plasma nachzuweisen, so dass es als sicher gelten darf, dass eine solche überhaupt nicht existirt.

Bei directer Einwirkung schwacher Inductionsströme sahen Kühne und Engelmann die Bewegung von Amoeben nach einem kurzen Latenzstadium zunächst stocken, nach einiger Zeit aber wieder beginnen. Sind die Inductionsschläge stärker, so kommt es zur Annahme der Kugelgestalt durch Einziehen aller Pseudopodien, wobei immer zunächst die Körnchenströmung stockt. Schliesslich kann bei sehr starker Reizung die Plasmakugel platzen unter Austritt des Entoplasmas, was einer endgültigen Zerstörung des Thieres gleichkommt (45).

Rhizopoden mit zahlreichen langen und feinen Pseudopodien ziehen dieselben bei elektrischer Reizung ebenfalls ein, wobei es vor Allem bemerkenswerth ist, dass die rechtwinkelig zur Stromesrichtung gelagerten Pseudopodien entweder gar nicht beeinflusst werden oder doch viel stärkere Ströme erfordern, als die parallel verlaufenden, eine Thatsache, die sofort an das gleiche Verhalten der Muskeln unter denselben Umständen erinnert. So sah Kühne (46), wenn er Actinosphaerium

mit den Wechselströmen des Inductionsapparates tetanisirte, dass die Pseudopodien, welche nach beiden Elektroden hin gerichtet waren, bald varicös wurden, indem das Körnerplasma auf den Axenstrahlen sich zu kleinen Kügelchen und Spindeln sammelte, die allmählich nach dem Körper flossen, während das ganze Pseudopodium langsam eingezogen wurde. Da diese zu elektrischen Reizversuchen ausserordentlich geeignete Rhizopodenform auch im Folgenden noch mehrfach zu erwähnen sein wird, so mögen hier noch einige Bemerkungen über deren Bau folgen. Der ziemlich grosse kugelige Körper des Actinosphaerium lässt deutlich zwei Schichten erkennen, eine dunklere centrale, mit reichlichen Kernen versehene Masse (Entoplasma) und eine hellere, von Flüssigkeitsvacuolen reichlich durchsetzte Rindenschicht (Fig. 97). Die Wand jeder Vacuole ist aus

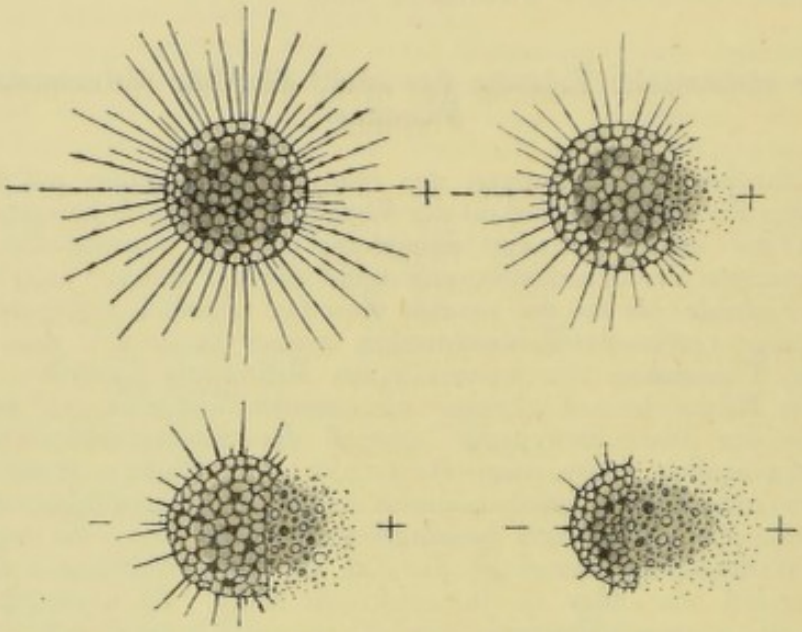



Fig. 97. Actinosphaerum Eichhorni, polare Reizerscheinungen bei Durchleitung eines constanten elektrischen Stromes. (Nach Verworn.)

gleichmässig feinkörnigem Plasma gebildet, aus welchem zum Theil auch die allseitig ausstrahlenden, stachelförmigen Pseudopodien bestehen, die im Uebrigen eine eigenthümliche Differenzirung erkennen lassen, indem ein aus festerer Substanz bestehender „Axenstrahl“ von dem ziemlich flüssigen Körnerplasma wie von einer Rinde überzogen wird.

Die schon von Kühne beschriebenen Contractionserscheinungen äussern sich bei beliebiger Art der Reizung immer in gleicher Weise. „Das den Axenstrahl eines Pseudopodiums im ungereizten Zustande ziemlich gleichmässig umhüllende Protoplasma sammelt sich in Folge des Reizes, während es langsam dem Körper zuströmt, auf dem Axenstrahl zu einzelnen kleinen, spindel- oder kugelförmigen Varicositäten an, zwischen denen der Axenstrahl vom Protoplasma theilweise ganz entblösst wird. Die Spindeln und Kugeln gleiten auf dem Axenstrahl, der sich gleichzeitig ebenfalls in den Körper zurückzieht, langsam in centripetaler Richtung, verschmelzen bisweilen unter einander und

fliessen schliesslich ganz in das Protoplasma der Rindenschicht hinein." „Ist der Reiz stärker gewesen oder dauert er an, so beginnen, nachdem die Pseudopodien an der gereizten Stelle, resp. am ganzen Körper eingezogen sind, die Flüssigkeitsvacuolen der Rindenschicht an der Oberfläche zu platzen, indem das Protoplasma ihrer Wände sich mehr und mehr nach innen zurückzieht. Dadurch erhält der Körper eine unregelmässig contourirte, höckerige Oberfläche. Bei noch stärkeren Reizen endlich fängt das Protoplasma an, körnig zu zerfallen, ein Process, der, an der Oberfläche beginnend, ganz langsam nach innen fortschreitet, später auch die Centralmasse ergreift und, wenn der Reiz nicht früher aufhört, schliesslich den Zerfall des ganzen Körpers herbeiführt. Ist es noch nicht soweit gekommen, so kann sich der unzerstörte Rest wieder zu einem (allerdings entsprechend kleineren) vollständigen Actinosphaerium ergänzen" (Verworn 47). Aehnlich wie die Pseudopodien der Rhizopoden verhalten sich bei hinreichend starker elektrischer Reizung auch die Plasmastränge und -fäden in gewissen Pflanzenzellen (Tradescantia). Bei schwacher Reizung beobachtet man häufig, wie beim freilebenden, amoeboïd beweglichen Plasma erst nur eine Verlangsamung und Stillstand der spontanen, strömenden Bewegung, worauf bei Verstärkung des Reizes Bildung von Varicositäten, Klumpen u. s. w. erfolgt. Kühne sah diese Erscheinungen bei partieller Reizung auch nur local hervortreten. Bringt man eine grössere Zelle von Tradescantia quer zwischen zwei nahe bei einander liegende Elektroden, die in feine Spitzen enden, so kann man die Ströme grösster Dichte dann allein durch ein beschränktes Stück der Zelle gehen lassen. Bei allmählichem Annähern der secundären Spirale tritt Stillstand in den Plasmafäden nur in einem Theil der Zelle ein, worauf sich Wülste, Klumpen und Knollen bilden, welche später wieder vollkommen in den Strom des noch unveränderten Plasmas aufgenommen werden können. Auch das rotirende Plasma von Vallisneria, Chara, Nitella u. s. w. zeigt bei elektrischer Reizung immer zuerst eine Verzögerung und schliesslich Stillstand der Strömung.

Viel grösseres Interesse bieten nun aber die Erscheinungen, welche an gewissen Plasmaarten bei Einwirkung des constanten Stromes hervortreten. Die ersten Beobachtungen in dieser Richtung verdanken wir Kühne, welcher schon im Jahre 1864 (l. c.) auf das merkwürdige und in vieler Beziehung wichtige Verhalten von Actinosphaerium zum galvanischen Strome hinwies. Ich werde mich im Folgenden vorzugsweise an die Schilderung von Verworn (l. c.) halten, welcher diese Beobachtungen neuerdings wieder aufgenommen und nach verschiedenen Richtungen ergänzt und erweitert hat. In methodischer Hinsicht sei bemerkt, dass bei den betreffenden Versuchen ausschliesslich unpolarisirbare Elektroden zur Verwendung kamen. Das Actinosphaerium wurde mit einigen Tropfen Wasser in ein Reizkästchen gebracht, welches, auf einem grossen Objectträger durch Aufkitten von zwei Leisten aus porösem Thon und zwei Querwälle aus Kitt hergestellt wurde, so dass ein abgeschlossener rechteckiger Raum entstand, an dessen Langseiten die Pinsel der Elektroden angelegt wurden, so dass eine annähernd parallele Durchströmung möglich schien. In Folge der grossen Widerstände im Kreise muss man ziemlich starke Ströme anwenden, um deutliche Erfolge zu erzielen, die dann aber stets überaus charakteristisch sind. Bei der Schliessung des Stromes bemerkt man zunächst, dass die Pseudopodien sowohl an

der Anoden- wie Kathodenseite des kugeligen Körpers varicös werden und sich unter den oben erwähnten Erscheinungen zu retrahiren beginnen, während wieder die senkrecht zur Stromesrichtung stehenden Pseudopodien keine Veränderung bemerken lassen. Auf Seite der Kathode verschwinden die an sich viel geringeren Reizerscheinungen sehr rasch, indem die Pseudopodien alsbald wieder ihre normale Beschaffenheit annehmen. Dagegen schreiten die entsprechenden Wirkungen an der Anode während der ganzen Dauer des Stromes ununterbrochen fort. Die Pseudopodien werden langsam ganz eingezogen, darauf fangen die Vacuolen der Rindenschichte an zu zerplatzen und ihre Flüssigkeit zu entleeren, wodurch an der Anodenseite allmählich eine Einschmelzung der Körpermasse stattfindet, die mit einem körnigen Zerfall des Protoplasmas verbunden ist. Auf diese Weise bildet sich an der Anodenseite nach und nach eine concave Einbuchtung, während gleichzeitig eine sehr langsame Einziehung der Pseudopodien an der ganzen übrigen Körperoberfläche erfolgt. Schliesslich nimmt das Actinosphaerium mondsichelförmige Gestalt an, nachdem schon der grösste Theil des Körpers körnig zerfallen ist (Fig. 97).

Oeffnet man den Stromkreis zu einer Zeit, wo die Pseudopodien noch überall mit Ausnahme der Anodenseite normal erhalten sind, so hört sofort der Einschmelzungsprocess an der Anode auf und an der Kathode zeigt sich nun ein Varicöswerden der Pseudopodien, ungefähr in demselben Grade wie unmittelbar nach Schliessung des Stromes. Doch ist diese Wirkung eine sehr vorübergehende, und bald nehmen die Pseudopodien wieder ihre normale Gestalt an, während sich auch die eingeschmolzene Anodenseite wieder langsam ausfüllt, so dass ein ganzes aber kleineres Individuum entsteht. Bei schwächeren Strömen kommt es überhaupt nicht zum Platzen von Vacuolen, und nur die Pseudopodien der Anodenseite retrahiren sich langsam; auch fehlt dann jede Spur kathodischer Oeffnungswirkung. Alle die geschilderten Erregungserscheinungen entwickeln sich um so schneller, je stärker der angewendete Strom ist. Bei Schliessung sehr starker Ströme erfolgt sogar fast mit einem Ruck der körnige Zerfall an der Anodenseite, um dann immer langsamer während der Dauer des Stromes nach dem Centrum hin vorzudringen.

Das langsame Einziehen der Pseudopodien an der ganzen Körperoberfläche während einer längeren Durchströmung würde nach Verworn als eine secundäre Erscheinung aufzufassen sein, welche erst in Folge des durch den Zerfallsprocess an der Anode auf das Plasma ausgeübten Reizes entsteht, denn sie tritt immer erst ein, nachdem schon ein grösserer Defect entstanden ist. Die geschilderten Thatsachen lassen von vornherein den Erfolg von Wechselströmen voraussehen. Bei mässig schneller Reizfolge beginnen dann die Pseudopodien an beiden Körperpolen varicös zu werden und ebenso schreitet auch bei stärkeren Strömen der körnige Zerfall von beiden Polen her gleichmässig fort. Bemerkenswerth ist es, dass bei sehr raschem Stromwechsel die bereits eingeleiteten Erregungserscheinungen sistiren, um bei langsamerer Folge wieder zu beginnen.

Ein ganz analoges Verhalten gegenüber dem Kettenstrome zeigt, wie Verworn fand, auch Polystomella crispa, eine marine

Foraminifere mit zahlreichen sehr feinen, vielfach netzartig mit einander anastomosirenden Pseudopodien, welche in ausgezeichneter Weise das schon von Max Schultze beschriebene Phänomen der „Körnchenströmung“ darbieten. „Bei Schliessung des Stromes beginnen die Körnchen in den an der Anodenseite befindlichen Pseudopodien sämmtlich in centripetaler Richtung zu fliessen, die Pseudopodien werden dabei gleichmässig langsam zurückgezogen, je länger die Einwirkung dauerte, um so weniger und kürzere Pseudopodien ragen nur noch aus der Schaale hervor, und bald sind an der ganzen Anodenseite sämmtliche Pseudopodien hinter der Schaale verschwunden.“ An der Kathodenseite ist dagegen keinerlei Veränderung bemerkbar, die Körnchenströmung geht in normaler Weise weiter und die Pseudopodien bleiben ausgestreckt, „ja sie verlängerten sich sogar häufig noch bedeutend, und wenn vorher an der Kathodenseite gar keine Pseudopodien hervorragten, traten nach der Schliessung oft welche unter centrifugaler Richtung der Körnchenströmung hervor.“ Auch hier war an den senkrecht zur Stromesrichtung stehenden Pseudopodienbündeln bei und nach der Schliessung keine Veränderung zu bemerken. Eine deutliche kathodische Oeffnungswirkung konnte Verworn hier nicht constatiren.

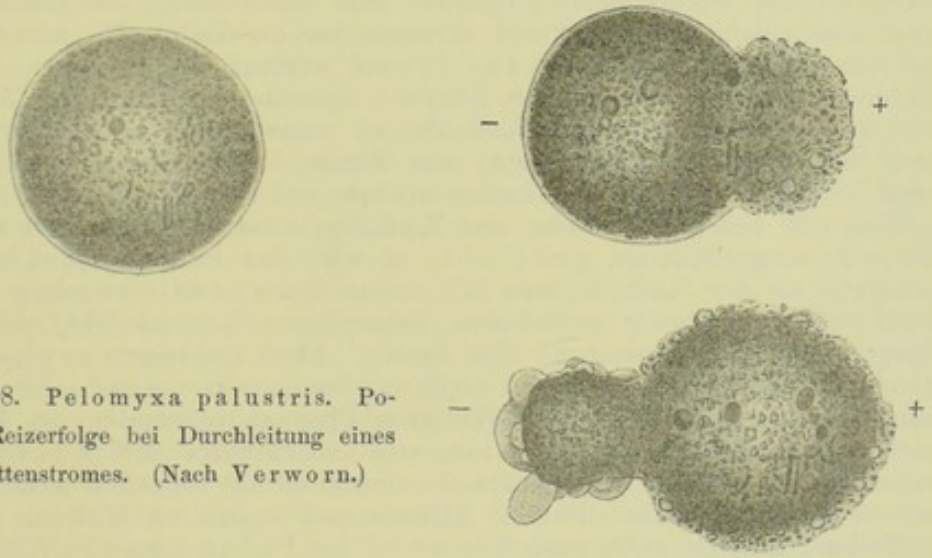



Fig. 98. Pelomyxa palustris. Polare Reizerfolge bei Durchleitung eines Kettenstromes. (Nach Verworn.)

Von grossem Interesse sind ferner die Reizwirkungen, welche unter sonst gleichen Verhältnissen bei Pelomyxa palustris beobachtet werden. Pelomyxa ist ein häufig 2 mm grosser solider Klumpen von nacktem Protoplasma, der durch die grosse Menge von Einschlüssen (Sand und Schlammtheilchen) sehr undurchsichtig erscheint. Die Bewegungen sind äusserst träge und bestehen, wie auch bei manchen Amoeben, in einer Strömung des Entoplasmas längs der Körperaxe nach einer Seite hin, um daselbst beiderseits umzubiegen und an den Seiten zurückzufliessen. Auf diese Weise entsteht in der Richtung des Axenstromes ein stumpfer Vorstoss, an dessen Rand oft ein hyaliner Saum bemerkbar wird. Reizwirkungen äussern sich nun verschieden, je nachdem sie die ganze Oberfläche gleichmässig treffen oder nur local wirken, je nachdem sie schwach oder stark sind. „Schwache andauernde Reize, die auf den ganzen Körper wirken, wie

z. B. Erschütterungen, bewirken ein sehr langsames, aber vollkommenes Kugeligwerden des Körpers. Schwache locale Reize erzeugen ein langsames Zurückziehen der getroffenen Stelle.“ Wirken starke (etwa chemische) Reize auf den ganzen Körper, so bedingen sie ebenfalls kugelige Abrundung, aber zugleich tritt in Folge Zerfalls der äusseren Plasmaschicht überall das körnige Innenplasma aus, was bei localer Reizung nur örtlich erfolgt. „An der gereizten Stelle platzt dann das körnig zerfallende Protoplasma im Zusammenhang ruckartig hervor, und es entsteht ein ähnliches Bild wie bei Anwendung starker Ströme auf Actinosphaerium.“ In dieser Weise äussert sich nun auch die Wirkung eines hinreichend starken galvanischen Stromes (Fig. 98).

Bei der Schliessung platzt mit einem Ruck an der Anodenseite der Körperinhalt zusammenhängend hervor, worauf der Zerfallsprocess wie bei Actinosphaerium immer weiter nach der Kathodenseite hin fortschreitet, bis endlich auch der letzte Rest hier noch vorhandenen Plasmas zerstört ist. „Dieser Zerstörungsvorgang schreitet bei eben wirksamen Strömen in circa $^1/_2$—$^3/_4$ Minuten von der Anode bis zur Kathode hinüber, also bis zur völligen Zerstörung des Individuums, und zwar mit immer abnehmender Geschwindigkeit: Anfangs ruckartig schnell, dann immer langsamer und schliesslich ganz allmählich und undeutlich. Bei stärkeren Strömen ist die Dauer bis zum Enderfolge eine viel geringere. Der Process verläuft in der Form eines Schnürrings über den ganzen Körper; derselbe setzt an der Anode ein und schreitet nach der Kathode zu vorwärts; was anodenwärts von ihm gelegen ist, d. h. also alle Theile, die er überschritten hat, sind körnig zerfallen, was kathodenwärts von ihm liegt, lebt noch.“ „Wird der Strom, nachdem der Zerfallsprocess erst eine ganz kurze Strecke vorgerückt ist, geöffnet, so wird der Process sofort sistirt, während an der Kathode nun mit einem Ruck eine ebensolche Ausbuchtung von körnig zerfallenem Protoplasma hervorbricht, wie im Moment der Schliessung an der Anode. Doch schreitet an der Kathode dieser Process nach der Oeffnung nicht weiter fort.“ Ist dann nur noch ein kleiner Rest unzerstörten Plasmas vorhanden, so bildet sich aus demselben ein neues kleineres Individuum. Bei Anwendung schwächerer Ströme beginnt die Anodenerregung bisweilen erst nach einem langen Latenzstadium (1 Minute und mehr) zu wirken. Sehr auffallend gestaltet sich nach Verworn bei Pelomyxa die Wirkung inducirter, sowie kurz dauernder Kettenströme, indem bei einer gewissen Intensität derselben immer nur kathodische Oeffnungserregung erfolgt, während die anodische Schliessungserregung erst bei Strömen von längerer Dauer hervortritt. Es würde sich demnach hier nicht nur um einen Gegensatz zum Muskel in Bezug auf das polare Erregungsgesetz handeln, sondern auch hinsichtlich der Abhängigkeit der Schliessungs- und Oeffnungserregung von der Dauer des Reizstromes.

Verschiedene Amoebenformen, welche Verworn untersuchte (A. limax, verrucosa und diffluens), zeigten scheinbar ein wesentlich verschiedenes Verhalten wie Pelomyxa, indem es wenigstens bei den angewendeten Stromstärken nicht zur Zerstörung an dem der Anode zugewendeten Körperpole kam, sondern nur zu einer Ausstülpung (Pseudopodienbildung) auf Seite der Kathode. In der Regel findet bei Schliessung des constanten Stromes zunächst eine

momentane Sistirung der Körnchenströmung statt, bis plötzlich an dem vorderen Ende der Amoebe ein hyalines Pseudopodium hervorbricht, das gerade nach der Kathode gerichtet ist. Dieses streckt sich (bei A. limax) ziemlich lang aus und nimmt den ganzen Leibesinhalt in sich auf, so dass die Amoebe schliesslich in ihrer normalen Keulenform in der Richtung des Stromes gerade auf die Kathode zu kriecht. Wird der Strom während dieser Zeit plötzlich gewendet, so findet bei stärkeren Strömen eine ruckweise Umkehr der Körnchenströmung nach der entgegengesetzten Richtung statt, wodurch auch wieder die Richtung des Kriechens eine entgegengesetzte wird. Durch abwechselndes Wenden des Stromes kann man so die Amoebe mit voller Sicherheit fortwährend zur Umkehr zwingen. Es ist nicht schwer, zu zeigen, dass es sich auch hier im Grunde um dieselben Wirkungen handelt, wie bei Actinosphaerium, Polystomella und Pelomyxa, obschon unmittelbar sichtbare Erregungserscheinungen vollkommen fehlen. Wenn man das Varicöswerden der Pseudopodien, das Einziehen derselben, sowie den schliesslichen partiellen Zerfall des Körperplasmas als Folgewirkungen der Erregung auffassen darf, was sicher nicht bezweifelt werden kann, so ergeben sich aus den mitgetheilten Beobachtungen zwei wichtige Folgerungen: Erstlich der Satz, dass der elektrische Strom auch das Protistenplasma wie den Muskel nur polar erregt, wobei jedoch in Bezug auf die Localisation der Erregungserscheinungen ein gerade entgegengesetztes Verhalten hervortritt, indem bei Schliessung des Stromes an der Anode, bei der Oeffnung dagegen an der Kathode Erregung erfolgt. Ueberaus klar und überzeugend macht sich ferner die Thatsache geltend, dass nicht nur im Momente des Entstehens und Verschwindens, sondern während der ganzen Dauer der Schliessung, sowie einige Zeit nach Oeffnung des Stromkreises der Vorgang der Erregung ausgelöst wird, der sich hier nicht eigentlich durch eine Contraction in demselben Sinne wie beim Muskel, sondern durch ein centripetal gerichtetes Rückströmen des Plasmas äussert, das unter Umständen zu einer localen Zerstörung der äussersten Schichte führen kann. Die Verschiedenheiten der Erscheinung des schliesslichen Plasmazerfalls bei den einzelnen Formen erklären sich hinreichend aus der verschiedenen Zusammensetzung und Consistenz des Protoplasmas in jedem einzelnen Falle. Unter Umständen können nun, wie gerade bei Amoeben, die sichtbaren Formänderungen gänzlich fehlen, die Erregung bleibt „latent“. Aber auch dann weisen die Richtungsbewegungen des ganzen Plasmakörpers zwingend auf das Vorhandensein einer polaren Erregung hin. Dass eine solche unter Umständen zu einer Axeneinstellung des Protistenkörpers führen kann, ist leicht ersichtlich. Zunächst ist zu bemerken, dass auch andere Reize, wie beispielsweise Licht, Wärme, chemische Substanzen, erfahrungsgemäss einen richtenden Einfluss ausüben, wenn dieselben örtlich einwirken oder doch an verschiedenen Stellen des reizbaren Substrates verschiedene Intensität zeigen. So veranlassen gewisse Lichtstrahlen (namentlich die kurzwelligen) manche Flagellaten, sowie die Schwärmsporen vieler Algen, sich innerhalb der Richtung der einfallenden Strahlen entweder zur Lichtquelle hin oder von ihr fort zu bewegen (positiver und negativer Heliotropismus), und eine ana-

loge Wirkung hat Pfeffer an Bakterien und Flagellaten für lösliche chemische Stoffe nachgewiesen, indem die betreffenden Organismen diese Stoffe aufsuchen oder fliehen, sich positiv oder negativ chemotropisch verhalten. In allen diesen Fällen handelt es sich, wie Verworn richtig bemerkt, um eine polare Erregung der Protisten durch die betreffenden Reize, welche eine Axeneinstellung der Organismen nach der durch den Reiz oder richtiger den Intensitätsunterschied des Reizes bestimmten Richtung bewirkt. Gehen wir von der Annahme aus, dass bei Durchströmung einer Amoebe die Schliessungserregung wie bei andern Rhizopoden primär an der Anode erfolgt, so kann eine auf dem Vorwärtsströmen des Plasmas beruhende Pseudopodienbildung naturgemäss nur auf Seite der Kathode stattfinden, womit die Vorwärtsbewegung in bestimmter Richtung ohne Weiteres gegeben ist.

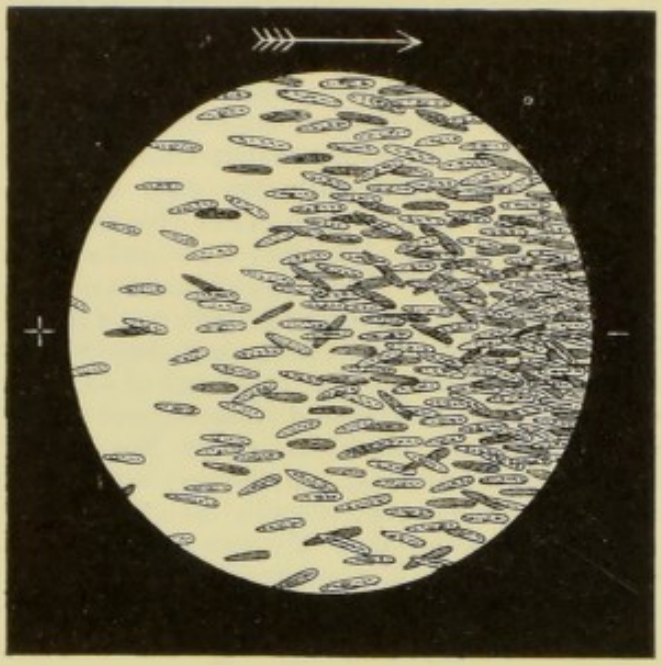



Fig. 99. Galvanotropismus von Paramaecium aurelia. (Nach Verworn.)

Noch deutlicher zeigt sich diese richtende Wirkung des Stromes („Galvanotropismus") bei vielen rascher beweglichen ciliaten Infusorien, sowie bei Flagellaten. Bringt man zwischen die schon beschriebenen Leistenelektroden auf den Objectträger einige Tropfen eines reichlich Paramaecium enthaltenden Heuaufgusses, und schliesst man nun einen hinreichend starken Kettenstrom, so zeigt sich, wie Verworn fand, folgende Erscheinung, die am besten mit blossem Auge oder bei Lupenvergrösserung wahrgenommen wird. „Im Moment der Schliessung drehen sich sämmtliche Paramaecien wie auf Commando mit dem vorderen Körperpol nach der negativen Elektrode, und der ganze Haufe schwimmt mit gleichmässiger Geschwindigkeit auf dieselbe zu (Fig. 99). In ganz kurzer Zeit ist die Anodenseite des Tropfens vollständig frei von Paramaecien, nicht ein einziges ist mehr zurückgeblieben, dagegen ist der ganze Haufe jetzt in dichtem Gedränge an der Kathode versammelt. So lange der Strom geschlossen bleibt, verharren die Protisten hier, wird der Strom aber geöffnet, so wenden sich sofort alle Paramaecien wieder mit ihrem vorderen Körperende nach der Anode zu und schwimmen in der Richtung auf diese los. Wieder nach kurzer Zeit ist die Kathode verlassen, und der grösste Theil hat sich an der Anode angesammelt. Die Ansammlung wird jedoch jetzt keine so vollständige, wie nach der Schliessung an der

Kathode, sondern die Paramaecien beginnen bald wieder nach allen Richtungen hin durch einander zu schwimmen; und es dauert nicht lange, so ist die gleichmässige Vertheilung im Tropfen wieder hergestellt. So oft man den Strom wieder schliesst, tritt dieselbe Erscheinung mit derselben Präcision ein." Dass es sich dabei wirklich um eine vitale Erscheinung handelt, lässt sich leicht zeigen, indem man den Versuch wiederholt, nachdem die Thiere durch Chloroform oder Aether abgetödtet worden sind.

Wendet man statt des Reizkästchens unpolarisirbare Elektroden mit Spitzen aus gebranntem Thon an, welche direct in den infusorienhaltigen Wassertropfen eintauchen, so zeigt sich die bemerkenswerthe Erscheinung, dass sich nun alle Paramaecien im Moment der Schliessung mit ihrer Längsaxe in die Richtung der Stromcurven einstellen und in den Bahnen derselben nach der Kathode hinüberschwimmen, so dass die am äussersten Rande des Tropfens befindlichen Individuen eine nahezu halbkreisförmige Bahn zurücklegen.

Wird die Stromesrichtung oft gewechselt, so kann man die Paramaecien zu fortwährender Umkehr bald nach dieser, bald nach jener Seite veranlassen. Schnell wechselnde Ströme bewirken aber, wie leicht ersichtlich, überhaupt keinerlei bestimmte Schwimmrichtung und daher auch keine locale Ansammlung der Protisten. Obschon nun von vornherein kein Zweifel darüber bestehen kann, dass es sich hier, gerade wie bei den vorhin genannten Amoeben, um einen durch latente Schliessungserregung an der Anode bedingten „Galvanotropismus" handelt, so lässt sich dies doch auch ganz direct durch entsprechende Versuche an anderen Infusorien nachweisen, welche dem Strome gegenüber minder resistenzfähig sind, als Paramaecium aurelia. So ist es Verworn gelungen, bei Paramaecium bursaria, das bei schwächeren Strömen ebenso ausgezeichnet galvanotropisch ist, wie P. aurelia, durch Anwendung sehr starker Ströme, ähnlich wie bei den oben erwähnten Rhizopoden, eine sichtbare Zerstörung des einen Körperpoles herbeizuführen, und zwar stets der Anode, also des beim Schwimmen nach hinten gerichteten Poles. „Bei Schliessung des Stromes tritt zunächst, wie gewöhnlich, Axeneinstellung ein, und während nun das Protist nach der Kathode hinüber zu schwimmen beginnt, tritt am hinteren Körperpol eine hyaline Masse hervor, die sich langsam vergrössert." Dass es sich dabei um ein Analogon des Zerfalls auf der Anodenseite von Actinosphaerium und Pelomyxa handelt, dürfte wohl kaum zu bezweifeln sein. Noch leichter gelingt es, dieselbe Wirkung bei Bursaria truncatella zu erzielen, wo schon bei Anwendung mässig starker Ströme ein körniges Zerfliessen des anodischen Körperendes eintritt, das, solange der Strom geschlossen bleibt, fortschreitet, bis das ganze Thier in einen durch klebrige Massen nur locker zusammengehaltenen Körnerhaufen zerfallen ist. Dabei haben diese schwerfälligen grossen Infusorien besonders bei stärkeren Strömen meist gar nicht Zeit, erst ihre Axe einzustellen, sondern der Zerfall ergreift jede beliebige Seite des Körpers, die gerade im Momente der Schliessung der Anode zugekehrt ist (Verworn).

Aehnlich wie die genannten verhalten sich nun noch eine grosse Zahl anderer von Verworn untersuchter ciliater Infusorien, sowie einige Flagellaten (Peridinium tabulatum und Trachelomonas hispida). Dagegen übt bei einigen anderen Protisten-

formen der Strom einen richtenden Einfluss im gerade entgegengesetzten Sinne aus, wie in den bisher besprochenen Fällen. Bezeichnet man demnach eine nach der Kathode hingerichtete Schwimm- (oder Kriech-) Bewegung als negativen Galvanotropismus, so würde als positiver Galvanotropismus die Einstellung mit dem Vorderende und das Schwimmen nach der Anode hin zu bezeichnen sein. Ein solches Verhalten fand Verworn bei Opalina ranarum, sowie bei gewissen Flagellaten, besonders Polytoma uvella und Cryptomonas erosa. Bemerkenswerth ist ferner die von Verworn als „tranversaler Galvanotropismus" beschriebene Erscheinung, dass gewisse, sehr gestreckte Infusorien (so das 2 mm lange Spirostomum ambyguum) sich mit ihrer Längsaxe senkrecht zu den Stromfäden stellen (vielleicht wegen mangelnder Erregung bei Querdurchströmung). Sieht man von diesen vereinzelten Fällen ab, die noch eines eingehenderen Studiums bedürfen, so darf man behaupten, dass die oben aufgestellten Sätze betreffs der elektrischen Erregung des Protistenplasmas für die grosse Mehrzahl der untersuchten Formen Geltung haben, wodurch dieselben in einen eigenthümlichen und gewiss höchst bemerkenswerthen Gegensatz zu allen Muskelelementen, sowie auch zu den Nerven treten. Die naheliegende Annahme, dass das polare Erregungsgesetz im Sinne Pflüger's für jedes irritable Plasma ohne Ausnahme Geltung hat, erscheint hierdurch endgültig widerlegt.

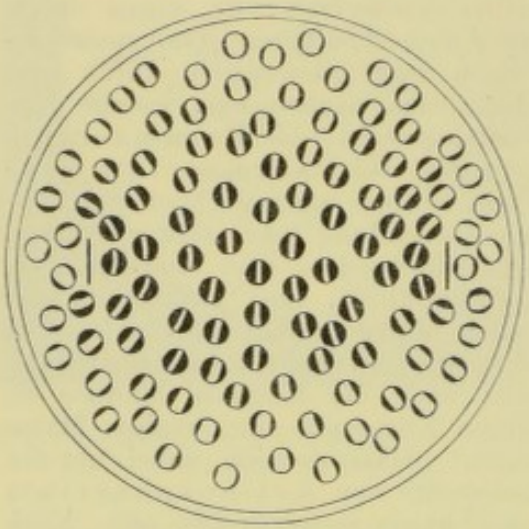


Fig. 100. Froscheier in einer Schale mit Wasser von den beiden geraden, die senkrecht eingesetzten Elektroden markirenden Strichen aus durchströmt. Die Polfelder dunkel. (Nach Roux.)

An die im Vorstehenden erörterten Thatsachen schliessen sich naturgemäss die interessanten Beobachtungen von Roux über „morphologische Polarisation" von Eizellen an (48). In der Absicht, festzustellen, ob der elektrische Strom die Richtung der ersten Theilung des Eies zu beeinflussen vermag, setzte Roux ein etwa 4 cm langes gerades Band von Froschlaich mit bereits befruchteten Eiern der Wirkung eines starken, zu Beleuchtungszwecken dienenden Wechselstromes von 100 Volt Spannung aus, wobei schon nach 10 Minuten an jedem Ei eine senkrecht stehende, das Ei halbirende Furche hervortritt, welche überall rechtwinklig zur Stromesrichtung orientirt war. Schon vorher lässt sich eine deutliche Scheidung der Oberfläche in drei Felder constatiren, welche durch zwei parallele, kreisförmige Grenzlinien gesondert sind, ein äquatoriales Gürtelfeld ohne erkennbare Veränderungen, und zwei den Elektroden zugewendete Polfelder mit veränderter, verfärbter Oberfläche. Wurde statt eines einzigen Bandes von Froschlaich eine einfache Lage von Eiern durchströmt, welche den

Boden einer runden Schale bedeckten, wobei die Elektroden an zwei einander entgegengesetzten Stellen des Randes angelegt waren, so markiren die Aequatorgürtel oder richtiger ihre Grenzlinien gegen die Polfelder sämmtlicher Eier Curven, welche alle rechtwinklig zu der mittleren, geraden Verbindungslinie der Elektroden beginnen (Fig. 100), um sich dann, die zunächst liegende Elektrode im Bogen umziehend, unter allmählicher Vergrösserung ihres Abstandes gegen den Rand der Schale zu wenden und hier wieder im rechten Winkel zur Umrandung zu enden. Die Krümmung der Curven ist unmittelbar neben den Elektroden am grössten und nimmt bis zu der in gerader Richtung senkrecht auf die Elektrodenaxe verlaufenden Mittellinie allmählich ab. Wie schon die blosse Betrachtung zeigt, kann es nicht zweifelhaft sein, dass man es hier mit Linien gleicher Spannung, beziehungsweise durch dieselben markirten äquipotentialen Flächen des ganzen elektrischen Feldes zu thun hat. Bei den einer einzelnen Spannungslinie entsprechenden Eiern nimmt die Breite der Aequatorflächen mit der Entfernung von der geraden Verbindungslinie der Elektroden zu, so dass die dem Schalenrand zunächst liegenden Eier die kleinsten Polfelder und zugleich die grössten Aequatorflächen darbieten. Fasst man das geschilderte Verhalten jedes einzelnen Eies gegenüber dem Wechselstrome ins Auge, so ist eine gewisse Analogie mit den früher geschilderten Erscheinungen an Actinosphaerium unter gleichen Verhältnissen nicht zu verkennen, und denkt man sich etwa derartige Protisten in der Grösse von Froscheiern bei gleicher Anordnung in wechselnder Richtung durchströmt, so würden nach Zerfall der „Polflächen" die übrig bleibenden Mittelscheiben voraussichtlich eine ähnliche Anordnung entsprechend den Spannungslinien erkennen lassen, wie die Eiäquatoren in dem Roux'schen Versuch.

Diese Uebereinstimmung erstreckt sich aber auch auf die Verschiedenheit der Wirkungsweise beider Pole, was natürlich nur bei Behandlung mit dem Gleichstrom hervortritt. Bei gleicher Anordnung wie vorher entwickelt sich, wie Roux zeigte, an reifen, unbefruchteten Eiern „in weiter, die Mittellinie des elektrischen Feldes überschreitender Umgebung der positiven Elektrode bloss ein grosses, grau verfärbtes, der Anode zugewendetes Polfeld, und bloss die der Kathode nächsten zwei Reihen Eier hatten ein verfärbtes, kathodisch gelegenes Polfeld unter Fehlen eines anodischen". Dieses letztere entsteht auch immer später und die Veränderungen sind viel geringer als am positiven Felde. Bei schwächeren Strömen entsteht auf der negativen Seite des Eies überhaupt kein Polfeld.

Fig. 101. „Specialpolarisation" einer in vier getheilten, von starken Wechselströmen durchflossenen Eizelle. (Nach Roux.)

Wenn man die geschilderten Stromeswirkungen nun auch nicht direct als Erfolge einer elektrischen Erregung des Eiplasmas wird bezeichnen wollen, so handelt es sich dabei doch, wie es scheint, um eine specifische Reaction der noch lebenden oder wenigstens annähernd normalen Eizelle, wenngleich die Entwicklungsfähigkeit nicht nothwendig erhalten zu sein braucht. An Massen frisch ausgetretener Eisubstanz konnte Roux niemals Polfelderbildung nachweisen.

Interessant gestaltet sich auch das Verhalten von Eiern, welche

sich bereits in verschiedenen Stadien der Furchung befinden. Sowohl an dem in zwei und mehr Zellen getheilten Ei (Fig. 101), wie auch im Morulastadium und auch noch an der in zahlreiche kleine Zellen zerlegten Blastula zeigt nämlich jede einzelne Zelle der Oberfläche bei Durchströmung des ganzen Gebildes eine „Specialpolarisation", indem „die bloss an den Polseiten des Eies liegenden Zellen je ein von aussen sichtbares Polfeld erhalten, welches dem Pole dieser Seite des Eies zugewendet ist, während der Aequator den distal vom Pol gelegenen Theil der freien Oberfläche der Zelle einnimmt". Bei weiter vorgeschrittener Theilung in immer kleinere und weniger vorspringende Zellen bei älteren Blastulae und der Gastrula kommt es dagegen unter denselben Verhältnissen wieder zur Bildung eines Gesammtäquators zwischen zwei Gesammtpolfeldern, indem ein Gürtel von den Polen am weitesten abgelegener Zellen unverändert bleibt. Es scheint, dass die Specialpolarisation der einzelnen Zellen früherer Furchungsstadien an „eine mit der Vitalität derselben schwindende Eigenschaft geknüpft ist", da jeder Eingriff, welcher geeignet erscheint, die Lebensenergie des Eies zu schwächen, auch die Entstehung von Specialpolfeldern theilweise oder ganz verhindert, ohne zunächst die charakteristische „Totalpolarisation" des ganzen Zellaggregates zu beeinträchtigen. So beobachtete Roux an gefurchten Eiern nach schwacher Vergiftung mit Carbolsäure, wodurch ihre äussere Form nicht wesentlich verändert wurde, dass zwar im ersten Momente der Durchströmung Specialpolfelder entstanden, dieselben dehnten sich aber sehr rasch über die ganze direct von den Stromfäden getroffene Zelloberfläche aus, so dass nun jederseits „ein einheitliches, aber im Bereiche der oberen Hemisphäre aus gerundet vorspringenden Zellen bestehendes Polfeld entsteht; und zwischen beiden liegt der von zwei durchgehenden, parallelen Linien begrenzte „Generaläquator". Bei etwas stärkerer Vergiftung tritt dann überhaupt keine Reaction ein. Aehnliche Veränderungen lassen sich auch durch verschiedene hohe Temperaturen herbeiführen.

Während kurzes Einlegen ungefurchter Eier oder Morulae in Wasser von 39—45° C. die Reactionsfähigkeit bedeutend steigert, hat eine längere Einwirkung der Wärme den umgekehrten Erfolg, und die Morulae bilden unter diesen Umständen keine Specialpolfelder mehr, sondern nur die beiden „Generalpolfelder" getrennt durch einen Aequator. Auch diese Erfahrungen im Verein mit der weiteren Thatsache, dass auch Abkühlung der Eier die Reaction auf den Strom sehr erheblich verzögert, weisen darauf hin, dass man es hier mit einem vitalen Phänomen zu thun hat, dessen weitere Erforschung gewiss noch mancherlei Aufschluss über das eigentliche Wesen der polaren Stromeswirkungen verspricht.

## Uebersicht der Ergebnisse.

Fassen wir nunmehr die Resultate der im Vorstehenden ausführlich mitgetheilten Untersuchungen über die sichtbaren Folgewirkungen der elektrischen Reizung verschiedener contractiler Substanzen zusammen, so werden sich zugleich gewisse Gesichtspunkte ergeben, von denen aus es möglich erscheint, wenigstens einigermaassen begründete Vermuthungen hinsichtlich der eigentlichen Wirkungsweise des Stromes

zu gewinnen. Vor Allem ist zu bemerken, dass sich das von Du Bois-Reymond seiner Zeit, allerdings nur mit Rücksicht auf die elektrische Reizung motorischer Nerven, aufgestellte allgemeine Gesetz der Erregung, welches in der Folge auch für die directe Reizung contractiler Substanzen als geltend angesehen wurde, als den Thatsachen nicht entsprechend erwiesen hat. Es kann dasselbe daher auch nicht wohl zur Grundlage theoretischer Erwägungen in Bezug auf das eigentliche Wesen der elektrischen Erregung gemacht werden. Bekanntlich lautet das Gesetz in seiner ursprünglichen Fassung folgendermaassen:

„Nicht der absolute Werth der Stromdichtigkeit in jedem Augenblicke ist es, auf den der Bewegungsnerv (beziehungsweise Muskel, contractiles Plasma überhaupt) mit Zuckung des zugehörigen Muskels (beziehungsweise Erregung überhaupt) antwortet, sondern die Veränderung dieses Werthes von einem Augenblick zum andern, und zwar ist die Anregung zur Bewegung, die diesen Veränderungen folgt, um so bedeutender, je schneller sie bei gleicher Grösse vor sich gingen oder je grösser sie in der Zeiteinheit waren."

Wenn auch zuzugeben ist, dass in vielen Fällen, und insbesondere bei allen rasch reagirenden, die Erregung dem entsprechend auch rasch leitenden contractilen Substanzen, der Reizerfolg (insoweit er sich durch sichtbare Gestaltveränderungen verräth) vorzugsweise im Momente des Entstehens oder Verschwindens des Stromes sich geltend macht (Schliessungs- und Oeffnungszuckung), so kann es doch andererseits nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, dass der elektrische Strom in jedem Falle während der ganzen Dauer seines Fliessens jene Veränderungen der irritablen Substanzen bewirkt, welche einerseits der Erregung, andererseits dagegen antagonistischen Hemmungsvorgängen zu Grunde liegen. In vielen Fällen sind sogar diese Dauerwirkungen überhaupt die einzigen, welche im Gefolge der elektrischen Reizung hervortreten (glatte Muskeln, viele Protisten). Ströme von zu kurzer Dauer bleiben dann wirkungslos, und es lässt sich dies, wie gezeigt wurde, auch für quergestreifte Muskeln bei Anwendung geeigneter Versuchsmethoden nachweisen. Der Strom muss, um erregend zu wirken, unter allen Umständen eine gewisse und zwar um so grössere Dauer besitzen, je geringer die Erregbarkeit und je langsamer die Reaction des betreffenden Plasmas ist. Ebenso wenig, wie bei der Schliessung des Stromes die Erregung nur eben den Moment des Entstehens begleitet, ist dies der Fall bei Oeffnung des Stromkreises; auch die Oeffnungserregung überdauert erheblich das Verschwinden des Stromes.

Der maassgebende Einfluss, welchen die Erscheinung der Schliessungs- und Oeffnungszuckung des quergestreiften Muskels von Anfang an auf die ganze Auffassung und theoretische Beurtheilung der Stromeswirkung gewonnen hat, macht es nothwendig, an dieser Stelle nochmals die Frage zu berühren, welche Bedingungen überhaupt für das Zustandekommen einer Contractionswelle erfüllt sein müssen. Die Erfahrung lehrt, dass, wenn eine Welle, d. h. eine merkliche Zuckung des ganzen längsdurchströmten Muskels, entstehen soll, erstlich die Grösse des Reizes eine gewisse minimale Grenze überschreiten muss. Ist der Reiz zu schwach, so bleibt die Contrac-

tion entweder nur local oder verbreitet sich nur über einen beschränkten Abschnitt des Muskels durch Leitung von Querschnitt zu Querschnitt, um schliesslich in Folge des „Decrementes“ zu erlöschen. Die zweite, durch die Erfahrung unmittelbar gegebene Bedingung der Fortpflanzung der Erregung ist ferner eine gewisse Raschheit des Entstehens derselben in der nöthigen Grösse. Die Veränderungen an der Stelle der directen Reizung müssen hier plötzlich einen entsprechend hohen Grad erreichen, dann erst überträgt sich die Erregung auf benachbarte Querschnitte, und diese wirken nun ihrerseits in gleicher Weise auf ihre Nachbarn. Dass dem so ist, ergiebt sich unmittelbar aus dem Umstande, dass es leicht gelingt, einen selbst sehr starken Kettenstrom in einen Muskel hineinzuschleichen, ohne dass sichtbare Erregungserscheinungen eintreten, wobei die allmählich zunehmende locale Ermüdung an der Kathode als ursächliches Moment gewiss wesentlich mit in Betracht kommt. Dies findet seinen Ausdruck nicht allein in der elektrischen Schliessungs- und Oeffnungszuckung, sondern auch in zahlreichen anderen Erfahrungen. So braucht nur daran erinnert zu werden, dass auch eine mechanische, etwa durch Druck verursachte Reizung keine Muskelzuckung veranlasst, wenn sie nur ganz allmählich gesteigert wird.

Alles dies wirft aber zugleich Licht auf die eigentliche Bedeutung des Du Bois'schen Erregungsgesetzes, indem sich zeigt, dass nicht sowohl die örtlichen Veränderungen am Reizorte selbst, sondern vielmehr die Fortleitung des Erregungsvorganges, d. h. die Auslösung einer Reiz- (Contractions-) Welle, von Intensitätsschwankungen des Stromes und deren Steilheit abhängig sind, sofern es sich überhaupt um Objecte mit hinlänglich entwickeltem Leitungsvermögen handelt. Das „allgemeine Gesetz der Erregung“ bezieht sich daher nicht sowohl auf den Ablauf des Erregungsvorganges und auf das Zustandekommen der demselben zu Grunde liegenden Veränderungen der erregbaren Substanz am Orte der directen Reizung (der physiologischen Anode und Kathode), sondern vielmehr nur auf die Bedingungen der Fortpflanzung des Erregungsvorganges durch Leitung. In diesem Sinne lässt sich dann das Gesetz auch so ausdrücken:

Fortpflanzung der Erregung vom Orte der directen Reizung findet bei Einwirkung des elektrischen Stromes an geeigneten Objecten in der Regel nur bei genügend raschen Stromesschwankungen statt, mögen dieselben nun von Null oder irgend einem endlichen Werth ausgehen.

Die vergleichende Untersuchung möglichst verschiedener contractiler Substanzen zeigt nun ganz unmittelbar, dass am Orte der directen Reizung selbst während der ganzen Dauer des Stromes wie auch einige Zeit nachher sichtbare Veränderungen bestehen bleiben, deren Bedeutung nur in den Fällen unterschätzt werden könnte, wo sie, wie beispielsweise beim quergestreiften Muskel, gegenüber den Erfolgen der fortgeleiteten Erregung („Zuckung“) mehr oder weniger in den Hintergrund treten. Ohne hier näher auf die Frage einzugehen, weshalb in der Regel nur eine Contractionswelle bei Schliessung oder Oeffnung des Stromkreises abläuft, muss doch darauf hingewiesen werden, dass dies unter Umständen auch bei intermittirender

Dauerreizung mit gleichgerichteten, rasch unterbrochenen Strömen geschieht, sowie umgekehrt in andern Fällen dauernde Schliessung eines Kettenstromes einen äusserlich ähnlichen, dauernden Erregungszustand des ganzen Muskels zur Folge haben kann, wie sonst nur intermittirende Reizung. In ersterer Hinsicht zeigten Bernstein und Engelmann, dass, wenn bei rascher Unterbrechung eines Kettenstromes die Pause zwischen je zwei auf einander folgenden Schliessungen unter einen gewissen Werth sinkt, der Erfolg der Reizung quergestreifter Muskeln gleich dem der Schliessung eines constanten Stromes ist; d. h. es läuft nur eine einzige Contractionswelle (Anfangszuckung) von der Kathode ab, an der es dann, wie bei dauernder Schliessung, zu einer localen Dauercontraction kommt. Die Grösse des betreffenden Zeitwerthes nimmt ab mit wachsender Stromstärke und wächst mit abnehmender Reizbarkeit.

Noch leichter lässt sich nach Engelmann dieselbe Thatsache am träge reagirenden Ureter nachweisen, da hier die Pausen zwischen je zwei auf einander folgenden Schliessungsreizen sehr viel grösser sein können, als beim quergestreiften Muskel, ohne dass an dem Erfolge etwas geändert wird, indem nur im Beginn und am Ende der intermittirenden Reizung eine Contractionswelle, ersterenfalls von der Kathode, letzterenfalls von der Anode, abläuft („Anfangs- und Endzuckung"). Unter allen Umständen ist also eine gewisse, bei verschiedenen contractilen Substanzen (deren Leitungsvermögen überhaupt höher entwickelt ist) sehr wechselnde Zeit erforderlich, bevor nach Ablauf einer Contractionswelle die Bedingungen sich wieder herstellen, welche zum Zustandekommen einer neuen Reizwelle erforderlich sind (Engelmann).

Die oben mitgetheilten Erfahrungen über Auslösung rhythmisch auf einander folgender Contractionswellen bei dauerndem Geschlossenbleiben eines Kettenstromes widersprechen dem Gesagten durchaus nicht. Offenbar kommt es, ganz allgemein ausgedrückt, nur auf die Wiederherstellung eines ursprünglich vorhandenen Zustandes der erregbaren, leitungsfähigen Substanz an, wenn während des Fortbestehens einer stetig wirkenden Reizursache neuerdings eine Contractionswelle ablaufen soll.

Dies wird aber, sofern nur das Verhältniss und der zeitliche Verlauf der Assimilations- und Dissimilationsprocesse der lebenden Substanz entsprechende sind, ebensowohl dann der Fall sein können, wenn es sich um eine intermittirende Reizung handelt, wie im Falle einer stetig fortwirkenden Erregungsursache. In letzterer Beziehung braucht bloss auf das so weitverbreitete Vorkommen rhythmischer Bewegungsvorgänge verwiesen zu werden, die in vielen Fällen nachweislich auf der Fähigkeit gewisser Plasmaarten beruhen, einen stetigen Reiz in rhythmische Erregung umzusetzen. Von dem nicht weiter differenzirten Plasma der Protisten (contractile Vacuolen) bis zu den quergestreiften Muskeln hinauf findet man dieses Vermögen mehr oder weniger entwickelt, doch machen sich gradweise Unterschiede bemerkbar. So sehen wir auch den ganglienfreien Herzmuskel nicht nur bei gleichmässig andauernder mechanischer oder chemischer Reizung, sondern auch unter dem Einfluss des constanten Stromes rhythmisch pulsiren, und dasselbe gilt, wenn auch in viel geringerem Grade, vom quergestreiften Stammesmuskel. Ohne auf die Frage nach der eigentlichen Ursache der

Rhythmicität in diesen und andern Fällen näher einzugehen, soll hier nur noch besonders betont werden, dass gerade auch das Vorkommen rhythmisch wiederholter Contractionen während dauerndem Geschlossensein des Stromes einen sehr überzeugenden Beweis dafür liefert, das bei elektrischer Reizung der Vorgang der Erregung dauernd ausgelöst wird. Von grosser Bedeutung sind in dieser Beziehung auch gewisse, später näher zu erörternde elektromotorische Folgewirkungen der Durchströmung von Muskeln, welche man seit Du Bois unter dem Namen der secundär elektromotorischen Erscheinungen zusammenzufassen pflegt.

Als zweite fundamentale Thatsache das ganzen Gebietes ist das Gesetz von der ausschliesslich polaren Wirkung jedes wie immer erzeugten elektrischen Stromes zu bezeichnen, demzu Folge der Erregungsvorgang beim Entstehen und während der Schliessungsdauer des Reizstromes in der Mehrzahl der Fälle primär nur an der physiologischen Kathode, beim Verschwinden und nach Oeffnung des Kreises aber nur an der physiologischen Anode ausgelöst wird. Eine bemerkenswerthe Ausnahme in Bezug auf die erwähnte Localisation der Erregung bei elektrischer Reizung bilden, wie gezeigt wurde, viele, ja vielleicht die Mehrzahl der Protisten, bei welchen die Erregung zwar auch streng polar erfolgt, aber bei der Schliessung an der Anode, bei der Oeffnung an der Kathode localisirt erscheint; auch die Beobachtungen von Roux über die morphologische „Polarisation" von Eizellen würden sich hier anreihen. In vielen Fällen lassen sich ferner durch entsprechende sichtbare Gestaltveränderungen ebenso gesetzmässige erregungshemmende Wirkungen des Stromes nachweisen, welche gleichzeitig mit den Erregungserscheinungen auftreten, aber an dem entgegengesetzten Pole localisirt sind. Der kathodischen Schliessungserregung entspricht daher gleichzeitig eine anodische Schliessungshemmung, der anodischen Oeffnungserregung eine kathodische Oeffnungshemmung. Es zeigen also sowohl die gleichzeitig vorhandenen polaren Stromeswirkungen, beziehungsweise Nachwirkungen, wie auch die nach einander am gleichen Pole hervortretenden Wirkungen im Allgemeinen antagonistischen Charakter, was sich insbesondere auch in dem gegensätzlichen Verhalten der „elektrotonischen" Erregbarkeitsveränderungen an den physiologischen Polen ausprägt, die es ermöglichen, namentlich die Hemmungswirkungen auch in solchen Fällen nachzuweisen, wo wegen Mangels eines tonischen Erregungszustandes eine sichtbare Gestaltveränderung nicht hervortritt. Soweit sich aus Versuchen an Muskeln schliessen lässt, scheint der Strom, wenn seine Stärke gewisse Grenzen nicht überschreitet, die intrapolare Strecke zu durchsetzen, ohne merkliche Veränderungen innerhalb derselben hervorzurufen. Unter gewissen Umständen treten allerdings in der Umgebung der physiologischen Pole, und zwar während der Schliessung der Anode, nach der Oeffnung der Kathode Erregungserscheinungen hervor, welche aber wohl nur durch Stromschleifen und Bildung secundärer Elektrodenstellen bedingt sein dürften und denen daher gleichzeitig antagonistische Veränderungen (Hemmungen) in der Umgebung des anderen Poles entsprechen.

Die Fortdauer der erregenden bezw. hemmenden Wirkungen des Stromes während der Schliessungszeit, sowie die polare Beschränktheit

und der Antagonismus derselben lassen es zweifellos erscheinen, dass die Erfolge der elektrischen Reizung nur eine besondere Aeusserung der beginnenden Elektrolyse der lebenden Substanz darstellen. Dann wird es auch im Allgemeinen verständlich, dass sich die anodischen und kathodischen Veränderungen in ihrer Wirkung aufheben, wenn sie, wie bei einer Querdurchströmung an den gegenüber liegenden Längsseiten einer Muskelfibrille oder überhaupt eines sehr schmalen Streifens contractiler Substanz (etwa eines Pseudopodiums) erzeugt werden. Es widerspricht dieser Auffassung auch nicht, dass die der Erregung zu Grunde liegenden Veränderungen bei gewissen Plasmaarten nicht an der Kathode, sondern im Gegentheil an der Anode localisirt erscheinen; denn offenbar hängt dies nur von der Qualität der erregbaren Substanz ab, die nicht nothwendig in allen Fällen dieselbe zu sein braucht. Diese flüchtigen Andeutungen mögen an dieser Stelle genügen; es wird unsere Aufgabe sein, später nochmals im Zusammenhang auf die Theorie der elektrischen Erregung, soweit sich eine solche zur Zeit aufstellen lässt, näher einzugehen.

## LITERATUR.


1. **E. Hering,** Beiträge zur allgem. Nerven- und Muskelphysiologie. II. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. LXXIX. III. Abth.)
2. **Tigerstedt,** Du Bois Arch. Supplement. 1885. p. 209.
3. **W. Biedermann,** Beiträge zur allgem. Nerven- und Muskelphysiologie. XVII. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. XCI. III. Abth. 1885.)
4. **A. Fick,** Beiträge zur vergleich. Physiologie der irritablen Substanzen. Braunschweig 1863.
5. **Engelmann,** Pflügers Arch. III. p. 263 ff.
6. **Erb,** Arch. für klin. Med. IV. p. 535 und V. p. 42.
   **Neumann,** Deutsche Klinik. 1864. No. 7.
   **Neumann,** Königsberger med. Jahrb. IV. 1864. p. 93.
   **Neumann,** Archiv für Anatomie und Physiologie. 1864. p. 554.
   **Brücke,** Sitzungsberichte der Wiener Academie. LVI. 1867. p. 594. LVIII. 1868.
7. **A. Fick,** Untersuchungen über elektr. Nervenreizung. Braunschweig 1864.
8. **W. Wundt,** Zur Lehre von der Muskelbewegung. p. 122.
9. **B. Morgen,** Ueber Reizbarkeit und Starre der glatten Muskeln. (Untersuchungen aus dem physiolog. Institut der Universität Halle. II. Heft. 1890.)
10. **H. v. Bezold,** Untersuchungen über die elektr. Erregung der Nerven und Muskeln. 1861.
11. **C. Eckhardt,** Beiträge zur Anat. und Physiol. III. p. 147.
12. **Foster** and **Dew-Smith,** Journ. of anat. and physiol. 10. p. 737.
    **Scherhey,** Du Bois Arch. 1880. p. 259.
    **R. Neumann,** Pflügers Arch. 39. p. 403.
13. **E. Hering,** Beiträge zur allgem. Nerven- und Muskelphysiologie. I. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. LXXIX. III. Abth. 1879.)
14. **W. Biedermann,** Beiträge zur allgem. Nerven- u. Muskelphysiol. XI. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. LXXXVII. III. Abth. 1883.)
15. **C. Sachs,** Du Bois Arch. 1874. p. 57.
16. **C. Leicher,** Untersuchungen aus dem physiolog. Institut der Universität Halle. I. Heft. p. 5.
17. **Luchsinger,** Pflügers Arch. XII. p. 152.
18. **Tschirjew,** Du Bois Arch. 1877. p. 489.

19. **J. Albrecht, Meyer** und **Giuffrè**, Pflügers Arch. 21. p. 462 ff.
20. **Aeby**, { Untersuchungen über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit u. s. w. Braunschweig 1862. p. 58.
Arch. für Anat. und Physiol. 1867. p. 688.
21. **M. Schiff**, Moleschotts Untersuchungen. V. p. 181 ff.
22. **W. Biedermann**, Pflügers Arch. 47. 1890. p. 250 f.
23. **E. Brücke**, Sitzungsberichte der Wiener Academie. LXX. III. Abth. 1874.
24. **W. Biedermann**, Beiträge zur allgem. Nerven- u. Muskelphysiol. III. (Sitzungsberichte der Wiener Academie.)
25. **Regeczy**, Pflügers Arch. 43. 1888. p. 533.
26. **W. Biedermann**, Beiträge zur allgem. Nerven- u. Muskelphysiol. IV. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. LXXIX. III. Abth.)
27. **Engelmann**, Pflügers Arch. 26. p. 191.
28. **L. Hermann**, Pflügers Arch. XLV. 1889. p. 593.
29. **W. Biedermann**, Pflügers Arch. 46. 1890. p. 398.
30. **M. Fürst**, Pflügers Arch. 46. 1890. p. 367 ff.
31. **W. Biedermann**, Pflügers Arch. 45. 1889. p. 369.
32. **Schillbach**, Virchows Arch. 1887. p. 109.
33. **Lüderitz**, Pflügers Arch. XLVIII. p. 1 ff.
34. **Hillel Jofè**, Recherches physiologiques sur l'action polaire des courants electriques. These inaug. Genève 1889.
35. **W. Biedermann**, Beiträge zur allgem. Nerven- und Muskelphysiologie. XIV. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. LXXXIX. III. Abth. 1884.)
36. — — Beiträge zur allgem. Nerven- und Muskelphysiologie. XVIII. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. XCII. III. Abth. 1885.)
37. **W. Kühne**, Arch. für Anat. und Physiol. 1860. p. 542.
38. **E. Du Bois-Reymond**, Ges. Abhandlungen. I. p. 126.
39. **L. Hermann**, Pflügers Arch. 39. p. 603.
40. **Jendrassik**, Du Bois Arch. für Physiol. 1879. p. 300.
41. **Regeczy**, Pflügers Arch. XLV.
42. **L. Hermann**, Pflügers Arch. XXX.
43. **R. Heidenhain**, Physiolog. Studien.
44. **J. Rosenthal**, Zeitschr. für rat. Med. 3. III. p. 132.
45. **Hermann's** Handbuch der Physiologie. I. 1. p. 365 ff.
46. **W. Kühne**, Untersuchungen über das Protoplasma. Leipzig 1864.
47. **M. Verworn**, Pflügers Arch. XLV und XLVI.
48. **Roux**, Sitzungsberichte der Wiener Academie. CI. III. Abth. 1892.

## D. Die elektromotorischen Wirkungen der Muskeln.

Die in Form chemischer Spannkraft in den Muskeln, wie überhaupt in jeder lebendigen Substanz aufgespeicherte potentielle Energie liefert im Allgemeinen drei Formen lebendiger Kraft, und zwar mechanische Arbeit (Massenbewegung), Molekularbewegung der Wärme und Elektricität. Unter diesen spielt die erstere, sofern es sich um echte Muskelzellen handelt, weitaus die wichtigste Rolle und ist als deren eigentliche und specifische Leistung anzusehen. Dem gegenüber tritt die Wärmebildung bei Weitem nicht so sehr in den Vordergrund, obschon sie, zumal bei den Warmblütern, eine ausserordentlich wichtige Rolle im Haushalt des Organismus zu spielen berufen ist. Die Elektricitätsentwicklung endlich, welche uns im Folgenden allein zu beschäftigen haben wird, tritt, abgesehen von einer verschwindend kleinen Zahl von Ausnahmsfällen, so sehr zurück gegenüber den beiden andern Formen lebendiger Kraft, dass es der feinsten Hülfsmittel und der empfindlichsten Methoden bedarf, um nur überhaupt die Thatsache ihres Vorhandenseins festzustellen. Wenn dem ungeachtet gerade dieses Kapitel der Elektrophysiologie zu den bestgekannten und am sorgfältigsten durchgearbeiteten der Physiologie überhaupt gehört, so liegt dies vor Allem in dem Umstande begründet, dass seit dem Bekanntwerden der wunderbaren Wirkungen des elektrischen Stromes auf reizbare Theile und jenem folgenschweren Streit zwischen Galvani und Volta der Gedanke, es möchten die räthselvollen Erscheinungen der Muskel- und Nerventhätigkeit in irgend einer Beziehung zu der damals nicht minder dunklen Kraft der Elektricität stehen, niemals ganz verschwand. Wenngleich in der Folge die Ueberzeugung bald zum Durchbruch gelangte, dass das, was sich im Nerven zum Muskel fortpflanzt (das „Nervenprincip"), sicher nicht an sich Elektricität ist, so legten doch die später so ausserordentlich rasch fortgeschrittenen Kenntnisse der elektromotorischen Wirkungen gewisser thierischer Theile und insbesondere gerade der Muskeln und Nerven immer wieder die Vermuthung nahe, dass diese Wirkungen nicht ohne Bedeutung für die Function der betreffenden Theile seien.

Leider muss man aber bekennen, dass, ungeachtet der zahllosen Arbeiten und Entdeckungen auf diesem so viel und gern durchforschten Gebiete, ein sehr auffälliger Widerspruch zwischen der Summe von Kenntnissen und Erfahrungen im Einzelnen und der fast gänzlichen Unkenntniss ihrer Bedeutung für die Function der betreffenden Gewebe hervortritt. Ueber das Stadium mehr oder weniger begründeter Vermuthungen sind wir hier noch nicht hinaus gekommen. In gross-

artigster Weise manifestirt sich dagegen die Elektricitätsentwicklung lebender organischer Theile bei jenen wunderbaren Fischen, welche, ausgestattet mit mächtig wirkenden Batterieen, ein einzig dastehendes Beispiel liefern, wie aus unscheinbaren Anfängen, aus Muskeln oder Drüsenzellen, deren elektromotorische Wirkungen nur schwer nachweisbar sind, sich Organe entwickelt haben, deren Bedeutung als mächtige elektrische Schutz- und Angriffswaffen für ihre Träger so unverkennbar hervortritt.

Man kann sich dem Gewichte dieser Thatsache nicht verschliessen und wird das grosse Interesse, welches man seit jeher dem im Folgenden zu behandelnden Zweig der Elektrophysiologie entgegenbrachte, um so berechtigter finden, als durch die grundlegenden Arbeiten Matteucci's, Du Bois-Reymond's, L. Hermann's u. A. hier eine Basis geschaffen wurde, auf welcher weiter zu bauen nicht nur an sich hohen Genuss gewährt, sondern durch die Exaktheit der Methodik auch ein dereinstiges Verständniss der wahren Bedeutung aller Einzelbeobachtungen verbürgt.

Ungeachtet der grossen Bedeutung, welche gerade auf diesem Gebiete der historischen Entwicklung unserer Kenntnisse zukommt, darf ich von einer Besprechung derselben an dieser Stelle absehen, da es sich doch nur um einen kurzen Auszug jener mustergültigen Darstellung handeln könnte, welche Du Bois-Reymond in seinen classischen „Untersuchungen" davon gegeben hat.

Es soll daher im Folgenden sofort mit der Besprechung der elektromotorischen Wirkungen der Muskeln während der „Ruhe" begonnen werden.

## I. Der „Ruhestrom" der Muskeln.

In den Jahren 1840—1843 wurde ziemlich gleichzeitig von C. Matteucci und E. Du Bois-Reymond die Thatsache entdeckt, dass isolirte, quergestreifte Muskeln sich unter gewissen Bedingungen in einer streng gesetzmässigen Weise elektromotorisch wirksam zeigen. Damit war ein grosses Gebiet der Elektrophysiologie erschlossen, dessen weitere Erforschung und Bearbeitung stets eine bewundernswerthe Leistung Du Bois-Reymond's bleiben wird, neben welchem sich später insbesondere Hermann die grössten Verdienste erworben hat. Schneidet man aus der Mitte eines möglichst regelmässigen, parallelfaserigen Froschmuskels (etwa des Sartorius, Gracilis oder Semimembranosus) ein längeres Stück heraus, so erhält man ein sogenanntes Muskelprisma oder einen Muskelcylinder, dessen zwei Endflächen durch künstliche Querschnitte gebildet werden, während die Mantelfläche (der „natürliche Längsschnitt" Du Bois') der wirklichen unversehrten Muskeloberfläche entspricht. Legt man nun unpolarisirbare Elektroden von entsprechender Form der Art an ein solches Muskelprisma an, dass die eine den künstlichen Querschnitt, die andere die Mitte des natürlichen Längsschnittes ableitend berührt, so beobachtet man, wenn sich im Kreise ein hinreichend empfindliches Galvanometer (Multiplicator oder Spiegelbussole) befindet, stets eine sehr starke Ablenkung im Sinne eines Stromes, welcher im ableitenden Bogen vom Längsschnitt zum Querschnitt, im Muskel selbst daher umgekehrt vom Querschnitt zum Längsschnitt fliesst. Da jeder beliebige

Punkt des Längsschnittes, mit jedem beliebigen Punkt des Querschnittes verbunden, immer Ströme in demselben Sinne liefert, so lässt sich allgemein der Satz aufstellen, dass die ganze Mantelfläche des Muskelcylinders positive, jeder Querschnitt dagegen negative Spannung zeigt. Man findet aber bald, dass die Vertheilung dieser Spannungen eine ungleiche ist; denkt man sich den Muskelcylinder durch eine in der Mitte durchgelegte, den Endflächen parallele Ebene in zwei Hälften getheilt, so entspricht dem „Aequator", d. h. der kreisförmigen Durchschnittslinie, an der Manteloberfläche die grösste positive Spannung. Vom Aequator aus nehmen die positiven Spannungen nach beiden Seiten gegen die Endflächen hin ungleichmässig, d. h. gegen die Enden hin schneller, ab, um an der Grenze zwischen Längsschnitt und Querschnitt gleich Null zu werden. Alle Spannungslinien oder isoelektrischen Curven bilden daher parallel dem Aequator verlaufende Kreise. An den Endquerschnitten nimmt die negative Spannung jederseits von der Mitte nach der Peripherie hin ab. Aus dieser Vertheilung der Spannungen lässt sich leicht ersehen, dass die Grösse der Ablenkung je nach der Lage der Fusspunkte des ableitenden Bogens sehr verschieden ausfallen wird, so dass man starke, schwache und unwirksame Anordnungen unterscheiden kann. Es wird offenbar kein Strom entstehen, wenn zwei Punkte des Aequators oder irgend einer ihm parallel verlaufenden isoelektrischen Curve ableitend berührt werden; dies wird auch nicht der Fall sein, wenn von symmetrisch zum Aequator gelegenen Punkten des Längsschnittes oder entsprechenden Punkten beider Endquerschnitte abgeleitet wird. Dagegen zeigen sich schwache Ablenkungen sowohl bei Ableitung von zwei asymmetrisch zum Aequator gelegenen Längsschnittpunkten, wie auch von zwei asymmetrischen Punkten desselben oder beider künstlichen Querschnitte. Fig. 102 giebt eine schematische Uebersicht aller dieser möglichen Fälle. *a b c d* stellt einen Schnitt durch den Muskelcylinder dar; die Pfeile bezeichnen die Richtung der in den ableitenden Bogen fliessenden Ströme. In den Bogen, welche symmetrische Punkte verbinden, entsteht gar kein Strom.

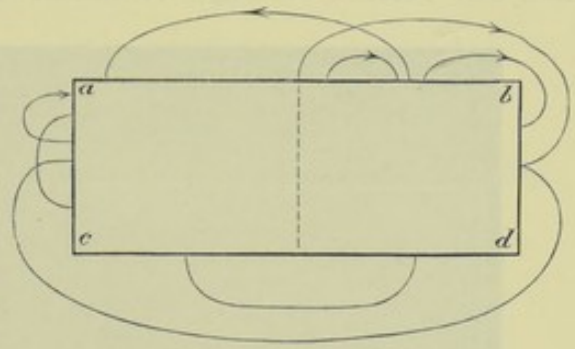


Fig. 102.

Wird die an jedem Punkte einer Längsschnittseite bestehende Spannung durch die Höhe einer Ordinate ausgedrückt, welche auf der Längsschnittseite als Abscisse errichtet wird, so bildet in Folge der rascheren Abnahme der Spannungen nach den Endquerschnitten hin die Verbindungslinie der Gipfelpunkte jener Ordinaten eine beiderseits steil abfallende krumme Linie. Aehnlich verhält es sich auch am Querschnitt (Fig. 103).

Verkürzt man den regelmässigen Muskelcylinder durch Anlegung neuer Querschnitte, so erhält man stets Cylinder (Prismen), welche für sich demselben Gesetze des Muskelstromes folgen; man kann

ferner den Muskel auch parallel seiner Faserung der Länge nach spalten, so dass, wie Du Bois sich ausdrückt, ein künstlicher Längsschnitt entsteht, der sich nun ebenso wie der „natürliche“ positiv zum Querschnitt verhält. Es ist wohl nicht zu bezweifeln, dass, wenn es möglich wäre, eine einzelne Primitivfaser für sich zu untersuchen, derselbe Gegensatz zwischen Längsschnitt und Querschnitt sich auch hier bemerkbar machen würde. Ja, man darf vielleicht mit einiger Berechtigung noch weiter gehen und auch kleinen Theilen einer Primitivfaser elektromotorische Wirksamkeit in gleichem Sinne zuschreiben. Du Bois-Reymond gelangte so in der That zu der Anschauung, dass jede Muskelfaser aus kleinsten, elektromotorisch wirkenden, in einer leitenden Flüssigkeit suspendirten Theilchen („Molekeln“) aufgebaut sei, und entwickelte auf Grund dieser Vorstellung eine Theorie der elektrischen Erscheinungen an thierischen Geweben, welche lange Zeit hindurch allein herrschend war. Eine nothwendige Consequenz dieser Auffassung war die, wie es schien, durch den Versuch bestätigte Annahme, dass auch völlig unversehrte,

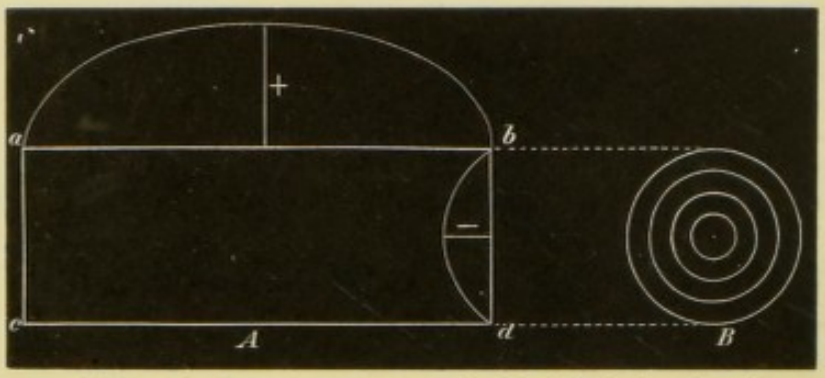



Fig. 103. Vertheilung der Spannungen am geraden Muskelcylinder. (Nach Rosenthal.)

quergestreifte Muskeln mit natürlichem Querschnitt in ganz gleicher Weise elektromotorisch wirken, wie solche, welche mit künstlichem Querschnitt versehen sind. Unter „natürlichem Querschnitt“ versteht Du Bois-Reymond die Gesammtheit der mit der Sehne noch in natürlichem Zusammenhange befindlichen unversehrten Muskelfaserenden. Diese Lehre von der elektromotorischen Gleichwerthigkeit des künstlichen und natürlichen Querschnittes stützte sich hauptsächlich auf das elektromotorische Verhalten des scheinbar unverletzten M. gastrocnemius vom Frosche, dessen complicirter Bau und vielfache Verwendung es erforderlich machen, noch etwas näher auf den so viel besprochenen „Gastrocnemiusstrom“ einzugehen. Es soll zunächst ganz davon abgesehen werden, dass, wie später zu erörtern sein wird, der wirklich gänzlich unversehrte Muskel elektromotorisch völlig unwirksam ist, sondern wir nehmen an, der Achillessehnenspiegel verhalte sich, wie in der Mehrzahl der Fälle, bei nicht besonderer Sorgfalt der Präparation negativ gegen die übrige Muskeloberfläche. Wegen des complicirten Baues ist dann auch die Vertheilung der Oberflächenspannungen eine viel verwickeltere als am parallelfaserigen, regelmässigen Muskelcylinder. Eine sehr anschauliche Beschreibung des Baues giebt Rosenthal (2).

„Man denke sich zwei Sehnenblätter, ein oberes und ein unteres,

durch schräg zwischen beiden ausgespannte Muskelfasern verbunden, so dass wir einen halb gefiederten Muskel hätten. Nun denke man sich das obere Sehnenblatt in der Mitte zusammengefaltet, wie man ein Blatt Papier faltet, und die beiden Blatthälften mit einander verwachsen. Wir haben dann ein oberes, im Innern des Muskels gelegenes Sehnenblatt, von welchem nach beiden Seiten hin Muskelfasern schräg abgehen; die untere Sehne aber ist durch jenes Zusammenfalten der oberen gekrümmt worden, so dass der ganze Muskel die Gestalt einer der Länge nach gespaltenen Rübe erhält, deren flache (dem Unterschenkelknochen zugewendete) Seite ganz von Muskelfasern gebildet wird und nur einen zarten Längsstreif als Andeutung der im Innern verborgenen Sehne zeigt, während die ge-

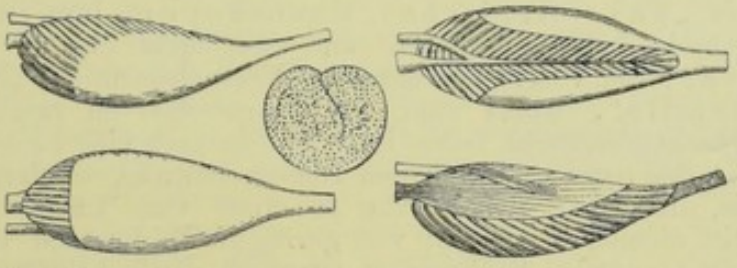


Fig. 104. Schema des Gastrocnemius-Baues. (Nach Du Bois-Reymond.)

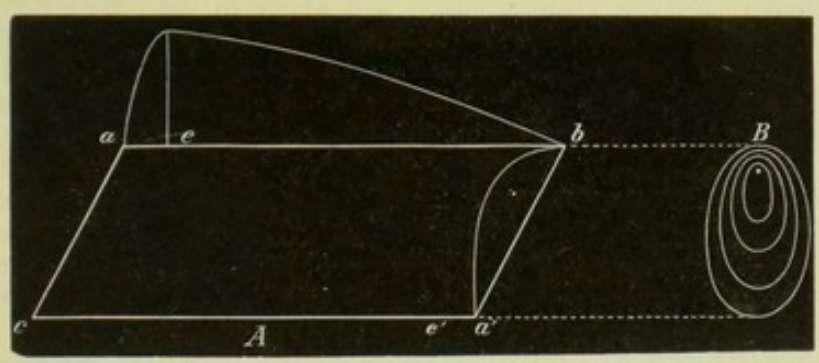



Fig. 105. Vertheilung der Spannungen am schrägen Muskelcylinder. (Nach Rosenthal.)

wölbte Rückseite in ihren unteren zwei Dritttheilen von Sehnensubstanz bedeckt ist, die sich nach unten in die Achillessehne fortsetzt“ (Fig. 104). Der Gastrocnemius hat daher von Natur aus einen schrägen Querschnitt und einen natürlichen Längsschnitt, welcher die ganze flache und einen kleinen Theil der gewölbten Fläche einnimmt. Dem entspricht nun auch die eigenthümliche Vertheilung der Spannungen an der Oberfläche des Muskels. Denkt man sich einen regelmässigen Muskelcylinder schräg verzogen (Fig. 105), so dass die beiden Endquerschnitte zwar unter einander parallel, aber schräg zur Axe verlaufen, so entspricht die Curve grösster positiver Spannung nicht dem ebenfalls schrägen, in der Mitte gelegenen, elliptischen Aequator, sondern einer nach den stumpfen Ecken hin verzogenen, gewundenen Curve. Ebenso ist umgekehrt an den spitzen Ecken der Querschnitte die negative Spannung grösser als an den stumpfen. Bei einer am regelmässigen Muskelcylinder stromlosen Anordnung, wo bei

die Fusspunkte des ableitenden Bogens gleichweit vom geometrischen Aequator abliegen, erhält man daher in diesem Falle, wie leicht ersichtlich, einen Strom, welcher im Muskel von der scharfen zur stumpfen Kante fliesst („Neigungsstrom" Du Bois'). Solche Neigungsströme liefert nun auch der von Haus aus mit einem schrägen Querschnitt versehene Gastrocnemius. Man erhält hier vor Allem einen starken Strom bei Ableitung vom oberen und unteren Muskelende, der im Muskel selbst in aufsteigender Richtung fliesst. Ausserdem erhält man aber fast bei jeder anderen Art der Ableitung schwächere oder stärkere Ströme, da gleichartige Stellen nur sehr spärlich an der Oberfläche vorkommen.

Ist der aufsteigende Gastrocnemiusstrom nicht allzu schwach, so lässt er sich, wie überhaupt der Längsquerschnittstrom, auch leicht mittels des „physiologischen Rheoskopes" (des stromprüfenden Froschschenkels) nachweisen, und zwar nicht nur in der schon von Galvani und Volta herrührenden Versuchsform der „Zuckung ohne Metalle", wobei man den Schenkelnerven rasch auf die convexe Muskeloberfläche fallen lässt und dadurch eine äussere Nebenschliessung des Stromes durch den Nerven bewirkt, sondern auch in der Weise, dass man den Nerven in einen vom Längsschnitt und Querschnitt ableitenden Bogen von geringem Widerstand einschaltet. Man erhält dann bei Schliessung, eventuell auch bei Oeffnung des Kreises eine Zuckung des Schenkels. Während die Erregung eines motorischen Nerven durch den Muskelstrom in der Form der „Zuckung ohne Metalle" zur Zeit des berühmten Streites zwischen Galvani und Volta das allergrösste Interesse beanspruchte, da der Versuch die Existenz einer den thierischen Theilen an sich eigenthümlichen Elektricität direct zu beweisen schien, so ist dieses Interesse später fast ganz geschwunden, als es sich hier nicht mehr um eine Streitfrage handelte. Dagegen verdient ein anderer Versuch, den Muskelstrom auf physiologischem Wege nachzuweissen, grössere Beachtung. Da der Längsquerschnittstrom bei Weitem genügt, um den Nerven eines stromprüfenden Froschschenkels zu erregen, so war auch an die Möglichkeit zu denken, den Muskel selbst durch seinen eigenen oder den Strom eines andern Muskels zu erregen (Hering 4).

Schon 1859 beschrieb Kühne (3) ein eigenthümliches Verhalten des querdurchschnittenen M. sartorius vom Frosch, welches beim Eintauchen der Schnittfläche in verschiedene Flüssigkeiten hervortritt und von ihm auf chemische Reizung des blossliegenden Faserinhalts bezogen wurde. Nähert man dem vertical herabhängenden, curarisirten Muskel unmittelbar nach Anlegen eines Querschnittes von unten her ein Schälchen mit 0,6 % NaCl, so sieht man fast unfehlbar im Augenblicke der Berührung der Schnittfläche und des Flüssigkeitsspiegels eine Zuckung erfolgen. Dabei reisst sich der Muskel von der Flüssigkeit los, taucht bei der Wiederverlängerung abermals ein, wobei wieder eine Zuckung erfolgt u. s. w. Es kann auf diese Weise zur Auslösung einer langen Reihe (über 100) rhythmischer Zuckungen kommen. Ganz ebenso gelingt dieser Versuch mit einer grossen Anzahl anderer Flüssigkeiten. Kühne fand nebst NaCl-Lösung in den verschiedensten Concentrationen noch sehr gut wirksam Lösungen von fixen Alkalien und Mineralsäuren bis zu 0,1 %, sowie verschiedene Salzlösungen, dagegen vermisste Kühne die Zuckung

bei Berührung des Querschnittes, wenn er destillirtes Wasser, Alkohol, Creosot, concentrirtes Glycerin, syrupöse Milchsäure anwendete; Wundt und Schelske haben ferner gefunden, dass auch concentrirte Sublimatlösung keine Zuckung vom Querschnitt aus bewirkt. Kühne deutete, wie schon erwähnt, alle Fälle, in welchen er die Zuckungen bei Berührung des frischen Querschnittes mit einer Flüssigkeit beobachtete, als bedingt durch chemische Reizung des blossliegenden Faserinhaltes. Doch wird diese Auffassung sofort zweifelhaft, wenn man sieht, wie mit 0,5—0,6 % NaCl-Lösung, deren relative Unschädlichkeit allbekannt ist, die in Rede stehende Erscheinung ganz besonders schön und lang anhaltend hervortritt. Dabei ist noch besonders beachtenswerth, dass die an dem einmal benetzten Muskelquerschnitt haftende Salzlösung keineswegs zu einer Dauererregung Anlass giebt, wie es doch wohl der Fall sein müsste, wenn die Flüssigkeit chemisch reizend wirkte. Es lässt sich ferner zeigen, dass jede Reizwirkung ausbleibt, wenn die Lösung eben nur den Querschnitt selbst benetzt und gar nicht oder nur in minimaler Menge auf die Längsoberfläche des Muskels gelangen kann. Hering (4) erzielte dies unter Anderem dadurch, dass er um das Querschnittende des Muskels einen schmalen gefetteten Papierstreifen der Art herumlegte, dass sein unterer Rand mit dem Rande des Querschnittes zusammenfällt. Ein so vorbereiteter Muskel zuckt bei Berührung der Querschnittfläche mit der Salzlösung nicht, was doch der Fall sein müsste, wenn es sich um chemische Reizung handelte. „Taucht man dagegen den Muskel bis über den Streifen in die Flüssigkeit, so erhält man wieder eine Zuckung." Es zeigt sich also, dass „zum Gelingen der Versuche einerseits die Herstellung einer leitenden Verbindung zwischen dem Querschnitt und dem untersten Theil der Längsoberfläche nothwendig ist, und dass andererseits diese Leitung keinen zu grossen Widerstand haben, d. h. die Quantität der NaCl-Lösung, durch welche sie hergestellt wird, nicht zu gering sein darf". Wenn es sich daher, wie nach dem Mitgetheilten wohl kaum zu bezweifeln ist, um eine elektrische Erregung des Muskels durch plötzliche Nebenschliessung seines eigenen Stromes innerhalb des im Momente der Berührung vom Querschnitt zum Längsschnitt sich hinaufziehenden Flüssigkeitswalles handelt, so erscheint es auch leicht verständlich, dass alle nicht oder sehr schlecht leitenden Flüssigkeiten, wie die Erfahrung lehrt, stets unwirksam sind, wenn sie auch nachweislich chemisch reizend auf die Muskelsubstanz wirken (Sublimat, Alkohol, Wasser). Man kann, wie Hering zeigte, geradezu aus dem blossen Verhalten des Muskels beim Berühren seines Querschnittes mit einer Flüssigkeit ziemlich sicher voraussagen, ob diese Flüssigkeit relativ gut oder schlecht leitet. Von dem gewonnenen Standpunkte aus erklären sich nun auch einige andere leicht zu bestätigende Erfahrungen, welche gewissermaassen nur Modificationen des erwähnten Grundversuches sind. Lässt man auf eine rechtwinkelig zur Faserrichtung angelegte Schnittwunde eines Muskels einen Tropfen Kochsalzlösung auffallen, so beobachtet man in der Regel eine Zuckung der durchtrennten Fasern und ein stärkeres Klaffen der Wunde. Ebenso gelingt es, eine Zuckung des querdurchschnittenen Sartorius auszulösen, wenn man in geeigneter Weise die Verbindung zwischen Längsschnitt und Querschnitt durch irgend einen feuchten Leiter (etwa ein Stück Leber, todten Muskel etc.) herstellt.

Man kann das Präparat auch mit dem frischen Querschnitt einerseits und einer dem Querschnitt benachbarten Stelle der Längsoberfläche andererseits auf die Bäusche der unpolarisirbaren Zinktrogelektroden legen und den Kreis in Hg schliessen. Bringt man ferner mittels eines Glasstäbchens den Querschnitt eines frei herabhängenden Sartorius durch Herumbiegen des betreffenden Endes mit der Längsoberfläche in Berührung, so tritt ebenfalls eine Zuckung ein in Folge der plötzlichen Schliessung des Stromes durch den Muskel selbst. Hering ist es endlich auch gelungen, durch den Strom eines verletzten Muskels einen zweiten unverletzten zur Zuckung zu bringen. Man befestigt zu diesem Zwecke den letzteren (Sartorius) mittels seiner Knochen der Art, dass er in flachem Bogen schlaff herabhängt. Nun wird der andere vertikal gehaltene Muskel mit seinem Querschnitt der Oberfläche des ersteren bis zur Berührung genähert. „Sind beide Muskeln sehr empfindlich, so können sie schon hierbei beide zucken; da nämlich bei der Berührung des Querschnittes leicht auch ein Theil der Längsoberfläche mit dem unversehrten Muskel in Contact kommt, so findet der Strom des verletzten Muskels durch den unverletzten Schliessung, und hierdurch werden beide erregt." Dies ist aber immer der Fall, wenn man das Schnittende etwas umknickt. Bei allen bisher besprochenen Versuchen handelte es sich um eine Abgleichung des Muskelstromes durch feuchte Leiter. In der That erweisen sich Metalle wegen ihrer ausserordentlich raschen Polarisation als nur sehr wenig geeignet, obschon auf den ersten Blick eher das Gegentheil zu erwarten schien. Hering erhielt, wie früher schon Kühne (5), keine oder nur sehr schwache Zuckungen, wenn der frische Querschnitt eines curarisirten Sartorius mit einer Platinplatte berührt wurde, während ein mit jener durch einen Hg-Schlüssel zu verbindender Draht aus gleichem Metall verschiedene Punkte der Leitungsoberfläche berührte.

Der Umstand, dass, wie gezeigt wurde, der Längsquerschnittstrom eines Muskels genügt, um nicht nur den Nerv eines stromprüfenden Froschschenkels, sondern auch den verletzten Muskel selbst oder einen andern unversehrten unter geeigneten Umständen zu erregen, lässt von vornherein darauf schliessen, dass derselbe auch bei allen elektrischen Reizversuchen an verletzten und daher elektromotorisch wirksamen Muskeln eine Rolle zu spielen vermag, und es erscheint um so nothwendiger, auch dieser Interferenzerscheinungen zwischen dem künstlichen und natürlichen Strom zu gedenken, als es sich hier um einige Thatsachen handelt, welche zu theoretisch wichtigen Schlussfolgerungen Anlass gegeben haben.

Als ein besonders schlagender Beweis für die Gültigkeit des polaren Erregungsgesetzes wurde oben das eigenthümliche Verhalten eines einseitig verletzten parallelfaserigen Muskels bei Längsdurchströmung erwähnt, welches sich bekanntlich darin äussert, dass die erregende Wirkung der Schliessung oder Oeffnung eines Stromes immer dann vermindert oder aufgehoben erscheint, wenn derselbe durch die Demarcationsfläche aus- bezw. eintritt. Da nun im ersteren Falle die Richtung des in den Reizkreis abgezweigten Antheiles des Muskelstromes stets der Richtung des Kettenstromes entgegengesetzt ist, der letztere daher durch den ersteren nothwendig geschwächt wird, so entsteht die Frage, ob nicht dieser Umstand allein ausreichte, um die verminderte Reizwirkung bei Schliessung des Kreises zu erklären.

Offenbar müsste dann bei zwei in denselben Stromkreis hinter einander eingeschalteten Muskeln, deren einer am einen Ende verletzt wurde, die Schliessung des Stromes nachher auf jeden der beiden Muskeln in gleicher Weise wirken, d. h. die Schliessungserregung müsste bei admortaler Stromesrichtung nicht nur an dem mit künstlichen Querschnitt versehenen, sondern auch an dem normalen Präparat ausbleiben oder vermindert erscheinen. Dies ist jedoch niemals der Fall. Nicht minder schlagend wird die obige Annahme auch dadurch widerlegt, dass durch beiderseitige Abtödtung der Faserenden eines parallelfaserigen Muskels die Erregbarkeit in gleicher Weise für Schliessung aufsteigender wie absteigender Ströme vernichtet oder herabgesetzt wird. Dagegen scheint es allerdings, dass die verstärkte Wirkung, welche man oft bei Schliessung schwacher „abterminal" gerichteter Kettenströme nach einseitiger Verletzung des M. sartorius beobachtet, wesentlich mit durch den sich in diesem Falle zu dem Reizstrom algebraisch hinzuaddirenden Muskelstromzweig verursacht wird.

Unter gewissen, gleich näher zu erörternden Bedingungen kann es durch Interferenz des Demarcationsstromes und eines künstlichen Reizstromes zur Entstehung scheinbarer Oeffnungszuckungen kommen, die leicht als Folgewirkungen einer wirklichen Oeffnungserregung aufgefasst werden können und thatsächlich auch mit solchen verwechselt wurden. Denkt man sich einen leitenden Bogen von relativ geringem Widerstande der Art an einen, am Beckenende mit künstlichem Querschnitt versehenen, curarisirten Sartorius angelegt, dass die unpolarisirbaren Fusspunkte einerseits den Querschnitt, beziehungsweise den davon ableitenden Beckenknochen und andererseits das tibiale Sehnenende (beziehungsweise die Tibia selbst) berühren, so muss sich in dem Augenblicke, wo der an irgend einer Stelle unterbrochen gedachte Bogen geschlossen wird, der Längsquerschnittstrom durch diesen abgleichen und würde voraussichtlich, an dem schmalen Muskelende aus normaler Muskelsubstanz austretend, eine Schliessungszuckung auslösen, wenn die Intensität des abgeleiteten Stromzweiges genügend gross, der Widerstand im Kreise aber möglichst gering wäre; Bedingungen, die allerdings in dem vorausgesetzten Falle in der Regel kaum gegeben sind. Setzen wir aber einen Augenblick voraus, es wäre hier wirklich zur Auslösung einer Schliessungszuckung des Muskels durch Nebenschliessung des eigenen Stromes gekommen, so würde eine auf dieselbe Ursache zurückzuführende Zuckung auch ausgelöst werden müssen, wenn der durch die Nebenschliessung abgezweigte Antheil des Muskelstromes zunächst durch einen die intrapolare Strecke, d. h. den ganzen Muskel in aufsteigender Richtung durchfliessenden Kettenstrom compensirt, beziehungsweise übercompensirt würde, um dann im Momente der Oeffnung plötzlich wieder Schliessung zu finden. Für den Fall, dass die Compensation eine vollständige wäre und wenn man von unvermeidlichen Nebenwirkungen des compensirenden Stromes absehen könnte, würde der Reizerfolg bei Oeffnung des Kettenstromes sogar ebenso gross sein, wie vorher bei Schliessung des ableitenden Bogens. Man kann nun den Versuch in der That zu einem erfolgreichen gestalten, wenn man den Widerstand im ableitenden Bogen durch Verkürzung der intrapolaren Muskelstrecke möglichst verringert (6). Zu dem Zwecke genügt es oft schon, die untere Hälfte des Sartorius allein zu benützen,

indem man ein Segment in der Mitte des Muskels durch Wärme abtödtet (einen künstlichen, thermischen Querschnitt anlegt), die betreffende Stelle mittels kleiner Nadeln auf einer Korkplatte befestigt und das untere Drittel des Muskels, durch die anhängende Tibia belastet, frei herabhängen lässt. Zwei unpolarisirbare Elektroden, von denen die eine am obersten Rande der abgetödteten Strecke angelegt wird, während die andere nebst der Tibia in ein Gefäss mit concentrirter Kochsalzlösung taucht, vermitteln einerseits die Ableitung des Muskelstromes und dienen andererseits auch der Zuführung des von einem Daniell'schen Elemente gelieferten, compensirenden Kettenstromes. Um die Intensität dieses letzteren beliebig abstufen zu können, befindet sich im Kreise ein Rheochord, welches zugleich als Nebenschliessung des Muskelstromes dient. Es muss Vorsorge getroffen sein, um den Kreis beliebig an zwei verschiedenen Stellen öffnen zu können, da es hauptsächlich darauf ankommt, den Unterschied des Reizerfolges bei Oeffnung des Hauptstromes mit gleichzeitiger Nebenschliessung des Muskelstromes und bei einfacher Ausschaltung des ersteren zu untersuchen. Zu dem Zwecke befinden sich zwei Quecksilberschlüssel im Kreise, von denen der eine zwischen dem Element und dem Rheochord, der andere zwischen diesem und dem Muskel eingeschaltet ist. Der erstere soll im Folgenden als Schlüssel des Hauptstromes, der letztere als Schlüssel des Zweigstromes bezeichnet werden. Wenn man nun unmittelbar nach Anlegen des thermischen Querschnittes den als äussere Nebenschliessung des Muskelstromes dienenden Kreis mittels des Zweigstromschlüssels schliesst, während der Hauptstromschlüssel geöffnet bleibt, so beobachtet man günstigen Falles an recht erregbaren Präparaten eine deutliche, wenn auch meist nur schwache Schliessungszuckung. Viel sicherer wird dasselbe Resultat erzielt, wenn man die unpolarisirbaren Elektroden in geringem Abstande seitlich direct an zwei Stellen der Muskeloberfläche anlegt, wodurch die Widerstände im Kreise beliebig verkleinert werden können. Spannt man die obere Hälfte eines unversehrten Sartorius auf einer Korkplatte aus und legt die eine Elektrode am Beckenende, die andere an einem nur wenig tiefer gelegenen Punkte der Längsoberfläche an, so beobachtet man bei Zuführung eines schwachen oder mittelstarken, absteigend oder aufsteigend gerichteten Stromes zwar eine Zuckung bei jedesmaliger Schliessung, dagegen fehlt jede Spur einer Gestaltveränderung des Muskels bei Oeffnung des Stromkreises mittels des Haupt- oder Zweigstromschlüssels. Wesentlich verschieden gestaltet sich jedoch das Resultat des Versuches, wenn zuvor am Beckenende des Muskels ein künstlicher (thermischer) Querschnitt angelegt wird; berührt dann die negative Elektrode das wärmestarre Muskelende, während die positive zunächst an einer möglichst nahe gelegenen Stelle der unversehrten Oberfläche angelegt wird, so beobachtet man fast ausnahmslos unmittelbar nach der Verletzung an gut erregbaren Präparaten eine deutliche Zuckung der als Index der Erregung dienenden, frei herabhängenden unteren Muskelhälfte, sobald, während der Hauptstromschlüssel geöffnet bleibt, der Schlüssel des Zweigstromes geschlossen wird. Es geht unmittelbar aus der Versuchsanordnung hervor, dass es sich hier wieder um Erregung in Folge der Abgleichung des Muskelstromes durch die bestehende Nebenschliessung handelt. Ob dies nun der Fall ist oder nicht, immer beobachtet man bei

der beschriebenen Versuchsanordnung eine in der Regel sehr starke Verkürzung des Muskels, wenn man vorher einen schwachen, der Richtung des Muskelstromes im Kreise entgegengesetzten, im vorliegenden Falle daher aufsteigenden Kettenstrom hindurchschickt und nach beliebig kurzer Schliessungsdauer im Hauptkreise öffnet. Da die physiologische Kathode sich an der Stelle der Verletzung befindet, bleibt die Schliessungserregung entweder ganz aus oder macht sich nur in geringem Maasse geltend. Der erwähnte Erfolg macht sich aber bei einem gewissen, nicht zu geringen Abstand der ableitenden, beziehungsweise stromzuführenden Elektroden nur geltend bei Oeffnung des Kettenkreises, während keine Spur einer Gestaltveränderung bei Oeffnung des Zweigstromschlüssels eintritt. Unerlässlich ist nur das Vorhandensein einer möglichst grossen elektrischen Spannungsdifferenz der von den stromzuführenden Elektroden zugleich ableitend berührten Muskelstellen. Unter Berücksichtigung der vorstehenden Erörterungen kann daher kein Zweifel darüber bestehen, dass der so auffallende Unterschied des Reizerfolges bei Oeffnung des Stromkreises an zwei verschiedenen Stellen lediglich darin begründet ist, dass der Demarcationsstrom im einen Falle bei Oeffnung des Kettenkreises eine äussere Nebenschliessung von verhältnissmässig geringem Widerstand vorfindet, die andernfalls fehlt. Die Zuckung, obschon zeitlich mit dem Momente der Oeffnung des Stromkreises zusammenfallend, kann demnach nicht als eine wahre, durch innere Reaction des Muskels bedingte Oeffnungszuckung gelten, sondern ist vielmehr eine Schliessungszuckung, ausgelöst durch äussere Nebenschliessung des Muskelstromes (Biedermann 6).

Ist der Abstand der beiden Elektroden sehr gering, so lässt sich in der Regel selbst bei Anwendung der schwächsten noch wirksamen Ströme ein merklicher Unterschied in der Grösse der Oeffnungszuckungen kaum nachweisen, ob man nun den Kettenkreis oder den Muskelkreis öffnet. Dazwischen lassen sich Elektrodenstellungen finden, bei welchen ein deutlicher Grössenunterschied der durch Oeffnung des Haupt- oder Zweigstromschlüssels ausgelösten Zuckungen hervortritt, indem die letzteren um so mehr abnehmen, je mehr die Eintrittsstelle des atterminal gerichteten Kettenstromes bei unveränderter Lage der Kathode am Querschnitt von der Grenzfläche des thermischen Querschnittes abrückt. Es erklärt sich dies leicht mit Berücksichtigung der starken inneren Abgleichung, welche der Muskelstrom unter allen Umständen in nächster Nähe der elektromotorisch wirksamen Fläche findet. Denn wenn in der Nähe jedes künstlichen Querschnittes jeder einzelnen Primitivfaser und somit auch des ganzen Muskels stets zahlreiche Stromfäden an noch erregbaren Stellen durch die Oberfläche austreten, so wird ein Kettenstrom, der in diesem Gebiet der inneren Abgleichung des Muskelstromes eintritt, einen Theil jener Stromfäden gleichsam compensiren müssen, wobei die einen vollständig, die andern unvollständig compensirt, noch andere übercompensirt werden können. Dies bedeutet aber für diese Stellen, dass sie ihre Bedeutung als kathodische Stellen des Muskelstromes mehr oder weniger verlieren, oder gar zu anodischen Stellen des Kettenstromes werden. Wird nun der letztere

wieder geöffnet, so wird plötzlich der frühere Zustand wieder hergestellt, die genannten Stellen werden wieder zu kathodischen Stellen des Muskelstromes und in Folge dessen erregt. Der Kettenstrom hebt also sozusagen einen Theil der inneren Schliessung des Muskelstromes auf, dessen plötzliche Wiederherstellung bei der Oeffnung des Kettenstromes eine Schliessungszuckung herbeiführt.

Hierfür ist es aber an sich gleichgültig, ob die Oeffnung des Kettenstromes im Muskel- oder im Kettenkreise erfolgt; letzterenfalls kommt nur noch in Betracht, dass nun auch jener Zweig des Muskelstromes, welcher durch das Rheochord Schliessung hat und während des Bestehens des Kettenstromes compensirt oder übercompensirt wird, im Momente der Oeffnung ebenfalls Schliessung findet und daher auch seinerseits die „scheinbare Oeffnungszuckung" befördert. Doch tritt die hierdurch theoretisch geforderte Differenz der Zuckungsgrössen im einen oder andern Falle nicht merklich hervor, da dieselben in beiden Fällen sehr beträchtlich sind. Da die zuletzt erwähnten Reizerfolge mit Rücksicht auf später zu erwähnende Thatsachen bei elektrischer Nervenreizung von Wichtigkeit sind, so muss hier noch etwas näher auf dieselben eingegangen werden.

Legt man eine Schlinge aus befeuchtetem Baumwollfaden der Art um den Muskel herum, dass sie an dem behufs graphischer Verzeichnung der Zuckungen im Hering'schen Doppelmyographen eingespannten Muskel den Eintritt des Stromes irgendwo in der Continuität in nächster Nähe eines künstlichen, durch Quetschung erzeugten Querschnitts vermittelt, während der Austritt wieder durch den Beckenknochen erfolgt, so sieht man bei Anwendung eines schwachen Stromes sofort und unabhängig von der Stelle, an welcher der Stromkreis geöffnet wird, starke Oeffnungszuckungen hervortreten, die von der Schliessungsdauer fast gänzlich unabhängig sind.

Unterbricht man bei unveränderter Lage der Kathode am unversehrten Beckenende des Sartorius die physiologische Continuität desselben etwa in der Mitte durch Quetschen mit einer Pincette, und legt man dann die Fadenelektrode bald diesseits, bald jenseits der Quetschungsstelle, immer jedoch dicht an der Grenze derselben an, so beobachtet man bei derselben Stromstärke in beiden Fällen Oeffnungszuckungen an je einer der durch die Verletzung getrennten Muskelhälften, und zwar contrahirt sich immer diejenige Hälfte, an deren künstlichem Querschnitt der Strom gerade eintritt. Entfernt man die den Eintritt des Stromes vermittelnde Fadenelektrode nur wenig von der Quetschungsstelle und prüft man bei jeder neuen Lage den Reizerfolg, so überzeugt man sich, dass die „scheinbaren Oeffnungszuckungen" in der Regel schon an Stellen der normalen Längsoberfläche, die kaum 2 mm von der gequetschten Stelle entfernt liegen, merklich schwächer sind und gänzlich ausbleiben, sobald der Faden noch um Weniges weiter vorrückt, immer vorausgesetzt, dass man die Oeffnung durch den Schlüssel des Zweigstromes bewirkt.

Wenn es richtig ist, dass für die Auslösung scheinbarer Oeffnungszuckungen durch innere Nebenschliessung des Demarcationsstromes wesentlich nur der Umstand maassgebend ist, dass die in nächster Nähe der elektromotorischen Fläche gelegenen kathodischen Faserstellen, an welchen der Muskelstrom austritt, vorübergehend zu Eintrittsstellen eines genügend starken Kettenstromes gemacht werden, wenn es also

nur auf die stellenweise Compensation des Demarcationsstromes ankommt, so war zu erwarten, dass scheinbare Oeffnungszuckungen nicht nur, wie in den bisher besprochenen Fällen, bei Anwendung „atterminal" gerichteter Kettenströme, sondern auch dann auftreten würden, wenn bei „abterminaler" Durchströmung des ganzen Muskels oder eines Theiles desselben der Eintritt des Stromes an der Grenze eines künstlichen Querschnittes im Bereich der Austrittsstellen der Muskelstromfäden erfolgt. In der That gelingt es nun, scheinbare Oeffnungszuckungen von grosser Stärke auszulösen, wenn man am Beckenende eines Sartorius künstlichen Querschnitt anlegt und unmittelbar darnach einen schwachen absteigenden Kettenstrom durch den ganzen Muskel schickt, dessen Eintritt seitlich dicht unter der Grenzfläche der todten und lebenden Substanz mittels einer Fadenelektrode erfolgt.

Denkt man sich ferner bei abterminaler Durchströmung die abgetödteten Faserenden durch eine irgendwie hergestellte Nebenschliessung mit der zunächst an die Grenzfläche stossenden Zone der normalen Längsoberfläche des Muskels verbunden, so steht dem eben Gesagten zu Folge zu erwarten, dass auch in diesem Falle scheinbare Oeffnungsreizerfolge eintreten werden. Dies ist beispielsweise schon dann der Fall, wenn das eine Muskelende mit einer schmalen Pincette durchquetscht wird; durch Wulstung und Einkrümmen der Längsoberflächen der Fasern wird dann nicht nur dem Muskelstrom, sondern auch dem Kettenstrom vielfach Gelegenheit geboten, an Stellen der unversehrten Oberfläche des Muskels aus- beziehungsweise einzutreten und daher wirksame Schliessungs- resp. scheinbare Oeffnungserregung auszulösen. Hat man sich überzeugt, dass ein mittelstarker aufsteigender Strom an einem im Doppelmyographen eingespannten Sartorius keine merkliche Oeffnungserregung auslöst, und durchquetscht man nun in der angedeuteten Weise den Muskel nahe dem untern Sehnenende, so treten fast regelmässig bei gleicher Richtung, Intensität und Schliessungsdauer des Reizstromes wie vorher Oeffnungszuckungen hervor, die in der angedeuteten Weise als scheinbare aufzufassen sind (Biedermann 6; Engelmann 7).

Nach dieser Abschweifung kehren wir wieder zurück zur Betrachtung des „Ruhestromes" der Muskeln, seiner Eigenschaften und seiner Entstehung. Da bei nicht zu grossen Ausschlägen am Galvanometer die Ablenkungen bekanntlich den Intensitäten des Stromes proportional sind, so lassen sich natürlich Messungen der Intensität des Muskelstromes leicht ausführen; doch haben dieselben wegen der grossen und sehr veränderlichen Widerstände thierischer und pflanzlicher Theile im Ganzen nur geringen Werth. Viel wichtiger erscheinen dagegen exacte Messungen der elektromotorischen Kraft. Wenn an einem Leiter in dessen Innerem eine elektromotorische Kraft wirkt, zwei Punkte verschiedener Spannung durch einen gleichartigen ableitenden Bogen verbunden werden, so wird in diesem ein Stromzweig fliessen, dessen Intensität der elektromotorischen Kraft, die als an den Fusspunkten wirkend gedacht werden kann, direct proportional ist. Es lässt sich daher die Grösse der letzteren aus der Grösse der Spannungsdifferenz zweier abgeleiteter Punkte bemessen, und wenn wir Mittel haben, diese genau zu bestimmen, so haben wir zugleich auch die Mittel, die Grösse der elektromotorischen Kraft zu bestimmen. Wir würden dann auch in den Stand gesetzt sein, die elektromotorische Kraft des Längsquerschnittsstromes einfach dadurch zu bestimmen,

dass wir die Grösse der zwischen natürlicher Längsoberfläche und künstlichem Querschnitt bestehenden Spannungsdifferenz messen. Die Differenz der Spannungen zwischen zwei Punkten lässt sich nun in der That leicht und genau mit Hülfe eines Verfahrens bestimmen, welches von Poggendorff stammt und von Du Bois-Reymond wesentlich verbessert wurde (8).

Das Princip der Methode beruht darauf, die Ablenkung des Magneten durch einen von einer Messkette abgeleiteten Stromzweig im entgegengesetzten Sinne zu beeinflussen, und zwar genau bis zu völliger Aufhebung der ursprünglichen Ablenkung. Man hat dann in der bekannten, variablen Spannungsdifferenz ein Maass für die Grösse der zu bestimmenden, unbekannten. Ein solcher „compensirender" Strom lässt sich von einer Messkette leicht vermittels eines Rheochords abzweigen, welches in diesem Falle als „Compensator" bezeichnet wird. Wird durch einen geraden oder zum Kreise gebogenen Draht (*a b*) (Fig. 106) der Strom einer constanten Kette (*K*) geleitet, so besteht auf demselben ein bestimmtes „elektrisches Gefälle", indem an den einzelnen Punkten verschiedene Spannungen herrschen. Verbindet man nun unter Vermittelung eines Stromwenders (*C*) den Längsschnitt eines auf unpolarisirbaren Elektroden aufliegenden Muskels (*M*) mit dem Ende (*a*) der Compensatorsaite, während der abgeleitete Längsschnittpunkt mit einem metallischen Schieber verbunden wird (*c*), welcher auf dem Rheochorddraht gleitet, so wirkt auf die Bussole (*B*) einerseits die Spannungsdifferenz zwischen den Rheochordpunkten (*a*) und (*c*), andererseits aber jene zwischen dem Querschnitt und der Längsoberfläche des untersuchten Muskels. Durch passende Einstellung des Schiebers (*c*) lässt sich nun jederzeit leicht die durch den Muskelstrom bewirkte Ablenkung genau compensiren. Es ist dann offenbar die Differenz der Spannungen zwischen Längsoberfläche und Querschnitt des Muskels gleich der Differenz der Spannungen zwischen den Punkten (*a*) und (*c*) des Rheochorddrahtes. An diesem entspricht aber jeder Millimeter einem bestimmten Bruchtheil der Kraft eines Daniell'schen Elementes.

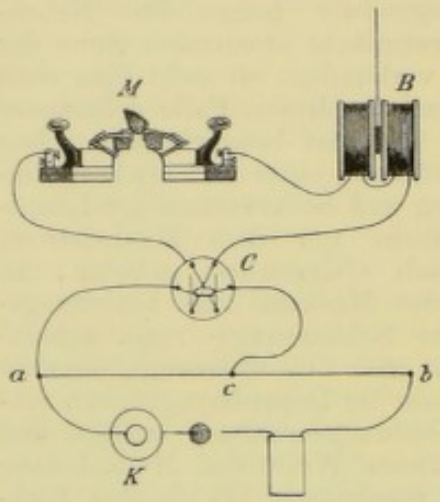



Fig. 106. Kraftmessung durch Compensation. (Nach Du Bois-Reymond.)

Um derartige Messungen rasch und bequem ausführen zu können, construirte Du Bois-Reymond den „runden Compensator", bei welchem der Rheochorddraht (*a b*) auf einer runden Scheibe von Hartgummi angebracht ist. Anfang und Ende desselben stehen mit den Klemmen I und II in Verbindung; vom Anfang geht ausserdem ein Draht zur Klemme IV, während III mit dem metallenen Röllchen *r* verbunden ist, welches auf dem Rheochorddraht schleift, von dem ein beliebiger Antheil durch Drehung der Scheibe eingeschaltet werden kann (Fig. 107, *a* und *b*).

Nach der eben beschriebenen Methode hat Du Bois-Reymond zahlreiche Messungen der elektromotorischen Kraft zwischen

Längsschnitt und Querschnitt quergestreifter Froschmuskeln ausgeführt. Sie erreicht im Mittel 0,035—0,075 Dan. Nach Matteucci

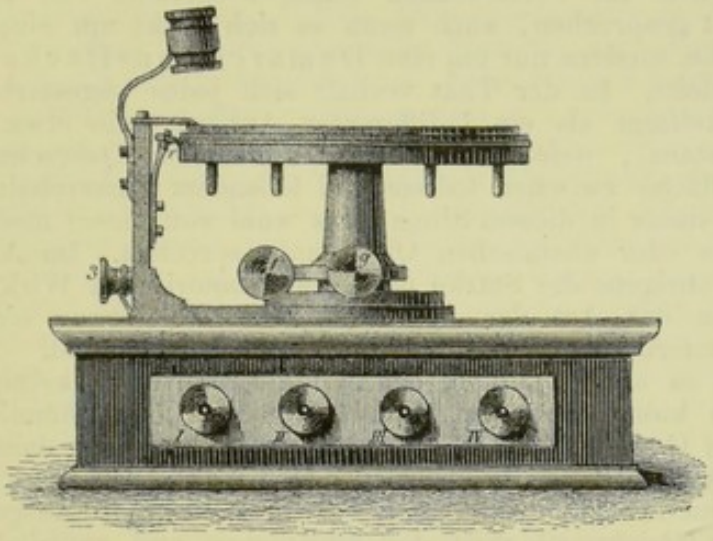


Fig. 107 *a*. Runder Compensator. (Nach Du Bois-Reymond.)

würde der Muskelstrom um so stärker sein, je höher man in der Stufenleiter der Thiere emporsteigt; jedoch sind Kraftmessungen an Warmblütermuskeln mit hinreichender Genauigkeit schwer ausführbar in Folge des raschen Absterbens. Dass der Muskelstrom an die Erhaltung der normalen Lebenseigenschaften des Muskels gebunden ist, ergiebt sich unmittelbar aus dem Umstande, dass ganz abgestorbene Muskeln stets elektromotorisch unwirksam sind oder doch nur vergleichsweise äusserst schwache und unregelmässige Wirkungen geben. Dem entspricht es, dass die Kraft des ausgeschnittenen, mit Querschnitt versehenen Muskels, wie schon Du Bois zeigte, in langsamem Sinken begriffen ist, bis endlich in Folge des von der Schnittfläche aus langsam weiterkriechenden Absterbeprocesses sämmtliche verletzte Fasern eines Muskels abgestorben (erstarrt) und damit elektromotorisch unwirksam geworden sind. Es rückt demnach die Grenzfläche zwischen dem abgestorbenen, ursprünglich nur die Schnittfläche überziehenden Faserinhalt und dem lebenden Antheil der con-

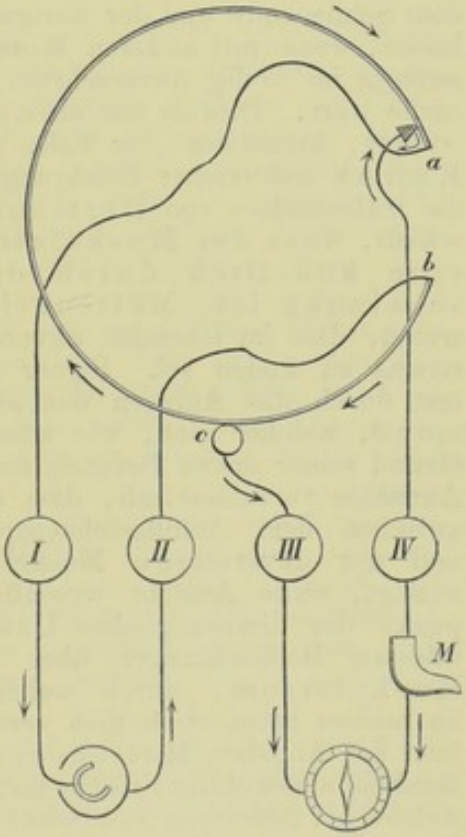



Fig. 107 *b*.

tractilen Substanz (die „Demarcationsfläche“) im Verlaufe der Erstarrung immer weiter nach innen.

Es wurde im Vorstehenden schon wiederholt von künstlichem Querschnitt gesprochen, auch wenn es sich nicht um eine wirkliche Schnittfläche, sondern nur um eine Demarcationsfläche im obigen Sinne handelte. In der That verhält sich jedes abgestorbene Stück einer Muskelfaser als ein indifferenter Anhang (wie etwa sonst die Sehnensubstanz), welcher von dem künstlichen Querschnitt, d. h. der Grenzfläche zwischen todtem und lebendem Faserinhalt, ableitet. Man kann daher in diesem Sinne ganz wohl von einem mechanischen, thermischen oder chemischen Querschnitt sprechen. Im Allgemeinen zeigt sich übrigens die Stärke der elektromotorischen Wirkung unabhängig von der Art der Abtödtung oder Zerstörung eines Faserantheiles, sofern es sich wirklich um eine solche handelt.

Wenn es auf Grund der erwähnten Erfahrungen keinem Zweifel unterliegen kann, dass der Muskelstrom eine Eigenthümlichkeit des lebenden Gewebes ist, so würde derselbe doch nur dann als eine unser ganzes Interesse beanspruchende Lebensäusserung gelten dürfen, wenn das seiner Zeit von Du Bois-Reymond ausgesprochene Gesetz der Gleichwerthigkeit des künstlichen und natürlichen Querschnitts durchweg Geltung hätte, wenn sich stets und in allen Fällen dem Gesetz des Muskelstromes entsprechende Spannungen zwischen dem Sehnenende und der übrigen Muskeloberfläche würden nachweisen lassen, wenn mit anderen Worten die „Präexistenz“ des Muskelstromes im völlig unversehrten lebenden Thier eine bewiesene Thatsache wäre. Dies ist nun aber, wie die folgenden Erörterungen zeigen werden, keineswegs der Fall; es hat sich im Gegentheil unter dem Eindruck zahlreicher Erfahrungen der neueren Zeit mehr und mehr die insbesondere von Hermann vertretene Anschauung Geltung verschafft, dass der Muskelstrom nicht präexistire, sondern eine künstlich durch die Präparation bedingte Erscheinung ist. Matteucci hat von vornherein die Ansicht vertreten, dass im lebenden unversehrten Thier keine Spur des Muskelstroms zu finden sei. Seiner Meinung nach entsteht dieser Strom erst durch das Anlegen des ableitenden Bogens. Du Bois-Reymond, welcher sich, wie schon erwähnt wurde, hauptsächlich auf Grund seiner ersten Befunde am Gastrocnemius des Frosches zu der Annahme veranlasst sah, dass eine beständige Spannungsdifferenz zwischen dem Achillessehnenspiegel (dem natürlichen Querschnitt) und der unversehrten Muskeloberfläche bestehe, wurde bald genöthigt, seine Ansicht wesentlich zu modificiren. Den Ausgangspunkt der diesbezüglichen Untersuchungen Du Bois-Reymond's bildeten Beobachtungen über den Einfluss der Kälte auf den Muskelstrom, durch welche derselbe, wie schon Mateucci beobachtet hatte, wesentlich vermindert wird. Du Bois-Reymond fand die Angaben Matteucci's über die geringere Wirksamkeit der Muskeln abgekühlter Frösche im Allgemeinen bestätigt. Gastrocnemien, welche bei Ableitung von Sehne und natürlichem Längsschnitt mit Du Bois-Reymond's ursprünglicher Vorrichtung immer einen sehr kräftigen gesetzmässigen Strom zeigten, erwiesen sich nunmehr stromlos oder gaben sogar verkehrte Ausschläge im Sinne eines im Muskel absteigenden Stromes, lieferten dagegen sofort einen aufsteigenden Strom, wenn ein künstlicher Querschnitt angelegt wurde. Du Bois-Rey-

mond bezeichnete den, wie er meinte, durch die Kälte herbeigeführten Zustand der Muskeln, in dem sie elektromotorisch unwirksam oder gar in verkehrter Richtung wirkend gefunden wurden, als den „parelektronomischen" Zustand (von παρανομος = gesetzwidrig). Die Thatsache, dass parelektronomische Muskeln vom Momente des Auflegens auf die mit Eiweisshäutchen bekleideten Kochsalzbäusche allmählich „normal" wirksam werden, erwies sich jedoch in der Folge nicht sowohl als durch die Erwärmung bedingt, sondern vielmehr durch die langsame chemische Veränderung (Anätzung) des Sehnenspiegels verursacht, welcher mit der concentrirten Kochsalzlösung der Zuleitungsgefässe und mit dem Eiweiss der Schalenhäutchen in Berührung stand. Es hatten hierbei diese Flüssigkeiten denselben Effect allmählich hervorgebracht, den man plötzlich erzeugt, wenn man in irgend einer Weise einen mechanischen oder thermischen Querschnitt anlegt. Durch einwandfreie Versuche hat indessen später Hermann (9) den Nachweis geliefert, dass in der That die Kraft ausgeschnittener Muskeln durch Abkühlung erheblich sinkt, durch Erwärmung dagegen steigt; die Schwankung kann nach Hermann innerhalb der vitalen Temperaturgrenzen bis zu 22% betragen, ist aber wahrscheinlich noch grösser, da bei dem angewendeten Versuchsverfahren die Möglichkeit vorliegt, dass die tieferen Schichten nicht in gleichem Maasse beeinflusst waren, wie die oberflächlichen.

Vermeidet man bei der Präparation, wie auch bei der Ableitung der Muskeln möglichst jede Schädigung insbesondere der Sehnenenden, so findet man dieselben elektromotorisch entweder gänzlich unwirksam oder es sind die zwischen der Oberfläche und dem natürlichen Querschnitt vorhandenen Spannungsdifferenzen doch so geringfügig, dass man berechtigt ist, dieselben den kaum ganz zu vermeidenden Schädigungen zuzuschreiben. Benetzung des natürlichen Querschnitts mit Flüssigkeiten, welche die Muskelsubstanz chemisch nicht anzugreifen vermögen, wie beispielsweise physiologischer NaCl-Lösung, wirkt niemals merklich stromentwickelnd. Im weiteren Verlaufe der Untersuchungen Du Bois-Reymond's stellte sich dann heraus, dass der vermeintliche Einfluss der Abkühlung auf die Entwicklung der Parelektronomie gar nicht so bedeutend ist, dass vielmehr alle Muskeln sich stets auf einer mehr oder minder hohen Stufe des parelektronomischen Zustandes befinden. Es ist dieser Zustand daher auch nicht sowohl als ein abnormer, nur durch die Kälte bewirkter aufzufassen, sondern vielmehr als ein ganz normaler gesetzmässiger. Man könnte, wie Hermann richtig bemerkt, mit viel mehr Recht den Zustand, in welchem der Strom zwischen Sehnenende und Muskelfleisch in voller Stärke entwickelt ist, als den „parelektronomischen" bezeichnen, wie jenen, welchen Du Bois damit meinte.

Auf die Erklärung, welche Du Bois-Reymond von der Parelektronomie gegeben hat, kann erst später näher eingegangen werden. Vorläufig mag es genügen, darauf hinzuweisen, dass nach Du Bois' Ansicht die Schwäche, beziehungsweise das Fehlen des Stromes zwischen Oberfläche und natürlichem Querschnitt auf dem Vorhandensein einer dünnen Lage besonders gearteter Muskelsubstanz am natürlichen Querschnitt beruhen sollte, welche die gesetzmässige elektromotorische

Wirkung der übrigen Muskelmasse durch ihre entgegengesetzte eigene Wirkung zum Theil compensirt, aufhebt oder sogar übercompensirt.

Die stromentwickelnde Wirkung der Benetzung des natürlichen Querschnitts mit concentrirter NaCl-Lösung, Säuren oder Alkalien, der Hitze oder des Schnittes würde demnach zurückzuführen sein auf die chemische, thermische oder mechanische Zerstörung dieser dünnen Schicht, welcher Du Bois den Namen der parelektronomischen Schichte gegeben hat. So erklärte sich nun in einfachster Weise der starke gesetzmässige Strom des scheinbar ganz unversehrten Gastrocnemius, sowie die regellosen Ausschläge, welche bei Ableitung verschiedener Oberschenkelmuskeln von Sehne und natürlichem Längsschnitt erhalten werden können, aus der Annahme eines in verschiedenem Grade entwickelten, parelektronomischen Zustandes. Es ist leicht ersichtlich, dass es unter den gegebenen Verhältnissen näher liegt, den stromlosen Zustand für den normalen zu halten. Denn liesse sich strenge beweisen, dass alle Muskeln im gänzlich unversehrten Zustand stets und unter allen Umständen stromlos sind, dann erscheint selbstverständlich die Hypothese von einer gesetzwidrig wirkenden besonderen Schichte am natürlichen Querschnitt völlig überflüssig. So spitzt sich denn, wie Hermann hervorhob, die ganze Streitfrage nach der Präexistenz des Muskelstroms darauf zu, denselben vor der Enthäutung des Thieres an den in situ befindlichen, blutdurchströmten Muskeln nachzuweisen. Es könnte scheinen, als müsste dies beim Frosche ausserordentlich leicht und einfach sein, da dessen feuchte, dünne Haut den Muskeln nur lose aufliegt und eine verhältnissmässig gutleitende Nebenschliessung bildet. Indessen ist gerade dieses Versuchsobject das allerungünstigste. Du Bois-Reymond hat der Untersuchung des Muskelstroms am lebenden, unversehrten und unenthäuteten Frosch ausserordentlich viel Zeit und Mühe gewidmet und glaubte sich schliesslich auch wirklich von dem Vorhandensein gesetzmässiger Spannungsdifferenzen in dem erwarteten Sinne überzeugt zu haben. Nichtsdestoweniger handelte es sich aber auch hier, wie sich später herausstellte, um eine Deutung, gegen welche sich die schwerwiegendsten Bedenken geltend machen lassen. Zur Ableitung der unenthäuteten Frösche und Froschgliedmaassen bediente sich Du Bois wieder zunächst der mit concentrirter NaCl getränkten und mit „Eiweisshäutchen" bekleideten Trogelektroden. Es stellte sich nun bald heraus, dass immer die zuerst berührte Ableitungsstelle sich positiv zu der später berührten verhielt, worauf nach einiger Zeit ein Strom von geringer Kraft in der Richtung des Längsquerschnittsstromes enthäuteter Präparate zum Vorschein kam. Die ersterwähnte Wirkung rührt nun, wie Du Bois fand, von einer der Froschhaut selbst eigenthümlichen elektromotorischen Kraft her, mit der wir uns noch ausführlich zu beschäftigen haben werden. Vorläufig wird es genügen, zu bemerken, dass jene senkrecht zu ihrer Oberfläche elektromotorisch wirkt, und dass der Strom in derselben von aussen nach innen (im ableitenden Bogen natürlich umgekehrt) gerichtet ist. Da nun diese an sich sehr starke Wirkung durch Benetzung der äusseren Hautoberfläche mit ätzenden Flüssigkeiten rasch zerstört wird, so muss natürlich bei ungleichzeitiger Berührung der Hautstellen mit ableitenden Elektroden, welche nicht ganz indifferent sind, stets ein

Strom in dem oben angedeuteten Sinne auftreten, indem sich die schwächer wirksam oder unwirksam gewordene Stelle positiv zur andern verhält.

Man könnte nun erwarten, den gesetzmässigen Strom der unter der Haut gelegenen Muskeln in dem Momente rein hervortreten zu sehen, wo beide Ableitungsstellen elektromotorisch indifferent geworden sind. Dies schien in der That bei Du Bois' Versuchen der Fall zu sein, doch waren die Spannungsdifferenzen, allerdings im richtigen Sinne, immer sehr schwach und in allmählicher Zunahme begriffen. Dieser letztere Umstand wies schon darauf hin, dass die Parelektronomie der subcutan gelegenen Muskeln durch die allmählich durch die Haut dringende NaCl-Lösung beseitigt wird, so dass von vornherein die Vermuthung berechtigt erscheint, dass auch schon die ersten Spuren des gesetzmässigen Muskelstromes durch Anätzung des natürlichen Querschnitts entstanden sind. Es können daher, wie zuerst Hermann (10) hervorhob und direct durch Aetzung mit Silbernitrat erwies, welches die unterliegenden Muskeln sichtbar verändert (trübt), derartige Versuche überhaupt nicht als beweisend für die Annahme der Präexistenz des Muskelstromes angesehen werden. „Wählt man die Aetzstellen so, dass keine aponeurotischen Muskelflächen unterliegen (z. B. die äussersten Zehenspitzen und die Rückenhaut), so findet man in der That keine dem Muskelstrom entsprechende Ablenkung, sondern der Kreis ist soweit stromlos, als überhaupt ein Kreis, der feuchte Leiter und Metalle enthält, stromlos sein kann." Wendet man nach dem Vorgange Hermann's statt der rasch diffundirenden NaCl-Lösung, Creosot, Silbernitrat oder am besten Sublimat an, so gelingt es wirklich, zu einer gewissen Zeit völlige Stromlosigkeit zwischen den beiden abgeleiteten Hautpunkten nachzuweisen, obschon später auch hier Durchätzung eintritt und einen zunächst schwachen, gesetzmässigen Strom bedingt. Bei Fischen, deren Hautstrom in den meisten Fällen schwächer entwickelt ist als beim Frosch, genügt, wie Hermann gezeigt hat, längerer Aufenthalt in zimmerwarmem Wasser, um bei jeder Ableitung des immobilisirten, unversehrten Thieres Stromlosigkeit zu erhalten. Dass es gelingt, auch völlig frei präparirte Muskeln absolut stromlos zu erhalten, wurde bereits oben bei Besprechung der Parelektronomie hervorgehoben, und Du Bois selbst hat ja diese Thatsache am Gastrocnemius des Frosches unzählige Male beobachtet. Wenn er dem ungeachtet die Präexistenz des Muskelstroms behauptete, so stützt sich diese Ansicht hauptsächlich auf die Wahrnehmung, dass in zahlreichen andern Fällen der genannte Muskel trotz aller möglichen Vorsicht bei der Präparation geringe aber gesetzmässige Spannungsdifferenzen darbietet. Man wird jedoch Hermann durchaus Recht geben müssen, wenn er auch in solchen Fällen die elektromotorische Wirkung auf das unvermerkte Hinzutreten schädlich, d. h. chemisch alterirend wirkender Flüssigkeiten (Hautsekret, Muskelsaft u. s. w.), ungleiche Erwärmung, Berührung oder Druck bezieht, was nur dann möglichst vermieden werden kann, wenn man erst mit den betreffenden Schädlichkeiten einerseits, der ausserordentlichen Empfindlichkeit der Muskelsubstanz andererseits bekannt geworden ist. Vor Allem ist die Berührung mit Muskelwunden oder der dieselben benetzenden Flüssigkeit sorgsamst zu verhüten. Denn es ist eine bereits Du Bois-Reymond bekannt gewesene Erfahrung, dass der blossliegende, im Absterben

begriffene oder bereits abgestorbene Faserinhalt, wie z. B. ein künstlicher Querschnitt, ausserordentlich kräftig stromentwickelnd wirkt. Mit Rücksicht auf den von Du Bois-Reymond aufgestellten Satz, dass nur solche Stoffe, welche die Muskelsubstanz chemisch angreifen und dadurch, wie er meinte, zur Zerstörung der parelektronomischen Schichte führen, stromentwickelnd wirken, muss die erwähnte Thatsache sehr auffallend erscheinen, da man doch vorauszusetzen berechtigt ist, dass die Muskelsubstanz sich selbst nicht chemisch alterirt. Indessen ist zu bedenken, dass der blossliegende Faserinhalt dem Erstarrungsprocesse rasch anheimfällt und hierbei chemische Veränderungen erleidet, welche bekanntlich zu Säurebildung Anlass geben. Da andererseits bekannt ist, dass Säuren selbst in hohen Verdünnungsgraden die Lebenseigenschaften der Muskeln rasch schädigen, so ist es naheliegend, die stromentwickelnde Eigenschaft des künstlichen Querschnitts auf die Säuerung der Muskelsubstanz zu beziehen. In wieweit diese Vermuthung wirklich berechtigt ist, wird später noch ausführlicher zu erörtern sein.

Ganz besondere Schwierigkeiten bereitete der Präexistenzlehre das elektromotorische Verhalten unversehrter oder doch scheinbar unversehrter Oberschenkelmuskeln des Frosches. In der grosssen Mehrzahl der Fälle fand Du Bois dieselben zwischen beiden Sehnenenden absteigend wirksam, jedoch kamen auch Fälle von völliger Stromlosigkeit vor, sowie aufsteigend wirkende Präparate. Der Strom zwischen oberem Sehnenende und Aequator (Du Bois' „oberer Strom") war in der Regel grösser als der zwischen Aequator und unterem Sehnenende (der „untere Strom"). Doch beobachtete Du Bois auch das Umgekehrte, und selbst solche Fälle kamen vor, wo beide Sehnenenden sich positiv gegen den Aequator verhielten. Die Verschiedenartigkeit und das Verwirrende dieser Befunde hätte, wie Hermann hervorhebt, allein schon genügen müssen, um die Lehre von der Parelektronomie zu erschüttern, doch war dies keineswegs der Fall. Vielmehr erhielt dieselbe gerade auf Grund gewisser Befunde an Oberschenkelmuskeln eine weitere Ergänzung durch die Annahme einer in manchen Fällen an Stelle der parelektronomischen Schichte entwickelten parelektronomischen Strecke (11). In diesem Sinne deutete nämlich Du Bois-Reymond die allerdings nur in einigen wenigen Fällen beobachtete Thatsache, dass ein in der Nähe des Sehnenendes angelegter künstlicher Querschnitt sich nicht wie gewöhnlich negativ, sondern positiv zum Längsschnitt verhielt. Es wird später zu zeigen sein, wie sich alle diese Unregelmässigkeiten in einfachster Weise erklären lassen; vorläufig sei nur bemerkt, dass es ohne besondere Schwierigkeit gelingt, auch Oberschenkelmuskeln des Frosches, wie insbesondere den Sartorius, vollkommen stromfrei zu erhalten (16). Mit dem Nachweise, dass die Skeletmuskeln bei gehöriger Vorsicht stets in stromlosem Zustand erhalten werden können, ist jedoch die Reihe der Beweise für den Satz, dass unversehrte Muskeln überhaupt nicht elektromotorisch wirken, noch nicht erschöpft. Im Jahre 1874 wies Engelmann auf das Herz als einen Muskel hin, der ausserordentlich geeignet ist zur Untersuchung in gänzlich unversehrtem Zustande (12). Dasselbe erweist sich denn auch in der That bei jeder Ableitungsart stromlos. Selbstverständlich verhält sich aber ein künstlicher Querschnitt des Herzens ganz ebenso negativ wie der eines jeden andern Muskels, und es war dies schon

Matteucci bekannt, welcher aus querdurchschnittenen Taubenherzen Säulen construirte. Von grossem Interesse für die theoretische Auffassung des Längsquerschnittstromes ist die Thatsache, dass, wie Engelmann (12) fand, die Kraft zwischen künstlichem Querschnitt und natürlicher Oberfläche des Herzmuskels sehr rasch sinkt. Es ist dies um so auffallender, als es seit lange — schon Du Bois macht darauf aufmerksam — bekannt ist, dass der einmal entwickelte Längsquerschnittstrom monomerer Skeletmuskeln ausserordentlich beständig ist. So fand Engelmann, dass die Kraft des Sartorius binnen 1 Stunde im Mittel aus 45 Versuchen auf 81,1 %, binnen 24 Stunden auf 43,6 % und erst binnen 48 Stunden auf 30,8 % gesunken war. Anfrischen des Querschnitts, d. i. Anlegen eines neuen tiefer hinein liegenden Querschnittes nützt dann in der Regel nicht viel und führt höchstens zu einer geringen Zunahme des Muskelstroms. Ganz anders ist es beim Herzen. Hier genügt Abtragen der alten Schnittfläche, um die Kraft sofort wieder in der anfänglichen Höhe erscheinen zu lassen. Es scheint also, als könne man hier die Entstehung der parelektronomischen Schichte so zu sagen direct beobachten. Die Thatsache erklärt sich jedoch sehr einfach. Gehen wir dabei aus von der Betrachtung des ganz analogen Verhaltens polymerer Stammesmuskeln. An der Innenfläche der Bauchwand von Salamandra mac. verlaufen zwei lange, durch sehnige Inscriptionen in zahlreiche kurze Glieder abgetheilte Muskeln. Wenn man einen solchen bandförmigen Muskel herauspräparirt, in der Continuität eines einzelnen Gliedes quer durchschneidet und ihn dann vor Vertrocknung geschützt liegen lässt, so überzeugt man sich nachträglich, dass nach einiger Zeit nur dieses verletzte Glied die Zeichen der Erstarrung an sich trägt, während die übrigen ihr normales Aussehen und ihre Erregbarkeit noch besitzen, dass also das Absterben an der nächsten sehnigen Inscription Halt gemacht hat. Denkt man sich nun einen solchen Muskel zum Galvanometer abgeleitet, einerseits vom künstlichen Querschnitt, andererseits von irgend einem Punkt der Muskeloberfläche, so wird selbstverständlich unmittelbar nach Anlegen des künstlichen Querschnitts ein gesetzmässiger Strom vorhanden sein. Dieser müsste aber vom Standpunkte der Präexistenzlehre auch dann noch nachweisbar sein, wenn das verletzte Theilglied völlig erstarrt ist, denn dann bildet es eben eine unwirksame Ableitung vom natürlichen Querschnitt des nächstfolgenden Gliedes, gerade wie die Sehne oder der Knochen eines monomeren Muskels. Dies ist jedoch nicht der Fall, sondern der Längsquerschnittsstrom besteht nur, so lange noch ein Theil der Substanz des mit künstlichem Querschnitt versehenen Theilgliedes lebend vorhanden ist; er wird gleich Null, wenn das betreffende Glied vollständig erstarrt ist und erhebt sich erst auf seine frühere Höhe, wenn jenseits der sehnigen Inscription ein neuer Querschnitt angelegt wird.

Ganz analoge Verhältnisse existiren nun auch beim Herzmuskel. Derselbe unterscheidet sich von andern quergestreiften Muskeln ausser durch den sehr verwickelten Faserverlauf, der hier von keiner Bedeutung sein kann, sehr wesentlich durch die ausserordentlich viel geringere Grösse seiner morphologischen Elemente: er besteht aus mikroskopisch kleinen Zellen. Engelmann hat nun nachgewiesen, dass sich die einzelnen Herzmuskelzellen beim Absterben als völlig

selbstständige Individuen verhalten, gerade wie die einzelnen Theilglieder polymerer Muskeln. Der durch den Schnitt hervorgerufene Erstarrungsprocess wird somit beim Herzen in sehr geringer Entfernung von der Wunde zum Stehen kommen, also viel früher abgelaufen sein, als bei gewöhnlichen, langfaserigen Muskeln, und es wird somit auch hier, wie bei polymeren Skeletmuskeln, die Grenzfläche zwischen todter und lebender Muskelsubstanz schliesslich durch die natürlichen Oberflächen, beziehungsweise Enden der nicht direct verletzten Zellen gebildet. Wollte man sich diesen Befunden zum Trotz dennoch auf den Standpunkt der Präexistenzlehre stellen, so bleibt nichts Anderes übrig, als anzunehmen, dass jede einzelne Zelle des Herzmuskels an ihren Endflächen mit einer parelektronomischen Schichte bekleidet ist, sowie man auch im Falle polymerer Muskeln annehmen müsste, dass zu beiden Seiten je einer sehnigen Inscription eine parelektronomische Schichte vorhanden ist. Zu einer solchen Annahme wird man sich aber ohne Noth wohl kaum entschliessen. Es geht also aus dem Verhalten polymerer Muskeln und des Herzens abermals hervor, dass sowohl die Theilglieder der ersteren als auch die zelligen Elemente des letzteren im unversehrten Zustande nach aussen elektromotorisch unwirksam sind.

Analoge Versuche, welche Engelmann an aus glatten Muskelzellen zusammengesetzten Organen anstellte, ergaben dasselbe Resultat. Auch hier sinkt, wie beim Herzen, die Kraft zwischen einem künstlichen Querschnitt und natürlichem Längsschnitt sehr rasch, um bei Anfrischung sofort wieder zu steigen, ein Verhalten, dass sich auch beim Schliessmuskel von Anodonta constatiren lässt. Es darf daher auch jede glatte Muskelzelle im unversehrten Zustande als stromlos gelten. Wenn bei Verletzung polymerer Muskeln der Längsquerschnittstrom gleich Null wird, wenn dem Fortschreiten des Erstarrungsprocesses durch die nächste Sehneninscription Halt geboten wird, so erhebt sich die Frage, ob es kein Mittel giebt, den vom künstlichen Querschnitt aus fortkriechenden Absterbeprocess eines monomeren Muskels ein Ziel zu setzen und so den Muskelstrom zu beseitigen. Der ausgeschnittene Muskel lässt sich allerdings nicht mehr retten, aber es wäre denkbar, dass bei Fortdauer der Blutcirculation ein querdurchschnittener Muskel heilen könnte. Engelmann (l. c.) fand nun in der That, dass auch gewöhnliche Skeletmuskeln (Sartorius vom Frosch) nach subcutaner Durchschneidung allmählich wieder stromlos werden; wenn aber unter dem Einfluss der normalen Ernährungsbedingungen sogar der künstliche Querschnitt seine negative Spannung verliert, so können gewiss nicht die natürlichen Faserenden während des ganzen Lebens der Sitz einer elektromotorischen Kraft sein.

Alle bisher besprochenen Thatsachen weisen daher übereinstimmend darauf hin, dass quergestreifte Muskeln im völlig unversehrten Zustande stromlos sind und dass der „ruhende Muskelstrom“ an die Existenz künstlicher Querschnitte, seien diese nun mechanische, thermische oder chemische, gebunden ist.

Wenn wir nunmehr dazu übergehen, die zur Erklärung der elektromotorischen Wirkungen verletzter „ruhender“ Muskeln bisher gemachten Versuche einer näheren Besprechung zu unterziehen, so muss vor Allem betont werden, dass eine der beiden bis in die letzte Zeit

sich schroff gegenüberstehenden Theorien gegenwärtig wohl als widerlegt gelten darf, wenigstens in der Form, in welcher sie ursprünglich von ihrem genialen Begründer Du Bois-Reymond aufgestellt worden ist. Mehr und mehr hat sich seit Hermann's grundlegenden Arbeiten die Anschauung Bahn gebrochen, dass bei den verwickelten Vorgängen innerhalb der lebenden Substanzen das chemische Geschehen zum Mindesten ebenso sehr Berücksichtigung verdient und finden muss, als die physikalischen Symptome desselben, und dass es nicht angeht, einer bestimmten Einzelerscheinung zu Liebe ein Gebilde, wie den lebenden Muskel oder Nerv, einem rein physikalischen Schema gleichzustellen und dem entsprechend zu behandeln. Dem ungeachtet muss jedoch schon des historischen Interesses wegen, sowie mit Rücksicht auf spätere Erörterungen, die „Molekulartheorie" Du Bois-Reymond's hier wenigstens in Kürze besprochen werden, umsomehr, als in neuerer Zeit der Versuch gemacht worden ist, dieselbe, wenn auch in einer wesentlich veränderten Form, wieder zu beleben (Bernstein). Es bietet sich ausserdem dabei erwünschte Gelegenheit, einige für das Folgende wichtige Thatsachen, betreffend die Vertheilung von Strömen in körperlichen Leitern, nachzutragen.

Wenn ein Körper, wie der querdurchschnittene Muskel, Sitz einer elektromotorischen Kraft ist, so handelt es sich offenbar in erster Linie darum, die daraus resultirende Vertheilung der Spannungen in demselben kennen zu lernen. Wie dies mit Hülfe eines gleichartigen ableitenden Bogens, d. h. eines solchen, der an sich und durch sein Anlegen an den feuchten Leiter keine Veranlassung zur Entwicklung von Spannungsdifferenzen giebt, durch Abtasten der Oberfläche des elektromotorisch wirkenden Leiters geschehen kann, wurde bereits oben ausführlich besprochen. Es bleibt jetzt nur noch übrig, zu erörtern, wie man aus der Vertheilung der Oberflächenspannungen auf den elektrischen Zustand des Inneren schliessen kann. Gehen wir bei dieser Betrachtung von einem regelmässigen Flüssigkeitscylinder aus, in dessen Innerem irgendwo, etwa in einem Punkt der Axe, eine elektromotorische Kraft wirksam sein soll, so lässt sich der Strömungsvorgang in der Ebene irgend eines Längsschnittes durch die bestehende schematische Zeichnung darstellen (Fig. 108). Befindet sich beispielsweise in (*A*) ein aus zwei verschiedenen Metallen zusammengesetzter kleiner Körper, so wird der ganze Flüssigkeitscylinder im Sinne der ausgezogenen Pfeile von Stromfäden durchsetzt sein, die in ihrer Gesammtheit natürlich in einander geschachtelte Flächen (Strömungsflächen) bilden. Entsprechend dem „Gefälle" herrscht in jedem Punkte dieser Strombahnen eine bestimmte positive bezw.

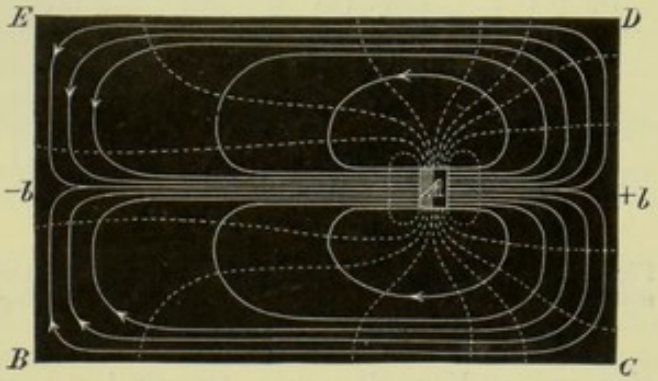



Fig. 108. Schema der Stromverzweigung in einem Flüssigkeitscylinder. (Nach Rosenthal.)

negative Spannung, und wir können daher leicht ein zweites System von Linien resp. Flächen erhalten, wenn alle Punkte gleicher Spannung auf den verschiedenen Stromcurven (Strömungsflächen) mit einander verbunden werden, wie dies durch die punktirten Linien angedeutet ist. Man bezeichnet diese letzteren Curven, auf welchen wegen des wachsenden Widerstandes die Intensität der Strömung um so geringer ist, je weiter sie nach der Mantelfläche des Cylinders hin gelegen sind, als Spannungs- oder isoelektrische Curven, deren Gesammtheit wieder ein System gekrümmter Flächen (Spannungsflächen, isoelektrische Flächen) bildet, welche die Strömungsflächen rechtwinklig schneiden. Die Durchschnittslinien der isoelektrischen Flächen mit dem Cylindermantel bilden hier gerade wie beim regelmässigen Muskelcylinder der Peripherie der Endflächen parallele Kreise, die Strömungscurven meridionale Linien. Doch lässt sich hieraus nicht sofort auch auf eine ganz bestimmte Lage der elektromotorischen Kraft schliessen, da eine analoge Vertheilung der Oberflächenspannungen noch in sehr vielen anderen Fällen vorkommen kann, wobei noch ausserdem fraglich bleibt, ob nur an einer oder an mehreren und vielleicht vielen Stellen im Innern des Körpers elektromotorische Kräfte wirksam sind. Thatsächlich entspricht allerdings jeder neuen Lage einer elektromotorischen Kraft ein anderes System von Strömungs- und Spannungscurven, bezw. eine andere Vertheilung der Oberflächenspannungen; da jedoch, wie Helmholtz gezeigt hat, bei einer Vielheit elektromotorischer Kräfte die Spannung jedes Punktes an der Oberfläche des Körpers der Summe aller Spannungen entspricht, welche an diesem Punkte durch jede der elektromotorischen Kräfte für sich allein erzeugt würde, so lassen sich vielfache Combinationen derselben denken, bei welchen stets dieselbe Vertheilung der Oberflächenspannung sich ergeben würde. Ueberlegt man nun die Fälle, wo ein cylindrisch geformter Körper eine ähnliche elektromotorische Wirksamkeit, wie der an beiden Enden mit künstlichem Querschnitt versehene parallelfaserige Muskel zeigen würde, so findet man, dass unter Anderem ein solider Kupfercylinder mit verzinkter Mantelfläche den gemachten Voraussetzungen entsprechen würde, so bald er in eine leitende Flüssigkeit, wie etwa verdünnte $H_2SO_4$, versenkt wird. Diese wird dann im Sinne des beistehenden Schemas (Fig. 109 *A*) von zahllosen Stromfäden durchzogen sein, welche sämmtlich von dem positiv elektrischen Zinkmantel zu den negativ elektrischen Kupferendflächen verlaufen und an der Oberfläche eine der am Muskelprisma beobachteten ganz analoge Spannungsvertheilung erzeugen. Genau dasselbe wird aber auch unter zwei anderen Voraussetzungen über die Lage der elektromotorischen Flächen der Fall

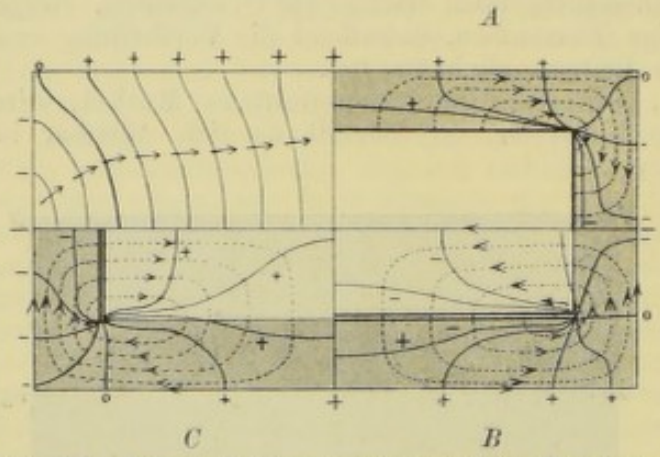



Fig. 109. Schema denkbarer Annahmen über die elektromotorischen Flächen in einer Muskelfaser. Axialer Längsschnitt. (Nach Hermann.)

sein. Man denke sich einen hohlen Cylinder aus Kupfer, dessen Mantelfläche von einem Zinkmantel umhüllt wird und welcher gefüllt ist mit angesäuertem Wasser; die ganze Vorrichtung sei wieder eingetaucht in angesäuertes Wasser. Dann entspricht das Schema (*B*) (l. c.) der Vertheilung der Spannungen. Ganz analog würde sich dieselbe endlich auch gestalten, wenn ein hohler Zinkcylinder mit verkupferten Endflächen unter gleichen Verhältnissen untersucht würde (*C* des Schemas Fig. 109). Welches dieser drei Schemata im Muskelcylinder thatsächlich verwirklicht ist, lässt sich durch den Versuch nicht so ohne Weiteres entscheiden. In Bezug auf die erste Annahme muss auch noch hervorgehoben werden, dass im Sinne der obigen Erörterungen der eine solide Cylinder auch durch eine beliebig grosse Anzahl kleiner, sämmtlich mit positivem Längsschnitt und negativem Querschnitt versehenen, cylindrischen oder rundlichen Körperchen („peripolare Molekeln") ersetzt werden kann, vorausgesetzt, dass dieselben etwa in der Art der beistehenden schematischen Zeichnung regelmässig angeordnet sind (Fig. 110 *a*). Mit Rücksicht auf die beim Muskel wirklich gegebenen anatomischen Verhältnisse würde sich die erste Annahme in der zuletzt erwähnten modificirten

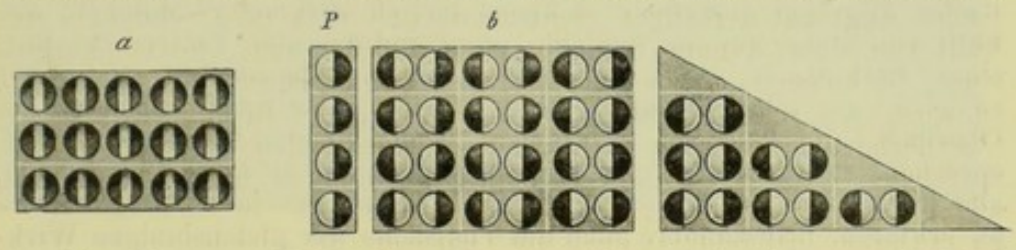



Fig. 110. Schema peripolarer (*a*) und dipolarer (*b*) Molekeln. (Hermann's Handbuch I. 1.) Die parelektronomischen Molekeln am natürlichen Querschnitt.

Form mit der von Du Bois-Reymond begründeten Molekulartheorie decken; die zweite mit einer von Grünhagen aufgestellten Hypothese, wonach ein elektromotorischer Gegensatz zwischen Muskelfibrille und umspülender Ernährungsflüssigkeit bestehen soll; die dritte endlich liegt der Hermann'schen Alterationstheorie zu Grunde, welche voraussetzt, dass am künstlichen Querschnitt selbst eine elektromotorische Kraft entwickelt wird.

Werden an der Oberfläche der indifferenten Umhüllung irgendwo zwei Punkte verschiedener Spannung durch einen ableitenden Bogen mit einander verbunden, so ergiesst sich durch denselben ein Stromzweig entsprechend einem Bruchtheil der im Innern wirkenden Kraft, da die Ströme, besonders in unmittelbarer Nähe der elektromotorischen Flächen, eine starke innere Abgleichung haben. Es ist daher, wie Hermann bereits hervorhob, in manchen Fällen wesentlich zu beachten, dass die inneren Ströme durch Compensation der abgeleiteten Stromzweige keineswegs beseitigt werden können. „Ein Muskel mit angelegtem Bogen, dessen Strom compensirt ist, verhält sich vielmehr so, als wäre der Bogen nicht vorhanden, und die Ströme gleichen sich im Innern ab."

Die von Du Bois-Reymond mit ausserordentlichem Scharfsinn und grösster Consequenz durchgeführte physikalische Theorie des Muskel- (und Nerven-)Stromes geht, wie schon früher erwähnt wurde, von der Erfahrung aus, dass jedes kleinste, der Untersuchung über-

haupt noch zugängliche Theilstück eines Muskelcylinders noch immer die gesetzmässigen Spannungsdifferenzen zwischen Längsschnitt und Querschnitt erkennen lassen. Es steht also nichts im Wege, sich den ganzen Muskel, beziehungsweise jede einzelne Faser desselben aus lauter kleinen Theilchen oder Molekeln zusammengesetzt zu denken, deren jedes elektromotorisch wirkt, und zwar in gleicher Weise, wie der ganze Muskelcylinder. Man kann sich dieselben entweder als Kugeln mit zwei negativen Polarzonen und positivem Aequator (peripolare Molekeln) denken, oder aber, wie es Du Bois-Reymond später mit Rücksicht auf gewisse noch zu erörternde Thatsachen that, annehmen, dass jede peripolar-elektromotorische Molekel aus je zwei dipolaren Theilchen besteht, welche sich ihre positiven Hälften zukehren (Fig. 110 *b*). Jeder künstliche Querschnitt würde dann immer zwischen zwei positive und nie zwischen zwei negative Flächen fallen. Im Uebrigen ist es ganz gleichgültig, welche Form man im Einzelnen den Molekeln zuschreibt, und man kann sich dieselben ebenso gut als Scheiben, wie als Kugeln denken. Erforderlich ist nur die regelmässige Anordnung derselben im Sinne der beistehenden Zeichnung (Fig. 110). Denkt man sich dann das ganze cylindrische oder prismatische Aggregat derartiger elektromotorisch wirkender Molekeln umhüllt von einer dünnen Schichte eines indifferenten Leiters (Perimysium, Sarkolemm, sowie am Querschnitt die abgestorbene Schichte), so wird, wie schon erwähnt, die Vertheilung der Spannungen an der Oberfläche durchaus den wirklich zu beobachtenden Verhältnissen entsprechen. Mit Hülfe dieser Hypothese gelingt es nun in der That, alle Erscheinungen des „ruhenden Muskelstromes“ in einfacher Weise zu erklären, insbesondere auch die Thatsache der gleichsinnigen Wirksamkeit jedes kleinsten Muskelstückchens, sowie die sogenannten Neigungsströme an schrägen Querschnitten; Schwierigkeiten bietet aber schon die Deutung der Parelektronomie, die, wenn man an der Präexistenzlehre festhalten will, nur durch die weitere, oben bereits erwähnte Annahme erklärt werden kann, dass am natürlichen Querschnitt eine besonders geartete compensirende Schichte gelegen ist, welche sich Du Bois-Reymond durch „parelektronomische Molekeln“ gebildet dachte, welche der Sehne positive Flächen zukehren und etwa aus den inneren Hälften der zu äusserst gelegenen dipolaren Molekel bestehen könnten. Besteht die parelektronomische Schichte aus einer ganzen Reihe säulenartig geordneter dipolarer Molekeln, so entsteht eine „parelektronomische Strecke“. Bernstein (13) hat die Du Bois'sche Molekulartheorie in neuerer Zeit in einigen wesentlichen Punkten modificirt und als „elektrochemische Molekulartheorie“ gewissermaassen neu zu begründen versucht. Ihm zu Folge hätte man sich den lebenden Faserinhalt „aus Längsreihen von Molekülen zusammengesetzt zu denken, welche sich zu Fibrillen von endlichem Durchmesser aggregiren und in einer ihnen adäquaten Flüssigkeit liegen, die gleichsam ihre Nährflüssigkeit ist (Paraplasma)“. Sie werden durch Kräfte an einander gekettet, „welche der chemischen Affinität gleich oder ihr nahestehend gedacht werden können, und bestehen aus einem Kern von complicirter chemischer Zusammensetzung, identisch mit dem lebenden Eiweissmolekül Pflügers“.

Die Längsseiten der im Sinne der beistehenden (Fig. 111) prismatisch gedachten Molekülkerne (*M*), deren Endflächen durch Sauer-

stoffatome chemisch locker an einander gekettet sein sollen, denkt sich Bernstein „beladen mit oxydablen N-freien Atomgruppen „etwa vergleichbar einem feinen Platinfaden, welcher in eine Atmosphäre von Wasserstoff eingetaucht wird". „Die von der Ernährungsflüssigkeit umgebenen Molekülreihen beziehen aus ihr beständig die für den Stoffwechsel nöthigen Ladungen". „Betrachtet man diese als elektropositiv gegenüber dem Molekülkern, die Sauerstoffatome dagegen als elektronegative Ladungen derselben, so ergiebt sich daraus der Ruhestrom des Muskels (und Nerven), wenn man den Längsschnitt mit einem künstlichen Querschnitt derselben verbindet. Es kann ausserdem noch angenommen werden, dass nach Anlegung eines künstlichen Querschnitts durch die Zerreissung der Molekülkette assimilirter Sauerstoff frei gemacht wird, welcher gegen den Molekülkern negative Spannung besitzen würde." Die Parelektronomie der Sehnenenden würde sich nach dieser Theorie erklären lassen, wenn man annimmt, „dass daselbst eine jede Molekülreihe in die benachbarte continuirlich übergeht (durch

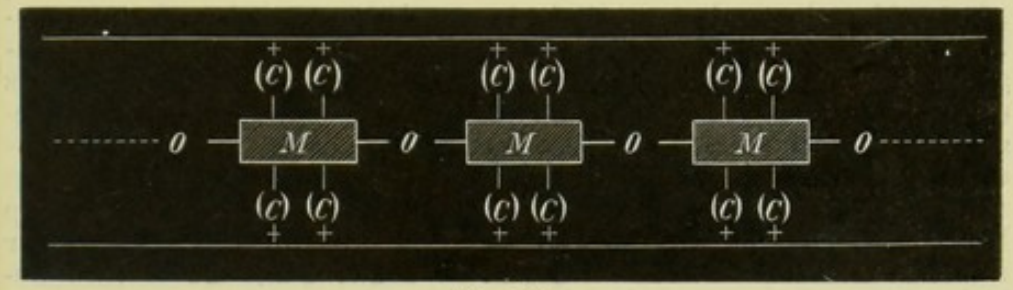



Fig. 111.

schlingenförmiges Umbiegen) und somit keine freien Querschnitte bietet". Würde ein einzelnes derartiges „Molekül" oder besser Molekülaggregat für sich in einer leitenden Flüssigkeit eingebettet liegen, so würde es sich, wie man sieht, in jeder Beziehung wie ein Du Bois'-sches peripolares Molekül verhalten; in ihrer Gesammtheit sind dieselben jedoch nicht wie diese als von Molekularströmen umflossen zu denken, da ihre Spannungen nach allen Seiten neutralisirt erscheinen. Dieselben Einwände, welche sich gegen die ursprüngliche Molekulartheorie erheben lassen, müssen zum grossen Theil auch gegen die „elektrochemische" Umgestaltung derselben geltend gemacht werden, deren äusserst detaillirte Voraussetzungen über den chemischen Aufbau der lebendigen Substanz von vornherein zu schwerwiegenden Bedenken Anlass geben dürften.

Nach der von Grünhagen vertretenen Theorie würde, wie erwähnt, ein elektromotorischer Gegensatz zwischen jeder Primitivfibrille und der umgebenden Ernährungsflüssigkeit (Sarkoplasma) anzunehmen sein, wobei die letztere das positive, die Fibrille das negative Glied der Kette bilden würde. Die Stromlosigkeit unversehrter Muskeln würde sich nach dieser Theorie sehr einfach durch die allseitige Umhüllung der negativ elektrischen Fibrillen mit der positiven Ernährungsflüssigkeit erklären. Grünhagen's Anschauungen über die Ursache der elektromotorischen Wirkungen thierischer Gewebe nehmen ihren Ausgangspunkt von Versuchen an porösen Cylindern. Doch ist, wie Hermann hervorhebt, schwer zu ersehen, wie deren Resultate auf die beim Muskel gegebenen Verhältnisse Anwendung finden sollen. Grünhagen

fand nämlich, dass an cylindrisch-porösen Körpern während der Durchfeuchtung die Querschnitte (Endflächen) gegen Punkte der Mitte ihrer Längsoberfläche und ebenso auch asymmetrische Punkte der letzteren und ersteren unter einander sich elektrisch different, und zwar im Sinne des Muskelcylinders, verhalten. Diese Spannungsdifferenzen verschwinden, wenn der poröse Cylinder ganz mit Flüssigkeit imbibirt ist, und werden daher aufgefasst als eine Folge der Flüssigkeitsströmung durch die poröse Substanz. Aehnlich stellt sich nun Grünhagen auch das Verhältniss zwischen Fibrille und umgebender Ernährungsflüssigkeit vor.

In voller Uebereinstimmung mit allen bisher bekannten Thatsachen befindet sich dagegen die der dritten früher erörterten Annahme über den Sitz der elektromotorischen Kraft entsprechende Alterationstheorie von L. Hermann, welche alle elektromotorischen Wirkungen lebender Gewebe auf chemische Veränderungen der Substanz, ohne Rücksicht auf deren molekularen Bau, zurückführt. In Bezug auf den „ruhenden" Muskelstrom geht die Theorie von dem Satze aus, „dass die absterbende Substanz sich zur lebenden negativ verhält". Als Sitz der elektromotorischen Kraft würde demgemäss die Grenzfläche zwischen absterbender und lebender Substanz („Demarcationsfläche") zu betrachten sein. Hermann bezeichnet daher auch den „Ruhestrom" des Muskels als „Demarcationsstrom". Von sehr allgemeinen Gesichtspunkten aus hat neuerdings auch Hering (14) das Hermann'sche Erklärungsprincip behandelt. Für ihn hat der Satz von der Stromlosigkeit unversehrter ruhender Muskeln oder Nerven etc. den Sinn, „dass ein solches Gebilde einen nach aussen ableitbaren Strom nicht entwickelt, so lange sein Stoffwechsel, d. i. das innere chemische Geschehen in allen Theilen desselben, gleich ist. Jede Störung dieser Gleichheit bedingt das Entstehen ableitbarer Ströme". Mit Nachdruck betont ferner Hering den übrigens auch schon von Hermann seiner Zeit hervorgehobenen Umstand, dass eine Veränderung des chemischen Geschehens in einem Theil eines lebenden Continuums nicht bloss in der Art vorkommen kann, „dass derselbe sich nunmehr zu den unveränderten Theilen negativ, sondern ebensowohl in der Art, dass er sich zu letzteren positiv verhält". Bezeichnet man daher die in ihrem Chemismus von der übrigen Substanz abweichende Stelle als eine (relativ) alterirte, so muss man demgemäss „eine (relativ) positive und eine (relativ) negative Alterirung" unterscheiden, wobei noch hervorzuheben ist, dass nicht „die veränderte chemische Zusammensetzung diese Alterirung charakterisirt, sondern das veränderte chemische Geschehen, aus welchem sich allerdings eine veränderte Zusammensetzung ergeben kann". Wie an anderer Stelle (vergl. den Abschnitt über Ermüdung des Muskels) bereits ausgeführt wurde, unterscheidet Hering in jeder lebenden Substanz die aufsteigende Aenderung, die absteigende Aenderung und den Zustand des Gleichgewichtes. „Sowohl die aufsteigende als die absteigende Aenderung kann mit sehr verschiedener Geschwindigkeit erfolgen, je nachdem die auf die Einheit der Substanz bezogene Stärke der Assimilirung, die Stärke der gleichzeitigen Dissimilation, oder letztere die erstere mehr oder weniger übertrifft. Befinden sich alle Theile eines lebenden Continuums im Gleich-

gewichte oder verändern sie sich alle mit derselben Geschwindigkeit aufsteigend oder absteigend, so erzeugen sie keine ableitbaren Ströme. Jede Verschiedenheit aber in der Geschwindigkeit oder in der Richtung der Aenderung bedingt einen ableitbaren Strom." „Wir können uns demnach alle verschiedenen Geschwindigkeiten der positiven oder negativen Aenderung in einer Reihe geordnet denken, der Art, dass die schnellste aufsteigende Aenderung das obere, so zu sagen positive, die schnellste aufsteigende das untere, so zu sagen negative Ende der Reihe bildet." „Wenn wir nun zwei Theile eines lebenden Continuums, welche sich in Betreff des chemischen Geschehens verschieden verhalten, durch eine äussere Leitung mit einander verbinden, so geben dieselben ceteris paribus einen um so stärkeren Strom, je weiter die Zustände der beiden ableitend verbundenen Stellen in der erwähnten Reihe auseinander liegen, und es fliesst der positive Strom durch die äussere Leitung stets von derjenigen Stelle, deren Zustand dem positiven Ende der Reihe näher steht, zu derjenigen, deren Zustand dem negativen Ende näher steht." „Dies wäre also das allgemeine Gesetz aller vitalen Eigenströme der Nerven und Muskeln."

„Ein mit möglichster Schonung präparirter M. sartorius, z. B. der nicht mehr normal ernährt wird, befindet sich wahrscheinlich in einer, wenn auch sehr langsamen absteigenden Aenderung, weil die Dissimilirung die Assimilirung überwiegt; er geht also langsam dem Tode entgegen. Erfolgte seine absteigende Aenderung in allen Theilen genau mit derselben Geschwindigkeit oder Langsamkeit, so würde man selbst mit dem empfindlichsten Galvanometer keine Ströme an ihm nachweisen können.

Dieser ideale Fall ist natürlich in voller Strenge nie verwirklicht. Geht aber die Empfindlichkeit des Galvanometers nicht über eine gewisse Grenze hinaus, so lässt sich an einem solchen Muskel in der That kein Strom nachweisen, was sowohl Du Bois-Reymond wie spätere Beobachter gezeigt haben. Sobald wir dagegen einen Querschnitt am Muskel anbringen, tritt sofort an der Schnittstelle eine raschere absteigende Aenderung der Muskelsubstanz ein; der unmittelbar am Querschnitt liegende Theil stirbt ab. Dieser todte Theil gehört nicht mehr dem lebenden Continuum an und ist als ein hier unwesentliches Anhängsel desselben zu betrachten. Aber die raschere absteigende Aenderung und damit das Absterben schreitet, wie sich an der Muskelfaser unter dem Mikroskop zuweilen direct verfolgen lässt, langsam in der Faser vorwärts, und es findet daher nach dem Querschnitt hin immer eine schnellere absteigende Aenderung statt, als in der übrigen Faser. Daher verhält sich der Querschnitt negativ zur Längsoberfläche des Muskels."

Aber nicht bloss allgemeine theoretische Erwägungen sind es, welche, abgesehen von der ausserordentlichen Einfachheit, die Hermann-Hering'sche Auffassung vor allen anderen auszeichnen, sondern es lassen sich auch directe experimentelle Thatsachen zu Gunsten derselben anführen, die geradezu als Beweise gelten dürfen. Hierher gehört, abgesehen von allen bereits besprochenen Erfahrungen über die Stromlosigkeit unversehrter Muskeln, zunächst ein Versuch von Hermann, welcher die Frage zu entscheiden sucht, ob die Entwicklung des Demarcationsstromes bei Anlegen eines künstlichen Quer-

schnittes eine merkliche Zeit erfordert, oder ob der volle Werth der Spannungsdifferenz zwischen Längsschnitt und Querschnitt sofort nach der Verletzung gegeben ist, wie es unter der Voraussetzung der Präexistenz der elektromotorischen Kraft nothwendig der Fall sein müsste. Hermann construirte zu diesem Zwecke ein „Fallrheotom", wobei durch einen schweren Fallkörper der Achillessehnenspiegel des Gastrocnemius abgerissen und zugleich der Bussolkreis für eine kurze Zeit geschlossen wird. Erfolgt diese Schliessung einmal im Momente des Abreissens und dann bei schon vorhandenem Querschnitt, so ist im letzteren Falle die Ablenkung grösser als im ersten, woraus auf eine „Entwicklungszeit" des Muskelstromes geschlossen wird. Aehnliche Versuche hat Hermann mit gleichem Erfolg auch an parallelfaserigen Muskeln angestellt (15).

Ein sehr schlagender Beweis für die Richtigkeit der zuletzt entwickelten theoretischen Anschauungen über die Ursachen thierisch (und pflanzlich) elektrischer Ströme und zugleich ein entscheidender Grund zur Ablehnung jeder wie immer gearteten Molekularhypothese liegt ferner in dem von mir gelieferten Nachweis der directen Abhängigkeit des Muskelstromes von localen chemischen Veränderungen der Substanz. Wenn es richtig ist, dass die an Muskeln und Nerven, sowie auch an andern thierischen und pflanzlichen Gebilden unter Umständen nachweisbaren elektrischen Spannungsdifferenzen im Wesentlichen immer darauf zurückgeführt werden können, dass einander benachbarte Theile der lebendigen Substanzen sich in ihrem Chemismus verschieden verhalten, so muss von vornherein die Möglichkeit zugegeben werden, die daraus resultirenden elektromotorischen Wirkungen wieder zu vernichten, sofern es noch nicht zu einer die Wiederherstellung der normalen Beschaffenheit des chemisch veränderten Substanzantheils völlig ausschliessenden Zerstörung desselben gekommen ist. Es ist bekannt, dass auch der ausgeschnittene Muskel bis zu einem gewissen Grade die Fähigkeit besitzt, chemische, durch gewisse Eingriffe (Reize) bewirkte Veränderungen seiner Substanz wieder auszugleichen, worauf ja die „Erholung" eines „ermüdeten" Muskels beruht. Es wurde oben auch schon der interessanten Thatsache gedacht, dass man auch unabhängig von einer vorhergehenden Erregung einen Muskel in einen der Ermüdung ähnlichen Zustand zu versetzen vermag, indem man ihn der Einwirkung gewisser chemischer Substanzen („Ermüdungsstoffe") aussetzt, durch deren Entfernung mittels Auslaugen mit einer indifferenten Flüssigkeit es gelingt, die normale Erregbarkeit wieder herzustellen (Ranke). Es kam also wesentlich darauf an, zu untersuchen, inwieweit aus dem Nebeneinandersein chemisch veränderten, jedoch noch restitutionsfähigen Faserinhaltes einerseits und Faserinhaltes von normaler chemischer Beschaffenheit andererseits elektromotorische Wirkungen resultiren. Die beste Aussicht auf Erfolg schien die von J. Ranke näher untersuchte „chemische Muskelermüdung" durch Kalisalze oder Milchsäure zu versprechen, deren auffallende Einwirkung auf die Erscheinungen der polaren Erregung durch den Strom bereits früher ausführliche Besprechung fand. In der That zeigte sich sofort, dass sich schon nach kurzdauerndem Eintauchen des einen Endes eines stromfreien Sartorius in einen wässerigen Auszug von Muskelfleisch oder stark verdünnte Lö-

sungen verschiedener Kalisalze ($KNO_3$, $KH_2PO_4$, KCl) dasselbe stark negativ gegen jeden anderen Punkt des Muskels verhielt. Die Grösse der Ablenkung war in vielen Fällen nur um weniges geringer, als wenn an einem mit künstlichen Querschnitt versehenen Sartorius der ableitende Bogen die Schnittfläche mit einem entsprechenden Oberflächenpunkt verbindet. Wir sehen also hier verminderte Erregbarkeit Hand in Hand gehen mit Negativität der Muskelsubstanz, und wie sich jene einfach durch Auslaugen mit physiologischer NaCl-Lösung beseitigen lässt, so ist dasselbe auch hinsichtlich des Stromes der Fall. Schon nach wenigen Minuten erscheinen die Spannungsdifferenzen bis auf Spuren verschwunden, welche bei längerem Auswaschen auch noch zu beseitigen sind, so dass nun der Muskel wie zu Beginn des Versuches vollkommen stromlos und von normaler Erregbarkeit ist. Dasselbe Resultat lässt sich auch am stromlosen (parelektronomischen) Gastrocnemius durch Bepinseln des Achillessehnenspiegels mit den betreffenden Flüssigkeiten erzielen, und es ist der dann entstehende aufsteigende Strom ausserordentlich kräftig und durchaus von gleicher Ordnung wie der gewöhnliche Demarcationsstrom (16). Gerade dieser Umstand aber ist es nun, der die Thatsache um so bedeutungsvoller erscheinen lässt, dass es so leicht gelingt, die „Kalisträme" durch Auswaschen mit einer indifferenten Flüssigkeit vollständig zu beseitigen, was sich in besonders auffallender Weise wieder am Gastrocnemius zeigen lässt, indem es genügt, denselben, nachdem die Muskelsubstanz am Achillesspiegel durch kurzes Bepinseln mit einer verdünnten Kalisalzlösung stark negativ geworden ist, während einiger Minuten mit $^3/_4$ % NaCl-Lösung abzuspülen, um bei abermaliger Prüfung mittels des Galvanometers den ursprünglichen, stromlosen Zustand vollständig wieder hergestellt zu sehen. Es beweist dies, dass der nachtheilige Einfluss der Lösung sich nur auf die äussersten Enden der sich schräg inserirenden Fasern erstreckt haben konnte. Nach diesen Erfahrungen erscheint nun auch die stromentwickelnde Eigenschaft jedes künstlichen Muskelquerschnittes leicht erklärlich, da sich bei der Erstarrung der Muskelsubstanz stets saures Kaliumphosphat bildet.

Im Gegensatze zu den „Kalisträmen" scheinen die durch gleiche Behandlung stromloser Muskeln mit sehr verdünnten Säurelösungen (etwa Milchsäure) hervorzurufenden Spannungsdifferenzen auf viel eingreifenderen chemischen Veränderungen der Muskelsubstanz zu beruhen, denn sie lassen sich durch noch so langes Auswaschen nicht wieder beseitigen, obschon sie an sich schwächer sind, als die durch Kalisalze bedingten.

Du Bois-Reymond stellte seiner Zeit die Behauptung auf, dass es für die chemische Angreifbarkeit der Muskelsubstanz durch irgend eine Flüssigkeit kaum ein empfindlicheres Prüfungsmittel gebe, als den natürlichen Querschnitt eines parelektronomischen Muskels damit zu benetzen und die Veränderungen zu beobachten, die dadurch in dem elektrischen Zustande des Querschnittes hervorgerufen werden. Von diesem Gesichtspunkte aus müssen daher die Kalisalze im Allgemeinen als entschiedene Muskelgifte angesehen werden, während die entsprechenden Natriumverbindungen in gleicher Verdünnung nahezu unschädlich sind und in manchen Fällen sogar einen entschieden erregbarkeitssteigernden Einfluss besitzen ($Na_2CO_3$). Gerade dieses letz-

teren Umstandes wegen darf man aber eine Flüssigkeit nicht als ganz indifferent für den Muskel ansehen, wenn dieselbe bei örtlicher Application keine merkliche Stromentwicklung bedingt. Selbst die physiologische NaCl-Lösung (von 0,5—0,7 %), welche bei stundenlang andauernder Einwirkung auf den natürlichen Querschnitt eines unversehrten, stromlosen Muskels niemals zu einer auch nur spurweisen Entwicklung eines Demarcationsstromes Anlass giebt, wirkt nach Beobachtungen von F. S. Locke (17) schon deutlich erregbarkeitssteigernd, was bei Anwendung stärkerer Lösungen seit lange bekannt ist. Sicher darf man aber die stromentwickelnde Kraft einer Lösung als Maassstab ihrer Schädlichkeit für den Muskel gelten lassen, und wenn Nasse eine 0,7 % Lösung von KCl oder $KNO_3$ für gleich günstig hält, wie eine 0,2—1,5 % Lösung von NaCl, so kann man dem auf Grund der Galvanometerversuche gewiss nicht beistimmen. Wenn man das untere Ende eines curarisirten Sartorius in eine selbst 2 % Lösung von NaCl taucht, so beobachtet man auch nach 10—20 Minuten noch keinen merklichen Demarcationsstrom oder selbst eine geringe entgegengesetzte Ablenkung im Sinne eines im Muskel absteigend gerichteten Stromes. Auch Engelmann hat bei seinen Untersuchungen über das elektromotorische Verhalten der unverletzten Oberfläche des Froschherzens gefunden, dass NaCl-Lösungen, deren Gehalt 0,6 % übersteigt, die damit berührte Stelle positiv elektrisch gegenüber andern Punkten der Herzoberfläche machen. Noch weniger deletär als NaCl wirken auf die Muskelsubstanz andere neutrale Natron-Salze, wie z. B. $Na_2SO_4$ und $NaNO_3$, die selbst in starken Lösungen (4—12 %) nur in geringem Grade stromentwickelnd wirken, wenn man etwa den Erfolg der localen Behandlung des M. sartorius mit der Wirkung gleichstarker Lösungen von NaCl oder gar der entsprechenden Kalisalze vergleicht. Auch das alkalische, kohlensaure Natron, unter dessen Einfluss die Erregbarkeit quergestreifter Muskeln ausserordentlich gesteigert wird, wirkt in verdünnter Lösung entweder gar nicht stromentwickelnd oder bedingt sogar einen schwachen verkehrten Strom im Sinne einer Positivität des eingetauchten Muskelendes (18).

Fast allgemein ist die Meinung herrschend, dass das destillirte Wasser eine die Muskelsubstanz sehr rasch und energisch angreifende Substanz sei; so schliesst z. B. Kühne aus dem Umstande, dass seinen Beobachtungen zu Folge ein in destillirtes Wasser getauchter Sartorius vom Frosch früher seine Erregbarkeit einbüsst, als ein zur selben Zeit in Salpetersäure (1 pro mille) getauchter Muskel, dass das Wasser schneller zerstörend wirke, als die verdünnte Säure, und Du Bois-Reymond giebt an, dass ein Gastrocnemius, eingetaucht in destillirtes Wasser (bei 15° C.), binnen einer Stunde wirklich todtenstarr und sauer gefunden werde. Folgerichtig hätte man daher auch erwarten sollen, dass, wenn die Stromentwicklung an einem „parelektronomischen" Muskel nur auf Zerstörung einer am natürlichen Querschnitt vorhandenen besonderen Schicht beruht, bei Benetzung desselben mit destillirtem Wasser in kurzer Zeit ein kräftiger, gesetzmässiger Strom nachweisbar sein müsste, da ja erfahrungsgemäss die stromentwickelnde Eigenschaft einer Flüssigkeit von deren Leitungsvermögen völlig unabhängig ist. Dem widersprachen jedoch zum Theil schon die Versuche Du Bois-Reymond's, indem die Entwicklung des Stromes parelektronomischer Muskeln bei Eintauchen derselben

in destillirtes Wasser nur träge und schwach erfolgte. Noch besser eignet sich der Sartorius. Taucht man das Knieende in Wasser, so macht sich schon kurze Zeit nachher eine Volumszunahme desselben bemerkbar, und man findet es dann regelmässig schwach positiv gegen Punkte der normalen Oberfläche. Nach längerer Dauer der Wasserwirkung (20—40 Minuten) erscheint der betreffende Muskelabschnitt stark gequollen und nahezu doppelt so breit als vorher; er sieht weisslich trübe aus und trägt alle äusseren Zeichen der Starre an sich. Gleichwohl zeigt sich auch jetzt der partiell wasserstarre Muskel elektromotorisch ebenso unwirksam wie vorher, oder es treten noch später schwache Spuren eines gesetzmässigen Demarcationsstromes hervor. Selbst nach stundenlanger Einwirkung destillirten Wassers sind die nachweisbaren Spannungsdifferenzen der beiden Muskelabschnitte trotz der so ausserordentlich auffälligen Unterschiede ihrer physikalischen Eigenschaften nur verhältnissmässig unbedeutend und nicht zu vergleichen mit jenen, welche dem gewöhnlichen Demarcationsstrom zwischen Längsschnitt und künstlichem Querschnitt zu Grunde liegen (18).

Wenn man sich erinnert, dass alle bisher bekannten Mittel, durch welche es gelingt, die contractile Substanz des Muskels in den Zustand der Erstarrung zu versetzen (Erwärmung auf 40° C., Behandlung mit Chloroform, Säuren u. s. w.), bei örtlicher Einwirkung immer auch zur Entwicklung kräftiger Demarcationsströme Anlass geben, so muss die elektromotorische Unwirksamkeit des partiell wasserstarren Sartorius als höchst auffällig bezeichnet werden, da sie sich, wie es scheint, mit einer chemischen Theorie des Muskelstromes nicht wohl würde vereinen lassen. Demgegenüber muss jedoch hervorgehoben werden, dass der Zustand der „Wasserstarre" nicht ohne Weiteres mit jener tiefgreifenden chemischen Veränderung der Muskelsubstanz identificirt werden kann, welche das Wesen der spontanen oder Zeitstarre, sowie auch der Wärmestarre ausmacht. Dies geht einerseits aus dem Umstande hervor, dass die Säuerung, wenn sie überhaupt auftritt, doch keineswegs gleichen Schritt hält mit der fortschreitenden Entwicklung der „Starre", während andererseits die Möglichkeit der Wiederherstellung der Erregbarkeit wasserstarrer Muskeln durch einfache Wasserentziehung (durch 2 % NaCl-Lösung) dafür spricht, dass auch die Gerinnungserscheinungen anderer Natur sind, als bei den gewöhnlichen Starreformen. In überzeugendster Weise wird aber die Verschiedenheit der Wasserstarre und anderer Starreformen durch den Umstand dargethan, dass Froschmuskeln selbst in einem sehr vorgerückten Stadium der Wasserstarre (nach einer Stunde und später) in demselben Sinne und in fast gleichem Grade elektromotorisch wirksam werden können, wie unversehrte Muskeln. Wenn man das untere Ende eines vertikal aufgehängten Sartorius etwa 30 Minuten lang in destillirtes Wasser taucht, so erweist sich, wie erwähnt, der Muskel bei Ableitung vom geometrischen Aequator und dem wasserstarren Abschnitt in der Regel stromlos, oder er zeigt einen schwachen verkehrten Strom. Erwärmt man nun einen Theil des gewässerten Muskelabschnittes durch Eintauchen in Wasser von 40° C., so findet man den Muskel bei gleicher Ableitung wie vorher stets elektromotorisch wirksam; das Gleiche ist der Fall nach Durchquetschen oder Durchschneiden des wasserstarren Endes. Es kann daher wohl keinem Zweifel unterworfen sein, dass

in chemischer Hinsicht ein durchgreifender Unterschied besteht zwischen dem durch die Einwirkung destillirten Wassers bewirkten starreähnlichen Zustande und der wirklichen Todtenstarre eines Muskels, nach deren völliger Entwicklung die Möglichkeit elektromotorischer Wirksamkeit gänzlich ausgeschlossen erscheint.

Wenn diese letztere demnach sicher als eine Eigenschaft des lebenden Muskels betrachtet werden muss, so darf es als um so bemerkenswerther gelten, dass sie keineswegs an das Erhaltensein aller Lebenseigenschaften desselben gebunden ist. Es lässt sich nämlich zeigen, dass der Demarcationsstrom im Zustande der Unerregbarkeit des Muskels nach Chloroform-, Aether- oder Amyleneinwirkung in normaler Richtung und Stärke fortbesteht. Ranke, welcher diese auffallende Thatsache zuerst beobachtete, setzte stets den ganzen, unversehrten Frosch der Einwirkung der Dämpfe der genannten Anästhetica aus und untersuchte in verschiedenen Stadien der Narcose. Rascher kommt man zum Ziele, wenn man den freipräparirten, mit künstlichem Querschnitt versehenen Sartorius nebst den ableitenden Pinselelektroden und einem Schälchen mit Aether unter einen nicht zu kleinen Glassturz bringt. Man überzeugt sich dann leicht, dass die Spannungsdifferenzen zwischen Längsschnitt und künstlichem Querschnitt zu einer Zeit, wo bei dem Muskel alle sichtbaren Erregungserscheinungen gänzlich fehlen, nicht in irgend erheblichem Grade vermindert, ja unter Umständen sogar verstärkt erscheinen (19).

Während die Contractilität und das Leitungsvermögen in der Regel schon nach 10—15 Minuten gänzlich erloschen zu sein pflegen, lässt sich selbst nach stundenlanger Einwirkung von Aetherdämpfen nur eine sehr geringe Schwächung des Demarcationsstromes nachweisen, was um so bemerkenswerther ist, als man sonst sieht, dass ganz allgemein alle diejenigen Einflüsse, welche die Erregbarkeit herabsetzen, auch schwächend auf den Muskelstrom einwirken. Wenn nun in der Aethernarcose ein Muskel, dessen Erregbarkeit anscheinend vollkommen aufgehoben ist, nichtsdestoweniger wie unter normalen Verhältnissen elektromotorisch wirkt, so sieht man sich zu der Annahme gedrängt, dass die Veränderungen der chemischen Thätigkeit der Muskelsubstanz, welche in der Nähe einer Schnittfläche unter allen Umständen angenommen werden müssen, auch während der Aethernarcose in derselben Weise wie unter normalen Verhältnissen stattfinden können. In gleichem Sinne spricht auch die Thatsache, dass locale Behandlung mit Kalisalzen in entsprechend verdünnter Lösung auch den Aethermuskel an der betreffenden Stelle negativ macht. Berücksichtigt man ferner noch das Erhaltenbleiben der normalen physikalischen Eigenschaften des narcotisirten Muskels zu einer Zeit, wo selbst bei stärkster Reizung keine Spur sichtbarer Gestaltveränderung erfolgt, so erscheint die Thatsache nicht so befremdend, dass ein Muskel auch in tiefster Narcose noch elektromotorisch zu wirken vermag, wenngleich ein Theil der normalen Lebenseigenschaften dadurch wesentlich beeinträchtigt oder gänzlich aufgehoben wird. Denn giebt man zu, dass der „Ruhestrom“ einer partiellen „Alterirung“ der Substanz seine Entstehung verdankt, so wird man folgerichtig in allen jenen Fällen einen solchen noch erwarten dürfen,

wo es sich um Präparate handelt, deren normale, chemische Zusammensetzung nicht wesentlich gestört wurde, und dies muss man ebensowohl bei Aetherbehandlung wie nach Quellung des Muskels in Wasser voraussetzen. Es werden später noch Thatsachen mitzutheilen sein, welche darauf hinweisen, dass durch die Narcose in erster Linie das Leitungsvermögen und die Contractilität des Muskels aufgehoben werden, während die örtliche Erregbarkeit in dem Sinne erhalten bleibt, dass unter dem Einfluss äusserer Reize noch gewisse chemische Veränderungen entstehen, welche unter Anderem mit Negativität der betreffenden Stellen Hand in Hand gehen.

## II. Die Actionsströme der Muskeln.

Von einer ausführlichen Darstellung der älteren Geschichte aller Bemühungen, bei der Muskelcontraction elektrische Wirkungen nachzuweisen, darf hier um so eher Umgang genommen werden, als dieselbe, wie die Geschichte des „ruhenden Muskelstromes", von Seite Du Bois-Reymonds im II. Theil seiner Untersuchungen eine eingehende und mustergiltige Darstellung erfahren hat. Es sei daher nur erwähnt, dass schon im Jahre 1837 Prevost im Anschluss an gewisse Beobachtungen von Ampère eine elektrische Theorie der Muskelzusammenziehung aufstellte, die insofern von Interesse ist, als sie zeigt, bis zu welchem Grade unter Umständen die Anschauungen auf physiologischem Gebiete durch herrschende physikalische Theorien beeinflusst werden. Prevost glaubte sich durch mikroskopische Untersuchung überzeugt zu haben, dass die Querstreifung der Skeletmuskelfasern lediglich der optische Ausdruck parallel nebeneinanderliegender Nervenendschlingen sei, die sich in dem Momente gegenseitig anziehen, wo ein elektrischer Strom das ganze System von Schlingen in derselben Richtung durchfliesst. Um diesen Strom nachzuweisen, stiess Prevost „eine sehr feine unmagnetische Nadel in den Schenkel eines Frosches in der Richtung der Fasern ein; die Spitze ragte hervor und war mit Eisenfeile umgeben"; im Augenblicke, wo durch Verletzung des Rückenmarkes eine heftige Zusammenziehung hervorgerufen wurde, ordnete sich, wie Prevost angiebt, die Eisenfeile um die Spitze der Nadel an, als ob sie magnetisch geworden wäre. Eine ganz ähnliche Theorie erfand 1844 Wharton Jones (Du Bois l. c. p. 10). „Seiner Ansicht nach, die sich an Bowman's Beobachtungen (Zusammensetzung der Muskelfasern aus „discs") knüpft, bestehen die Muskelfasern aus säulen- oder geldrollenartig aneinander gereihten Scheiben, welche durch eine biegsame und elastische Substanz verbunden sind, die ihnen gestattet, sich einander zu nähern oder zu entfernen. Diese Scheiben würden nach Jones unter dem Einfluss der Nerven zu Elektromagneten, und ihre gegenseitige Anziehung bewirke die Verkürzung des Muskels. Zwar seien diese Elektromagnete („Appareils nevro-magnetiques") nicht allseitig von den Nerven umgeben, wie die eisernen es mit Kupferdraht zu sein pflegen; dies beweise jedoch nur, dass die Natur schon mit der einfacheren Anordnung auszukommen vermocht habe. Der erste grosse Fortschritt auf diesem Gebiete ist wieder jenem unermüdlichen Forscher zu verdanken, der fast gleichzeitig mit Du Bois-Reymond auch den

Muskelstrom entdeckte. Nachdem C. Matteucci seit 1838 sich mannigfach bemüht hatte, elektrische Wirkungen bei der Muskelthätigkeit nachzuweisen, und unter Anderem auch die Prevost'schen Versuche in verschiedener Form, jedoch stets mit negativem Erfolge, wiederholt hatte, gelang es ihm endlich, eine Thatsache zu finden, welche mit einem Schlage die gewünschte Entscheidung zu bringen schien. Am 28. Februar 1842 theilte Matteucci der Pariser Akademie die Beschreibung eines Versuches mit, der zu den schönsten und interessantesten der Experimentalphysiologie gezählt werden muss. Es handelte sich um die „secundäre Zuckung", wie Du Bois-Reymond später die Thatsache nannte, dass ein Froschschenkel, dessen Nerv auf die Muskeln eines zweiten Schenkels gelegt wird, lebhaft zuckt, wenn der letztere erregt wird. Von einer Commission der Akademie, der auch der ältere Bequerel angehörte, wurde Matteucci in demselben Jahre der Preis für Experimentalphysiologie zuerkannt, und speciell der genannte Physiker zog aus dem Versuch, dessen Richtigkeit allseitig bestätigt wurde, den Schluss, „dass im Augenblicke der Zusammenziehung eine elektrische Entladung in dem Muskel vor sich gehen müsse, und dass ein Theil derselben seinen Weg durch den Nerven des zweiten Frosches nehme"; Matteucci hatte bereits beobachtet, dass die secundäre Zuckung durch feuchtes Fliesspapier nicht verhindert werde, wohl aber durch Goldplättchen oder Nichtleiter, welche zwischen den Nerven des secundären Präparates und den Muskel des primären gelegt werden. Offenbar standen diese Erfahrungen mit der erwähnten Auffassung in voller Uebereinstimmung. Matteucci war nun seinerseits lebhaft bestrebt, für die vermeintliche Elektricitätsentwicklung bei der Zusammenziehung, welche Bequerel direct in eine Parallele mit dem Schlag der Zitterfische gestellt hatte, immer neue Beweise beizubringen. Schon 1845 erschien eine neue Abhandlung in englischer Sprache über die „inducirte Zuckung", wie sie Matteucci jetzt nannte. Er findet das Eintreten derselben von der Art der Lagerung des secundären Nerven auf dem Muskel des primären Präparates unabhängig; man kann jenen der Faserung parallel oder quer oder irgendwie verschlungen anlegen, immer erfolgt die secundäre Zuckung. Matteucci schnitt mit einem Rasirmesser eine Scheibe Muskelfleisch vom Oberschenkel ab; die secundäre Zuckung blieb nicht aus, als der stromprüfende Nerv nur die Schnittfläche berührte. Er sah ferner auch Zuckungen 3. und 4. Ordnung, wenn er auf den Gastrocnemius des stromprüfenden Präparates den Nerven eines zweiten, auf den Muskel dieses den Nerven eines dritten legte und nun den primären Nerven reizte. Mit Rücksicht auf die vermuthlich elektrische Natur der secundären Zuckung benetzte Matteucci die Oberfläche des primären Muskels mit verschiedenen leitenden und nichtleitenden Flüssigkeiten, z. B. Serum, Blut, Oel und verdünntem Alkohol, Firniss, Terpentinöl etc., in welche dann der Nerv des secundären Präparates gebettet wurde. Keine einzige sah Matteucci die Zuckung aufheben, wohl aber vermochte dies das dünnste Blättchen eines festen Körpers, wie Glas, Glimmer etc. Durch Froschhaut gelang es wie durch Fliesspapier secundäre Zuckung zu erhalten. Diese letzteren Beobachtungen machten Matteucci an der bis dahin festgehaltenen Anschauung von dem elektrischen Ursprung der secundären Zuckung völlig irre, und er

glaubte nun eine ganz besondere durch Fernwirkung sich manifestirende Kraft gefunden zu haben, welche von dem Muskel im Augenblick der Zusammenziehung ausgeht, wesshalb er denn auch vorschlug, die von ihm entdeckte Erscheinung als „inducirte Zuckung“ zu bezeichnen.

Bis zu diesem Zeitpunkte hatte Matteucci keine Kenntniss von einer Entdeckung, welche Du Bois-Reymond im Jahre 1842 bei Weiterverfolgung einer älteren Angabe des italienischen Forschers gemacht hatte. Schon 1838 hatte nämlich Matteucci gefunden, dass der aufsteigende „Froschstrom“ (courent propre), welchen Nobili

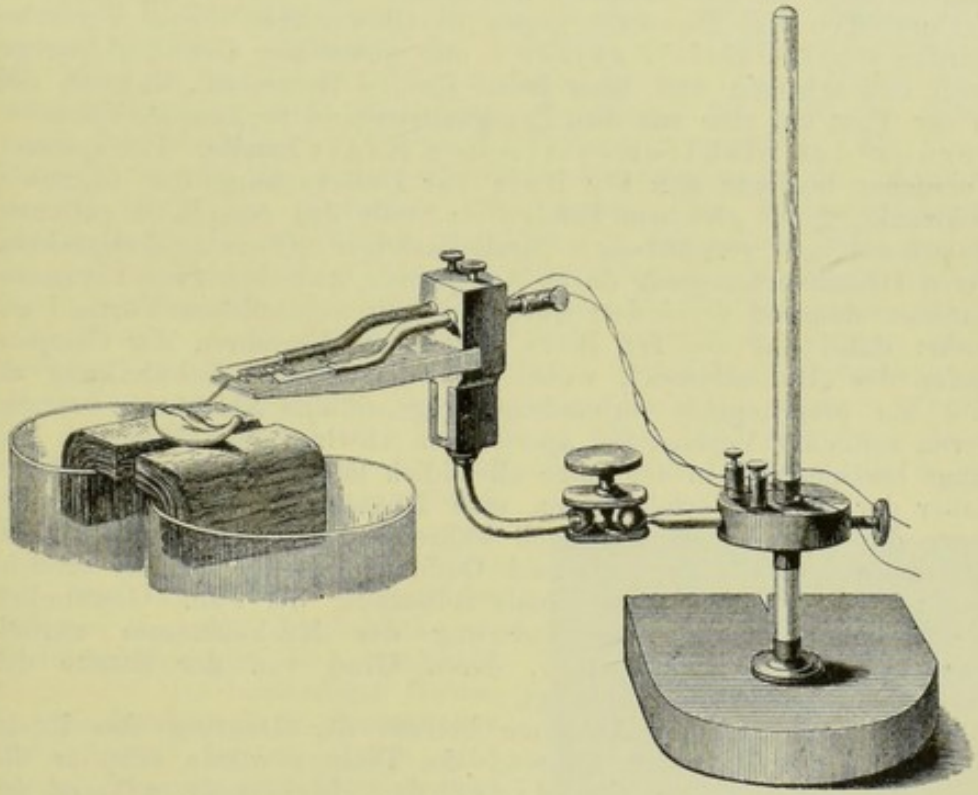


Fig. 112.

1827 mittelst des Schweigger'schen Multiplicators am galvanischen Präparate nachgewiesen hatte, und den Du Bois auf die Ströme der einzelnen Muskeln zurückführte, während einer tetanischen Contraction derselben fehlt oder doch wesentlich geschwächt erscheint (später glaubte er sich vom Gegentheil überzeugt zu haben). Du Bois-Reymond, welcher unterdessen das „Gesetz des Muskelstroms“ formulirt hatte, legte sich nun folgerichtig die Frage vor: wie verhält sich der Muskelstrom während dauernder Erregung? Die erste Bekanntmachung der wesentlichsten Resultate dieser Untersuchungen erfolgte 1842 in einem „vorläufigen Abriss“. Es hatte sich dabei herausgestellt, dass der Längsquerschnittsstrom des M. gastrocnemius bei tetanisirender Reizung des zugehörigen Nerven während der Contraction zwar bei Weitem nicht verschwindet, allein doch merklich an Intensität abnimmt.

Der Grundversuch, um den es sich hier handelt, war in der ursprünglichen Form in folgender Weise angeordnet (Fig. 112). Der Gastrocnemius liegt mit Längsschnitt und künstlichem (bezw. angeätztem natürlichen) Querschnitt auf den Bäuschen der Zuleitungsgefässe; das centrale Ende des Nerven wird über Platinelektroden gebrückt, welche ihrerseits mit dem die tetanisirenden Ströme liefernden Apparat in Verbindung stehen. Das Ergebniss des Versuches ist nun stets eine deutliche Abnahme des Muskelstromes während des Tetanus, eine negative Schwankung desselben, die sich durch einen Rückschwung der Nadel des Multiplicators bezw. des Magnetringes am Galvanometer kundgiebt. Alle überhaupt möglichen Fehlerquellen und Einwände gegen die Beweiskraft dieses Versuches wurden von Du Bois-Reymond mit gewohnter Gründlichkeit geprüft und erwogen und über jeden Zweifel festgestellt, dass es sich in der That um eine mit dem Erregungszustand verknüpfte Verminderung der elektromotorischen Kraft handle. Bei späteren Versuchen bediente sich Du Bois zur Untersuchung der negativen Schwankung mit gleichem Erfolge an Stelle des complicirt gebauten Gastrocnemius regelmässig parallelfaseriger Oberschenkelmuskeln, deren Gestaltveränderung durch Ausspannen zwischen zwei Fixationspunkten dauernd verhindert wurde. Einen wesentlichen Vortheil gewährt dabei das von Du Bois eingeführte Verfahren der Compensation des „Ruhestromes", wobei sich die negative Schwankung als eine der ursprünglich vorhandenen gegensinnige Ablenkung verräth, deren zeitlicher Verlauf, bei aperiodisch schwingendem Magneten Anfangs beschleunigt, in der Folge allmählich langsamer wird. Bei Fortdauer der Reizung erfolgt dann eine langsame Rückkehr zur Ruhelage, die unter Umständen noch während der Schliessung des Reizkreises, andernfalls aber erst nach Oeffnung desselben wieder erreicht wird; doch ist dies kaum jemals vollständig der Fall. Gewöhnlich bleibt eine dauernde Verminderung des Muskelstromes zurück (negative Nachwirkung), deren Grad von der Stärke der vorhergehenden Reizung abhängt.

Die nächstliegende Annahme betreffs der Deutung des Rückschwunges des Magneten während des Tetanus würde offenbar die sein, dass es sich um eine dauernde, gleichmässig während der Reizung anhaltende Abnahme des Längsquerschnittsstromes handelt. Man durfte dann mit Berücksichtigung der bekannten Eigenthümlichkeit des physiologischen Rheoskops, vorwiegend nur auf das Entstehen und Verschwinden sowie plötzliche Dichtigkeitsschwankungen eines Stromes zu reagiren, erwarten, dass es gelingen würde, den stromprüfenden Schenkel zum Zucken zu bringen durch die rasche Stromabnahme im Beginn des Tetanus, wenn der Nerv in passender Weise über Längsschnitt und Querschnitt des erregten Muskels gebrückt wurde. Dagegen lässt sich dies kaum am Ende des Tetanus erwarten, da der Muskel nur allmählich in seinen ursprünglichen Zustand zurückkehrt. Dieser Versuch, welchen Du Bois-Reymond anstellte, lieferte nun ein den erwähnten Voraussetzungen nicht entsprechendes, sehr auffallendes Resultat. Der stromprüfende Schenkel zuckt nämlich nicht nur im Beginn des Tetanus, sondern er geräth selbst in secundären Tetanus während der ganzen Dauer des primären. Ist dieser kein „vollkommener", so dass noch jede Einzelzuckung deutlich erkennbar

bleibt, und verbindet man den Muskel einerseits mit dem Galvanometer, andererseits mit dem physiologischen Rheoskop, so beantwortet dieses jede primäre Zuckung mit einer secundären, während der Magnet in Folge seiner Trägheit nur einfach im Sinne der negativen Schwankung zurückschwingt. Man darf, ja muss daher annehmen, dass auch bei vollkommenster Verschmelzung der sichtbaren Contractionen des primären Muskels zum stetigen Tetanus, jedem Reizanstoss eine von der nächstfolgenden zeitlich gesonderte, äusserst kurz dauernde negative Schwankung entspricht, so dass demnach der Muskelstrom so zu sagen im Rhythmus der tetanisirenden Reize auf- und abschwankt, wodurch zugleich bewiesen ist, dass, ungeachtet der scheinbar ganz stetigen Contraction des Muskels im Tetanus, dieser doch discontinuirlichen Zustandsänderungen seine Entstehung verdankt, die sich vor Allem durch das geschilderte galvanische Verhalten verrathen. Bei dieser Gelegenheit tritt die ausserordentliche Ueberlegenheit des physiologischen Rheoskops gegenüber allen anderen bis dahin bekannten physikalischen, stromprüfenden Apparaten in das hellste Licht, und es ist in der That erst in neuester Zeit gelungen, Vorrichtungen zu finden, welche sich hinsichtlich der Möglichkeit, kurzdauernde, insbesondere sehr rasch aufeinander folgende Stromschwankungen nachzuweisen, mit dem gerade die flüchtigsten elektrischen Veränderungen am sichersten anzeigenden physiologischen Rheoskop messen können. Die beistehende graphische Darstellung (Fig. 113) giebt eine klare Vorstellung vom Verhalten des Muskelstromes im Tetanus, wie es aus der Beobachtung des secundären Tetanus gefolgert werden muss. „Stellt die Abscisse *o t* die Zeit vor, auf welche die Grösse des Stromes in jedem Augenblicke als Ordinate bezogen ist, entspricht ferner *o a* der beständigen Grösse des Muskelstromes im Zustand der Ruhe: dann ist es, damit eine blosse Abnahme der Multiplicatorwirkung stattfinde, gleichgültig, ob *o a* stetig kleiner wird, wie es in *b p g* angedeutet ist, oder ob dies stossweise geschieht, wobei der Strom viel tiefer, ja selbst bis unter die Abscissenaxe sinken kann, was Umkehr der Stromesrichtung bedeutet. Die Wirkung auf das Galvanometer wird in beiden Fällen die gleiche sein. Ganz anders verhält es sich aber mit dem physiologischen Rheoskop. Die Gestalt der Curve *b p g* könnte niemals Tetanus im stromprüfenden Schenkel hervorbringen; wir sind also zu der Annahme genöthigt, dass es die Gestalt der gezackten Curve, aber mit constanter, noch unbekannter Tiefe der Einbiegungen, sei, welche in Wirklichkeit beim Tetanisiren stattfinde“ (Du Bois-Reymond). Um den thatsächlichen Verhältnissen Rechnung zu tragen, muss auch noch berücksichtigt werden, dass in Folge der Nachwirkung jede einzelne elementare Schwankungscurve

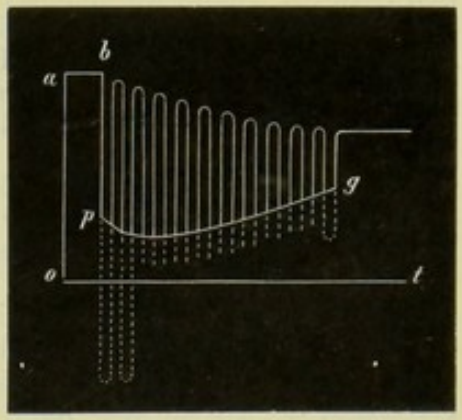



Fig. 113. Negative Schwankung im Tetanus. (Nach Hermann.)

sich nicht wieder zum anfänglichen Ordinatenwerth erhebt, so dass die Fusspunkte der einzelnen Curven auf einer treppenförmig absteigenden Linie liegen, wie Fig. 113 zeigt. Auf diese Thatsachen und Erwägungen gestützt, glaubte nun Du Bois-Reymond eine allgemein gültige Theorie der secundären Zuckung Matteucci's aufstellen zu dürfen, indem er dieselbe einfach als die physiologische Wirkung der negativen Schwankung des Muskelstromes auffasste, welche ja auch bei jeder Einzelzuckung vorhanden und nur der Trägheit des Magneten wegen nicht nachweisbar war. (Es sei hier bemerkt, dass dies mit Hülfe neuerer Bussolen mit leichtem, aperiodischem Magneten keinerlei Schwierigkeiten bietet und ebenso sicher gelingt, wie mit Hülfe des physiologischen Rheoskops.) Seiner Anschauung zu Folge hielt es Du Bois zunächst auch für eine nothwendige Bedingung des Eintretens der secundären Zuckung, dass der Nerv des secundären Präparates eine ganz bestimmte Lagerung auf dem primären Muskel erhält. Es tritt nach Du Bois' erster Angabe die secundäre Zuckung regelmässig nur dann ein, „wenn der Nerv die Kette zwischen den beiden ungleichartigen Flächenbegrenzungen des Muskels (Längsschnitt und Querschnitt) schliesst". Schon Matteucci hatte indessen das Eintreten der secundären Zuckung ziemlich unabhängig von der Art der Lagerung des Nerven auf dem primären Präparate gefunden und auch so abgebildet, dass derselbe in Schlingen gebogen dem zuckenden Muskel anliegt. Es ist in der That sehr leicht, den Nachweis zu liefern, dass die secundäre Zuckung keineswegs immer durch negative Schwankung eines präexistenten Stromes bedingt wird, und Du Bois hat dies später selbst nachgewiesen, als er die negative Schwankung „parelektronomischer" Muskeln untersuchte.

Ehe jedoch auf diesen wichtigen Punkt näher eingegangen werden kann, soll zunächst noch eine Frage Erledigung finden, die oben unentschieden gelassen werden musste.

Es wurde erwähnt, dass das Auftreten des secundären Tetanus als ein Beweis dafür angesehen werden könne, dass der Muskelstrom während der Zusammenziehung keine continuirliche Verminderung erfährt, sondern während dieser Zeit in fortwährendem Auf- und Abschwanken begriffen ist, dem jedoch der Magnet wegen seiner Trägheit nicht zu folgen vermag. Der stromprüfende Froschschenkel lässt uns jedoch andererseits wieder darüber im Unklaren, wie weit die Gipfel der einzelnen Schwankungscurven zur Nulllinie herabreichen (was in Fig. 113 durch Punktirung angedeutet wurde), ob sie dieselbe erreichen, der Strom also im Augenblick der Zusammenziehung Null wird, oder endlich gar überschreiten, was einer Stromesumkehr entsprechen würde.

Du Bois-Reymond selbst hatte es schon versucht, die erstere Frage zu lösen (Unters. II. p. 120), und construirte zu diesem Zwecke einen Apparat, „durch welchen man den Muskel vom Nerven aus in schnell auf einander folgenden Momenten reizen konnte. Nach jedem Reizmoment konnte der Muskelstrom auf eine kurze Zeit geschlossen werden, und diese Schliessung konnte zu beliebiger Zeit zwischen je zwei Reizen erfolgen. Wenn also während des Tetanisirens zwischen je zwei Reizen der Muskelstrom in einer gesetzmässigen Curve sinkt und wieder steigt, so wird man den tiefsten Punkt dieser Curve ermitteln, sobald die Schliessungszeit des Muskelstroms der Lage nach mit

diesem Punkte zusammenfällt.“ Das zu lösende Problem wird durch beistehende graphische Darstellung noch besser verdeutlicht (Fig. 114). Es sei wieder $O\ T$ die Abscisse der Zeit, auf welche als Ordinaten die Höhe des Muskelstromes aufgetragen wird ($h$), so dass die Linie $m\ m$ u. s. w. dem Verlauf des Stromes während der Ruhe entspricht. In

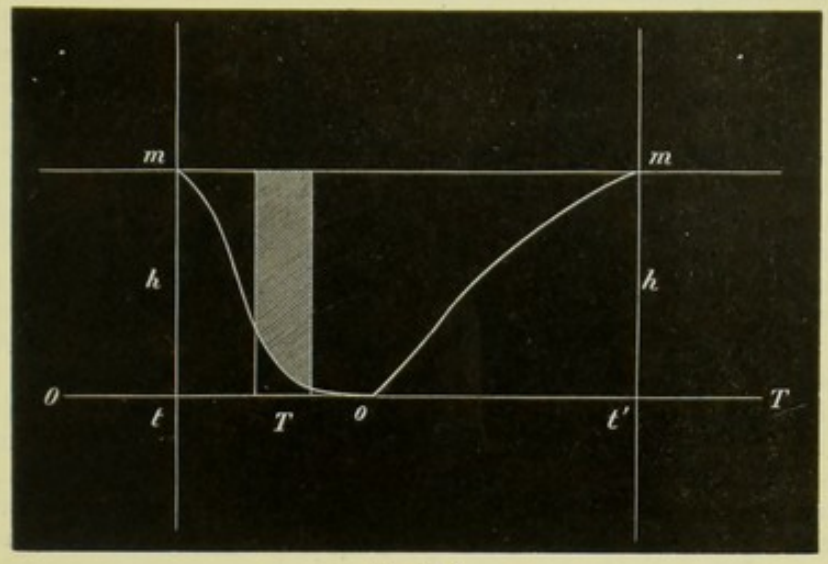



Fig. 114.

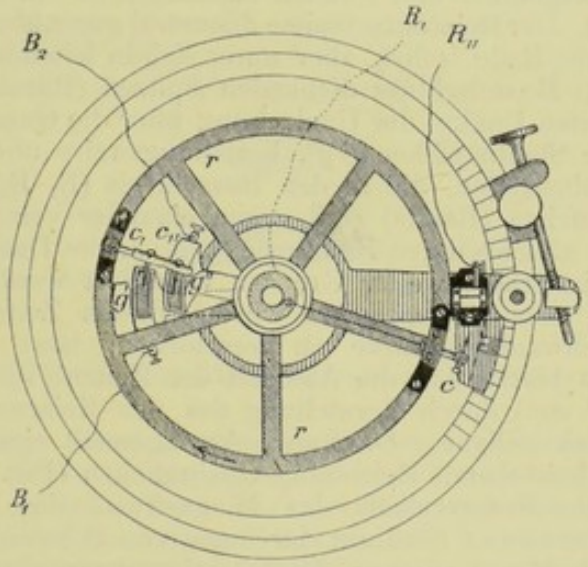



Fig. 115. Differential-Rheotom von Bernstein (von oben gesehen).

den gleichweit von einander entfernten Zeitmomenten $t\ t^1\ t^2\ t^3$ u. s. w. erfolge je eine Reizung des Muskels, deren Folgewirkung eine negative Schwankung des bestehenden „Ruhestromes“ sein wird, deren Verlauf sich, wie wir annehmen wollen, zwischen je zwei Reizungen durch die Curve $m\ o\ m$ u. s. w. darstellen lässt. Die wahre Gestalt dieser letzteren lässt sich nun, wie man leicht sieht, bestimmen, wenn man den Bussol-

kreis in der Pause zwischen je zwei Reizungen immer nur für eine ganz kurze Zeit (T) schliesst, welche sich periodisch wiederholt und stets in gleicher Entfernung von $t^1$ $t^2$ $t^3$ u. s. w. befindet. Es wird also immer derselbe Flächenraum (in Fig. 114 der schraffirte Abschnitt der Curvenfläche) aus dem Areale einer Schwankungscurve ausgeschnitten und durch die Summation derselben eine Ablenkung von bestimmter Grösse erzielt. Dadurch, dass die Zeit des Bussolschlusses beliebig über den ganzen Zeitraum zwischen je zwei Reizen verschoben werden kann, lässt sich die Gestalt und Grösse der jedem Einzelreize entsprechenden Schwankungscurve leicht finden. Das Verdienst, einen Apparat construirt zu haben, welcher diesen Anforderungen durchaus entspricht, gebührt Bernstein (20), dessen „Differential-Rheotom" seither eine ausgedehnte Anwendung in der Experimentalphysiologie gefunden hat. Im Wesentlichen besteht das Instrument aus einem um die centrale Axe leicht drehbaren Rade ($r$) (Fig. 115), dessen möglichst gleichmässige Bewegung (5—10 Umdrehungen in der Sekunde genügen) durch ein Uhrwerk oder einen kleinen Motor bewirkt wird. An der Peripherie des Rades befinden sich drei isolirte Metallspitzen (oder nach Hermann Bürsten aus Kupferdraht), von denen eine ($c$) den Reizcontact, die beiden anderen $c$, $c_{,,}$ den Bussolschluss vermitteln. Die erstere schleift bei jeder Umdrehung über einen dünnen, ausgespannten Draht oder die Kuppe eines Quecksilbertropfens hin und schliesst hierbei den Kreis R, R,, der primären Spirale eines Inductions-Apparates. Die dabei in der secundären Spirale erzeugten, äusserst rasch aufeinander folgenden Ströme (Schliessungs- und Oeffnungsschlag) werden dem Präparat zugeführt und können zusammen als ein Momentreiz betrachtet werden. Der Reizcontactspitze diametral gegenüber befinden sich, vom metallischen Rade isolirt, aber unter sich in leitender Verbindung, die beiden dem Bussolschluss dienenden Spitzen (Bürsten), welche an einem bestimmten Punkte der Umdrehung über die Quecksilberkuppen zweier isolirter Stahlnäpfchen $g^1$ $g^2$, beziehungsweise über amalgamirte Kupferbänke hinstreifen, die in den Bussolkreis ($B_1$ $B_2$) eingeschaltet sind. Die Näpfchen (Bänke) sind gegen einander verstellbar, so dass die Dauer des gleichzeitigen Eintauchens, d. h. die Dauer des Bussolschlusses (T), innerhalb weiter Grenzen verändert werden kann. Anstatt nun, wie oben vorausgesetzt wurde, diesen Zeitraum über die Fläche der Schwankungscurve zu verschieben, lässt sich bei dem Bernstein'schen Instrument der Abstand der Zeiten (T) von den Reizmomenten ($t$ $t^1$ etc.) durch Verstellung des den Reizcontact tragenden Schiebers bewerkstelligen. Das ganze Arrangement eines solchen Versuches soll die beistehende Zeichnung versinnlichen (Fig. 116). Wegen des verwickelten Faserverlaufs des M. gastrocnemius ist es zweckmässig, zum genaueren Studium der negativen Schwankung sich des Sartorius zu bedienen, dessen Demarcationsstrom zunächst compensirt wird. In Folge dessen bleibt der Bussolmagnet auch während der Rotation in Ruhe und erfährt nur dann eine Ablenkung, wenn während der Zeit (T) eine Aenderung des Muskelstromes erfolgt. Nehmen wir nun zunächst an, der Reizschieber stehe, wie in Fig. 116, so, dass die Schliessung des Kreises der primären Spirale in demselben Momente eintritt, in welchem die Oeffnung des Bussolkreises durch die beiden Spitzen geschieht, so vergeht die Zeit einer ganzen Umdrehung, bis wieder ein Schluss des Muskelkreises zu Stande kommt, und wenn während dieser Zeit der Process der negativen Schliessung

abgelaufen ist, so wird man keine Ablenkung erhalten. Wenn man den Versuch in dieser Weise wirklich macht, so zeigt sich nichtsdestoweniger eine während der ganzen Dauer der Reizung langsam zunehmende Ablenkung im negativen, d. i. im Sinne des Compensationsstromes, welche offenbar auf die schon erwähnte, den Muskelstrom schwächende Nachwirkung der Reizung zu beziehen ist. Rückt man nun den Reizschieber weiter vor, so dass die Reizung geschieht, während noch die Bussolspitzen ins Quecksilber tauchen, so tritt bei einer gewissen Stellung plötzlich eine rasche Zunahme der Ablenkung ein, welche beim Weiterrücken des Schiebers stets im negativen Sinne rasch zunimmt, ein Maximum erreicht, um bei noch weiterem Vorschieben wieder abzunehmen und endlich auf constanter niedrigerer Höhe zu verharren, als Anfangs,

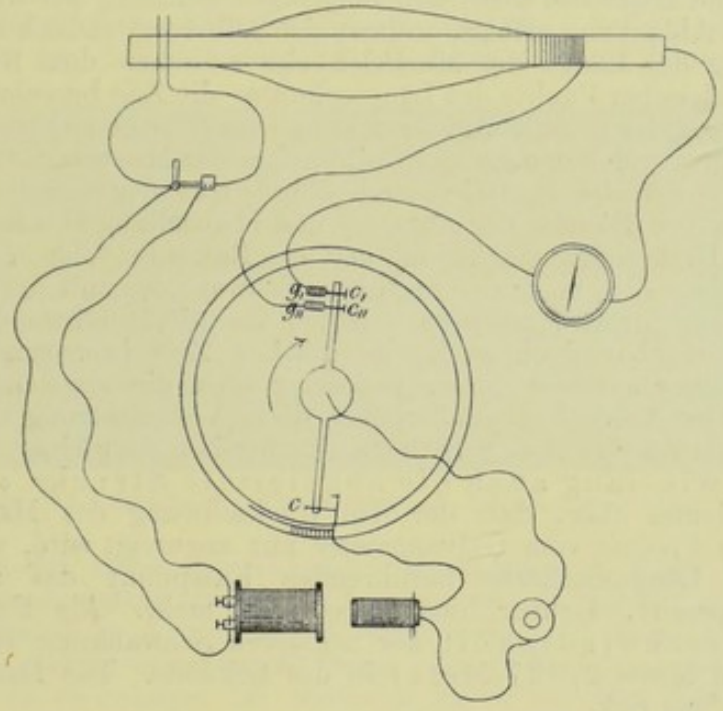


Fig. 116. Schema eines Rheotomversuches. (Nach Bernstein.)

vor der Reizung. Diese Thatsachen beweisen also, dass zwischen dem Moment der Reizung an einem Punkte des parallelfaserigen Muskels (Bernstein wählte stets das untere, nervenfreie Sartoriusende) und dem Beginn der negativen Schwankung am anderen, mit künstlichem Querschnitt versehenen Muskelende eine messbare Zeit vergeht, sowie dass die Erscheinung der negativen Schwankung in dem abgeleiteten Muskelstück selbst eine gewisse Dauer besitzt. Denn bei dem Vorrücken des Reizschiebers wachsen die Ablenkungen bis zu einem Maximum, auf welchem sie einige Zeit verharren. Rückt man dann den Schieber noch weiter vor, so erhält man von keiner Stelle aus irgend einen Ausschlag des Magneten. Ja, man kann den Schieber über den ganzen Theilkreis des Apparates herumdrehen, es tritt nicht eher wieder eine Ablenkung am Galvano-

meter ein, bis der Schieber wieder über seine erste Stellung hinausgerückt ist und diejenige erreicht hat, bei welcher vorher die erste Ablenkung im negativen Sinne erfolgte. Der Versuch bestätigt daher durchaus die aus der Beobachtung des secundären Tetanus gezogene Schlussfolgerung, dass der negativen Schwankung des Muskelstromes bei tetanisirender Reizung nicht eine stetige Verminderung der Spannungsdifferenz zwischen Längsschnitt und Querschnitt entspricht, sondern ein discontinuirliches Auf- und Abschwanken im Rhythmus der Reizung. Es zeigt sich ferner, dass jede negative Einzelschwankung rascher entsteht, als verschwindet; graphisch ausgedrückt würde also ihre Curve steil zum Maximum ansteigen und langsamer wieder absinken (vergl. Fig. 114). Ist die Umdrehungsgeschwindigkeit des Rheotomrades und die in Graden ausgedrückte Entfernung zwischen der anfänglichen Schieberstellung (wo gleichzeitig gereizt und abgeleitet wird) und derjenigen bekannt, bei welcher eben die erste Ablenkung erfolgt, so lässt sich selbstverständlich mit Berücksichtigung der Länge der Muskelstrecke zwischen dem Reizorte und dem abgeleiteten Punkte des Längsschnittes die Zeit berechnen, welche der Vorgang der negativen Schwankung braucht, um sich von der Reizstelle zum abgeleiteten Längsschnittpunkte des Muskels fortzupflanzen. In ähnlicher Weise lässt sich auch die Dauer der negativen Schwankung aus der Distanz der Anfangs- und Endstellung des Reizschiebers und der Umdrehungsgeschwindigkeit des Rades berechnen. Man sollte meinen, dass die Dauer der negativen Schwankung mit der Länge der abgeleiteten Strecke wachsen müsste, da die Durchwanderung der letzteren offenbar doch auch eine gewisse Zeit beansprucht, welche um so kürzer ausfallen muss, je kürzer man die abgeleitete Strecke wählt. Der Versuch bestätigt aber diese Voraussetzung nicht. Die Dauer der negativen Schwankung ist annähernd gleich gross, wie lang auch die abgeleitete Strecke sein mag. Dies bedeutet aber, dass der den Rückschwung des Magneten bewirkende Process vom Galvanometer nur angezeigt wird, während er den die Längsoberfläche berührenden Fusspunkt des ableitenden Bogens passirt, darüber hinaus aber nicht mehr. Als Fortpflanzungsgeschwindigkeit der negativen Schwankung fand Bernstein im Mittel 2,927 Meter in der Sekunde. Die Dauer beträgt $^1/_{250}$ bis $^1/_{300}$ Sek.

Mit Hülfe der geschilderten Repetitionsmethode lässt sich nun auch die Frage nach dem Betrag der negativen Einzelschwankung entscheiden und untersuchen, ob in dem Momente, wo die Schwankungscurve ihr Maximum erreicht hat, der abgeleitete Strom auf Null sinken oder gar sich umkehren kann. Zu diesem Behufe werden die beiden Quecksilber-Gefässe des Apparates so eingestellt, dass die Schliessungszeit des Bussolkreises (T) möglichst kurz ist. Der Reizschieber muss ferner bei dem Versuche in eine solche Lage gebracht werden, dass nach jedesmaligem Reize der Bussolschluss auf das Maximum der darauf folgenden negativen Schwankung fällt. Hat man dies in bekannter Weise ermittelt, so hebt man die Compensation auf und misst den ersten Ausschlag am Galvanometer, welcher durch den Strom des nicht gereizten Muskels während der Drehung des Rheotomrades bewirkt wird. Bestimmt man jetzt bei derselben Umdrehungsgeschwindigkeit die Grösse des Ausschlages während des Tetanisirens, so hängt dieselbe offenbar ab von dem Unterschied der

Stärke des „ruhenden" Muskelstromes und der der negativen Schwankung in dem beobachteten Zeitraume. Die Richtung des Ausschlages zeigt daher unmittelbar an, welcher Strom der stärkere ist. Fände in diesem Momente der negativen Schwankung, also zur Zeit, wo sie ihren grössten Werth erreicht hat, eine Umkehr des Stromes statt, so müsste die Scala nach der negativen Richtung wandern. Bernstein fand aber niemals eine Ablenkung im negativen Sinne, meist trat eine solche im positiven Sinne auf, die aber, wie zu erwarten war, bedeutend schwächer ausfiel, als die entsprechende Ablenkung, welche durch den Strom des ruhenden Muskels erzeugt wurde. Es sinkt also die Schwankungscurve in der Regel nicht einmal auf Null herab.

Zur Verdeutlichung der vorstehenden Erörterungen dürfte die graphische Darstellung der erhaltenen Resultate wesentlich beitragen, die übrigens zum Theil schon oben vorweggenommen wurde, als es sich um die Erklärung des Rheotomprincips handelte. Sei $t\ t_1$ (Fig. 117) die Abscisse der Zeit, $t\ t_1$ zugleich zwei auf einander folgende Reiz-

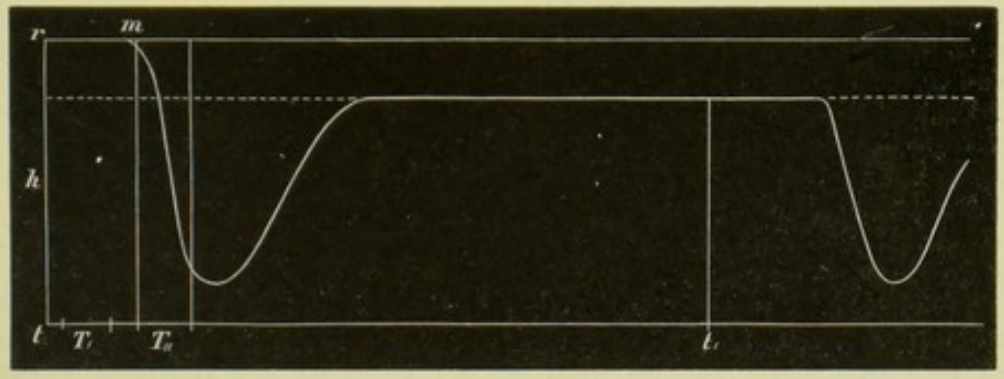



Fig. 117. Schema der Rheotomversuche. (Nach Bernstein.)

momente, $h$ die Höhe des ruhenden Muskelstromes, T die Zeit des Bussolschlusses, welche zwischen $t\ t_1$ verschiebbar angenommen wird. Befindet sich diese Zeit in $T_1$ so zeigt sich noch keine merkliche Ablenkung, welche erst beginnt, wenn der Bussolschluss bei $T_{11}$ erfolgt; von da ab nehmen bei weiterem Vorrücken der Schliessungszeit die negativen Ablenkungen rasch an Grösse zu und schliesslich (langsamer) wieder ab, so dass eine Curve entsteht, welche steil abfällt, um langsam wieder anzusteigen, ohne jedoch (in Folge der Nachwirkung) die anfängliche Höhe wieder zu erreichen. Der tiefste Punkt dieser Curve erreicht in der Regel nicht die Abscissenlinie (der Muskelstrom wird nicht Null). Die Länge ($rm$) entspricht nun offenbar der Zeit vom Momente der Reizung bis zu dem Augenblick, wo der Process der negativen Schwankung unter der ersten ableitenden Elektrode angekommen ist, während die durch die Linie $mo$ dargestellte Zeit der Dauer der negativen Schwankung entspricht. Die Figur muss man sich, um den wirklichen Vorgang graphisch darzustellen, sehr oft hinter einander wiederholt denken. Während die Reize sich in immer gleichen Zwischenräumen bei $t$, $t^1$, $t^2$ u. s. w. folgen, liegen die Schliessungszeiten ($T_1$) immer gleich weit von dem entsprechenden Reizmomente ab; die Wirkung aufs Galvanometer wird dann gleich Null sein. Fällt aber der Bussolschluss mit dem Anfang der negativen

Schwankung zusammen, so wiederholt sich der gleiche Anstoss bei jeder Umdrehung, und es resultirt daraus eine gemeinsame Wirkung auf den Magneten. Diese ist offenbar „gleich der eines constanten Stromes, dessen Höhe gleich ist dem Flächeninhalt aller über T befindlichen Curvenstücke, dividirt durch die Zeit der Beobachtung". Auf diese Weise ist es möglich, durch auf einander folgende Beobachtungen die ganze Schwankungscurve zu construiren, und es ist dies wenigstens für den quergestreiften Stammesmuskel bisher das einzige Mittel gewesen, Form und Verlauf derselben festzustellen. Ohne Anwendung des Summationsverfahrens (der Repetitionsmethode) ist dies bisher nicht gelungen, da alle, auch die scheinbar am besten geeigneten Instrumente, wie insbesondere das Capillarelektrometer, nicht ausreichend erscheinen, um die einem Einzelreize entsprechende negative Schwankung genau zur Darstellung zu bringen. Es ist zwar, wie schon erwähnt wurde, ein Leichtes, durch die jede einmalige Zuckung begleitende negative Schwankung an einer aperiodischen Bussole mit möglichst leichtem Magneten eine deutliche Ablenkung zu erzielen, allein der zeitliche Verlauf der Bewegung des letzteren entspricht hier noch viel weniger dem zeitlichen Verlauf der Stromschwankung, als der Ausschlag des für den vorliegenden Zweck übrigens viel zu wenig empfindlichen Capillarelektrometers. Demungeachtet musste es in hohem Grade erwünscht erscheinen, die Construction der Schwankungscurve durch eine directe graphische Darstellung ersetzen zu können. Da es nun nicht möglich scheint, die Trägheit des Magneten zu überwinden und seine Beweglichkeit so weit zu steigern, dass er rascheren Stromesschwankungen treu zu folgen vermöchte, so schlug neuerdings Hermann den umgekehrten Weg ein, indem er bestrebt war, den zu untersuchenden galvanischen Vorgang hinreichend zu verlangsamen (21). In einfacher und sehr sinnreicher Weise erreichte er dies Ziel dadurch, dass während der Drehung des Bernstein'schen Rheotoms die beiden den Bussolcontact vermittelnden Kupferbänke, welche auf einer Ebonitscheibe angebracht waren, in derselben Richtung aber viel langsamer als das Rad selbst mitgedreht wurden. Wie man leicht sieht, wird dadurch der Abstand zwischen Reiz und Bussolschluss continuirlich verändert, so dass sich der ganze Vorgang der negativen Schwankung beliebig verlangsamt am Galvanometer abspielt. Der Magnet wird daher dem zeitlichen Verlauf der elektrischen Veränderung mit vollkommener Treue zu folgen im Stande sein, und man hat nur nöthig, die Bewegung desselben mittels eines vom Spiegel reflectirten Lichtstrahles auf eine bewegte lichtempfindliche Platte zu übertragen, um ein treues photographisches Abbild der Schwankungscurve zu erhalten. Es braucht kaum bemerkt zu werden, dass die Resultate, welche durch dieses Verfahren („Rheotachygraphie") gewonnen werden, durchaus mit den aus den gewöhnlichen Rheotomversuchen abgeleiteten Schlussfolgerungen übereinstimmen.

Wie sich aus den vorstehenden Erörterungen unmittelbar ergiebt, entspricht die „Schwankungscurve" der Entwicklung und dem zeitlichen Verlauf der negativen Schwankung an einer bestimmten Stelle des Muskels, nämlich dem abgeleiteten Längsschnittpunkt. Da jedoch die ihr zu Grunde liegenden Veränderungen, deren directe Beziehung zum Erregungsvorgang nicht zweifelhaft sein kann, mit einer der Fortpflanzgeschwindigkeit dieser letzteren entsprechenden Schnelligkeit von Querschnitt zu Querschnitt

fortschreiten, so erscheint die Frage gerechtfertigt, wie lang wohl die Muskelstrecke sein wird, deren einzelne Punkte nach der Reizung gleichzeitig in verschiedenen Phasen der negativen Schwankung sich befinden. Wir gelangen so zu dem zuerst von Bernstein entwickelten Begriff der „Reizwelle" des Muskels. „Eine Muskelfaser $M\ M$ (Fig. 118) sei von ihrem künstlichen Querschnitt (q) und von der Oberfläche des Elementes $d\ M_1$ abgeleitet, welches man sich als von zwei sehr nahe liegenden Querschnitten begrenzt denken möge. Wenn die Faser in $p$ momentan gereizt wird, so wird nach einer bestimmten Zeit die negative Schwankung das Element $d\ M_1$ erreicht haben, und zwar in dem Momente, in dem man im abgeleiteten Kreise die ersten Zeichen der negativen Schwankung wahrnimmt. Zu derselben Zeit aber wird das Maximum der negativen Schwankung in einem dem gereizten Punkte näher gelegenen Elemente ($d\ M_2$) sich befinden, und in einem dritten Elemente ($d\ M_3$) wird die negative Schwankung ihr Ende erreicht haben. Tragen wir nun über

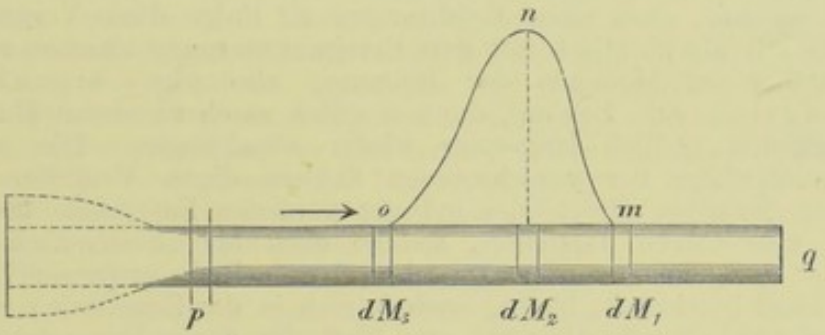



Fig. 118. Schema der „Reizwelle". (Nach Bernstein.)

diese und die dazwischen gelegenen Elemente der Muskelfaser die Grösse der negativen Schwankung als Ordinaten auf, so erhalten wir die Curve $m\ n\ o$, welche darstellt, in welchem Zustand der elektromotorischen Veränderung sich das darunter liegende Element der Muskelfaser befindet." Bernstein bezeichnet die Curve $m\ n\ o$ als „Reizwelle". Sie schreitet natürlich wie ein Wellenberg von der gereizten Stelle aus in der Muskelfaser und zwar nach beiden Seiten hin fort, indem sich successive in jedem Element der Faser der Process der negativen Schwankung von seinem Beginn bis zum Ende vollzieht, so dass die Welle während der Dauer der negativen Schwankung um ihre eigene Länge fortschreitet. Bernstein berechnet für diese letztere aus seinen Versuch einen mitteren Werth von 10 mm.

Fassen wir schliesslich das Resultat der vorstehend mitgetheilten Versuche und Erörterungen betreffs der negativen Schwankung eines mit künstlichem Querschnitt versehenen parallelfaserigen Muskels nochmals in Kürze zusammen, so ergiebt sich Folgendes: Wird das eine Muskelende durch einzelne Inductionsschläge gereizt, während das andere abgeleitet wird, so beginnt einige Zeit nach jedem Einzelreize, deren Dauer dem Abstande des abgeleiteten Längsschnittpunktes vom Reizorte entspricht, in dem dem ersteren zugehörigen Muskelsegmente eine Veränderung sich zu entwickeln, welche, allmählich anwachsend, in einem gewissen Zeitmoment ein Maximum erreicht, um endlich wieder Null zu werden. Es äussert sich dieselbe dadurch, dass sie die

elektrische Spannungsdifferenz der beiden abgeleiteten Punkte des Muskels zu vermindern bestrebt ist. Da wir nun wissen, dass der künstliche Querschnitt des Muskels sich negativ-elektrisch verhält gegen jeden Punkt der unversehrten Oberfläche, so lassen sich alle bisher erwähnten Erscheinungen leicht erklären, wenn man sich vorstellt, dass jene von der Reizstelle aus sich durch die Muskelfaser fortpflanzende Veränderung der erregbaren Substanz mit einem Negativwerden derselben verbunden ist. Wir werden in der Folge noch directe Beweise für die Richtigkeit dieser Vorstellung zu erwähnen haben. Vorläufig mag dieselbe hier noch als Hypothese gelten, welche geeignet erscheint, das bisher Mitgetheilte anschaulicher zu machen. Wir werden uns also vorzustellen haben, dass im selben Augenblick, wo ein kurzdauernder Reiz (Momentreiz) auf irgend eine Faserstelle einwirkt, daselbst eine chemische Veränderung sich zu entwickeln beginnt, welche sich durch Negativwerden der betreffenden Faserstellen gegen benachbarte, nicht gereizte Stellen kundgiebt. Es muss Nachdruck darauf gelegt werden, dass allen Erfahrungen zu Folge diese Veränderung (welche wir als identisch mit dem Erregungsvorgang ansehen müssen) unmittelbar im Momente der Reizung, also ohne merkliches Latenzstadium, beginnt, dann ziemlich rasch zu einem Maximum ansteigt, um endlich langsamer wieder abzuklingen. Die zeitliche Aufeinanderfolge der verschiedenen Stadien dieser Veränderung an ein und derselben direct oder indirect gereizten Faserstelle lässt sich durch eine Curve darstellen, welche oben als „Schwankungscurve" bezeichnet wurde. Da aber der in Rede stehende Vorgang nicht local beschränkt bleibt, sondern sich in der Regel mit messbarer Geschwindigkeit vom Reizorte aus über die ganze Faser fortpflanzt, so befindet sich stets ein kürzerer oder längerer Abschnitt des Muskels gleichzeitig, und zwar an seinen verschiedenen Punkten, in verschiedenen Phasen der Negativität. Trägt man die Werthe dieser als Ordinaten auf den Muskel als Abscissenaxe auf, so erhält man eine Curve von ähnlicher Form wie die Schwankungscurve, welche man als „Reizwelle" bezeichnet. Da die Geschwindigkeit bekannt ist, mit der sich der Vorgang des Negativwerdens (der Erregung) im Muskel fortpflanzt, und da andererseits auch die Zeit bekannt ist, in welcher sich die Reizwelle um ihre eigene Länge fortpflanzt, denn diese ist identisch mit der Dauer der negativen Schwankung an einer bestimmten Faserstelle, so lässt sich die Länge der Reizwelle leicht berechnen nach der Formel $s = ct =$ D (Dauer der negativen Schwankung) $\times$ G (Fortpflanzungsgeschwindigkeit). Da die beiden Werthe, aus denen sich die Länge der Reizwelle berechnet, an verschiedenen Muskeln und auch an einem und demselben zu verschiedenen Zeiten sehr verschieden sind, so ist natürlich auch die Wellenlänge der Reizwelle eine sehr wechselnde. Schon Bernstein fand dies, und Kühne, auf dessen diesbezügliche Versuche später noch näher einzugehen sein wird, fand, dass die Fortpflanzungsgeschwindigkeit und damit auch die Länge der Reizwelle in hohem Grade variirt. Im ungünstigsten Falle betrug die erstere 25 cm in der Sekunde, in anderen Fällen dagegen mehr als 2 m. Es erinnert dies sofort an jene auffallende Thatsache, dass ein und derselbe Muskel schnelle und langsame Contractionswellen fortzupflanzen vermag, und in der That handelt es sich in beiden Fällen im Grunde um dieselbe Erscheinung, da nichts im

Wege steht, Reizwelle und „Erregungswelle“ zu identificiren. Es würde sich daher nur darum handeln, die Beziehungen zwischen dieser letzteren und der „Contractionswelle“ festzustellen. Der Umstand, dass die Contraction des Muskels ein Latenzstadium besitzt, während die „Reizwelle“ ein solches nach Bernstein nicht erkennen lässt, beweist ohne Weiteres, „dass in einer gereizten Muskelfaser die Reizwelle der Contractionswelle wenigstens theilweise voranläuft“. In der That machte Helmholtz schon im Jahre 1854 die Angabe, dass die negative Schwankung, wenigstens der steilste, die secundäre Zuckung erregende Theil derselben, der Zusammenziehung vorangeht. Er verlegte sie in die Mitte, v. Bezold später in den Anfang des Latenzstadiums. Helmholtz (22) verfuhr folgendermaassen. Der Nerv *A* eines Muskels (Fig. 119), der mit dem Zeichenstift eines Myographions in Verbindung stand, war über Längsschnitt und Querschnitt des Muskels *B* gebrückt, dessen Nerv durch einen Oeffnungsinductionsschlag gereizt wurde, so dass die negative Schwankung des Muskelstromes von *B* eine secundäre Zuckung des Muskels *A* hervorrief. Die messbare Zeit, welche zwischen dem Moment der Reizung des primären Präparates und dem Beginn der secundären Zuckung von *A* verging, war die Summe folgender vier Zeitwerthe: 1) der Zeit zwischen der Ankunft der Nervenerregung in *A* und dem Beginn der Verkürzung, d. h. das Stadium der latenten Reizung von *A*; 2) der Zeit, welche die Fortpflanzung der Erregung im Nerven des Muskels *A* vom Reizorte bis zum Muskel beansprucht; 3) die Zeit, die zwischen der Ankunft der Erregung in *B* und dem Momente vergeht, wo die negative Schwankung den Nerven *A* erregt, und endlich 4) die Zeit der Leitung im Nerven von *B*. Durch Abzug der aus anderweiten Versuchen bekannten Zeiträume 1, 2 und 4 von der Summe fand sich die Grösse der gesuchten Zeit 3, und zwar ergab sich dieselbe zu etwa $^1/_{200}$ Sekunde, d. h. es vergeht zwischen dem Momente der Reizung eines Muskels und dem Momente der stärksten elektrischen Aenderung desselben etwa $^1/_{200}$ Sekunde; legt man nun den ursprünglich angenommenen Werth der Latenzzeit von $^1/_{100}$ Sekunde zu Grunde, so würde das Maximum des negativen Schwankungsstromes in der Mitte der Periode der latenten Reizung fallen. Nach v. Bezold (23) beginnt die elektrische Schwankung übrigens unter den günstigsten Verhältnissen unmittelbar nach dem Augenblick der Reizung und fällt daher in den Beginn des Latenzstadiums. Die Bestimmungen der Grösse des letzteren haben seit Helmholtz zu immer kleineren Werthen geführt, und noch jüngst fand Burdon-Sanderson wieder eine wesentlich kleinere Grösse als Tigerstedt, welcher 0,005 Sekunde für die Froschmuskeln angenommen hatte. Nach Burdon-Sanderson (24) beträgt hier das Intervall zwischen der Reizung und dem ersten Anzeichen einer Formänderung nur 0,0025 = $^1/_{400}$ Sek., und da er auch der negativen Schwankung ein gleich grosses Latenzstadium zuschreibt, so würde kein merklicher Zwischenraum zwischen beiden Erscheinungen existiren, während nach Bernstein (l. c. p. 92)

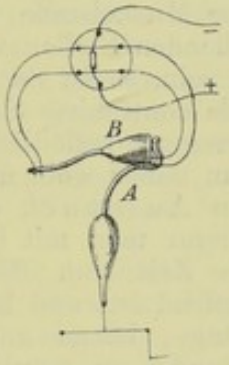



Fig. 119. Versuch von Helmholtz über die Zeit der negativen Schwankung.

umgekehrt „jedes Element der Muskelfaser erst den Process der negativen Schwankung vollendet, bevor es in den Zustand der Contraction eintritt". Da man jedoch einerseits die Thatsache des früheren Beginns der elektrischen Veränderung bei langsamer sich contrahirenden Muskeln, wie z. B. dem Herzen, direct mit dem Auge beobachten kann, worauf unten noch zurückzukommen sein wird, und da es andererseits schon aus rein theoretischen Gründen als im höchsten Grade unwahrscheinlich bezeichnet werden muss, dass die Erregung selbst, d. h. die mit Negativwerden verknüpften Veränderungen der contractilen Substanz, ein Latenzstadium besitzen, so wird zunächst daran festzuhalten sein, dass der Anfang der Reizwelle der Contractionswelle, wenn auch um einen noch so kleinen Zeitwert, voranläuft (vergl. Engelmann, 25). Damit ist natürlich durchaus nicht gesagt, dass die erstere im Sinne Bernsteins auch früher erlischt, bezw. an einer Stelle schon erloschen ist, bevor die Contraction daselbst beginnt, denn während es ganz wohl denkbar erscheint, dass eine Muskelstelle erregt ist und sich daher negativ zu benachbarten ruhenden Stellen verhält, ohne dabei in merklichem Grade contrahirt zu sein, so ist doch wohl das Umgekehrte völlig ausgeschlossen, und jede contrahirte Strecke wird nothwendig auch als im Zustand der Erregung befindlich betrachtet werden müssen. In diesem Sinne wird man daher wohl auch sagen dürfen, dass die elektrische Welle ein Ausdruck der Contraction selbst ist (vergl. Lee, 26). Nimmt man mit Bernstein für das Stadium der latenten Reizung die Zeit von 0,015—0,023 Sek. an (was bekanntlich nicht zutreffend ist) und legt man die von ihm gefundenen Werthe für die Länge, Dauer und Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizwelle zu Grunde, so würde bei Reizung eines Muskels an einem bestimmten Punkte die Reizwelle nach dem Stadium der latenten Reizung bereits eine Strecke von 45—92 mm in den Fasern zurückgelegt haben, ehe überhaupt die Contraction am Reizorte beginnt. Dabei würde noch ausserdem der enorme Unterschied in Betracht kommen, der nach Bernstein zwischen beiden Wellen hinsichtlich ihrer Länge besteht. Während die der Reizwelle etwa 10 mm beträgt, würde die der Contractionswelle zwischen 198 und 380 mm schwanken. Diese letztere Angabe muss aber füglich Bedenken erregen, wenn man die Berechtigung anerkennt, jede contrahirte Faserstelle als „erregt" zu bezeichnen, und andererseits die Negativität als galvanischen Ausdruck der Erregung gelten lässt. Die ersterwähnte Behauptung wird nun schon dadurch ganz wesentlich eingeschränkt, dass das Latenzstadium nach allen neueren Erfahrungen sehr viel kürzer ist, als ursprünglich angenommen wurde. Zudem hat F. S. Lee (l. c.) neuerdings mittelst des Capillarelektrometers auch erheblich grössere Werthe für die Dauer der Reizwelle gefunden, als alle früheren Beobachter, so dass es keinem Zweifel unterworfen sein kann, dass wenigstens für den frischen Muskel „elektrische Spannungsdifferenzen, welche mit der Contraction zusammenhängen, sich durch eine viel längere Zeit nachweisen lassen, als bisher angenommen wurde". Damit fällt aber auch die Vorstellung, dass die elektrische Welle in das Latenzstadium der Contraction fällt und dieser (als Ganzes) vorausläuft (F. S. Lee). Die von Lee gefundenen Zeitwerthe für die Dauer der Reizwelle sind in der That von gleicher Ordnung mit der Zuckungsdauer (0,05—0,26 Sek.).

So schien es denn, als sei die von Du Bois-Reymond gegebene Deutung der secundären Zuckung wirklich die einzig zutreffende und mögliche, indem bewiesen war, dass bei jeder Einzelreizung der Demarcationsstrom eines Muskels eine sehr rasche negative Schwankung erleidet, die nun ihrerseits einen über Längsschnitt und Querschnitt gebrückten Nerven erregen konnte, falls die Empfindlichkeit des Präparates genügend gross war. Diese Erklärung musste jedoch eine wesentliche Aenderung erfahren, als sich die Richtigkeit der ursprünglichen Behauptung Matteucci's herausstellte, dass das Eintreten der secundären Zuckung von der Lagerung des Nerven am primären Muskel unabhängig ist, indem auch „parelektronomische" Gastrocnemien bei Reizung vom Nerven aus ein secundäres Präparat, dessen Nerv den Längsschnitt des primären Muskels mit dessen natürlichem Querschnitt verband oder überhaupt nur den ersteren berührte, zu erregen vermögen. Es kann hier offenbar so ohne Weiteres von einer negativen Schwankung nicht gesprochen werden, da ja der Strom, welcher schwanken sollte, wenigstens als nach aussen ableitbarer Zweig fehlt. Es kam daher vor Allem darauf an, die galvanischen Wirkungen bei der Erregung stromloser unversehrter Muskeln zu untersuchen. Ehe jedoch auf die complicirten Verhältnisse bei indirecter Reizung des Gastrocnemius näher eingegangen werden kann, wird es sich wieder empfehlen, an den einfachsten Fall der directen Erregung des stromlosen Sartorius anzuknüpfen.

Wird das eine Ende desselben tetanisirend gereizt, während am andern Ende vom natürlichen Querschnitt und einem etwa der Mitte des Muskels entsprechenden Punkte der Längsoberfläche abgeleitet wird, so tritt, wie zuerst Du Bois-Reymond fand, während der Reizung ein Strom im Sinne einer negativen Schwankung hervor, auch wenn keine Spur eines gesetzmässigen Muskelstromes vorher vorhanden war, indem sich das Sehnenende positiv gegen jeden Punkt der Längsoberfläche verhält. Mit Hermann bezeichnen wir diesen Strom als „Actionsstrom", weil er unabhängig von dem Vorhandensein oder Fehlen eines Ruhestromes für den thätigen Zustand des Muskels charakteristisch ist. Im Anschlusse an die Auffassung Hermann's wurde im Vorhergehenden die negative Schwankung des Demarcationsstromes dadurch erklärt, dass die contractile Substanz unter der den Längsschnitt berührenden Elektrode in dem Augenblicke mehr oder weniger negativ wird, wo eine Erregungs- oder Reizwelle unter derselben abläuft, wodurch dann natürlich die ursprünglich vorhandene Spannungsdifferenz zwischen Längsschnitt und künstlichem Querschnitt entsprechend vermindert wird. Wie man leicht sieht, lässt sich dasselbe Erklärungsprincip nicht so ohne Weiteres auch auf den jetzt vorliegenden Fall des unversehrten und daher stromlosen Muskels anwenden. Denn darf man annehmen, dass die normalen Faserenden, wie jede andere Stelle des Muskels, an der Erregung Theil nehmen (und es spricht keine Thatsache für ein gegentheiliges Verhalten), so müssten sie, wenn die Reizwelle bis dahin fortgeschritten ist, ebenso negativ werden, wie jedes vorhergehende Segment. Dann dürfte aber unter den gegebenen Bedingungen ein im Muskel vom Längsschnitt zur Sehne gerichteter absteigender Strom während des Tetanisirens nicht auftreten, vielmehr müsste die Stromlosigkeit, welche vor der Reizung bestand, auch während derselben fortbestehen. Wir werden später sehen, in welch

einfacher Weise die Hermann'sche Theorie diesen scheinbaren Widerspruch löst, während Du Bois-Reymond, auf dessen Deutung der negativen Schwankung des Muskelstromes unten noch näher einzugehen sein wird, sich gezwungen sieht, die vorhin angedeutete, im höchsten Grade unwahrscheinliche Annahme zu machen, dass die natürlichen, unversehrten Faserenden, beziehungsweise die „parelektronomische Schicht" derselben, an dem Erregungsvorgang gar nicht oder doch nur in geringerem Maasse Theil nehmen.

Hiergegen ist vor Allem zu bemerken, dass ein tetanischer Actionsstrom von gleicher Richtung immer auch dann beobachtet wird, wenn die Faserenden gar nicht in die abgeleitete Strecke hineinfallen, sondern zwei beliebige Stellen der Längsoberfläche des Muskels von den Fusspunkten des ableitenden Bogens

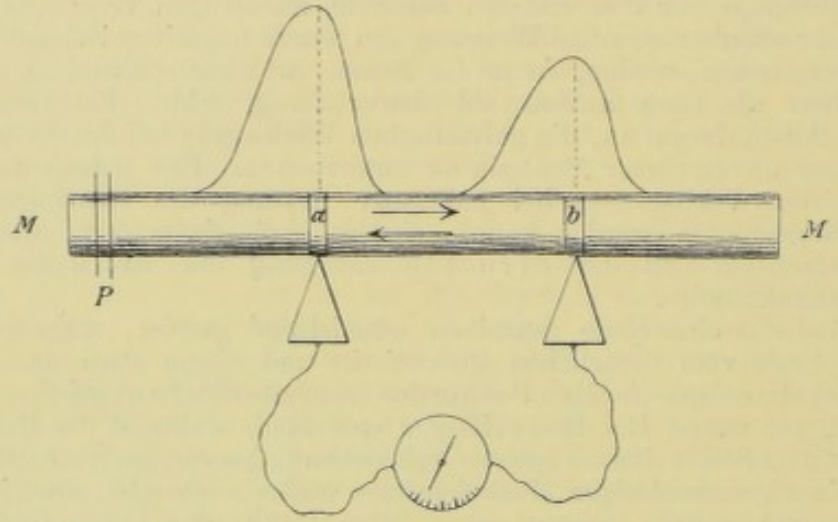



Fig. 120. Schema der doppelsinnigen (phasischen) Actionsströme. (Nach Bernstein.)

berührt werden (Hermann 27). Ueber die Ursache desselben giebt ein Versuch Aufschluss, welcher zuerst von Bernstein (l. c. p. 60 ff.) mittels des Rheotoms angestellt wurde und auch in anderer Beziehung von Wichtigkeit ist.

Sei wieder $M\,M_1$ ein regelmässiger parallelfaseriger Muskel, dessen einem Ende mittels des Rheotoms einzelne in gleichen Zeiten auf einander folgende Reize zugeführt werden (Fig. 120), während zwischen je zwei Reizen der Bussolkreis jedes Mal für eine ganz kurze Zeit geschlosen wird, was bekanntlich in beliebigen Momenten der Reizpause geschehen kann, so wird, wenn Reizung und Bussolschluss gleichzeitig eintreten, kein Ausschlag erfolgen können, da die Reizwelle, welche von $p$ ausgeht, eine gewisse Zeit braucht, um die zunächst liegende abgeleitete Stelle ($a$) zu erreichen. Wird aber der Bussolkreis gerade immer in dem Momente geschlossen, wo der Anfangstheil der Reizwelle den genannten Punkt erreicht hat, also so lange nach jedem Einzelreize, als die Welle braucht, um den Weg $p\,a$ zurückzulegen, so wird eine merkliche Ablenkung des Magneten in dem Sinne zu erwarten sein, dass sich ($a$) zu der zweiten abgeleiteten Stelle ($b$) negativ verhält, wenn es richtig ist, dass jeder Punkt inner-

halb der Reizwelle negativ ist gegen jede Stelle ausserhalb derselben. Wird dann die Schliessungszeit des Galvanometerkreises noch weiter in derselben Richtung verschoben, so dass andere Flächenstücke der Schwankungscurve ausgeschnitten werden, so müssen die Ausschläge in demselben Sinne zunächst wachsen, ein Maximum erreichen, wenn der Gipfel der Reizwelle abgefangen wird, und endlich wieder abnehmend Null werden, wenn die ganze Reizwelle unter dem Punkte *a* abgelaufen ist. Legen wir den von Bernstein angegebenen Werth von 10 mm für die Länge derselben zu Grunde, und sind daher die beiden ableitenden Elektroden um mehr als 10 mm von einander entfernt, so würde zu einer Zeit, wo eben das Ende der Reizwelle den Punkt *a* passirt, der Anfangstheil derselben *b* noch nicht erreicht haben, und auch wenig später wird das nicht der Fall sein, wenn die Distanz der Elektroden genügend gross ist. Bei einer gewissen, diesem Zeitwerth entsprechenden Schieberstellung am Rheotom wird daher keinerlei Spannungsdifferenz zwischen *a* und *b* angezeigt werden. Erst wenn die Schliessung des Bussolkreises so spät nach jedem Einzelreiz erfolgt, dass die ausgelöste Reizwelle mit ihrem Anfangstheil gerade den Punkt *b* erreicht hat, wird wieder eine merkliche Ablenkung erfolgen, jedoch in einer der früheren gerade entgegengesetzten Richtung, indem sich jetzt *b* negativ zu *a* verhält. Die Spannungsdifferenz wird nun wieder bei weiterem Vorrücken des Bussolschlusses im gleichen Sinne zunehmend ein Maximum erreichen und schliesslich, wenn das Ende der Reizwelle unter *b* abgelaufen ist, Null werden. Wir haben es also bei Ableitung von zwei symmetrischen Längsschnittpunkten eines durch Inductionsschläge rhythmisch gereizten (tetanisirten) Muskels nach jedem Einzelreiz mit einer doppelsinnigen Schwankung oder richtiger mit einem doppelsinnigen Actionsstrom zu thun. Bernstein, welcher diese Thatsache entdeckte, bezeichnete den Strom, welcher beobachtet wird, während die Reizwelle unter dem Punkte *a* abläuft, und im Muskel die Richtung des unteren Pfeiles hat, als negative Schwankung, den darauf folgenden, in der Richtung des oberen Pfeiles fliessenden dagegen als positive Schwankung. Wie leicht ersichtlich ist, müsste eigentlich die absolute Grösse der durch den ersten Actionsstrom bewirkten Ablenkung genau derjenigen gleich sein, welche durch den zweiten Actionsstrom bedingt wird; dies ist aber nach Bernstein's Untersuchungen niemals der Fall, sondern die positiven Ausschläge werden stets kleiner gefunden, als die negativen. Es geht aus dieser Thatsache hervor, dass die Reizwelle bei ihrer Fortpflanzung in der Muskelfaser an Höhe abnimmt oder mit andern Worten (wenigstens im ausgeschnittenen Muskel) ein Decrement besitzt. Mit Hermann (27) bezeichnet man die eben besprochenen doppelsinnigen Actionsströme, welche am unversehrten, an sich stromlosen Muskel nach jedem Einzelreize beobachtet werden, als „phasische Actionsströme". Die erste Phase ist von der Reizstelle weg, die zweite zu ihr hin gerichtet. Liegt die eine Ableitungsstelle an einem künstlichen Querschnitt, so fällt natürlich die ihr entsprechende Phase aus. Da der Bussolmagnet viel zu träge ist, um diese bei tetanisirender Reizung sich äusserst rasch folgenden, entgegengesetzt gerichteten Ströme durch entsprechende Ablenkungen anzuzeigen, so würde von vornherein zu erwarten sein, dass bei stromloser Ableitung

von 2 Längschnittpunkten auch während des Tetanus keine Wirkung erfolgt. Doch ist dies thatsächlich nicht der Fall, was sich leicht aus dem Umstande erklärt, dass die Reizwelle bei ihrer Fortpflanzung im Muskel an Grösse abnimmt; daraus ergiebt sich unmittelbar, dass bei Ableitung von zwei Längsschnittpunkten eines unversehrten, stromlosen, parallelfaserigen Muskels eine elektrische Spannungsdifferenz zwischen diesen beiden Punkten auftreten muss, wenn das eine Ende mittels eines gewöhnlichen Schlittenapparates tetanisirt wird, und zwar muss immer der der Reizstelle nähere Längsschnittpunkt sich negativ zu dem davon entfernteren verhalten, da dieser wegen des Decrementes der Reizwellen schwächer negativ als jener (d. h. relativ-positiv) sein muss. Ein derartiger tetanischer Actionsstrom ist nun, wie schon erwähnt, thatsächlich vorhanden, wie Du Bois-Reymond und Hermann übereinstimmend feststellten. Der Letztere fand die Kraft dieses Stromes, welchen er aus den eben erwähnten Gründen als „tetanischen decrementiellen Actionsstrom" bezeichnete, ziemlich bedeutend (0,002—0,02 Dan.). Du Bois-Reymond war ursprünglich der Meinung, dass decrementielle Actionsströme nur an ermüdeten, absterbenden Muskeln beobachtet werden, und dass demnach die Reizwelle nur in diesem Falle abnehme. Hermann hat jedoch gezeigt, dass das Decrement bereits unmittelbar nach der Präparation vorhanden ist. Da die Reizwelle um so kleiner wird, je weiter sie sich von dem Reizorte entfernt, so müssen die einzelnen Querschnitte eines am einen Ende tetanisirten Muskels um so weniger negativ sein, je näher sie dem nicht gereizten Ende liegen. Hermann hat hierfür den directen Beweis erbracht, indem er an einem regelmässig gebauten, parallelfaserigen Muskel eine Anzahl ableitender, ringförmig umfassender Fadenschlingen anlegte, und während das eine Ende tetanisirt wurde, die elektromotorische Kraft des Actionsstromes zwischen je zwei Ableitungsstellen bestimmte. Er fand dieselbe „annähernd proportional dem gegenseitigen Abstande derselben und sonst ganz unabhängig von deren Lage". Es ist somit „jeder von der Erregung durchlaufene Punkt während des Tetanus Sitz einer elektromotorischen Kraft, die der Verlaufsrichtung der Erregungswellen gleichgerichtet ist". Man sieht nun auch, dass die „negative Schwankung" in ihrer ursprünglichen Erscheinungsweise nichts weiter ist, als ein specieller Fall des tetanischen Actionsstromes, in dem bei Ableitung von einem künstlichen Querschnitt die entsprechenden Phasen ausfallen.

Da unter normalen Verhältnissen die Muskeln stets nur indirect, d. h. vom Nerven aus, erregt werden, so hat es ein besonderes Interesse, die Actionsströme unversehrter Muskeln auch bei dieser Art der Reizung zu untersuchen, zumal alle früheren Versuche über negative Schwankung lediglich aus Bequemlichkeitsgründen an dem an sich wohl am wenigsten geeigneten Objecte, dem vom Nerven aus tetanisirten Gastrocnemius des Frosches, angestellt worden sind. An demselben unversehrten Muskel wurde in der Folge auch die erste genauer zergliedernde Versuchsreihe über die Actionsströme bei indirecter Reizung und Ableitung von beiden sehnigen Enden unter Bernstein's Leitung und mit dessen Rheotom von Sigmund Mayer (28) ausgeführt. Die complicirten Erscheinungen, welche man diesfalls beobachtet, und die zu den verschiedensten Deutungen und Erklärungsversuchen Anlass gaben, wurden aber erst verständlich, als L. Hermann im Jahre

1877 daran ging, die Actionsströme regelmässig gebauter parallelfaseriger Muskeln bei indirecter Reizung zu untersuchen (27). Nach unseren derzeitigen Kenntnissen über die Beziehungen zwischen Nerv und Muskel sind wir zu der Annahme berechtigt, dass die Erregung jeder Muskelfaser bei Reizung der zugehörigen Nervenfaser an einer beschränkten Stelle und zwar dort ausgelöst wird, wo jener nervöse Endapparat liegt, welcher zwischen der contractilen Substanz als Erfolgsorgan und der Nervenfaser als Leitungsorgan eingeschaltet ist. Wir werden später die histologischen und physiologischen Beziehungen zwischen Nerv und Muskel noch eingehender zu erörtern haben; für jetzt mag es genügen, zu bemerken, dass es als bewiesene Thatsache gelten darf, dass die Nervenfaser mit der oder den zugehörigen Muskelfasern nur in einem beschränkten Gebiete in Verbindung steht, was natürlich nicht ausschliesst, dass eine und dieselbe Muskelfaser von mehreren Nervenfasern an verschiedenen Stellen versorgt wird. Die in neuerer Zeit mehrfach aufgetauchte, insbesondere von J. Gerlach vertretene Anschauung, dass es eine eigentliche Nervendigung im Muskel gar nicht gebe, indem der zutretende Nerv die contractile Substanz in der ganzen Ausdehnung der Faser durchsetze und in Gestalt feinster varicöser Fibrillen überall zwischen die Elemente der Muskelfaser eindringe, darf wohl zur Zeit als widerlegt angesehen werden, umsomehr, als sich herausstellte, dass Gerlach's Nervenfibrillen im Wesentlichen nichts weiter sind, als die durch Goldchlorid dunkelroth gefärbte, also stark reducirende, interfibrilläre Substanz (Sarkoplasma) des Muskels. Entsteht daher die Erregung bei indirecter Reizung an den der Nervenendigung entsprechenden Faserstellen, so muss sie sich von hier aus nothwendig und zwar wellenförmig durch die Faser nach beiden Seiten hin fortpflanzen. Es lässt sich dies jedoch nicht nur theoretisch erschliessen, sondern ganz direct beweisen, und zwar sowohl auf dem Wege der histologischen Untersuchung als auch durch das physiologische Experiment. In ersterer Beziehung wurde neuerdings von verschiedenen Seiten (Föttinger, Rollett u. A.) der wichtige Nachweis geliefert, dass die an den Muskelfasern mancher Insecten nach geeigneter Behandlung des lebenden Gewebes mit härtenden und conservirenden Flüssigkeiten leicht zu beobachtenden „fixirten Contractionswellen“ sich ganz vorwiegend an den Eintrittsstellen von Nerven befinden, und zwar so, dass das Maximum der Verkürzung, d. i. der Gipfel der Welle, meist in der Mitte der Berührungsfläche (Sohle) des Doyér'schen Hügels gelegen ist. Dies sowie die directe Beobachtung noch lebender Fasern beweist unwiderleglich, dass die Nerveneintrittsstelle der Ausgangspunkt einer wellenförmig nach beiden Seiten fortschreitenden Contraction werden kann.

Ebenso sicher lässt sich nun aber auch galvanometrisch bei indirecter Reizung des ganzen Muskels das Fortschreiten einer negativen Reizwelle feststellen und so die von Du Bois-Reymond seiner Zeit gehegten Zweifel an dem wellenförmigen Ablauf der Erregung bei Reizung eines Muskels vom Nerven aus entkräften. Wir besitzen im M. adductor magn. des Frosches mit dem zugehörigen, etwa in der Mitte des Muskels eintretenden Nerven ein allen Anforderungen entsprechendes Präparat, dessen Herstellung zwar etwas mühevoller ist im Vergleich mit der des gewöhnlichen aus Gastrocnemius und Ischiadus bestehenden Nerven-Muskelpräparates, aber durch die Regel-

mässigkeit und Klarheit der Versuchsergebnisse reichlich entschädigt. Auf Grund der schon mitgetheilten Erfahrungen darf man annehmen, dass sich ein derartiges Präparat bei Reizung seiner Nerven mit Inductionsschlägen in elektromotorischer Beziehung ganz ebenso verhalten wird, als in dem Falle, wenn der Muskel an der Nerveneintrittsstelle, im speciellen Falle also in der Mitte, direct gereizt wird. Dabei ist es ein wesentlicher Vortheil, dass man bei indirecter Reizung von der Reizstelle selbst mit abzuleiten vermag. Läge jede Nervenendigung genau in der Mitte der zugehörigen Faser des parallelfaserigen Muskels, so würde sich offenbar von da aus im Augenblicke der Reizung eine negative Reiz- bezw. Contractionswelle nach beiden Seiten hin durch den Muskel fortpflanzen. Würde dann von der Mitte und dem einen Sehnenende eines solchen Muskels zum Galvanometer abgeleitet, während der Nerv mittels des Bernstein'schen Rheotoms in gleichen Pausen einzelne Reizanstösse erhält, so müsste ein doppelsinniger phasischer Actionsstrom nachzuweisen sein, bestehend aus einer ersten „atterminalen (abnervalen)" und einer zweiten „abterminalen (adnervalen)" Phase. In der That fand nun Hermann ein solches Verhalten bei seinen Versuchen am Sartoriuspräparat. Beide Muskelhälften zeigten gleichzeitig zuerst einen atterminalen, von der Mitte nach jedem Sehnenende hin gerichteten Strom, wenig später, und zwar um soviel, als die Reizwelle braucht, um sich von der Mitte aus nach den Enden hin fortzupflanzen, trat ein abterminaler Actionsstrom auf, der wegen des Decrements der Reizwelle stets schwächer war, als der erstere. Wird von beiden Sehnenenden abgeleitet, so ergiebt sich in jedem Momente die algebraische Summe der Wirkungen beider Hälften für sich; diese Summe würde natürlich bei einem genau symmetrisch gebauten Muskel = Null sein, bei anderen wechselt sie mit der Zeit ihr Vorzeichen. Durch diese Versuche Hermann's ist daher der wellenförmige Ablauf der Erregung auch bei indirecter Reizung physiologisch bewiesen, und wir können nunmehr dazu übergehen, die Actionsströme auch in dem verwickelteren Falle, bei indirecter Reizung des Gastrocnemius, zu betrachten. S. Mayer (l. c.) hatte gefunden, dass bei Ableitung von beiden sehnigen Enden des genannten Muskels nach jedem Einzelreize zuerst ein absteigender, dann ein aufsteigender Actionsstrom oder — wie man sich damals ausdrückte, weil der erstere Strom mit der negativen Schwankung des am Achillesspiegel angeätzten Muskels identificirt wurde — eine zuerst negative, dann positive Schwankung auftritt, eine Thatsache, welche später von Du Bois-Reymond mittels des Bernstein'schen Rheotoms, das auch S. Mayer benutzt hatte, von Hermann mittels des schon früher erwähnten (nicht repetirenden) Fallrheotoms bestätigt wurde. War der Achillesspiegel angeätzt, so fehlte der aufsteigende (positive) Theil des Actionsstromes. Uebrigens hatte schon vor Mayer Holmgren (29) mittels eines leichten Magneten (ohne Rheotom) häufig doppelsinnige Schwankungen am Gastrocnemius beobachtet, ausserdem aber auch Fälle rein positiver und rein negativer Schwankung. Man kann sich den M. gastrocnemius nach Hermann schematisch als einen Muskelrhombus vorstellen und kommt ausserdem der Wahrheit ziemlich nahe, wenn man annimmt, dass jede Faser ihre Nerveneintrittsstelle in der Mitte hat (Fig. 121). Dann ist aber leicht ersichtlich, dass alle der oberen Ableitungslinie (*a b*), das heisst dem dickeren Theil des Muskels, entsprechenden Punkte

durch die von den Nerveneintrittsstellen ($\alpha - \beta$) ausgehenden Erregungswellen früher und stärker beeinflusst werden müssen, als die unteren, der Achillessehne entsprechenden Faserenden. Es wird also zunächst ein absteigender, dann aber ein schwächerer aufsteigender Actionsstrom resultiren. „Die obere Muskelhälfte müsste gerade umgekehrt zuerst aufsteigend, dann absteigend wirken; jedoch ist der Bau des Muskels hier wesentlich anders; der grösste Theil des oberen Neigungsstromes kann wegen der Einfaltung des oberen Spiegels überhaupt kaum nach aussen zur Wirkung kommen, so dass erstens die abterminale Phase der oberen Muskelhälfte meist gar nicht merklich ist und zweitens die obere Sehne im Ganzen wie eine Ableitung vom Längsschnitt zu betrachten ist. Bei Ableitung von beiden Sehnen sind in Folge dessen die Erscheinungen nicht wesentlich anders als bei Ableitung von Bauch- und Achillessehne. Die erste absteigende Phase rührt also zweifellos nicht vom Achillesspiegel, sondern vom Längsschnitt her, dagegen die zweite aufsteigende vom Achillesspiegel“ (Hermann). Mit Anätzen des letzteren fällt die zweite Phase natürlich weg, da sich die Faserenden dann ohnedies negativ verhalten. Im Tetanus aber, wo Du Bois-Reymond zuerst den stromlosen

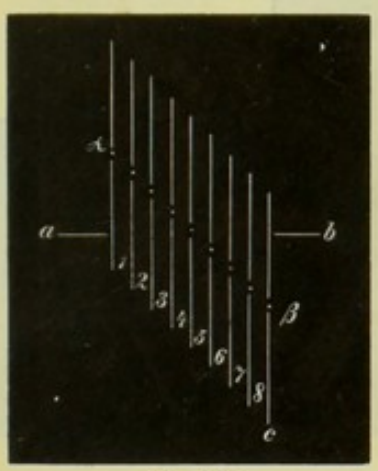



Fig. 121.

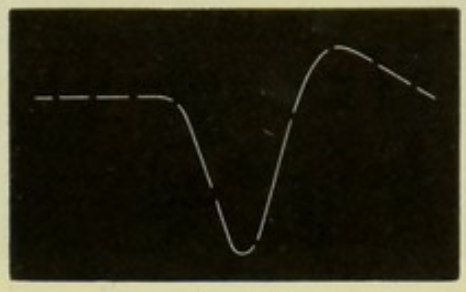
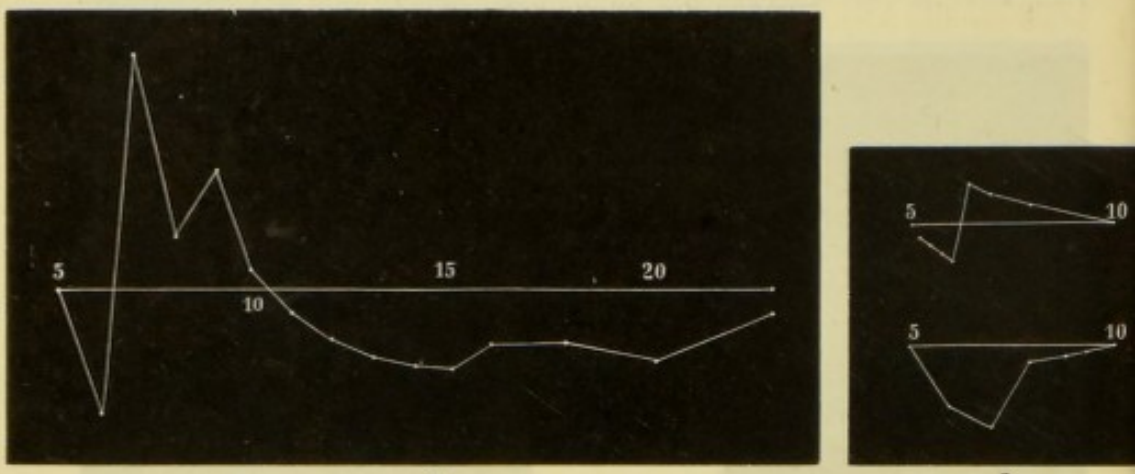


Fig. 122.

Gastrocnemius absteigend wirksam fand, muss dies natürlich so sein, da dann im Allgemeinen nur die algebraische Summe der entgegengesetzten Actionsströme auftritt. Diese aber ist wegen des Ueberwiegens der ersten absteigenden Phase eben absteigend. Auf weitere Einzelheiten in Betreff der elektromotorischen Wirkungen des gereizten Gastrocnemius näher einzugehen, liegt hier um so weniger Grund vor, als irgend welche neue theoretische Gesichtspunkte sich dabei nicht ergeben würden. Doch sei noch erwähnt, dass Matthias (30) in neuester Zeit mittels des schon oben beschriebenen Verfahrens, der „Rheotachygraphie“ von Hermann die Actionsströme des Gastrocnemius graphisch dargestellt hat, wobei sich bei Ableitung von der Achillessehne und einer Stelle in der Nähe des nervösen Aequators doppelgipfelige Curven ergaben, die nach einer ersten absteigenden Phase eine zweite schwächere, aufsteigende erkennen lassen, worauf der Magnet mit geringen Abweichungen zum Nullpunkt zurückkehrt (Fig. 122). Diese Ungleichheit hat ihren Grund hauptsächlich in einer theilweisen Superposition der beiden Phasen, indem die Erregung die obere Ableitungsstelle noch nicht ganz passirt hat, wenn sie an der unteren angelangt ist. Noch complicirter würde sich der Verlauf der elektrischen Schwankungscurve des Gastrocnemius bei Ableitung von Mitte und

Achillessehne nach den schon mehrfach erwähnten Untersuchungen von Lee (l. c.) gestalten, bei welchen an Stelle der trägeren Bussole das leicht bewegliche Capillarelektrometer trat; im Uebrigen wurde auch hier das Rheotomverfahren angewendet. Die Curve (Fig. 123 a) entspricht einer dreiphasischen Schwankung, deren beide negative Abschnitte durch ein zweigipfeliges, positives und sehr steiles Stück getrennt erscheinen. Die Dauer des ganzen Vorganges betrug 0,26 Sek.; ein Werth, der, wie schon erwähnt, etwa der Zuckungsdauer des Muskels gleichkommt. Die Schwankungswelle des Sartorius (bei Ableitung von Mitte und Ende des Muskels) fand dagegen auch Lee zweiphasisch, wobei ein merkliches Decrement am frischen, unversehrten Muskel nicht bemerkbar war und beide Abschnitte ziemlich symmetrische Gestalt zeigten (Fig. 123 *b*). Ist dagegen das Sehnenende des Muskels auch nur in geringem Grade beschädigt, so überwiegt die erste („negative") Phase, und leicht verschwindet,




*a* *b*

Fig. 123. *a* Dreiphasische Schwankungscurve des M. gastrocnemius. *b* zweiphasische Schwankungscurve des M. sartorius. Oben des normalen, unten des verletzten Muskels. (Nach Fr. S. Lee.)

wie die untere Curve derselben Figur zeigt, die zweite ganz. In diesem Falle erscheint die nunmehr einsinnige Schwankung nicht merklich kürzer als früher beide Phasen zusammen, was wieder auf eine Superposition der beiden Componenten hinweist. Auch die dreiphasische Welle des Gastrocnemius erleidet bei fortschreitender Ermüdung oder Verletzung des unteren Muskelendes eine Veränderung in dem Sinne, dass zunächst der mittlere positive Abschnitt verschwindet oder nur angedeutet erscheint. Im Uebrigen bieten die Ermüdungsveränderungen der elektrischen Schwankungscurve quergestreifter Muskeln auch noch insofern ein besonderes Interesse, als sie einen weiteren Beleg für die schon oben hervorgehobenen nahen Beziehungen zwischen dem Actionsstrom und den Contractionserscheinungen liefern. Nach Lee ändert sich die Curve des ersteren in gleichem Sinne wie die der Zuckung, indem einerseits durch Verkleinerung aller Ordinaten die Höhe abnimmt, während andererseits der zeitliche Verlauf ein gedehnterer wird.

Wie sich aus den bisherigen Erörterungen ergiebt, lassen sich alle an freipräparirten Muskeln während der durch directe oder in-

directe Reizung angeregten Thätigkeit zu beobachtenden elektromotorischen Wirkungen mit grösster Leichtigkeit und ohne Zuhülfenahme weiterer Hypothesen aus der Hermann'schen Alterationstheorie unter der einfachen Voraussetzung erklären, dass erregter Faserinhalt ganz ebenso wie absterbender sich normalem bezw. ruhendem gegenüber negativ-elektrisch verhält. Mit Rücksicht auf die der Theorie zu Grunde liegenden Vorstellungen erscheint dies eigentlich selbstverständlich, da es sich ja in beiden Fällen um eine im Sinne Hering's „absteigende" Aenderung der lebendigen Substanz handelt, so dass die Actions- und Ruheströme auf dieselbe Ursache zurückzuführen wären, „insofern beide als das äussere Symptom einer verschiedenen Geschwindigkeit der absteigenden Aenderung der beiden ableitend verbundenen Theile anzusehen sind". Ein principieller Unterschied zwischen Actions- und Ruhestrom existirt hiernach ebensowenig wie zwischen erregter und absterbender Muskelsubstanz. Von diesem Gesichtspunkte aus ist auch die Frage gegenstandslos, ob man die oben besprochenen „Kalieströme" des Muskels als Actionsströme aufzufassen habe oder nicht. Der Umstand, dass sie auch am ätherisirten Muskel hervortreten, kann ebensowenig etwas gegen die erstere Ansicht beweisen, wie das Auftreten des gewöhnlichen Demarcationsstromes unter denselben Bedingungen für die letztere.

Vom Standpunkte der Molekulartheorie aus bieten namentlich die elektromotorischen Wirkungen unversehrter, an sich stromloser Muskeln der Erklärung grössere Schwierigkeiten, die sich nur durch die Annahme gewisser Hülfshypothesen beseitigen lassen. Von einer eingehenderen Erörterung derselben darf hier um so eher Umgang genommen werden, als ihren Ausgangspunkt die Lehre von der Parelektronomie bildet, deren Unrichtigkeit zur Zeit wohl kaum noch bezweifelt werden dürfte. Nur mit einem Worte sei daher das Grundprincip erwähnt, welches Du Bois-Reymond zur Erklärung der negativen Schwankung des Demarcationsstromes aufstellte. Dieselbe beruht hiernach wesentlich auf einer Abnahme der elektromotorischen Kraft der „Molekeln" oder der Herstellung einer nach aussen schwächer wirksamen Anordnung derselben. Auch Bernstein's neue „elektrochemische Theorie" setzt eine „Abnahme der Ladungen in den Molekülen" voraus und erklärt hieraus die Negativität jeder erregten Stelle. „Pflanzt sich die Reizwelle zum Querschnitt hin fort, so nehmen auch bis zu diesem die Ladungen der Moleküle ab; aber ist die Welle zum Querschnitt gelangt, so kann sie nicht einen Strom in umgekehrter Richtung erzeugen, etwa eine zweite positive Phase der Schwankung, weil die Ladungen der Moleküle nach ihren Querschnittseiten hin immer die gleichen sind." Um die elektromotorischen Wirkungen stromloser Muskeln zu erklären, muss Du Bois-Reymond seine Zuflucht zu der Hypothese nehmen, dass die am natürlichen Querschnitt vorausgesetzte parelektronomische Schicht oder Strecke an der negativen Schwankung gar nicht oder nur in geringerem Maasse theilnehme, während sich nach Bernstein die unversehrten Faserenden wie jeder andere Längsschnittpunkt verhalten. Du Bois-Reymond glaubte sogar in dem Anbranden der Erregungswellen am natürlichen Querschnitt direct die Ursache der Parelektronomie erblicken zu dürfen, indem er die Ansicht aussprach, dass dadurch die Entwicklung parelektronomischer Molekeln begünstigt werde.

Es dürfte aus dem Vorhergehenden klar geworden sein, dass sich demgegenüber die Hermann'sche Alterationsstheorie schon durch ihre unvergleichlich grössere Einfachheit empfiehlt; nicht minder aber fällt der Umstand ins Gewicht, dass sie, wie im Folgenden noch zu zeigen sein wird, auch solche elektromotorische Wirkungen lebender Gewebe unter einheitlichen Gesichtspunkten zu behandeln gestattet, denen gegenüber sich die Molekulartheorie bisher als völlig ohnmächtig erwiesen hat (Drüsen- und Pflanzenströme). Sie erhebt sich endlich über den Rang einer bloss willkürlichen, den Thatsachen angepassten Hypothese durch eine Reihe experimenteller Erfahrungen, welche an der Richtigkeit der zu Grunde liegenden Vorstellungen nicht zweifeln lassen. Abgesehen von allen schon ausführlich besprochenen, den „Ruhestrom" betreffenden Erfahrungen, sowie den Beobachtungen über die Actionsströme der Muskeln, wo sich die Alterationstheorie glänzend bewährte, sind noch einige Befunde zu erwähnen, deren Besprechung sich hier am besten anschliessen lässt. Hierher gehört vor Allem das elektromotorische Verhalten der sogenannten idiomusculären Contraction. Bekanntlich verlieren absterbende Muskeln, insbesondere von Warmblütern, ihr Leitungsvermögen beträchtlich früher als ihre Erregbarkeit; die contractile Substanz gewinnt, wie sich Funke ausdrückte, immer mehr die Eigenschaften einer zähen Masse, die den local erhaltenen Eindruck, statt ihn weiter zu leiten, immer dauernder behält. Schliesslich erhält man bei local beschränkter Reizung überhaupt nur eine locale Contraction der Fasern, welche meist nicht mehr schwindet. Es handelt sich also hier so zu sagen um eine fixirte Contractionswelle, die sich über einen grösseren oder kleineren Faserabschnitt ausdehnt. Der localen Dauercontraction muss aber auch eine örtliche Dauererregung entsprechen, und diese ihrerseits bedingt wieder Negativität gegen normale Faserstellen. Czermak hat nun in der That bereits im Jahre 1857, also 10 Jahre vor Begründung der Alterationstheorie, den Nachweis geliefert, dass wenn man den Nerven eines Froschpräparates auf einen Muskel mit idiomusculärem Wulst fallen lässt, so dass er diesen und einen normalen Längsschnittpunkt berührt, eine Zuckung eintritt, womit also bewiesen war, dass zwischen dem Wulst einer- und der unveränderten Oberfläche andererseits eine elektrische Spannungsdifferenz besteht. Spätere Untersuchungen von Kühne und Harless haben nun in der That gezeigt, dass er sich stets negativ verhält gegen alle übrigen Faserstellen.

Ich selbst hatte wiederholt Gelegenheit (16), mich davon zu überzeugen, dass auch in der Continuität des Sartorius vom Frosch negative Zonen vorkommen können, welche durch partielle Dauercontractionen des sonst gänzlich unversehrten Muskels bedingt werden und unter Umständen zu sehr kräftigen Strömen Anlass geben. Wie man leicht sieht, kann hierdurch unter Umständen der Anschein erweckt werden, dass an den unversehrten Faserenden eine parelektronomische Schicht von messbarer Ausdehnung (parelektronomische Strecke) besteht, da es denkbar erscheint, dass in einem solchen Falle oberflächliches Anätzen des natürlichen Querschnittes in der Nähe eines Sehnenendes den gesetzmässigen Strom nicht sofort hervortreten lässt, wenn der abgeleitete Längsschnittpunkt sich in gleichem Grade oder stärker negativ verhält, als der künstliche Querschnitt des betreffenden Muskelendes. Künstlich lässt sich eine solche stehende Contractionswelle an

einer beliebigen Stelle eines parallelfaserigen Muskels leicht durch örtliche Einwirkung einer Veratrinlösung erzeugen, durch welche bekanntlich das Abklingen der Erregung ganz ausserordentlich verzögert wird. Hermann erreichte dasselbe durch energische Abkühlung des Muskels. Wenn es endlich als Prüfstein einer Theorie gelten darf, dass sich neue Thatsachen auf Grund derselben vorhersagen lassen, so müssen endlich auch die „secundär-elektromotorischen Erscheinungen" genannt werden, deren Erörterung später folgt.

Als es durch Versuche an freipräparirten Muskeln sichergestellt war, dass der Zustand der Thätigkeit von galvanometrisch nachweisbaren elektromotorischen Veränderungen begleitet wird, war es ein naheliegender Wunsch, dieselben auch an den unversehrten, in situ

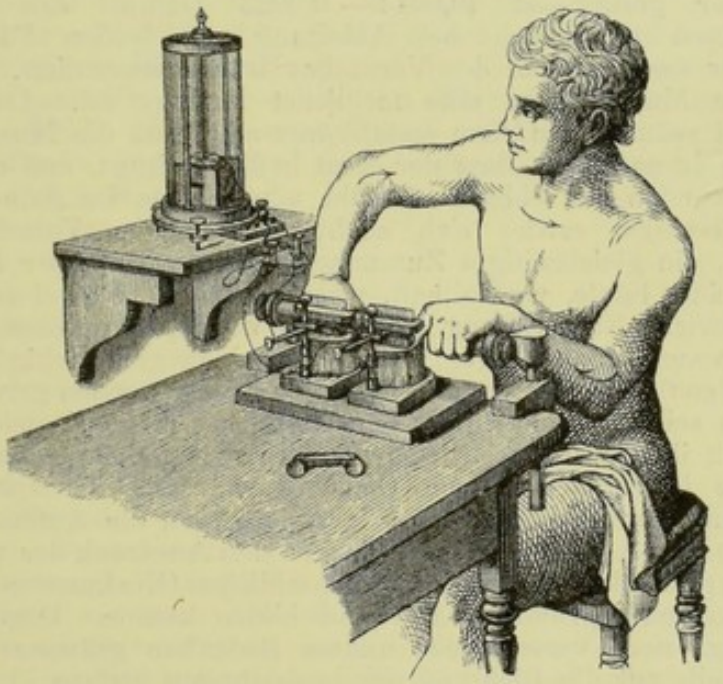


Fig. 124. Der Du Bois'sche „Willkürversuch". (Nach Du Bois-Reymond.)

befindlichen Muskeln der Warmblüter und des Menschen festzustellen, und Du Bois-Reymond hat dieser Aufgabe eine mit bewundernswerthem Fleiss durchgeführte Untersuchung gewidmet, welche als ein Muster consequenter, zielbewusster Forschung gelten muss. Waren seine Bemühungen, am nicht enthäuteten Frosch durch die Haut hindurch Spannungsdifferenzen im Sinne des „ruhenden Muskelstromes" zu entdecken, durch die starke elektromotorische Wirksamkeit der Haut selbst vereitelt worden, so begegneten dieselben Versuche am Menschen nicht minderen Schwierigkeiten, deren nähere Erörterung hier unterbleiben kann, da zur Zeit ebensowenig Grund vorliegt, den menschlichen Muskeln während der Ruhe eine merkliche elektromotorische Wirksamkeit zuzuschreiben, wie denen des Frosches oder irgend eines anderen Thieres. Dagegen schienen Du Bois-Reymond's Bemühungen, während der willkürlichen Contraction nach aussen ableitbare Ströme nachzuweisen oder in der Sprache seiner

Theorie die negative Schwankung des präexistenten Muskelstromes zu demonstriren, in der That von Erfolg gekrönt zu sein. Der berühmte Versuch, um den es sich hier handelt, und der seiner Zeit grosses Aufsehen hervorrief, besteht in Folgendem. Ein oder mehrere Finger (am besten die Zeigefinger) jeder Hand werden in Zuleitungsgefässe getaucht, welche mit den Enden des Bussol- bezw. Multiplicatorkreises in passender Weise verbunden sind (Fig. 124). Ist der Magnet unter dem Einflusse des in diesem Falle meist geringen Eigenstromes, der von verschiedenen Ungleichartigkeiten beider abgeleiteten Hautstellen herrühren kann, zur Ruhe gekommen, und man spannt nun die Muskeln des einen Armes kräftig an, so entsteht in der Regel sofort ein Ausschlag im Sinne eines im Arme aufsteigenden Stromes, dessen elektromotorische Kraft nach späteren Messungen von Hermann sehr gering ist (0,0014 — 0,0023 Dan.). Ein analoges Resultat lässt sich auch bei Ableitung von beiden Füssen erzielen. Für das Gelingen des Versuches ist es wesentlich, dass die willkürliche Muskelaction eine möglichst kräftige sei. Du Bois-Reymond spannte den Arm stets derart an, „dass die Muskeln sich hart wie Holz anfühlen, dass der Arm heftig erzittert, und dass nach einigen Sekunden ein lebhaftes Gefühl von Wärme im Arm verspürt wird". Bisweilen erwies sich auch, nach einem Vorschlag von Mousson, ein gleichzeitiges Zusammenwirken mehrerer Personen, nach Art einer Säule, vortheilhaft, wobei zwischen je zwei ein Gefäss mit concentrirter NaCl-Lösung angebracht wurde, in welches jede der beiden Personen einen Finger taucht und dann gleichzeitig je einen (gleichnamigen) Arm anstrengt. Alle so zu beobachtenden galvanischen Wirkungen zeichnen sich durch eine auffallend lange Nachdauer aus, sowie durch ihre Unfähigkeit, secundäre Erregung des physiologischen Rheoskopes hervorzurufen, ein Umstand, auf den wir später noch zurückkommen werden, und der seinerseits gegen die Auffassung Du Bois-Reymond's, dass es sich hier um den Ausdruck der negativen Schwankung des Muskelstromes der menschlichen Gliedmaassen handelt, durchaus keinen begründeten Einwand bilden könnte. Dagegen sind in der Folge noch verschiedene andere Bedenken geäussert worden, die sich theils auf die Richtung der beobachteten Ströme, theils aber auf die Möglichkeit beziehen, jene auf Temperaturänderungen der Muskeln oder irgendwie vermittelte elektromotorische Wirkungen der Haut zurückzuführen. In ersterer Beziehung wurde auf den Widerspruch hingewiesen, der darin liege, dass die Wirkung bei der Zusammenziehung der Muskeln am Froschbeine absteigend, an den Armen (und Füssen) des Menschen dagegen aufsteigend sein sollte. Du Bois-Reymond fand nun am enthäuteten Unterschenkel des Kaninchens thatsächlich Spannungsdifferenzen im Sinne eines absteigenden „Ruhestromes" und constatirte dementsprechend eine aufsteigende negative Schwankung. Mit Rücksicht auf das, was vom Standpunkte der Hermann'schen Theorie über Ströme von Muskelcomplexen, wie sie ganze Extremitäten darstellen, gilt, ist allerdings weder dem genannten Einwande, noch auch dem von Du Bois-Reymond gelieferten Nachweis der entsprechenden Schwankung am Kaninchenunterschenkel irgendwelche Bedeutung beizumessen. In der von der Pariser Akademie zur Prüfung des Du Bois-Reymond'schen Versuches am Menschen eingesetzten Commission hat dagegen der ältere Bequerel zuerst einen Einwand gegen dessen Deutung erhoben, auf

den wir noch etwas näher eingehen müssen, da er sich in der Folge trotz des Widerspruchs von Seiten Du Bois-Reymond's als durchaus begründet erwiesen hat. Nach Bequerel's Meinung würde beim willkürlichen Tetanus des Armes eine verstärkte Hautabsonderung am Finger stattfinden, wodurch die elektromotorische Beschaffenheit der Haut selber eine Veränderung erleiden könnte.

In der That zeigte sich, als Du Bois-Reymond auf Wunsch Bequerel's die beiden Zeigefinger seiner Hände erst dann in die Zuleitungsgefässe tauchte, nachdem der eine Arm willkürlich angespannt und wieder erschlafft war, „ein schwacher Ausschlag in derselben Richtung, als ob bei eingetauchtem Finger derselbe Arm angespannt worden wäre"; doch wurde dieser Umstand auf die schon erwähnte lange Nachwirkung der vermeintlichen negativen Schwankung bezogen. Für entscheidend zu Gunsten seiner Anschauung hielt Du Bois-Reymond jedoch vor Allem folgenden Versuch. Um örtlichen Schweiss hervorzurufen, wurden die Hand und der Unterarm in einen Guttaperchasack gesteckt, der unterhalb des Ellenbogens um den Arm zugebunden wurde. Darüber wurde Hand und Unterarm noch mit einer wollenen Decke umwickelt. Nach einiger Zeit wurde dann die schweissbedeckte Hand mit der normalen in bekannter Weise galvanometrisch verglichen, wobei sich herausstellte, dass nicht, wie es nach Bequerel's Ansicht zu erwarten schien, die erstere negativ, sondern umgekehrt positiv gegen die letztere sich verhielt. Dass es sich dem ungeachtet bei dem Du Bois-Reymond'schen Willkürversuch um nichts weiter handelt, als um das Auftreten eines Secretionsstromes, hat erst viel später L. Hermann festgestellt, dem wir auch den ersten sicheren Nachweis wirklicher, durch den Actionsstrom bedingter, galvanischer Muskelwirkungen am lebenden menschlichen Körper verdanken. Im Anschluss an seine Untersuchungen (über die Actionsströme) an Froschmuskeln versuchte es Hermann zunächst an einer einzelnen passenden Muskelgruppe, den hier zu erwartenden tetanischen decrementiellen Actionsstrom nachzuweisen, und wählte hierzu den Vorderarm, indem er mittels geeigneter Elektroden vom dicken Fleische und von der Gegend dicht über dem Handgelenk ableitete. Die Elektroden bestanden aus dicken mit $ZnSO_4$ getränkten Seilen, welche um die erwähnten Stellen des Armes herumgeschlungen wurden. Es trat aber hier ebensowenig wie bei analogen Versuchen am Oberschenkel der erwartete absteigende Strom hervor, sondern nur geringe und unregelmässige Ablenkungen. Es schien daher durchaus fraglich, ob es an menschlichen Muskeln unter den bezeichneten Umständen bei willkürlicher Erregung überhaupt zur Entwickelung eines decrementiellen Actionsstromes kommt. Hermann wendete sich daher, und zwar mit um so grösserem Erfolge, der Aufgabe zu, die phasischen Actionsströme unter denselben Bedingungen, jedoch bei künstlicher Reizung vom Nerven aus zu untersuchen (27). Wie oben auseinandergesetzt wurde, lässt sich mittels des Rheotomverfahrens

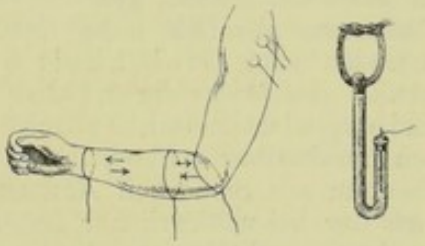


Fig. 125. Doppelsinnige phasische Actionsströme am menschlichen Vorderarm. Rechts eine unpolarisirbare Seilelektrode.

zwischen je zwei Punkten eines unversehrten, direct oder indirect gereizten Muskels ein doppelsinniger Strom nachweisen, dessen erste Phase abnerval, dessen zweite adnerval gerichtet ist. In Folge des Decrementes der Reizwelle im ausgeschnittenen Muskel erscheint die zweite Phase merklich schwächer als die erste. Die Anordnung des Versuches zeigt die beistehende Figur 125 nach Hermann. Die Reize müssen so stark sein, dass kräftige Zuckungen der Vorderarmmuskeln eintreten. Das Resultat, welches in dem Auftreten eines zweiphasischen, zuerst absteigenden (atterminalen), dann aufsteigenden (abterminalen) Actionsstromes besteht, war so regelmässig, dass Hermann diesen Versuch als einen der sichersten in der Elektrophysiologie bezeichnen durfte, „in welchem ausnahmsweise einmal der Mensch schönere und weitergehende Resultate giebt, als der Frosch". Auch bei Ableitung von dem oberen Theil der Vorderarmmuskeln in der durch die Fig. 125 angedeuteten Weise liefert der Versuch das zu erwartende Resultat, nämlich im Sinne der eingezeichneten Pfeile wieder zuerst eine atterminale (diesmal aufsteigende), dann eine abterminale (absteigende) Phase des Actionsstromes. Der „nervöse Aequator", d. h. derjenige Muskelquerschnitt, „in den der gemeinsame Schwerpunkt aller Nerveneintrittsstellen fallen würde, wenn letztere ein gewisses, überall gleiches Gewicht hätten", liegt am menschlichen Vorderarm ziemlich nahe dem Ellenbogen. Bemerkenswerth ist die annähernde Gleichheit beider Phasen, woraus zu schliessen, „dass ein Decrement der Erregungswelle am ganz normalen, blutdurchströmten Muskel nicht existirt", woraus sich unmittelbar erklärt, dass es nicht gelingt, beim Tetanisiren ohne Rheotom mit Sicherheit Actionsströme nachzuweisen. Es kann daher auch der bei willkürlicher Innervation von Du Bois-Reymond beobachtete aufsteigende Arm- und Beinstrom kein von den Muskeln herrührender Actionsstrom sein. Dass es sich dabei im Sinne der ursprünglichen Vermuthung Bequerel's um einen durch die Thätigkeit der Hautdrüsen bedingten „Secretionsstrom" handelt, haben Hermann und Luchsinger in der Folge direct durch Versuche erwiesen, auf welche noch näher einzugehen sein wird. Dass aber, wie Du Bois-Reymond fand, bei gleichzeitiger Ableitung von einer schwitzenden und einer trockenen Hand die erstere einen absteigenden Strom anzeigt, kann nicht als ein entscheidender Gegengrund angesehen werden, da es nicht sowohl auf das vorhandene Secret, als vielmehr auf den durch Nervenreizung vermittelten Secretionsvorgang selbst ankommt. Wie die Bernstein'schen Versuche über die negative Schwankung, beziehungsweise die Actionsströme an Froschmuskeln, so bieten auch die Untersuchungen Hermann's am Vorderarm des Menschen erwünschte Gelegenheit zur Bestimmung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im normalen menschlichen Muskel. Als wahrscheinlichster Werth derselben ergaben sich 10—13 m in der Sekunde.

Matthias (30) ist es neuerdings gelungen, mittels des Hermann'schen Verfahrens der „Rheotachygraphie", dessen bereits oben gedacht wurde, auch die Actionsströme des menschlichen Vorderarmes graphisch darzustellen.

Es ist leicht ersichtlich, dass sich glattmuskelige Theile in Folge des viel langsameren Ablaufs aller Erregungserscheinungen in vieler Hinsicht besser zur Untersuchung der Actionsströme eignen würden,

als quergestreifte, an denen derartige Untersuchungen bisher fast ausschliesslich angestellt wurden. So ist ohne Weiteres klar, dass bei einer so langsamen Fortpflanzung der Contractionswelle wie etwa im Ureter des Kaninchens die phasischen Actionsströme selbst ohne Zuhülfenahme der Repetitionsmethode unmittelbar an einer empfindlichen Bussole nachweisbar sein würden. Leider ist aber die Zahl der eventuell brauchbaren Objecte eine äusserst beschränkte, insbesondere desshalb, weil eine örtlich ausgelöste Erregung bei den meisten glattmuskeligen Organen local beschränkt bleibt und sich nicht fortpflanzt. Dagegen bildet der Herzmuskel, dessen physiologische Eigenschaften ihm gewissermaassen eine Mittelstellung zwischen quergestreiften Skeletmuskeln und glatten Muskelzellen verschaffen ein ausserordentlich geeignetes Object zur Untersuchung der galvanischen Erscheinungen. Schon im Jahre 1855 beobachteten Kölliker und H. Müller (31) die negative Schwankung bei der spontanen Contraction eines mit künstlichem Querschnitt versehenen Froschherzens mittels des Multiplicators und entdeckten bald darauf, dass auch secundäre Zuckung vom gleichen Präparat aus zu erhalten ist, wenn der Nerv eines stromprüfenden Froschschenkels in geeigneter Weise über Längsschnitt und Querschnitt gebrückt wird. Bei jeder Systole erfolgte eine Zuckung des Schenkels, und zwar derart, dass sie sich immer nach der Systole der Vorkammern und um ein kaum merkliches Zeitmoment vor der Systole der Kammern einstellte. „Die Zuckung am stromprüfenden Schenkel trat bald am Unterschenkel, bald am Tarsus und den Zehen ein und war immer sehr deutlich als einmalige vorübergehende Contraction.“ (l. c. p. 99.)

Später stellte sich dann heraus, dass derselbe Versuch auch am gänzlich unversehrten Herzen von Erfolg begleitet ist und selbst bei querer Lagerung des secundären Nerven über der Mitte der vorderen Fläche der Kammer gelingt. Da, wie früher mitgetheilt wurde, die Oberfläche des unversehrten Herzens isoelektrisch ist, so beweist auch wieder die zuletzt erwähnte Beobachtung am stromlosen Herzmuskel, dass die von Du Bois-Reymond seiner Zeit vertretene Deutung der secundären Zuckung als einer Folgeerscheinung negativer Schwankung nicht richtig sein kann, sondern dass die mit der Thätigkeit des Muskels verknüpften elektromotorischen Wirkungen (Actionsströme) als auslösender Reiz auf den anliegenden Nerven gewirkt haben müssen. Die von Kölliker und Müller entdeckten Thatsachen wurden später von Meissner und Cohn bestätigt und erweitert (32). Donders (33) wiederholte dann die Versuche über secundäre Erregung vom Herzen aus unter Anwendung der graphischen Methode. Er verzeichnete bei Kaninchen und Hunden gleichzeitig die Herzschläge und die Contractionen eines stromprüfenden Froschschenkels, dessen Nerv auf dem Herzen ruhte. Es zeigte sich, dass in der Regel jede Systole eine einfache Zuckung des Schenkels auslöste. Ausnahmsweise sah Donders, wie vordem schon Kölliker und Müller, die einfache Systole von einer secundären Doppelzuckung gefolgt. Stets liess sich auch hier nachweisen, dass die secundäre Zuckung merklich früher eintrat, als die primäre Contraction des Herzens (beim Kaninchen um etwa $^1/_{70}$ Sekunde). Bei einem eben getödteten Hunde, dessen rechter Vorhof noch schwach schlug, betrug die Zeitdifferenz sogar $^1/_{17}$ Sekunde. Dieselbe Thatsache constatirte auch wieder Nuël am Froschherzen. Beim Hunde konnte

er mit Hülfe des physiologischen Rheoskops nachweisen, dass die Zusammenziehung des Vorhofes ganz ebenso von einer elektromotorischen Schwankung begleitet ist, wie die des Ventrikels, und dass der Zeitunterschied zwischen den beiden elektromotorischen Vorgängen dem der Contraction beider Herzabschnitte ganz entspricht.

Um den zeitlichen Verlauf und die Form der die Thätigkeit des Herzmuskels begleitenden, elektromotorischen Schwankung (der „Reizwelle") genauer festzustellen, unternahmen fast gleichzeitig Engelmann (34) und Marchand (35) Versuche am Froschherzen mittels des Bernsteinschen Rheotoms. Der durch Abtrennung vom Vorhof ruhig gestellte Ventrikel wurde entweder an der Basis oder an der Spitze mit je einem einzelnen Inductionsschlag gereizt; wie nun auch die Lage der abgeleiteten Strecke auf der Kammeroberfläche gelegen sein mochte, wie immer ihre Länge und ihr Abstand vom Reizorte verändert wurde, stets trat als erster Erfolg ein im Herzen vom Orte des Reizes weg gerichteter Strom auf. Zum Nachweis dieser Thatsache ist übrigens das Rheotom gar nicht nöthig. Der Galvanometerkreis kann dauernd geschlossen bleiben; bei genügender Länge der abgeleiteten Strecke sieht man dann schon bei mässiger Empfindlichkeit der Bussole jedes Mal als erste Wirkung des Reizes eine Ablenkung des Scalenbildes in dem angegebenen Sinne. Es folgt hieraus zunächst, dass jeder Theil des Kammermuskels während der Erregung vorübergehend negativ-elektromotorisch wirksam wird und dass diese Negativität sich (wie auch die Contraction nach Engelmann's Untersuchung) vom Orte der Reizung, gleichviel, wo dieser gelegen ist, nach allen Richtungen durch die Kammer fortpflanzt. Mittels des Rheotoms liess sich nun weiter feststellen, dass bei Ableitung der äusseren Kammeroberfläche von zwei in der Ruhe unwirksamen, ungleich weit vom Orte der Reizung entfernten Stellen das elektromotorische Verhalten des Herzens in der Regel vollständig dem eines parallelfaserigen, gewöhnlichen, quergestreiften, von zwei Längsschnittpunkten abgeleiteten Muskels entspricht, indem in der Mehrzahl der Fälle eine doppelsinnige Schwankung auftritt, und zwar derart, dass die dem Reizorte näher gelegene Stelle zunächst negativ und dann positiv gegen die entferntere wird (Fig. 126). In einer nicht geringen Zahl von Fällen fehlte jedoch die zweite (positive) Phase, und stellte sich entweder der anfängliche indifferente Zustand wieder her, oder es hinterblieb eine schwache Nachwirkung im Sinne einer Negativität der dem Reizorte näheren Stelle, die unter allen Umständen zuerst negativ-wirksam wird. Das Fehlen der zweiten Phase in den zuletzt erwähnten Fällen würde sich unter der Voraussetzung erklären lassen, dass die beiden Schwankungen zeitlich zu nahe beisammenlagen, um sich deutlich sondern zu können. Denn bei kurzer ab-

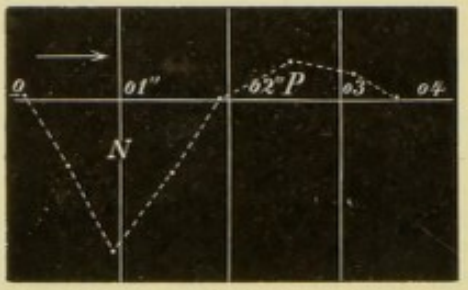


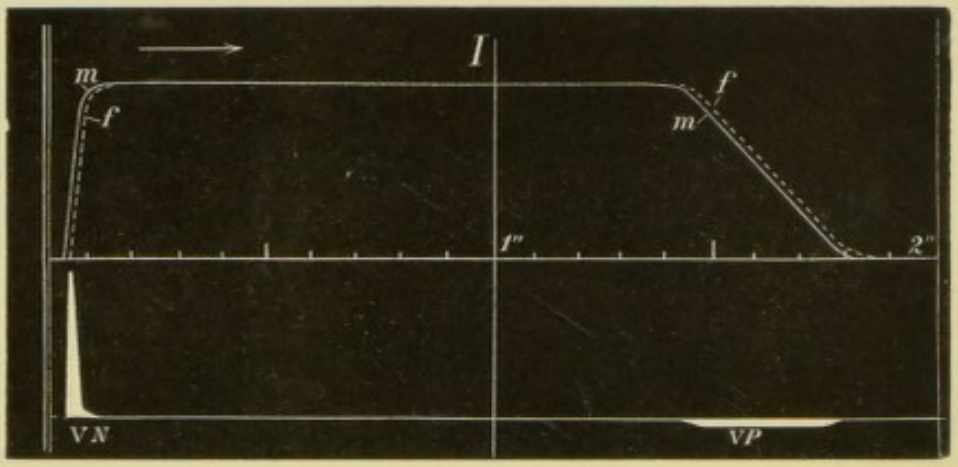

Fig. 126. Doppelsinnige Schwankung am Ventrikel des Froschherzens (Rheotomversuch). *N* negative, *P* positive Phase. Die Zeit (in 1/10 Sek.) ist vom Momente der Reizung gerechnet. (Nach Engelmann.)

geleiteter Strecke und normaler Fortpflanzungsgeschwindigkeit kann die Negativitätswelle, wie leicht ersichtlich, an der zweiten Elektrode schon anlangen, bevor an der ersten der Gipfel der Negativität noch erreicht ist. Im Einzelnen ergiebt sich aus Engelmann's Versuchen bezüglich des zeitlichen Verlaufs der Schwankung, dass dieselbe am Orte der Reizung anscheinend sofort nach Eintreffen des Reizes, also ohne merkliche Latenz beginnt. Das Stadium der steigenden Negativität hat durchschnittlich eine Dauer von etwa 0,09 Sekunde, so dass, da der Beginn der Contraction nach Engelmann's Messungen beim Froschherzen sicher nicht früher als nach 0,1 Sekunde anhebt, das Maximum der Negativität, wie auch schon aus früher erwähnten Thatsachen hervorgeht, sicher vor Anfang der Zuckung fällt.

Bemerkenswerth ist das continuirliche und ziemlich geradlinige Ansteigen der Negativität, da es neuerdings beweist, dass die Systole eine einfache Zuckung und nicht ein Tetanus ist. Gegentheilige Beobachtungen hat Fredericq am Hundeherzen gemacht. Das Stadium sinkender Negativität zeigt im Allgemeinen eine erheblich längere Dauer und einen verwickelteren Verlauf der Schwankungscurve. Kommt es wie in der Mehrzahl der Fälle zur Stromumkehr, so eilt die Kraft durchschnittlich in ziemlich geradem Laufe vom Maximum der Negativität aus dem Maximum der Positivität zu, um von diesem allmählich auf Null zu sinken. Die Gesammtdauer der Schwankung hängt von vielen Umständen ab. Bei doppelsinniger Schwankung fand sie Engelmann im Mittel zu 0,436, bei einfacher zu 0,211 Sekunde. Die örtliche Dauer der negativ elektromotorischen Wirksamkeit wird hiernach durchschnittlich auf wenigstens 0,2 Sekunde veranschlagt werden dürfen. In Bezug auf die absolute Grösse der elektromotorischen Kraft der Erregungsschwankung kann zunächst soviel mit Sicherheit gesagt werden, dass sie von einer Ordnung mit der künstlicher Querschnitte ist. Bei Ableitung von natürlichem Längsschnitt und ganz frisch hergestelltem, nicht zu kleinem künstlichen Querschnitt beobachtet man niemals eine Stromumkehr in Folge der Reizung, sondern nur Schwächung und höchstens gänzliches Verschwinden; dagegen tritt Umkehr bei gesunkener manifester Kraft sehr gewöhnlich ein, und zwar um so auffälliger, je tiefer die Kraft gesunken ist. Die Geschwindigkeit, mit welcher die Negativitätswelle durch das Herz läuft, beträgt nach Engelmann etwa 20 bis 40 mm; doch dürfte dieselbe vor dem Herausschneiden des Herzens wesentlich grösser sein und hängt ausserdem in hohem Grade von der Temperatur ab. Bei Reizung des Ventrikels von den Vorkammern aus und in der Ruhe unwirksamer Ableitung der Kammer von Basis und Spitze wird zunächst die Basis negativ, darauf — wenigstens häufig — positiv wirksam gegen die Spitze. Dies zeigt sich sowohl bei spontan klopfendem Herzen als bei künstlicher Erregung des Vorhofes. Da die Negativität der Basis erst nach Ablauf der Vorhofcontraction anhebt, kann sie nicht auf Erregung des Vorhofes bezogen werden, wogegen auch die erhebliche Grösse der Wirkung, im Gegensatz zu der höchst geringen bei directer Ableitung von den Atrien, spricht. Man muss demnach annehmen, dass die Erregung des Ventrikels unter normalen Verhältnissen an der Basis beginnt.

Von den Resultaten Engelmann's und Marchand's weichen jene nicht unerheblich ab, welche mittels der gleichen Methode (Rheotom) B.-Sanderson und Page am Froschherzen erhielten (36), indem sie die Actionsströme des vom Vorhof durch eine Ligatur getrennten und mit einzelnen Inductionsschlägen gereizten Ventrikels mittels eines (besonders hierzu construirten) Rheotoms untersuchten. Auch bei diesen Versuchen zeigte sich, dass jede erregte Stelle des Herzmuskels sich negativ verhält zu jeder nicht erregten und dass sich der Vorgang der Erregung (bezw. die Negativität) vom Reizorte aus nach allen Seiten hin gleichmässig verbreitet, und zwar mit einer erheblich grösseren Geschwindigkeit, als Engelmann angenommen hatte. Nach den Messungen von B.-San-

Fig. 127. *b* Schematische Darstellung der elektrischen Schwankung bei einer künstlich hervorgerufenen Herzcontraction. (Nach B.-Sanderson und Page.) Die ausgezogene Linie entspricht dem Verlauf der Negativität an der dem Reizorte näher gelegenen Elektrode. Die punktirte Curve dagegen der Negativität an der davon entfernten Ableitungsstelle. Die mittlere Linie markirt die Zeit in 1/10 Sek. *VN* entspricht der negativen, *VP* der positiven Schwankung am Rheotom von Bernstein.




derson und Page beträgt nämlich die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Negativitätswelle im Froschherzen bei etwa 12° C. 125 mm in der Sekunde, während Engelmann nur 20—40 mm fand. An jedem Punkte des Ventrikels erreicht die Negativität rasch eine gewisse Höhe, auf der sie sich dann verhältnissmässig lange (mehr als 1 Sekunde) gleichmässig erhält, um hierauf langsamer wieder abzusinken. Die Gesammtdauer der örtlichen Negativität beträgt bei + 18° C. 1,6″ bei + 12° C. 2,1″ (nach Engelmann im Mittel 0,2″). Es sind dies Zeitwerthe, welche ziemlich genau der Contractionsdauer des Herzmuskels entsprechen. Wie man leicht sieht, steht diese Thatsache in vollkommener Uebereinstimmung mit der (Hermann'schen) Theorie, der zu Folge ein Muskelpunkt so lange negativ bleiben muss, als der Erregungs- (bezw. Contractions-) Vorgang dauert. Man darf demnach erwarten, dass die Oberfläche des Ventrikels während der Dauer der systolischen Contraction isoelektrisch sein wird,

wie es thatsächlich nach den Versuchen von B.-Sanderson und Page der Fall ist. Nehmen wir an, es sei in beistehender Fig. 127 *a* *x* die gereizte Stelle, *f* und *m* die beiden abgeleiteten Ventrikelpunkte, so erfolgt nach jeder Reizung eine sehr rasch verlaufende (nur wenige Hundertel einer Sekunde betragende) elektrische Schwankung im Sinne eines vom Reizorte weggerichteten Stromes, die von einer längeren (1—2″) Periode gefolgt ist, während deren die Bussole keinen Strom anzeigt; darauf folgt eine entgegengesetzte Phase der Ablenkung (positive Schwankung), welche viel schwächer ist und länger dauert, als die anfängliche „negative" Schwankung. Das Intervall, welches beide Phasen trennt, entspricht genau der Dauer der Ventrikelcontraction, so dass der eine (negative) phasische Actionsstrom den Beginn, der andere (positive) das Ende der Erregung (Contraction) des Muskels markirt. Offenbar entspricht die erste Phase des Actionsstromes der (sehr kurzen) Zeit, während welcher die Negativitätswelle sich bereits an der dem Reizorte zunächst-

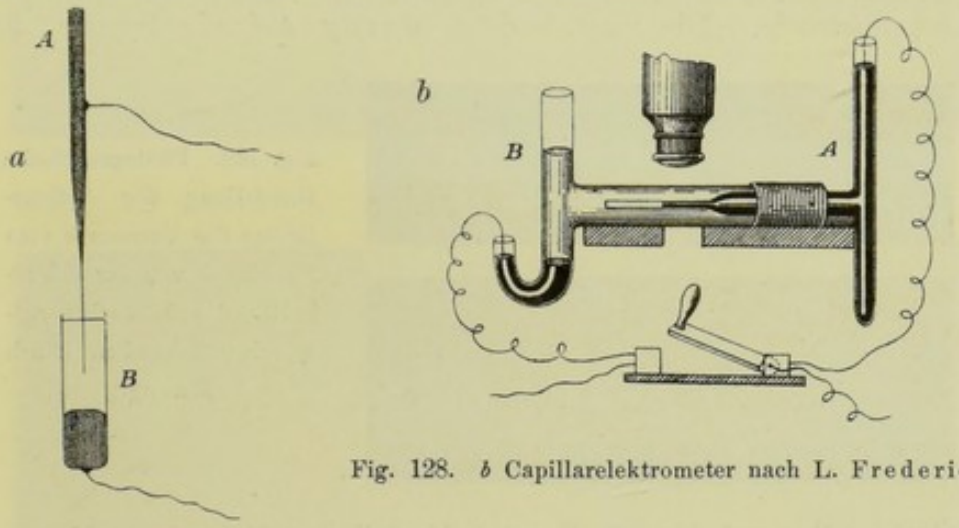



Fig. 128. *b* Capillarelektrometer nach L. Fredericq.

gelegenen Ableitungsstelle befindet, aber die davon entferntere noch nicht erreicht hat. Das darauffolgende Stadium der Stromlosigkeit (und scheinbarer Ruhe) entspricht der Periode, während welcher beide abgeleiteten Stellen sich im Maximum der Negativität (Erregung) befinden. Die positive Phase am Ende entspricht dem Zeitmomente, wo die Negativität an der dem Reizorte zunächstgelegenen Ableitungsstelle bereits abnimmt, an der davon entfernteren aber noch ungeschwächt fortdauert.

Figur 127 *b* giebt eine graphische Darstellung des zeitlichen Verlaufs der Reizwelle im Ventrikel des Froschherzens. So leicht es ist, mit Hülfe der modernen, empfindlichen Galvanometer, die von der durch die spontane oder durch künstliche Reizung bewirkten rhythmischen Thätigkeit des Herzens erzeugten Spannungsdifferenzen nachzuweisen, so bietet doch eine andere, in neuester Zeit vielbenützte Methode der Untersuchung noch wesentliche Vorzüge. Es ist dies die Untersuchung mit dem Capillarelektrometer. Dieses bereits vor längerer Zeit von Lippmann angegebene, aber erst viel später von Physiologen benützte Instrument besteht im Wesentlichen aus einem in eine feine Capillare ausgezogenen Glasrohr (Fig. 128 *a* und

*b*, *A*), dessen offene Spitze in ein mit verdünnter Schwefelsäure gefülltes Gefäss (*B*) taucht; auf dem Boden dieses letzteren wie in dem Capillarrohr selbst befindet sich Quecksilber. Der Stand des Meniscus im Capillarrohr wird mit dem Mikroskop beobachtet. Tritt ein Strom in der einen oder andern Richtung in die Capillare ein, so erfolgt durch Oberflächenpolarisation eine Veränderung der Capillaritätsconstante und dementsprechend eine Verschiebung des Quecksilbermeniscus. Selbst ausserordentlich schnellen Schwankungen des Stromes vermag die Quecksilberkuppe in der Capillare noch zu folgen; ganz besonders aber erscheint das Instrument geeignet, die Actionsströme des Herzens zu untersuchen.

Marey (37) benützte dieses Instrument zuerst zu dem Zwecke, die elektrische Phänomene, welche die Systole des Herzens begleiten, festzustellen. Er fand, dass bei Ableitung vom Ventrikel des Frosches oder irgend eines anderen Thieres das Elektrometer bei jeder Systole eine einfache Oscillation zeigt. Wenn man das ganze Herz mit demselben in Verbindung bringt, so sieht man zwei Oscillationen der Quecksilbersäule. Die eine bezieht Marey auf die Systole der

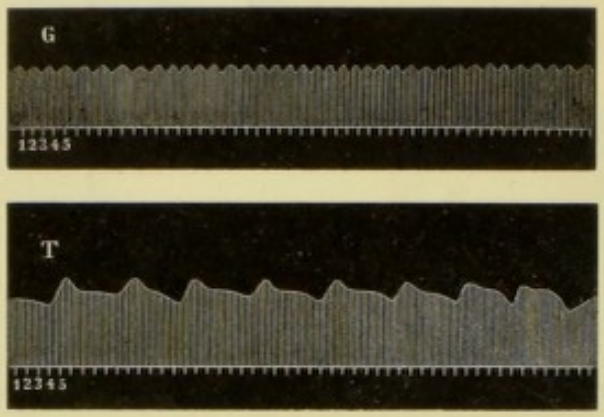
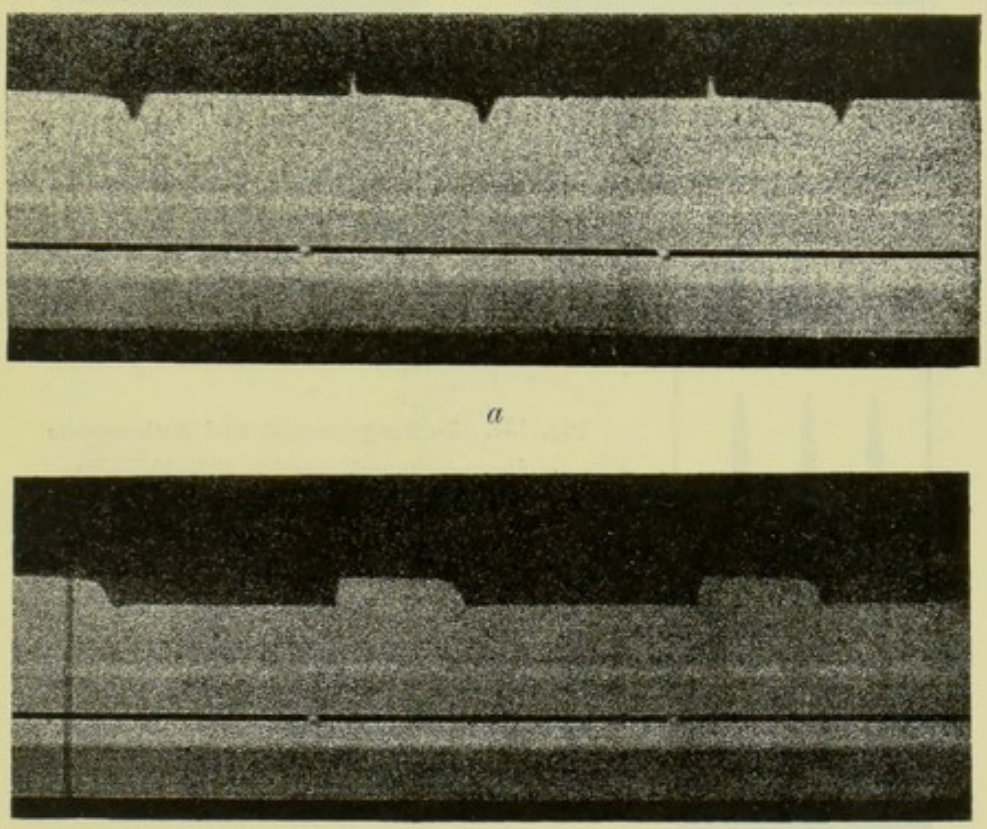



Fig. 129. Photographische Darstellung der Actionsströme des Herzens *a* vom Frosch, *b* von der Schildkröte. Die Zeitmarken entsprechen Sekunden. (Nach Marey.)

Vorhöfe, die andere auf die des Ventrikels. Es gelang Marey auch, diese Bewegungen zu fixiren, indem er das Bild der Quecksilberkuppe auf einer sehr lichtempfindlichen und mit gleichmässiger Geschwindigkeit bewegten Platte photographirte. Marey schliesst aus diesen Versuchen, dass mit jeder Systole nur eine einfache Stromesschwankung ablaufe (Fig. 129 *a* und *b*). B. Sanderson und Page haben sich dieses Hülfsmittels bedient, um ihre Rheotomversuche zu controlliren und zu ergänzen. In der That stellte sich nun eine weitgehende Uebereinstimmung der auf Grund der Rheotomversuche „theoretisch construirten" Schwankungscurve des an einer Stelle gereizten Ventrikels des Froschherzens mit jener heraus, welche die Quecksilbersäule des Capillarelektrometers auf das lichtempfindliche Papier zeichnete. Dies ergiebt sich unmittelbar aus der Vergleichung der beiden Figg. 127 *b* und 130 *a*. Man erkennt an dem Photogramm, dass der erste „phasische Actionsstrom" der Erregung nach einem sehr kurzen Intervall folgt, indem die Herzspitze sehr rasch und für äusserst kurze Zeit sich positiv zur Basis des Ventrikels verhält, worauf ein längeres Intervall folgt, während dessen das Elektrometer keine Ablenkung zeigt; daran

schliesst sich unmittelbar die etwas längere zweite (positive) Phase des Actionsstromes, wobei die Spitze negativ zur Basis sich verhält. Bei Verletzung des Ventrikels an einer der beiden Ableitungsstellen fällt natürlich die eine Phase weg, die Schwankung wird monophasisch (Fig. 130 *b*) und rein negativ. Aehnliche Photographien vom spontan schlagenden Herzen sind auch noch von andern Forschern veröffentlicht worden, und es möge hier noch eine solche Figur von Waller mitgetheilt sein, die auf den ersten Blick sehr verschieden, doch im Wesentlichen mit den Ergebnissen von Sanderson und



*a*

*b*

Fig. 130. *a* Photographische Darstellung der Actionsströme des Froschherzens bei künstlicher Reizung (wie in Fig. 127 *a*). Die Unterbrechungen der dunklen Linie markiren die Reizmomente. *b* Photographische Darstellung des Actionsstromes nach Verletzung der Spitze des Ventrikels. Die Schwankung wird dadurch monophasisch. (Nach Burdon-Sanderson und Page.)

Page übereinstimmt (Fig. 131). Es handelt sich dabei um eine gleichzeitige Verzeichnung der Contractionscurve *h h* und der durch den Actionsstrom des spontan schlagenden Froschventrikels bedingten Ausschläge des Capillarelektrometers *e e*. Man sieht, dass die erste Phase des Actionsstromes merklich früher beginnt, als die Contraction, dass das Maximum der Spannungsdifferenz zwischen Basis und Spitze entsprechend Negativität der ersteren (Herabgehen der Hg-Kuppe) lange vor dem Maximum der Contraction erreicht wird, worauf dann als zweite Phase ein umgekehrter Strom entsteht, indem die Spitze negativ gegen die Basis wird. In Fig. 131 bezeichnet *t* die Zeit in

1/20 Sekunden. Das Capillarelektrometer war mit der Basis und Spitze der Herzkammer so verbunden, dass sein Ausschlag nach unten gerichtet war, wenn die Basis negativ elektrisch gegen die Spitze ist.

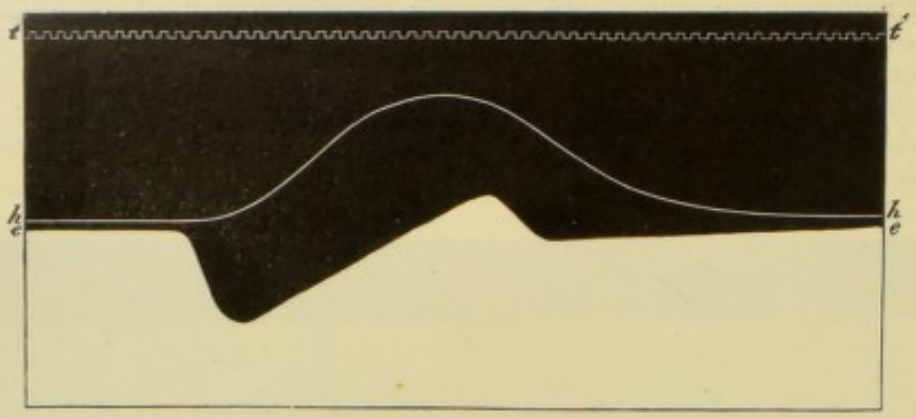



Fig. 131.

Fig. 131. Zuckungscurve (*h*) und Actionsstrom (*e*) des spontan schlagenden Froschherzens. (Nach Waller.)

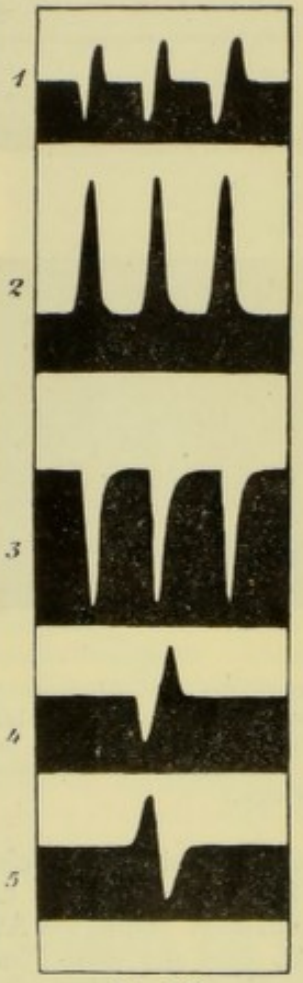



Fig. 132.

Fig. 132. Photographische Darstellung der Actionsströme des Säugethierherzens mit dem Capillarelektrometer untersucht. *1* Spontaner Herzschlag; die erste Phase entspricht Negativität der Spitze gegen die Basis, die zweite dem umgekehrten Verhalten. *2* Nach Verletzung der Spitze des Ventrikels. *3* Nach Verletzung der Basis des Ventrikels. *4* Reizerfolg bei künstlicher Erregung der Spitze. *5* Reizerfolg bei künstlicher Erregung der Basis. (Nach A. D. Waller.)

Ganz analog wie das Froschherz verhält sich auch das Schildkrötenherz und nach den Untersuchungen von August Waller und Reid (39) das Herz der Warmblüter (Säugethiere). Bei künstlicher Reizung des ausgeschnittenen, bereits zur

Ruhe gelangten Ventrikels verhält sich dann wieder von den zwei Ableitungsstellen die dem Reizorte näher gelegene zunächst negativ und unmittelbar darauf positiv zu der entfernteren, und es entsteht daher gerade wie beim Froschherzen unter gleichen Verhältnissen eine doppelsinnige Schwankung in Folge der beiden phasischen Actionsströme. In Folge der wesentlich grösseren Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Herzen der Warmblüter und der Kürze der Contractionsdauer gehen jedoch die beiden Phasen ähnlich wie beim quergestreiften Skeletmuskel unmittelbar in einander über.

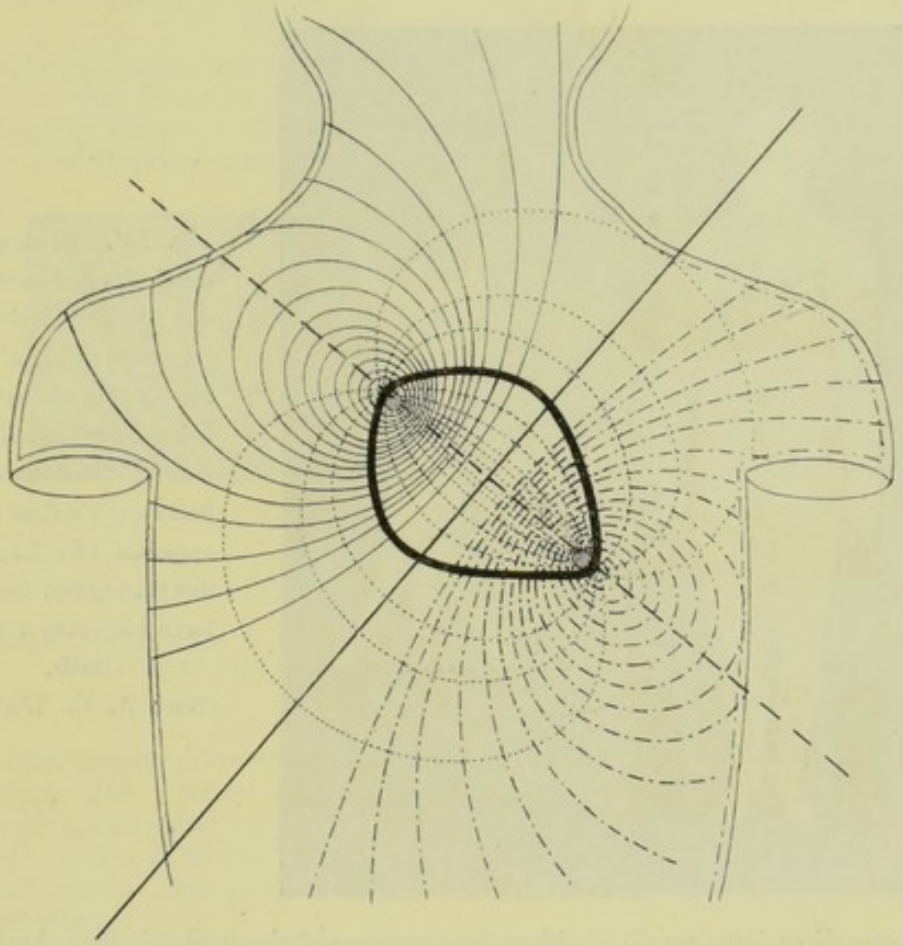


Fig. 133. Schematische Darstellung der durch die Actionsströme des menschlichen Herzens bedingten Spannungsvertheilung (Stromcurven). (Nach A. D. Waller.)

Fig. 132, welche Photogramme der Ausschläge des Capillarelektrometers von einem normal schlagenden und einem künstlich gereizten Säugethierherzen darstellt, lässt deutlich erkennen, dass jeder Phase eine einfache Schwankung im Sinne einer einzelnen Erregungswelle entspricht. Auch bei der spontanen Thätigkeit des Säugethierherzens lässt das Capillarelektrometer bei Ableitung von zwei Punkten des Ventrikels (Basis und Spitze) normaler Weise eine doppelsinnige Schwankung erkennen. Während aber in diesem Falle beim Froschherzen stets zuerst die Basis negativ wird, entsprechend der unveränderlich von der Basis zur Spitze fortschreitenden Reiz- bezw.

Contractionswelle, scheint dieses zwar auch beim Warmblüterherzen die Regel zu sein, wie besonders neuere Versuche von Bayliss und Starling (40) zeigen, doch kommen angeblich Ausnahmen vor, indem entweder umgekehrt die Spitze früher negativ wird als die Basis, ein Verhalten, das Waller (l. c.) für das normale hielt, oder überhaupt nur eine einsinnige Schwankung auftritt. In diesem letztereu Falle dürfte es sich wohl meist um eine Schädigung der einen Ableitungsstelle durch Verletzung etc. handeln. Bayliss und Starling (l. c.) geben an, dass es gelingt, willkürlich durch ungleichmässige Erwärmung bezw. Abkühlung des Ventrikels am spontan schlagenden Hunde-

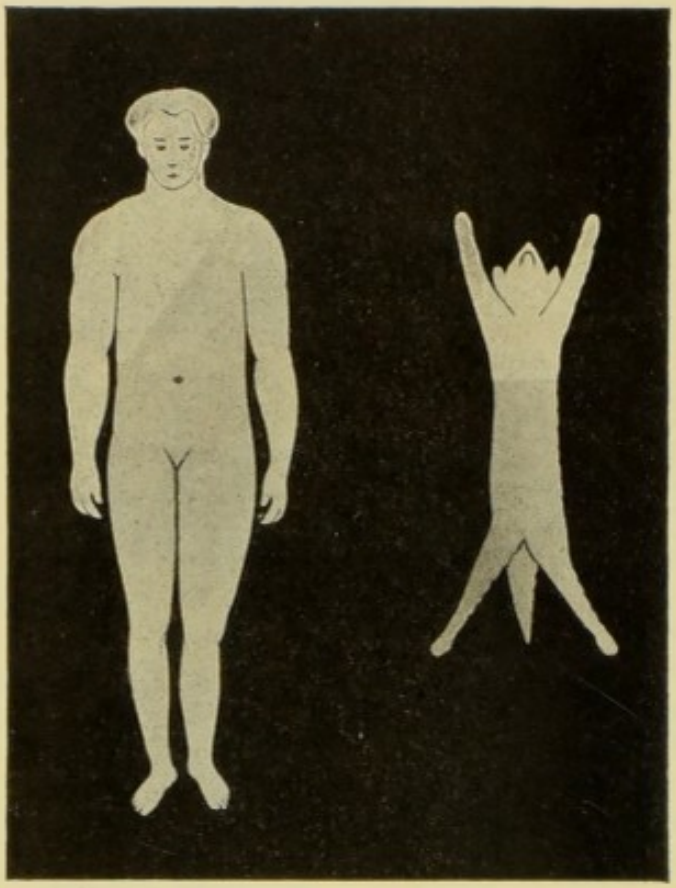


Fig. 134. Schema der durch die Actionsströme des Herzens bedingten Spannungsvertheilung an der Körperoberfläche beim Menschen und beim Hunde. Die dunkler gehaltenen Partieen entsprechen Ableitung von der Herzspitze, die helleren Ableitung von der Basis.
(Nach A. D. Waller.)

herzen die Richtung der beiden zusammengehörigen phasischen Actionsströme umzukehren. Es genügte hierzu schon Erwärmung bezw. Abkühlung der Inspirationsluft.

Mittels des Capillarelektrometers gelingt es, die phasischen Actionsströme des Herzens auch am unversehrten Körper eines Thieres oder des Menschen nachzuweisen, indem man entweder bei Thieren zwei dünne Nadelelektroden durch die Brustwandung in den Ventrikel stösst und diese mit dem Capillarelektrometer verbindet oder von verschiedenen Punkten der Körperoberfläche ableitet (41). Ableitung vom Munde entspricht in diesem Falle der Ableitung von der Basis, Ableitung vom Rectum oder einer Hinter-(Unter-)Extremität der Ableitung von der Spitze des Herzens. Ausserdem erwiesen sich noch folgende Combinationen von Ableitungsstellen als günstig (beim Menschen) (vergl. Figg. 133 und 134):

linke Hand und rechte Hand
rechte Hand und linker Fuss
Mund und linke Hand
„ und rechter Fuss
„ und linker Fuss
} Fig. 134.

Ungünstig verhielten sich:

linke Hand und linker Fuss
„ „ und rechter „
rechter Fuss und linker „
Mund und rechte Hand.

Diese Thatsachen erklären sich aus dem Verlauf der (den Actionsströmen des Herzens entsprechenden) Strömungs- bezw. Spannungscurven im Körper. Bei Säugethieren bedingt die annähernd mediane Lage des Herzens keine so auffallende Assymetrie in der Vertheilung

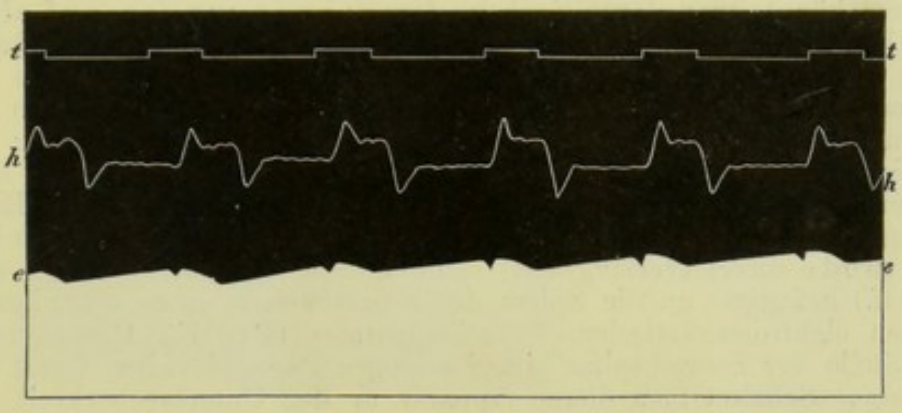



Fig. 135. Gleichzeitige Darstellung des Cardiogramms (*h h*) und der Actionsströme des Herzens vom Menschen (*e e*) mittels des Capillarelektrometers. (Nach A. D. Waller.)

der Spannungsdifferenzen, welche durch die Thätigkeit des Herzmuskels bedingt sind. Stets handelt es sich auch bei diesen Versuchen um doppelsinnige oder gar dreiphasische Ausschläge (Fig. 135), und zwar würde nach Waller's ersten Beobachtungen stets die Herzspitze zuerst negativ, entsprechend einem basalwärts gerichteten Verlauf der Reizwelle.

Die ausserordentliche Empfindlichkeit des Capillarelektrometers und besonders die Schnelligkeit seiner Reaction ermöglichen es nun auch, mit Hülfe desselben die Actionsströme des quergestreiften Skeletmuskels bei tetanisirender Reizung direct sichtbar zu machen. Verbindet man das Capillarelektrometer mit der secundären Spirale eines Inductionsapparates, so erzeugt natürlich jede Unterbrechung oder Schliessung des primären Kreises eine deutlich sichtbare Verschiebung des Meniscus in der Capillare (bei entsprechendem Rollenabstand). Bei schwingendem Neff'schen Hammer verschmelzen die einzelnen Oscillationen für das Auge zu einem grauen Saume, der bei geringer Stromstärke das vorher scharfe Bild der Hg-Kuppe wie verwaschen erscheinen lässt und bei grösserer Stromstärke in messbarer Höhe auf dasselbe sich aufsetzt. Bei Anwendung eines entsprechend rasch unterbrochenen Kettenstromes von gleichbleibender

Richtung erleidet der Meniscus ausserdem eine Gesammtverschiebung in der Richtung des Stromes. Diese sowohl wie die Oscillationen werden um so kleiner, je grösser die Zahl der Unterbrechungen ist — und umgekehrt. Um bei hohen Frequenzen neben der Gesammtverschiebung den grauen Saum erscheinen zu sehen, bedarf es einer viel grösseren Stromstärke, als bei geringer Zahl der Unterbrechungen (Martius, 42). Dies ist für die Beurtheilung der mit dem Instrument gemachten Beobachtungen wesentlich, denn es kann ein von elektromotorischen Wirkungen begleiteter physiologischer Vorgang im Capillarelektrometer sich nur durch eine Gesammtverschiebung ohne Oscillationen anzeigen, obschon es sich um unstetige Stromesschwankungen handelt, die nur deswegen am Meniscus nicht sichtbar werden, weil entweder für die vorhandene elektromotorische Kraft die Frequenz der Oscillationen zu gross oder in Anbetracht der Frequenz die elektromotorische Kraft zu gering ist. Um nun die raschen Oscillationen des Meniscus sichtbar zu machen, giebt es zwei Wege; einmal könnte man daran denken, die Schwingungen auf einer entsprechend rasch bewegten lichtempfindlichen Platte zu photographiren, was bei dem gegenwärtigen Stande der Momentphotographie keinen unüberwindlichen Schwierigkeiten begegnen dürfte. Leider wurde eine planmässige Untersuchung der Actionsströme der Skeletmuskeln nach dieser Methode bisher nicht unternommen. Andererseits kann man Form und Verlauf der Bewegung des Meniscus durch Anwendung der stroboskopischen Methode direct (verlangsamt) sichtbar machen. Martius (l. c. p. 590 ff.) befestigte an die Spitze des Schreibhebels eines sehr beweglichen elektromagnetischen Schreibapparates (Pfeil's Chronograph) an Stelle der Schreibspitze ein viereckiges Papierblättchen von 1 qcm Grösse. Schaltet man diesen Apparat in den Unterbrecherkreis ein, so schwingt der Schreibhebel in der Periode der unterbrechenden Feder mit. Das Papierblättchen zeigt dann bei genügender Frequenz an seinem oberen und unteren Rande einen breiten, grauen Saum, während das Blättchen selbst in Ruhe zu verharren scheint. Betrachtet man nun den oscillirenden Meniscus des Capillarelektrometers durch den unteren oder oberen grauen Saum, so verschwinden die Oscillationen des Meniscus und derselbe erscheint ganz scharf und unbeweglich, wenn er und das Blättchen in derselben Periode schwingen. Da nun die Oscillationen beider durch denselben Unterbrecher hervorgerufen werden, so ist bewiesen, dass das Quecksilber keine eigene Schwingungsperiode hat, sondern genau den Oscillationen des Unterbrechers folgt, wenn (bis zu 100 pro Sekunde) bei jeder Frequenz der letzteren die vorher sichtbaren Schwingungen, resp. der graue Saum des Meniscus durch das Stroboskop für das Auge ausgelöscht werden können. Es ist klar, dass man mit Hülfe dieser Methode leicht die unbekannte Frequenz periodischer Stromesschwankungen, die durch die Oscillationen des Meniscus sich anzeigen, objectiv genau bestimmen kann, wenn man zwei Unterbrecher anwendet, deren einer mit dem Capillarelektrometer, der andere mit dem Stroboskop zu je einem gesonderten Kreise geschlossen ist. Stimmen die Schwingungsperioden der beiden Unterbrecherfedern genau überein, so werden die Oscillationen des Meniscus ausgelöscht. Differiren sie, so treten Interferenzen ein, aus denen die Grösse der Schwingungsdifferenz beider Federn sich leicht berechnen lässt

(Martius l. c. p. 591). Sei beispielsweise die Schwingungszahl der Stroboskopfeder bekannt und betrage sie 18 in der Sekunde. Beobachtet man nun anstatt der frequenten, ohne Hülfsmittel unzählbaren Oscillationen des Meniscus durch den Saum des Stroboskops nur zwei regelmässige Schwankungen des Meniscus in der Sekunde, so folgt daraus, dass die beiden Unterbrecherfedern um zwei Schwingungen differiren. Zur Prüfung der physiologischen Anwendbarkeit der Methode leitete Martius (l. c. p. 592) vom Querschnitt und Längsschnitt des Gastrocnemius vom Frosche mittels unpolarisirbarer Elektroden zum Capillarelektrometer ab und compensirte den Ruhestrom. Bei Reizung des Ischiadicus mit 18 Oeffnungsinductschlägen in der Sekunde gerieth der Meniscus in sehr regelmässige, deutliche Oscillationen; wurde dann das Stroboskop in den primären Kreis des Inductionsapparates eingeschaltet, so dass das Blättchen synchron mit der Anzahl der Reize vibrirte, so wurden die Oscillationen des Meniscus

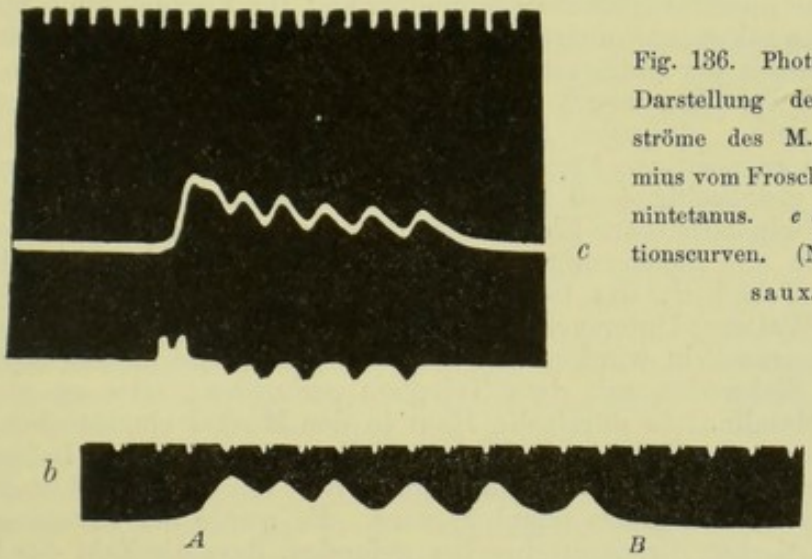



Fig. 136. Photographische Darstellung der Actionsströme des M. gastrocnemius vom Frosch im Strychnintetanus. *c c* Contractionscurven. (Nach Delsaux.)

ausgelöscht: ein Beweis, dass jedem Reizstoss eine negative Stromesschwankung im Muskel, jeder negativen Schwankung aber eine Oscillation des capillaren Meniscus entsprach. Ebenso verhielt es sich bei einer Reizfrequenz von 30 pro Sekunde. Versuche, auf dieselbe Weise den Strychnintetanus, den Krampf bei elektrischer Rückenmarkreizung, sowie die willkürlichen und Reflexbewegungen des Frosches zu analysiren, sind leider in ausgedehnterer Weise bisher nicht angestellt worden. Die Angaben von Lovèn (43), welcher bei Frosch und Kröte die willkürliche Muskelcontraction mittels des Capillarelektrometers zu analysiren versuchte und dabei zu sehr auffallenden Ergebnissen gelangte, sind neuerdings auch von Kries bestätigt worden.

Lovèn glaubt sich überzeugt zu haben, dass sowohl die dauernde willkürliche Zusammenziehung der Krötenmuskeln, wie auch der Strychninkrampf dieses Thieres, wie des Frosches, von sehr ausgesprochenen und ziemlich regelmässigen Stromesschwankungen begleitet sind. Die Zahl derselben war auffallend gering (etwa 8 in der Sekunde). Dass so seltene Einzelzuckungen zu einer scheinbar

stetigen Contraction sollten verschmelzen können, ist um so bemerkenswerther, als bekanntlich 20 Reize und mehr in der Sekunde erforderlich sind, um beim Frosch auf elektrischem Wege einen vollkommenen Tetanus zu erzeugen und nach v. Limbeck's Untersuchungen selbst noch 34 Reize, auf das Rückenmark wirkend, auf den Muskel übertragen werden. Lovèn sieht sich daher zu der Annahme gezwungen, dass die durch den Willen beherrschten Einzelzuckungen viel langsamer verlaufen, als die elektrisch ausgelösten. Mit diesen Beobachtungen stehen auch die Angaben von Delsaux (44) in Uebereinstimmung, welcher, wie die beistehenden Figuren (Fig. 136 *a* und *b*) zeigen, mittels des Capillarelektrometers im Strychnintetanus nur etwa 5 Oscillationen in der Sekunde am Gastrocnemius des Frosches beobachtete. Bei gleichzeitiger Verzeichnung der Gestaltveränderungen und der elektrischen Schwankungen des Muskels zeigte sich eine vollkommene Uebereinstimmung beider.

Da das Telephon sich ähnlich wie das Capillarelektrometer durch eine ausserordentliche Empfindlichkeit für kurzdauernde Ströme (Stromschwankungen) auszeichnet, so lag die Anwendung desselben zum Nachweis der Actionsströme der Muskeln nahe. Hermann (45) prüfte das Telephon zuerst daraufhin, konnte aber nichts von Actionsströmen hören. Dagegen gelangten Bernstein und Schoenlein 1881 (46) zu positiven Ergebnissen mit dem Siemens'schen Telephon. Wurden gleichzeitig 4—6 Froschgastrocnemien in wirksamer Anordnung auf unpolarisirbare Elektroden (Bäusche) gelegt und deren Nerven gemeinsam und gleichzeitig gereizt, so hörte man ein „deutliches Knattern" im Telephon, das bei anhaltender Reizung an Deutlichkeit abnahm. Weitere Untersuchungen wurden an Kaninchen angestellt. Die Wadenmuskeln wurden entweder blossgelegt und mittels unpolarisirbarer Elektroden mit dem Telephon verbunden, oder es wurden einfach Metallnadeln durch die Haut in den Muskel eingestochen und von diesen zum Telephon abgeleitet (Bernstein 47). In beiden Fällen erhält man gut wahrnehmbare Töne, wenn der vorher durchschnittene N. ischiadicus tetanisirt wird. Es wurde bei Erregung mit dem akustischen Stromunterbrecher gefunden, dass die Zahl der Reize 700 in der Sekunde erreichen kann, wobei im Telephon der dem Unterbrecher entsprechende Ton mit musikalischer Reinheit zu hören war. Jeder in ein zweites Telephon (Reiztelephon für den Ischiadicus) hineingesungene Ton war deutlich vom Muskeltelephon wahrzunehmen mit der der Stimme charakteristischen Klangfarbe. Auch nach Strychninvergiftung vernahm man im Telephon beim Ausbruch der Krämpfe mit Deutlichkeit einen tiefen, singenden Ton.

Später gelang es Wedenski (48), auch die Actionsströme eines einzelnen Gastrocnemius vom Frosch bei erhaltener Circulation und Ableitung mittels zweier Stecknadeln zum Telephon zu hören, und zwar sowohl bei künstlichem, elektrischen Tetanus, wie auch bei willkürlicher Contraction und bei chemischer Reizung des Nerven.

Hesselbach, welcher unter Bernstein's Leitung arbeitete, zeigte, dass auch schon bei einer einfachen, durch einen einzelnen Inductionsschlag ausgelösten Zuckung ein telephonisch nachweisbarer Schall entsteht, was mit Rücksicht auf die Entstehung des ersten Herztones und der Natur der systolischen Contraction von Wichtigkeit ist. Zur Ausschliessung jedes Reflexes und der willkürlichen Bewegung war der Ischiadicus bei dem Kaninchen am Oberschenkel

durchschnitten; durch zwei nadelförmige, in den Wadenmuskel eingestochene Elektroden wurden einzelne Inductionsschläge zugeführt. Man hört dann mit dem Stethoskop bei jeder Zuckung einen deutlichen, momentanen, dumpfen Schall, und es war dies auch dann noch der Fall, wenn durch Eingypsen der Extremität jede Formänderung und Verschiebung des Muskels ausgeschlossen wurde. Von dem mit dem Ohre direct vom Muskel gehörten „mechanischen Zuckungsschall" ist der durch die begleitende Stromesschwankung erzeugte „elektrische Zuckungsschall" zu unterscheiden, der übrigens nach Bernstein mit jenem zeitlich zusammenfällt. Bernstein folgert daraus, dass wir bei der Wahrnehmung der Muskelgeräusche oder -Töne keineswegs die Zuckungs- oder Contractionsvorgänge hören, sondern denjenigen Molekularprocess, dessen elektrischer Ausdruck die Actionsströme sind, wobei allerdings vorausgesetzt wird, dass die elektrische Schwankung der Contraction als Ganzes vorauseilt, was nach früheren Auseinandersetzungen mit Grund bezweifelt werden darf.

Es wurde schon früher bemerkt, dass zwar jeder contrahirte Muskel als im Zustand der Erregung befindlich angesehen werden muss, dass aber nicht umgekehrt die Erregung immer auch von entsprechenden Gestaltveränderungen begleitet sein muss. Von diesem Gesichtspunkte aus erscheint es daher auch nicht unmöglich, dass elektrische Wirkungen unter Umständen ohne begleitende Contractionserscheinungen auftreten. Dass dies bei passiver Verhinderung der Muskelverkürzung der Fall ist, ist ja längst bekannt, und auch am Vorhof des Herzens verhindert, wie Fano und Fayod (49) zeigten, Spannung bis zur Unbeweglichkeit keineswegs die Entstehung rhythmischer Actionsströme, und ebensowenig ist dies der Fall während des systolischen Stillstandes nach Digitalinvergiftung. Hierher gehört vielleicht auch die Beobachtung von Kühne (50), wonach mit $NH_3$-Dämpfen behandelte und bis zur stärksten Verkürzung gebrachte Muskeln hinterher häufig sehr auffallende secundäre Wirkungen liefern, wenn sie auch selbst gar keine erkennbaren Bewegungen mehr ausführen. Es geschieht dies während des Anlegens eines neuen Querschnittes, wobei man den Eindruck empfängt, als ob noch sehr wirksame Erregungswellen im Muskel abliefen, ohne von Contractionswellen gefolgt zu sein. Aehnliche Beobachtungen habe ich selbst an dem Schliessmuskel der Krebsscheere gemacht, worauf unten noch näher einzugehen sein wird.

Beachtenswerth ist die Bemerkung von Fano und Fayod, dass der „elektrische Puls" des Vorhofs des Schildkrötenherzens bei Immobilisiren durch Spannung an Stärke sogar zunehmen kann; man wird hierbei sofort an den so wesentlichen Einfluss erinnert, welchen die Spannung auf die gesammten Umsetzungen im Muskel besitzt, was sich bekanntlich sowohl in Bezug auf die mechanischen Leistungen, wie auch in Bezug auf das thermische Verhalten in so auffallender Weise äussert. Hierher gehört wohl auch der fördernde Einfluss der Spannung gewöhnlicher quergestreifter Stammesmuskeln auf deren secundäre Wirksamkeit (51). Meissner und Cohn hatten bereits beobachtet, dass bei indirecter Muskelreizung die Grösse der secundären, reizenden Wirkung zunimmt, wenn der primäre Muskel im ausgedehnten Zustand in Tetanus versetzt wird; auch für Einzelzuckungen lässt sich dies leicht nachweisen, wenn man Mus-

keln benützt, deren Erregbarkeit merklich abgenommen hat. Es ist dies wesentlich, weil erfahrungsgemäss bei hoher Erregbarkeit des primären Präparates die secundäre Zuckung schon bei geringer Reizstärke maximale Werthe erreicht. In einem gewissen Stadium der Erschöpfung, wie insbesondere nach längerer Erwärmung, verlieren erfahrungsgemäss Muskeln (Gastrocnemius von Rana temporaria) vollständig die Fähigkeit, unbelastet secundäre Zuckungen auszulösen, obschon selbst schwache Reizung vom Nerven aus noch kräftige primäre Zuckungen bewirkt; selbst bei stärkerer Reizung und Anwendung höchst empfindlicher secundärer Präparate bleibt dann jede Wirkung auf die letzteren aus. In jedem solchen Falle wird nun ausnahmslos die secundäre Wirksamkeit des primären Warmmuskels durch Belastung oder in anderer Weise bewirkte Dehnung sofort wieder hergestellt, um momentan wieder zu schwinden, sobald diese beseitigt wird. Bis zu einer gewissen Grenze wächst dic Grösse der secundären Zuckung mit der Stärke der Belastung, doch wird sie sehr rasch maximal, und es lässt sich daher ohne Weiteres nicht entscheiden, ob die Momente, welche während der Dehnung die secundäre Wirksamkeit in so hohem Grade befördern, auch weiterhin bei immer zunehmender Belastung noch eine Steigerung erfahren. Auch an dem parallelfaserigen Sartorius lässt sich dieser Einfluss der Spannung sehr gut demonstriren. Da es keinem Zweifel unterworfen sein kann, dass die secundäre Wirkung eines Muskels auf den anliegenden Nerven eines andern nur durch die direct oder durch Nervenreizung in jenem ausgelösten elektrischen Schwankungswellen zu Stande kommt, so kann es sich bei einer Veränderung der secundären Wirksamkeit im positiven Sinne nur um zwei verschiedene Möglichkeiten handeln: entweder es werden die Bedingungen für Abgleichung der vorhandenen Spannungsdifferenzen durch den anliegenden Nerven günstiger, oder es ändert sich die Grösse, Form und Geschwindigkeit des Ablaufes der Wellen in einer die Erregung des ersteren begünstigenden Weise. Dass die ersterwähnte Möglichkeit für die hier vorliegenden Fälle nicht in Betracht kommt, dürfte schon daraus zu schliessen sein, dass die Versuche ebenso gut bei Anwendung regelmässig gebauter Muskeln gelingen, wie mit dem gewöhnlichen Nerv-Muskelpräparat. Zudem kann man durch Veränderung der Lage des secundären Nerven auf der Oberfläche des primären Muskels die äusseren Bedingungen für Auslösung secundärer Zuckungen während der Dehnung so ungünstig als möglich gestalten, sei es, dass man denselben nur in kurzer Ausdehnung den Muskel berühren lässt oder ihn quer oder ringförmig anlegt, ohne in der Mehrzahl der Fälle den Erfolg zu beeinträchtigen. Es dürfte daher lediglich die andere Möglichkeit in Betracht zu ziehen sein, und käme es darauf an, Grösse, Form und Fortpflanzungsgeschwindigkeit der elektrischen Schwankungswelle im ungedehnten und gedehnten Muskel vergleichend zu untersuchen. Heidenhain hat bekanntlich zuerst gezeigt, dass der als Wärme erscheinende Antheil der bei Contraction sich entwickelnden lebendigen Kräfte in höchst auffälliger Weise von der Spannung des Muskels abhängt, derart, dass bis zu einer gewissen Grenze die Wärmebildung mit der Belastung wächst. Es erscheint daher der Gedanke naheliegend, dass durch die Spannung auch jener Theil der Kräftesumme, welcher als Elektricität in Form der die Erregung begleitenden Actionsströme erscheint, in gleichem Sinne beeinflusst wird. Die Versuche von Lamansky

(Pflügers Arch. III. p. 193), welcher eine Zunahme der negativen Schwankung am Gastrocnemius bei wachsender Belastung beobachtete, würden diese Annahme zu unterstützen geeignet sein, wenn nicht die ausschliessliche Benützung des unregelmässig gebauten Gastrocnemius Bedenken aufkommen liesse, auf welche bereits Du Bois-Reymond aufmerksam machte.

Wenn die angedeutete Auffassung richtig ist, so darf man erwarten, dass auch noch andere Momente, durch welche erfahrungsgemäss die Leistungsfähigkeit des Muskels gesteigert wird, dessen secundäre Wirksamkeit erhöhen. Es wurde früher des günstigen Einflusses gedacht, welchen unter Umständen wiederholte Reizung bei gleichbleibender Intensität auf die mechanische Leistungsfähigkeit des Herzens und der Skeletmuskeln besitzt, indem es im Beginn einer Zuckungsreihe zur Bildung einer „Treppe“ kommt. Es scheint nun, dass auch die elektromotorischen Wirkungen unter gleichen Umständen bisweilen eine erhebliche Steigerung erfahren. Verwendet man als primäres Präparat gut erregbare Gastrocnemien von Kaltfröschen, so sieht man, gleichgültig, ob dieselben belastet werden oder unbelastet bleiben, bei langsamer rhythmischer Reizung durch Schliessen und Oeffnen des primären Kreises eines Inductionsapparates eine mehr oder minder gedrängte Reihe von Zuckungen entstehen, deren jede auch von einer secundären Zuckung gefolgt ist, so dass der Beginn der Reihe der primären Zuckungen mit dem der secundären Zuckungsreihe zeitlich zusammenfällt. Summiren sich schliesslich bei beschleunigter Reizfolge die primären Zuckungen zu einem ruhigen, gleichmässigen Tetanus, so ist in der Regel das Gleiche auch bei dem secundären Präparat der Fall. Der primäre Tetanus löst einen zeitlich mit ihm zusammenfallenden secundären aus. Wesentlich verschieden verhält sich dies, wenn man sich eines Warmmuskels als primären Präparates bedient, der im ungedehnten Zustande auch bei stärkster Reizung keine secundären Einzelzuckungen auszulösen vermag. Es hängt dann, abgesehen von dem jeweiligen Erregbarkeitszustande des Präparates, lediglich von der Grösse der die einzelnen Reizmomente von einander trennenden Zeitintervalle ab, ob die secundäre Unwirksamkeit des Muskels auch während der ganzen Dauer des unvollkommenen Tetanisirens bestehen bleibt oder nicht.

In der Regel beginnt, während der stromprüfende Nerv unverändert der Oberfläche des primären Muskels anliegt, dieser letztere je nach Umständen nach einer kürzeren oder längeren Reihe wirkungsloser Zuckungen das secundäre Präparat zu erregen. Die Zuckungen desselben, Anfangs klein, nehmen rasch an Grösse zu und können in der Folge die des primären Präparates um ein Vielfaches übertreffen.

Da die Contractionen eines Warmmuskels in einem gewissen Stadium der Ermüdung gedehnter verlaufen, wobei insbesondere die Wiederverlängerung eine immer grössere Zeit in Anspruch nimmt, so kann es geschehen, dass selbst bei nur mässig rascher Aufeinanderfolge der Einzelreize die Zuckungen des unbelasteten primären Präparates zu fast stetigem Tetanus verschmelzen, während mächtige und völlig gesonderte secundäre Zuckungen allein die jedem Reizanstosse entsprechenden inneren Veränderungen des Muskels erkennen lassen, ähnlich wie dies auch bei einem straff ausgespannten Muskel der Fall

ist. Es wurde bereits erwähnt, dass die Zeitdauer, nach welcher der ungespannte Wadenmuskel bei unvollkommenem Tetanisiren secundär wirksam wird, einerseits von dem Grade abhängt, bis zu welchem jener eigenthümliche, durch die Erwärmung herbeigeführte Zustand der Muskelsubstanz entwickelt ist, und andererseits von der Stärke und Zahl der in der Zeiteinheit einander folgenden Reize wesentlich beeinflusst wird. Es lässt sich in dieser Beziehung nur sagen, dass die Verzögerung im Allgemeinen um so grösser zu sein pflegt, je schwächer die Inductionsströme und je grösser die Reizintervalle bei einem gegebenen Erregbarkeitszustande des Muskels sind. Oft beginnt der secundäre Muskel erst nach minutenlanger Reizung des primären zu zucken, zu einer Zeit, wo in Folge von Ermüdung die den einzelnen Reizen entsprechenden Gestaltveränderungen des letzteren bisweilen kaum mehr wahrnehmbar sind. Der nahe liegende Verdacht, dass es sich hierbei lediglich um eine Summationserscheinung im secundären Nerven handelt, lässt sich leicht ausschliessen, wenn man diesen letzteren nicht gleich bei Beginn der Reizung des primären Muskels, sondern erst nach Ablauf einer grösseren oder geringeren Zahl von Erregungen auflegt. Man findet dann ausnahmslos, dass die secundären Zuckungen in voller Stärke sofort bei Berührung des Nerven und des primären Muskels hervortreten, was darauf hinweist, dass das allmähliche Wirksamwerden des letzteren auf Veränderungen beruht, welche durch die wiederholten Erregungen in demselben veranlasst werden.

Wenn es in den beiden vorerwähnten Fällen bis zu einem gewissen Grade wahrscheinlich zu machen ist, dass die Verschiedenheit der secundären Wirkung von Muskel zu Nerv auf einer Verschiedenheit der Intensität der elektrischen Wirkungen des ersteren beruhen dürfte, so scheinen in anderen Fällen Unterschiede im zeitlichen Verlauf und in der Form der elektrischen Schwankungswelle maassgebend zu sein. Hierher gehört wohl vor Allem der so auffallende Unterschied der secundären Wirkung von Muskel zu Nerv, wenn der erstere in verschiedener Weise direct gereizt wird. Im Allgemeinen gelingt es schwerer, secundäre Zuckung auszulösen, wenn der primäre Muskel direct, als wenn er vom Nerven aus gereizt wird; ja Du Bois-Reymond machte seiner Zeit sogar die Angabe, dass man überhaupt keine secundäre Zuckung erhält, wenn man eine Reizwelle in einem Sartorius oder Gracilis erregt, dem das erregbare obere Ende eines Ischiadicus anliegt. Dagegen hat Kühne zuerst gezeigt, dass die durch Berührung des frischen Querschnittes eines curarisirten Sartorius mit einer leitenden Flüssigkeit ausgelöste Zuckung, welche, wie Hering nachwies, elektrischen Ursprungs ist, sich zu secundärer Wirkung höchst geeignet erweist, ein Umstand, der die Thatsache nur noch auffallender erscheinen lässt, dass die directe elektrische Reizung desselben Muskels durch künstlich zugeführte Ströme sich zu gleichem Zwecke äusserst ungeeignet zeigt. Zwar beobachtete Kühne bei Reizung des einen Muskelendes mit einzelnen Inductionsschlägen unzweifelhafte, secundäre Wirkungen, indessen bedurfte es hierzu in allen Fällen so starker Ströme, dass besondere Controllversuche geboten waren, um eine directe Erregung des secundären Nerven durch Stromschleifen auszuschliessen. Lässt man einen Kettenstrom seitlich durch unpolarisirbare Elektroden nahe dem einen oder anderen Ende

des beiderseits mit Knochenstümpfen in Verbindung stehenden M. sartorius vom Frosche zutreten, so erfolgt auch bei stärkster Reizung keine Spur secundärer Wirkung, trotz starker Zuckung des primären Muskels und günstigster Lage des stromprüfenden Nerven, so lange beide (Faden-)Elektroden sich in der Continuität des Muskels befinden, so dass die Stromfäden sowohl an der Ein- wie Austrittsstelle die Muskelfasern in mehr oder weniger schräger Richtung durchsetzen müssen. Es wird an diesem negativen Erfolge auch nichts geändert, wenn der Muskel noch so stark gedehnt wird. Dagegen beobachtet man regelmässig schon bei schwacher Reizung des primären Muskels secundäre Wirkungen von grosser Intensität, wenn der Kettenstrom, gleichgültig, an welchem Ende des Muskels, durch die natürlichen, unversehrten Faserenden austritt (51).

Es genügt, die eine Elektrode (Kathode) mit dem betreffenden Knochenstumpf in Verbindung zu setzen und die andere, den Eintritt des Stromes vermittelnde, direct an den Muskel zu legen. Dem Gesagten zu Folge tritt dann secundäre Zuckung immer nur bei der einen Stromesrichtung ein, während bei Schliessung in der andern Richtung zwar eine starke Zuckung des primären Muskels, aber keine Erregung des secundären Präparates erfolgt. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass bei gleichzeitiger und gleichstarker Erregung sämmtlicher Faserenden auf der einen Seite des M. sartorius, wie sie zu Stande kommt, wenn der Strom in der Längsrichtung der Fasern an dem einen oder andern Ende austritt, die elektrische Schwankungswelle sich wesentlich von der unterscheiden könne, welche bei mehr oder weniger querem Austritt der Stromfäden durch eine dem Muskel seitlich angelegte Elektrode ausgelöst wird. Jedenfalls wird man aber annehmen dürfen, dass die durch Eintauchen eines frischen Querschnittes in leitende Flüssigkeit ausgelöste Reizwelle demselben Umstande ihre besondere Eignung zu secundärer Wirkung verdankt, wie die durch Schliessung eines atterminalen Kettenstromes erzeugte Welle, so dass also die secundäre Unwirksamkeit des direct gereizten Curaremuskels nur eine scheinbare, durch rein äusserliche Umstände herbeigeführte ist.

Mit Rücksicht auf die eben erwähnten Versuchsresultate muss es als auffallend bezeichnet werden, dass die Art der Lagerung des secundären Nerven auf dem primären Muskel für den Erfolg relativ geringen Einfluss zeigt. Handelt es sich, wie nicht zu bezweifeln, um eine elektrische Erregung des Nerven durch den Actionsstrom des primären Muskels, so muss jener nothwendig zwei Punkte verbinden, welche in einem gegebenen Augenblicke eine erhebliche Spannungsdifferenz darbieten. Die günstigste Anlage des secundären Nerven ist augenscheinlich die, wo er in möglichster Ausdehnung auf der unteren Sartoriusfläche parallel der Muskelfaserung aufliegt. Es genügt dann unter Umständen ein ganz dünnes Bündel von Muskelfasern, dessen Durchmesser kaum der Dicke eines Froschischiadicus entspricht, um bei Querschnittsreizung secundäre Zuckung auszulösen. Im Uebrigen giebt es kaum eine Anlagerungsweise, welche bei nur einigermaassen guter Nervenerregbarkeit nicht zu sehr kräftigen secundären Zuckungen des Schenkels genügte. Besonderes Interesse verdient die secundäre Erregung des rechtwinkelig über den Muskel gebrückten Nerven.

Diese Lage wird leicht erzielt, indem man den Ischiadicus des auf einer beweglichen Glasplatte befestigten Schenkels mit dem Plexus sacralis an einen geeignet fixirten Glasstab klebt und ihn nach mässiger Spannung der Innenfläche des hängenden Sartorius anlegt oder diesen einfach darüber hängt. Im letzteren Falle wird die stärkste secundäre Zuckung beobachtet, wenn man dem mit beiden Enden herabhängenden Sartorius auf einmal einen Doppelquerschnitt anlegt oder diesen in bekannter Weise benetzt (Kühne 5); es zeigt sich also, dass die secundäre Wirksamkeit dieses regelmässigsten Muskels, an welchem Du Bois-Reymond's Gesetz des Muskelstromes ungetrübt zur Erscheinung kommt, von der Grösse des Ruhestromes in dem Grade unabhängig ist, dass es an dem vom Querschnitt aus erregten Muskel thatsächlich keine Stellen oder Linien giebt, die secundär unwirksam wären. Noch überraschender als die secundäre Erregung bei querer Lagerung des Nerven auf dem primären Muskel ist die Thatsache, dass auch Anlegen an die Querschnittsfläche des Muskels die secundäre Wirkung nicht ausschliesst, was nach den geläufigen Vorstellungen über die Abhängigkeit der secundären Erregung vom Muskelstrome kaum erwartet werden durfte (Kühne l. c. p. 24 f.), ja man könnte unter diesen Umständen fast Zweifel hegen, ob überhaupt die elektrische Schwankungswelle unmittelbare Ursache der secundären Erregung ist. Kühne selbst (l. c. p. 27—37) hat hierfür einen ganz directen Beweis geliefert, indem er zeigte, dass die mit dem secundären Nerven belegte Stelle nicht in demselben Augenblick wirkt, wo der primäre Reiz den Muskel an einer anderen, entfernteren Stelle trifft, sondern um so viel später, als die Schwankungswelle Zeit braucht, um vom Ursprungsorte an den abgeleiteten zu gelangen. Es wurden die Nerven von zwei Gastrocnemien dem Sartorius in einiger Entfernung von einander angelegt und der letztere von einem Ende aus gereizt. Das Intervall zwischen den Erregungen beider secundärer Nerven war stets deutlich nachweisbar und oft sogar sehr beträchtlich, im Uebrigen aber ungemein wechselnd: Während sich im ungünstigsten Falle der die secundäre Zuckung erregende Vorgang nur mit der Geschwindigkeit von 25 cm in der Sekunde, also äusserst langsam, fortpflanzt, ist die Fortpflanzungsgeschwindigkeit in anderen Fällen so gross, dass das angewendete Verfahren (welches Geschwindigkeiten von 2 m in der Sekunde zu messen gestattete) die Bestimmung nicht zuliess. Schon aus den ersten Angaben Bernstein's ging hervor, dass die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der elektrischen Schwankungswelle im Muskel äusserst wechselnd ist und an ausgeschnittenen Muskeln relativ rasch abnimmt. Darf man aus dem Verlauf der Contractionswelle irgend auf den der Schwankungswelle schliessen, so wäre hier an die bekannten, mit dem Auge wegen ihrer Langsamkeit leicht zu verfolgenden Contractionswellen zu erinnern, die man besonders bei Insectenmuskeln, aber auch an dem frischesten Froschmuskel unter Umständen auftreten sieht; (so, wie oben erwähnt, am Sartorius oder Adductor magnus bei mechanischer Reizung mit einer Nadelspitze (Kühne l. c. p. 36 f.) oder bei Anwendung starker Kettenströme als galvanisches Wogen).

In Bezug auf die Frage, welcher Abschnitt der elektrischen Schwankungswelle für die secundäre Erregung der wesentlichste ist, würde man von vornherein geneigt sein, dazu den vordersten, als den

steilsten, für am meisten geeignet zu halten. Jedenfalls ist es, wie aus den erwähnten Thatsachen hervorgeht, ein sehr kurzes Stück der Erregungswelle, welches den angelegten Nerven erregt.

Wie überhaupt zur wirksamen Nervenerregung (insbesondere der elektrischen) eine gewisse Geschwindigkeit des zeitlichen Verlaufes der durch den Reiz gesetzten Veränderungen gehört, so zeigt sich dies auch an der secundären Erregung von Muskel zu Nerv, indem langsam bewegliche Muskeln im Allgemeinen ungeeignet sind zu secundärer Erregung von Froschnerven.

Matteucci hat bereits angegeben, dass er die secundäre Zuckung vermisste, wenn er den Schenkelnerven des Frosches an die bewegten Muskelmassen des Darmes, des Magens oder der Blase anlegte. Kühne bestätigte dies auch am lebhaft beweglichen Ureter des Kaninchens; er vermisste secundäre Wirkung auch an den quergestreiften Muskeln von Hydrophilus und Astacus, bei letzterem auch, wenn die primären Contractionen des Schliessmuskels der Scheeren durch Nervenreizung bewirkt werden; ebenso am Darm der Schleie, der sich da, wo er quergestreifte Muskeln führt, auf elektrische Reizung ziemlich rasch, fast zuckend contrahirt. Secundär völlig unwirksam fand Kühne auch die Muskeln von Emys europaea, und zwar sowohl die blasseren Musculi retrahentes capitis collique wie die rothen der Extremitäten, als er die ersteren durch Ausbohren des Rückenmarkes oder nach dem Ausschneiden an einem Ende direct elektrisch, die letzteren von den Nervenstämmen her reizte. Da die Schildkröte den Kopf ziemlich rasch einziehen kann und ihre Beine, wenigstens bei künstlicher Reizung ihrer Nerven mit Inductionsschlägen, fast zuckend bewegt, muss die secundäre Unwirksamkeit sowohl für Einzelzuckungen wie für Tetanus füglich überraschen. Wie sehr die secundäre Erregung vom Muskel zum (Frosch-)Nerv von der Geschwindigkeit der Schwankungs- (bezw. Contractions-)Welle abhängt, zeigt sich auch sehr schön am Herzen. Während Kühne (l. c.) von dem Ventrikel des schlagenden Schildkrötenherzens nur sehr schwache secundäre Zuckungen erhielt, die bald nach dem Herausnehmen des Herzens, also lange vor aller merklichen Abnahme des Pulsirens, verschwanden, wirkt das kleinere, aber rascher schlagende Froschherz wesentlich besser und das noch viel rascher pulsirende Warmblüterherz bekanntlich sehr kräftig secundär. Von den rothen Schenkelmuskeln des Kaninchens, deren Zuckung viel träger ist als die der weissen, erhielt dagegen Kühne auf Nervenreiz ebenso gut secundäre Zuckung und secundären Tetanus wie von jenen.

J. v. Uexküll (52) fand, dass es unter sonst gleichen Umständen für den Erfolg der secundären Erregung sehr wesentlich ist, an welcher Stelle der primäre Muskel (nicht curarisirter Sartorius) gereizt wird.

„Die gleichzeitige Reizung von Muskelsubstanz und Nerv quer über der Eintrittsstelle des letzteren beim Sartorius ist secundär unwirksam, während durch reine Muskelreizung, sowie reine Nervenreizung unter den gleichen Bedingungen secundäre Effecte erzielt werden.“ Durch Versuche am M. gracilis zeigte Uexküll, dass der Ausfall der secundären Wirkungen an die Miterregung der Nervenendigungen geknüpft ist. Unter gewissen Voraussetzungen (Annahme

einer Latenzzeit für die Reizübertragung vom Nervenendorgane auf den Muskel und der alleinigen secundären Wirksamkeit des Gipfels der Schwankungscurve des Actionsstromes) liesse sich dann die Erscheinung als ein Interferenzphänomen erklären. Nach Uexküll würde sich dabei der Vorgang in folgender Weise gestalten: „Ein Reiz trifft das Nervenendorgan und die Muskelfaser zugleich, er löst in letzterer sofort eine Actionswelle aus, die den secundären Schenkel in Erregung versetzen würde, wenn nicht das zugleich gereizte Endorgan des Nerven sich einen Moment später auf den Muskel entladen würde. Dadurch kommt keine einfache Actionswelle zu Stande, sondern zwei aneinandergekoppelte Wellen. Diese Koppelwelle wird insofern ungeeigneter sein, secundär zu wirken, weil sie sich in ihrer Form abgeflachter darstellen muss. Dadurch verliert der ganze Vorgang an Plötzlichkeit und somit auch an Fähigkeit, erregend zu wirken."

Durch die vorstehend mitgetheilten Beobachtungen ist der Einfluss, welchen die Intensität sowie Form und zeitlicher Verlauf der elektrischen Schwankungswelle auf die secundäre Erregung von Muskel und Nerv besitzen, zweifellos erwiesen. Es bleibt jetzt noch übrig, den Einfluss der zeitlichen Aufeinanderfolge sich wiederholender Einzelreize auf die secundäre Erregung, wie überhaupt auf die elektrischen Wirkungen des Muskels zu erörtern.

Da die secundäre Erregung nur eine besondere Form der elektrischen Reizung eines mit seinem Muskel noch zusammenhängenden Nerven darstellt, so darf man von vornherein erwarten, dass im Wesentlichen dieselben Gesetze, welche die Erscheinungsweise des primären Tetanus und insbesondere seine Abhängigkeit von der Intensität und Frequenz der Reize beherrschen, auch für den secundären Tetanus gelten werden. Wenn man weiter berücksichtigt, dass die elektrischen Schwankungswellen, wie schon aus dem Vorstehenden sich ergiebt, den Contractionserscheinungen nicht immer genau parallel gehen, so lässt sich erwarten, dass kein völliger Parallelismus zwischen primärem und secundärem Tetanus bestehen dürfte, wie es auch thatsächlich der Fall ist. Ehe man die Unfähigkeit vieler Tetani zu secundärem Tetanus erkannte, hielt man den letzteren für ein so sicheres Merkmal des primären Tetanus, dass er nicht nur zum Beweise der elektromotorischen Discontinuität aller Tetani, sondern auch zur Entscheidung zwischen Contractur und Tetanus allgemein verwendet wurde. Ohne Widerspruch wurde anerkannt, dass eine Muskelbewegung, die wohl secundäre Zuckung, aber keinen secundären Tetanus erzeugt, selbst eine einfache Zuckung sein müsse. Dies ist nun aber oft der Fall unter Umständen, wo an der Discontinuität der primären Reize kein Zweifel bestehen kann. Der Erfolg am secundären Präparat hängt, wie man sich bald überzeugt, sehr wesentlich von Charakter und Stärke der primären Reizwirkung und daher von Intensität und Frequenz der das primäre Präparat treffenden Inductionsschläge ab. Werden die Stromstärken so gewählt, dass sie den primären Muskel in Tetanus versetzen, so erhält man theils Tetanus des secundären Muskels von wechselnder Höhe und Länge, oder man erhält Curven, die sich in nichts von denen unterscheiden, welche der primäre Muskel eventuell als „Anfangszuckung" verzeichnet. In seltenen Fällen kommt es nicht

nur bei Beginn des primären Tetanus zu einer secundären Anfangszuckung, sondern auch bei Beendigung der Reizung zu einer secundären „Endzuckung“ (Schönlein 53). Wenn die secundäre Anfangszuckung bei relativ geringer Reizfrequenz auftritt, so ist dies hauptsächlich durch jene Veränderungen in Stärke und Verlauf der Actionsströme des primären Muskels bedingt, welche als Folgen der Ermüdung aufzufassen sind, was sich hauptsächlich darin zeigt, dass der secundäre Tetanus oft wieder eintritt, wenn man dem primären Muskel einige Zeit zur Erholung gegönnt hat. So haben auch bereits Morat und Toussaint (54) durch Ermüdung des primären Muskels bei einer Frequenz von nur 70—80 Reizen in der Sekunde secundäre Anfangszuckung beobachtet. Ist Ermüdung möglichst ausgeschlossen, so kann durch Verstärkung der primären Reize innerhalb weiter Grenzen der Frequenz secundärer Tetanus erhalten werden.

Während der durch rhythmische elektrische oder mechanische Reizung ausgelöste primäre Tetanus wenigstens in der Regel auch secundären Tetanus, wenngleich nicht immer von entsprechend langer Dauer, auslöst, giebt es andere Formen künstlich erzeugter Tetani, bei welchen dies überhaupt niemals der Fall ist, und die im günstigsten Falle secundäre Zuckungen bewirken. Wie später näher zu erörtern sein wird, verfallen quergestreifte Skeletmuskeln unter gewissen Umständen in einen oft lange anhaltenden Tetanus, während der Nerv von einem Kettenstrom durchflossen wird (Schliessungs-Tetanus), eventuell auch nach der Oeffnung des Stromkreises (Ritter'scher Oeffnungs-Tetanus). J. J. Friedrich (55) fand nun, dass das secundäre Präparat in diesem Falle, wenn überhaupt, stets nur mit einer im Beginn des untersuchten Tetanus auftretenden secundären Zuckung, nie aber mit einem secundären Tetanus reagirte. Bemerkenswerth ist noch, dass der Erfolg beim Oeffnungs-Tetanus viel häufiger ganz ausblieb, als beim Schliessungs-Tetanus.

Ebenso wenig vermag der oft äusserst kräftige Tetanus durch chemische Reizung des motorischen Nerven secundären Tetanus hervorzubringen (Kühne l. c. p. 61f.). Der Kochsalz- und der Glycerin-Tetanus stellen, wie Kühne bemerkt, eine so grosse mechanische Muskelleistung dar, dass sicherlich nicht Schwäche der Muskelerregung Schuld sein kann an dem Ausbleiben des secundären Tetanus; vielmehr kann es nur an der örtlichen oder zeitlichen Angriffsweise der chemischen Reizung liegen, dass die darauf indirect reagirenden Muskeln sich so ganz anders verhalten.

Es ist dies um so bemerkenswerther, als auch jede beliebige Form des vitalen Tetanus secundär nur eine oder mehrere Eingangszuckungen, allenfalls auch bei Intermisisonen secundäre Zwischenzuckungen, aber niemals secundären Tetanus liefert. Schon Du Bois-Reymond hatte die Frage untersucht, „ob der Strychnintetanus gleich dem elektrischen unterbrochener Art sei“; der Versuch wurde so angestellt, dass der Nerv eines stromprüfenden Schenkels am natürlichen Längsschnitt und natürlichen oder künstlichen Querschnitt der Schenkelmuskeln eines mit Strychnin vergifteten Frosches angelegt wurde. In günstigen Fällen „sieht man den stromprüfenden Schenkel in einer zusammenhängenden, obwohl nicht dichtgedrängten Reihe schwacher

Zuckungen begriffen"; häufig bleibt er aber ganz in Ruhe. Friedrich (l. c. p. 422) stellte derartige Versuche an Fröschen, Kaninchen und Meerschweinchen an. Einzelne Zuckungen, welche dem Ausbruche des eigentlichen Tetanus vorangingen, gaben häufig secundäre Zuckungen, ein ganz ruhiger (Strychnin-) Tetanus dagegen gab, wenn nicht, wie häufig, jeder Erfolg ausblieb, stets nur bei seinem Beginne secundäre Zuckungen, nie secundären Tetanus. Erscheinungen, welche den von Du Bois-Reymond beobachteten entsprachen, traten nur auf, wenn auch das primäre Präparat keinen ruhigen Tetanus, sondern einen klonischen Krampf zeigte. Im Uebrigen wirkt aber der Strychnintetanus überaus kräftig auf angelegte Nerven. Starke secundäre Eingangszuckungen begleiten fast jeden erneuten Anfall des Starrkrampfes, wenn man Frösche so lange in äusserst verdünnte Strychninlösung setzt, dass sie für Stunden und Tage zur Demonstration der gesteigerten Reflexe geeignet sind, und den Schenkelnerven selbst nur an die Haut der Wade des unverletzten Thieres legt (Kühne l. c. p. 60).

Ebenso wenig wie der Strychnintetanus vermag die anhaltende willkürliche oder reflectorische Contraction secundären Tetanus zu bewirken. Harless war der erste, welcher vom präparirten Gastrocnemius des sonst unversehrten Frosches bei natürlichen Bewegungen desselben secundäre Wirkungen zu gewinnen suchte. Wenn der Frosch durch intensive Schmerzerregung zu langdauernder Verkürzung der betreffenden Muskeln gebracht wurde, beobachtete Harless nie secundären Tetanus, dagegen meist im Beginn der Verkürzung secundäre Zuckung. Ebenso verhielt es sich bei Reflexbewegungen. Von Interesse ist auch ein Versuch von Harless, bei welchem (am Frosch) einmal das Rückenmark und dann der Plexus ischiadicus hoch oben elektrisch gereiztwurden: ersteren Falls trat nur secundäre Anfangszuckung, letzteren Falls stets secundärer Tetanus ein. Hieran schliessen sich die Beobachtungen Hering's an den tetanischen Contractionen des Zwerchfells, welche dasselbe beim Athmen erfährt; es gelingt nicht, vom contrahirten Zwerchfell secundären Tetanus eines mit seinem Nerven passend angelegten Froschschenkels zu bekommen, obwohl derselbe sofort in secundären Tetanus verfiel, sobald der Phrenicus schwach elektrisch tetanisirt wurde und tertiär zuckte, wenn der hoch oben abgeschnittene Zwerchfellnerv auf das noch schlagende Herz gelegt und so das Zwerchfell durch die Herzschläge zu rhythmischen secundären Zuckungen gebracht wurde. Ein einfaches Mittel, um eine grosse Reihe secundärer Zuckungen von (reflectorisch) gereizten gewöhnlichen Skeletmuskeln zu erhalten, giebt Kühne (l. c. p. 63) an: ein sich krümmender abgeschnittener Eidechsenschwanz mit Froschschenkelnerven belegt, erregt diese auf das Lebhafteste. Wie dieser Versuch zeigt, besitzen demnach natürliche, schnell verlaufende Contractionen sehr erhebliche secundäre Wirkung.

Es scheint, dass das Telephon in Bezug auf den Nachweis discontinuirlicher, elektrischer Schwankungswellen im Muskel bei natürlichem Tetanus dem stromprüfenden Froschschenkel wesentlich überlegen ist. Schon Bernstein und Schönlein (56) hörten an mit Strychnin vergifteten Kaninchen beim Ausbruch der Krämpfe „mit

überzeugender Deutlichkeit einen tiefen singenden Ton". Später stellte Wedenski (48) eine grosse Reihe hierher gehöriger Versuche an. Bei jeder energischen natürlichen Contraction des Triceps femoris des Frosches gelang es mittels des Telephons, ein ganz bestimmtes Geräusch („Hauchen") wahrzunehmen. Dieselben Erscheinungen, nur noch intensiver und anhaltender, wurden auch während der durch Zerstörung des Rückenmarkes hervorgebrachten Krämpfe gehört. Wedenski stellte auch Versuche an sich selbst an (durch Einstechen von zwei Stecknadeln in den Biceps brachii), wie auch an Hunden, Kaninchen und Kröten. Die Thiere wurden entweder mit Strychnin vergiftet oder vom Rückenmark aus tetanisirt. Bei allen diesen Experimenten vernimmt man ein schwer zu definirendes, tiefes, gleichmässiges Rauschen oder Hauchen, ähnlich dem eines von Ferne gehörten Wasserfalles. Hält man den Arm längere Zeit angestrengt gebeugt, so wird das Hauchen schwächer und erlischt endlich (Ermüdung). Das hauchende Geräusch ist tief, aber seine Tonhöhe unbestimmbar; der Versuch, mit Hülfe künstlicher Reizung diese letztere auf synthetischem Wege zu bestimmen, ergab insofern ein negatives Resultat, als Reizungen mit 8—20 Schlägen in der Sekunde elektrische Muskeltöne lieferten, die einen vollkommen verschiedenen Charakter hatten von dem bei willkürlicher Contraction im Telephon gehörten Hauchen.

So vollkommen daher auch der telephonische Beweis der oscillatorischen Natur der elektrischen Vorgänge im willkürlich thätigen Muskel ist, er hat den einen grossen Mangel, dass er keine Frequenzbestimmung der Schwankungen ermöglicht.

Die Ursache des Fehlschlagens des secundären Tetanus in den oben erwähnten Fällen ist wiederholt Gegenstand der Erörterung gewesen. Schon Du Bois-Reymond (1) betont die vergleichsweise geringere innere Stetigkeit des willkürlichen und Strychnin-Tetanus. Wenn aber die Contractionen verschiedener Fasergruppen eines Muskels nicht gleichzeitig erfolgen, so wäre es denkbar, dass die nach aussen ableitbaren, elektrischen Schwankungen sich gegenseitig störten oder vernichteten, so dass die Wirkung auf den anliegenden secundären Nerven eventuell ausbliebe, was nicht der Fall sein wird, wenn sämmtliche Elemente bei rhythmischer, künstlicher Reizung des Nerven in derselben Phase gleichmässig zusammenwirken. In neuerer Zeit haben Hering (55) und Brücke ähnliche Anschauungen geäussert, und der Letztere drückt das Verhältniss bildlich dadurch aus, dass er die künstliche Erregung vom Nerven aus als „salvenmässige" Reizung den nach Art des Pelotonfeuers unregelmässig erfolgenden Entladungen der Centralorgane gegenüberstellt. Auch die Unwirksamkeit des durch chemische Nervenreizung erzeugten primären Tetanus zur Auslösung eines secundären dürfte in ähnlicher Weise zu denken sein. „Vergegenwärtigt man sich, dass die secundäre Wirkung des Muskels nicht von einer einzigen Muskelfaser ausgeht, sondern immer von Fasergruppen, und dass in jeder solchen Gruppe die Schwankungswellen auch ohne Ordnung neben einander verlaufen können, so findet man die Umstände, welche vorzugsweise Vernichtung des äusseren Effectes zur Folge haben werden, da die Abgleichung elektrischer Spannungsunterschiede, welche die einzige Ursache aller secundären Erregung ist, nun im Muskel selber von einer Faser zur andern, von jedem negativen Punkte der einen zum weniger

negativen oder positiven der benachbarten stattfindet" (Kühne 50). Es bleibt also nur noch das Verständniss zu finden für das frühe Erlöschen des secundären Tetanus, beziehungsweise für das Auftreten der secundären Anfangszuckung bei rhythmisch „salvenmässiger", elektrischer oder mechanischer Reizung. Ich glaube, dass man hier keinerlei Schwierigkeiten begegnet, wenn man sich der Bedingungen für das Auftreten der primären Anfangszuckung erinnert und insbesondere ihrer Abhängigkeit von Intensität und Frequenz der tetanisirenden Reize. Nach Aussage des Capillar-Elektrometers und Telephons nimmt die Intensität der elektrischen Schwankungen des Muskels sehr rasch und jedenfalls viel früher ab, als die Verkürzung. Ist nun ausserdem die Reizfrequenz erheblich, so liegt hierin genügender Grund für die kurze Dauer des secundären Tetanus. Dazu kommt noch ein Umstand, auf den Kühne (l. c. p. 68) zuerst aufmerksam machte. Bekanntlich stellt ein quergestreifter Muskel in der Regel kein physiologisch einheitliches Ganze dar, indem zum Mindesten zwei functionell verschiedene Faserarten in seine Zusammensetzung eingehen. Die trüben (rothen), langsam beweglichen Fasern brauchen nur in anderem Tempo Veränderungen der Fortpflanzungsgeschwindigkeit zu erleiden, als die flinken, hellen Fasern, um ihre Schwankungswellen mit denen der anderen in der Weise interferiren zu lassen, dass an der Oberfläche keine elektrischen Spannungsdifferenzen zur Erregung eines angelegten Nerven mehr übrig bleiben. In der That haben wir oben gesehen, dass die hellen Fasern viel rascher ermüden als die trüben.

Mit Rücksicht auf den zuletzt erwähnten Punkt ist es auch kaum anzunehmen, dass die an einem Ende parallelfaseriger Muskeln erzeugte Schwankungswelle in allen Fasern mit gleicher Phase anlangt, und hierin dürfte die Erklärung nicht nur der kräftigen Erregung, welche ein Nerv erfährt, der rechtwinklig über ein starkes Bündel solcher Fasern gelegt ist, sondern vor Allem auch für die sonst kaum verständliche secundäre Wirksamkeit des regelrechten Querschnittes liegen.

Eine bemerkenswerthe Thatsache ist es, dass während des Lebens die sich contrahirenden Muskeln auf die zwischen sie gebetteten Nerven, wie es scheint, keinerlei secundäre Wirkung äussern. Zwar hat Hering gezeigt, dass die von Schiff zuerst bemerkten und bis dahin unaufgeklärten, mit dem Herzschlag isochronen Zuckungen des Zwerchfells (der Katze) bedingt sind durch die Berührung des Nervus phrenicus mit dem schlagenden Herzen; doch ist sonst kein weiterer Fall bekannt, vielmehr lässt sich leicht zeigen, dass unter den scheinbar günstigsten Umständen secundäre Erregung extramusculärer Nerven in situ auch durch ihnen fremde Muskeln nicht zu Stande kommt. Durchschneidet man den Nervus ischiadicus dicht unterhalb des Abganges der Oberschenkeläste, so bleiben selbst bei sehr starker tetanisirender Reizung des Plexus sacralis die Muskeln des Unterschenkels und Fusses ruhig, obschon der Unterschenkelnerv zwischen lauter contrahirten Oberschenkelmuskeln eingebettet liegt (Kühne). Dass dies nicht auf die Nebenschliessung der Actionsströme innerhalb der umhüllenden Muskelmasse zu beziehen ist, lässt sich leicht zeigen. Kühne erhielt stets secundäre Wirkungen, wenn er den Nerven eines Froschschenkels in den aus-

gebeinten Oberschenkel einpackte und dann den Plexus ischiadicus reizte, und ebenso ist es auch bekannt, wie wenig andere feuchte, als Nebenschliessung dienende Körper die secundäre Wirkung zu behindern vermögen. Dicke Lagen von Fliesspapier oder allseitige Umhüllung des mit dem secundären Nerven belegten primären Muskels mit den Eingeweiden eines Froschweibchens stören in keiner Weise die secundären Reizerfolge. Dass es sich bei der secundären Unerregbarkeit in situ befindlicher Nerven um eine besondere, „den Bedürfnissen wohl geregelter Muskel- und Nerventhätigkeit angepasste Anordnung handelt, welche in Wahrheit weit mehr leistet, als die natürlichen Verhältnisse erfordern", scheint aus dem Umstande hervorzugehen, dass, wie Kühne sah, eine selbst nur geringe Dislocation des zwischen den Oberschenkelmuskeln liegenden Nerven, ja selbst nur das einfache Blosslegen desselben die sonst fehlende secundäre Wirksamkeit sofort hervortreten lässt, während dieselbe nach Schliessung der Wunde wieder schwindet. Man wird mit Kühne „kaum umhin können, den Schutz in situ befindlicher Nerven vor der anscheinend gefährlichen Nachbarschaft der Muskeln, zwischen welchen sie verlaufen, in Eigenthümlichkeiten dieser zu suchen, welche denselben nicht erlauben, anders neben einander thätig zu werden, als in einer die Abgleichung der myoelektrischen Spannungen durch die Gegend des Nervenverlaufes verhindernden Weise", was vielleicht auf das Princip der Interferenz oder des Ausschlusses summirter Wirkung der Schwankungswellen zurückführbar sein dürfte.

Da es durch Hering festgestellt wurde, dass der Muskel durch seinen eigenen Demarcationsstrom erregt werden kann, so lag die Vermuthung nahe, dass es auch möglich sein müsste, secundäre Erregung von Muskel zu Muskel zu erzielen. Ungeachtet vieler Bemühungen blieben die ersten Versuche, dieses Ziel zu erreichen, stets erfolglos, indem weder bei partieller Erregung eines Muskels sämmtliche Fasern, noch bei Totalerregung die benachbarten Muskeln mit erregt wurden. Kühne gelang es zuerst, secundäre (praesystolische) Erregung des Froschsartorius durch die Actionsströme des langsam schlagenden Schildkrötenherzens zu erzielen, welches sich, wie oben erwähnt wurde, gerade durch seine secundäre Unwirksamkeit auf Froschnerven auszeichnet. Es zeigt diese Thatsache neuerdings, wie sehr es bei der secundären Erregung auf den zeitlichen Verlauf der Actionsströme ankommt: der langsamer reagirende Muskel spricht leichter auf eine langsamer verlaufende Schwankungswelle an, während der rasch reagirende Nerv auch besser durch eine rasch verlaufende Schwankung erregt wird. Später gelang es Kühne, unter gewissen besonderen Umständen secundäre Erregung von Muskel zu Muskel auch an Skeletmuskeln des Frosches zu erzielen.

Während es niemals glückt, einen Sartorius dadurch zur Contraction zu bringen, dass man ihn mit einem andern direct oder indirect gereizten Muskel ohne Druck zusammenschmiegt, bleibt der Erfolg nie aus, wenn die Muskeln theilweise auf einander gepresst werden (Kühne 57). Man sieht unter diesen Umständen einen Muskel sogar auf eine ganze Reihe anderer, mit den Enden unter Druck zusammengefügter Muskeln secundär erregend wirken. Indirecte Reizung des primären Präparates vom Nerven aus erweist sich selbst in solchen Fällen noch wirksam, wo sonst die secundäre

Erregung auf einen anliegenden Nerven in der Regel ausbleibt. Dies gilt insbesondere hinsichtlich der durch Glycerin erzeugten klonischen und tonischen Krämpfe, welche das secundäre Nerv-Muskelpräparat bekanntlich nur ausserordentlich schwach erregen. Dies ändert sich jedoch sofort, sobald der primäre Muskel partiell gepresst wird, indem dann auch der secundäre, in der Nähe der Pressstelle angelegte Nerv bei Glycerinreizung des primären Nerven auf das Allerkräftigste erregt wird. Dasselbe ist der Fall, wenn ein zweiter Sartorius mittels der Presse zwischen den ersten und den Schenkelnerven eingeschaltet wird. Dagegen ist die kräftigste, durch Einwirkung von Ammoniak auf den primären Muskel bedingte Erregung desselben ebenso unfähig, auf den secundären Nerven, wie auf einen zweiten Muskel übertragen zu werden. Directe elektrische Reizung des primären Muskels, die sonst bekanntlich wenig geeignet ist, einen anliegenden Nerven secundär zu erregen, erweist sich an gepressten Muskeln höchst wirksam zu secundärer Erregung des angeschmiegten Muskels, und zwar selbst in dem Falle, wenn der Strom im Muskel von der Sehne zur Oberfläche gerichtet ist. Charakteristisch für jeden gepressten Muskel ist die Totalcontraction auf einen localisirten Reiz, sowie die Neigung zu anhaltend tetanischer Verkürzung. Die erstere Erscheinung erklärt sich leicht durch die secundäre Wirkung von Faser zu Faser, und beide wirken zusammen, um den partiell gepressten Muskel so ungemein empfindlich erscheinen zu lassen: „Bei jedem Anfassen, worauf der normale nur mit ein paar Randfasern fast unmerklich reagirt, fährt der gepresste, in seiner Unfähigkeit, bündelweise zu zucken, gleich in ganzer Breite zusammen, und während der erstere an einer kleinen Last kaum rütteln würde, ist dieser im Stande, ein grosses Gewicht zu heben und, indem er noch tetanisch wird, es auf eine bedeutende Höhe zu bringen und während vieler Sekunden erhoben zu halten“ (Kühne). Mit Rücksicht auf die Frage nach der Stetigkeit oder Discontinuität des elektromotorischen Vorganges bei der tetanischen Contraction gepresster Muskeln ist es von Wichtigkeit, zu bemerken, dass im Gegensatze zu der secundären Unwirksamkeit des Schliessungs- und Oeffnungstetanus oft der kräftigste secundäre Tetanus erzielt wird, wenn bei Reizung des primären, partiell gepressten Sartorius mit einem Kettenstrom der secundäre Nerv dem aus der Presse hervorragenden Stück des Muskels angelegt wird. Es scheint hieraus hervorzugehen, dass der den Reiz überdauernde Tetanus gepresster Muskeln keineswegs als Contractur aufzufassen ist, sondern bezüglich des elektromotorischen Verhaltens als ein ähnlich discontinuirlicher Vorgang sich erweist, wie bei dem echten oscillirenden Tetanus durch rhythmische Reizung.

Könnte es noch einem Zweifel unterliegen, dass es sich in allen erwähnten Fällen um eine elektrische Miterregung des anliegenden Muskels (oder Nerven) handelt, so würde derselbe mit Rücksicht auf die Erfahrung hinfällig, dass selbst die dünnste Schicht eines schmiegsamen Nichtleiters, sowie andererseits eine metallische Zwischenschicht (Blattgold) das Zustandekommen der secundären Erregung verhindert. Kühne ist es überdies, wiewohl nur selten, gelungen, die secundäre Erregung von Muskel zu Muskel auch unter Vermittlung von Elektricitätsleitern (Kochsalzthon) zu erzielen, durch welches Verfahren seiner Zeit Du Bois-Reymond zuerst den unanfechtbaren Beweis geliefert hatte, dass die Matteucci'sche Zuckung auf elektrischen

Vorgängen im primären Muskel beruht. Auf die eigentliche Ursache des merkwürdigen Einflusses, welchen das Pressen der Muskeln auf deren secundäre Wirksamkeit besitzt, werfen Versuche Licht, welche ich selbst über die Folgen des Wasserverlustes durch Eintrocknen angestellt habe (58).

Lässt man todte, enthäutete Frösche oder auch nur Theile von solchen mehrere Stunden bei nicht zu hoher Aussentemperatur frei der Luft ausgesetzt liegen, so dass die Muskeln an der Oberfläche allmählich eintrocknen, so gewinnen dieselben in einem gewissen Stadium der Vertrocknung sehr auffallende Eigenschaften, durch welche sie sich auf das Schärfste von normalen Muskeln unterscheiden, selbst wenn sich diese im Zustande höchster Erregbarkeit befinden. Wie bei partiell gepressten Muskeln bewirkt dann jeder auch noch so localisirte Reiz eine äusserst kräftige und zugleich langanhaltende Dauerverkürzung des ganzen direct getroffenen Muskels und in vielen Fällen auch anderer, anliegender Muskeln, so dass es zu höchst energischen Bewegungen und Lageänderungen der betreffenden Extremität kommt, die oft ganz den Eindruck reflectorisch oder willkürlich ausgelöster Bewegungen machen. Nicht selten ist die Erregbarkeit in solchem Maasse gesteigert, dass schon eine leichte Erschütterung, etwa durch Aufsetzen des Tellers, auf welchem enthäutete Froschreste liegen, genügend erscheint, um gewisse Muskeln in anhaltende Contractur zu versetzen; immer jedoch reicht eine leichte Berührung der trocknenden Oberfläche aus, um diesen Erfolg herbeizuführen. Dass das geschilderte Verhalten vertrocknender Muskeln hauptsächlich durch den Wasserverlust der oberflächlichen Faserschichten bedingt wird, lässt sich leicht zeigen, wenn man jene Stellen eines Präparates, die sich bei mechanischer oder elektrischer Reizung als die empfindlichsten erwiesen, mit physiologischer Kochsalzlösung befeuchtet, worauf die charakteristischen Erfolge sehr bald dauernd verschwinden, obschon es nach wie vor gelingt, dieselben von andern trockenen Stellen aus zu erzielen.

Legt man einen freipräparirten, im richtigen Stadium der Vertrocknung befindlichen Sartorius so auf eine Glasplatte, dass die fascienlose Innenseite nach unten gekehrt ist, so lassen sich sofort und mit den einfachsten Mitteln eine Reihe von Thatsachen feststellen, welche ein derartiges Präparat in schärfster Weise von einem normalen, wenn auch noch so erregbaren Muskel unterscheiden lassen. Reizt man, etwa mit einer Nadelspitze, an irgend einer Stelle des Innen- oder Aussenrandes die demselben zunächstliegenden Fasern, so tritt in der Regel sofort eine kräftige Zusammenziehung des ganzen Muskels ein, so dass kein Zweifel darüber bestehen kann, dass die Erregung, die ursprünglich nur auf wenige Primitivfasern beschränkt war, sich in irgend einer Weise auch den übrigen mittheilt. Auch hier ist die Contraction nach möglichst kurz dauernder Reizung eine lang anhaltende, tetanische, ganz wie bei partiell gepressten Muskeln. Zu einer Totalerregung des ganzen Sartorius kommt es bei beginnender Vertrocknung auch dann, wenn man den Muskel der Länge nach theilweise schlitzt (Kühne's „Zweizipfelversuch") und nur den einen Zipfel direct elektrisch oder mechanisch reizt. Man sieht dann regelmässig beide Zipfel sich gleichzeitig contrahiren, und da der Versuch bisweilen noch gelingt, wenn die verbindende Muskelbrücke kaum $^1/_2$ cm lang ist, so dürfte die rein mechanische Wirkung des

direct gereizten Faserbündels auf die benachbarte Hälfte kaum genügend sein, um innerhalb der kurzen Strecke, in der sie sich allein noch geltend zu machen vermag, eine wirksame Miterregung herbeizuführen. Es besteht also, wie man sieht, fast völlige Uebereinstimmung hinsichtlich des Verhaltens eines isolirten, vertrocknenden und eines frischen, partiell gepressten Sartorius.

Dies zeigt sich ebenso bei Versuchen, bei welchen die Uebertragung der Erregung von einem Sartorius auf einen zweiten ihm dicht anliegenden bewerkstelligt wird. Legt man zwei geeignete Muskeln mit den breiten unversehrten Beckenenden derart zusammen, dass die trockenen Aussenseiten beider sich in einer Ausdehnung von etwa 1 cm dicht berühren, so verhalten sich beide Muskeln nunmehr wie ein Ganzes, wie eine in sich zusammenhängende, allseitig leitende, erregbare Masse. Jede durch einen noch so beschränkten Reiz ausgelöste Erregung des einen Muskels überträgt sich nicht nur in diesem selbst von Faser zu Faser, sondern der in seiner Gesammtheit zuckende, primär gereizte Muskel versetzt sofort auch den andern in secundäre Miterregung.

Es wurde schon hervorgehoben, dass vertrocknende Muskeln sich ganz ebenso wie gepresste dadurch auszeichnen, dass sie auf einen kurzdauernden, einmaligen Reiz nicht wie unter normalen Verhältnissen mit einer rasch verlaufenden Zuckung reagiren, sondern fast regelmässig in eine länger anhaltende Contractur oder wohl auch einen Zustand dauernder Unruhe gerathen. Letzterenfalls hat man Gelegenheit, zu beobachten, dass der secundäre Muskel jeder Bewegung des primären in allen Einzelheiten auf das Genaueste folgt, als würde die Erregung von einem Präparat direct auf das andere übertragen. Bemerkenswerth ist auch das Verhalten der secundären Erregung von vertrocknenden Muskeln zu angelegten Nerven, da es zu Gunsten der Annahme zu sprechen scheint, dass der scheinbar stetigen Contractur nach einmaliger kurzer Reizung eine rhythmisch-discontinuirliche Zustandsänderung entspricht. Legt man den Nerven eines empfindlichen Präparates der Länge nach an einen frei präparirten vertrocknenden Sartorius, so sieht man bei jeder Contractur desselben den Schenkel in ruhigen secundären Tetanus verfallen, gleichgiltig, ob jene durch eine discontinuirliche Erregung oder durch einen einmaligen, kurzdauernden Reiz ausgelöst wurde. Gepresste Muskeln zeigen nach Kühne, wie oben erwähnt wurde, ein ganz gleiches Verhalten.

Die vollkommene Uebereinstimmung vertrocknender und gepresster Muskeln lässt vermuthen, dass die auffallende Neigung zu secundärer Erregung in beiden Fällen einer und derselben Ursache zuzuschreiben ist, nämlich dem Wasserverlust, der im einen Falle durch langsame Verdunstung, im andern durch starken Druck herbeigeführt wird. Es kann dabei kaum in Betracht kommen, dass die Veränderung im einen Falle den ganzen Muskel, im andern dagegen nur einen grösseren oder kleineren Abschnitt desselben betrifft, innerhalb dessen die secundäre Erregung erfolgt. Kühne erwähnt selbst gelegentlich, dass „der Muskel wie vertrocknet aus der Presse kam“, und macht an anderer Stelle auf das „trockene, glanzlose Aussehen“ der gepressten, abgeplatteten Muskelstrecke aufmerksam, deren Verhalten auch nach Aufhören des Druckes noch bestehen bleibt, so dass nothwendig eine durch denselben bewirkte Veränderung der Muskel-

substanz als die eigentliche Ursache der secundären Wirksamkeit angesehen werden muss. Auch hinsichtlich der Erregbarkeit scheinen im Allgemeinen gepresste und vertrocknende Muskeln übereinzustimmen, indem dieselbe in beiden Fällen erheblich gesteigert erscheint. Freilich ist dies bei langsamem Wasserverlust durch Verdunstung in einem viel höheren Maasse der Fall, als bei dem Pressen, wo Kühne nur Anfangs eine deutliche Erregbarkeitssteigerung der Pressstrecke nachzuweisen vermochte, während dieselbe später, ungeachtet starker secundärer Wirkungen, eine bedeutend verminderte Anspruchsfähigkeit zeigte. Es kann übrigens die Erregbarkeitssteigerung an sich nicht als die alleinige Ursache der secundären Erregung angesehen werden, da sich leicht zeigen lässt, dass eine in anderer Weise herbeigeführte, noch viel bedeutendere Erregbarkeitserhöhung (etwa durch Einwirkung von Lösungen von $Na_2CO_3$) den Muskeln nicht die Fähigkeit ertheilt, in der geschilderten Weise auf einander zu wirken. Ebenso wenig kann dies ferner durch den veränderten zeitlichen Verlauf der Erregung bedingt sein, da sonst Vergiftung mit Veratrin, wodurch die Muskeln bekanntlich auch in einen Zustand gerathen, in welchem sie bei jedem leichten Reize in langdauernde Contractur verfallen, die Fähigkeit der secundären Erregung von Muskel zu Muskel bedingen müsste, was nie der Fall ist. Ein sehr wesentliches Moment scheint mir dagegen in dem Umstande zu liegen, dass die gegenseitige Berührung der Präparate eine unverhältnissmässig innigere ist, wenn die sich berührenden Flächen einen gewissen Grad von Trockenheit besitzen. Dies hat vielleicht auch für den einzelnen Muskel Geltung, indem sich die einzelnen Primitivfasern in dem Maasse dichter an einander legen, als der Muskel Wasser verliert. Doch erscheint es dabei auffallend, dass, ungeachtet der unzweifelhaften Verschiedenheit des Wassergehaltes in den oberflächlich und tiefer gelegenen Faserschichten des Muskels, die Uebertragung der Erregung sich doch nicht bloss auf die ersteren zu beschränken scheint, obschon die directe Reizung der feuchteren, fascienlosen Innenseite weniger sicher zu secundärer Erregung des Muskels führt, als Reizung der trockenen Aussenseite. Es scheint dies dafür zu sprechen, dass die trockenen Faserschichten, welche zugleich die erregbareren sind, sich vielleicht noch in anderer Beziehung (etwa durch eine stärkere elektromotorische Wirksamkeit) vor den andern auszeichnen. Jedenfalls dürften mehrere Umstände zusammenwirken, um das geschilderte Verhalten vertrocknender oder gepresster Muskeln herbeizuführen.

Jüngst hat Langendorff (59) interessante Beobachtungen über ganz analoge Erscheinungen wie an vertrocknenden Muskeln nach Injection von Glycerin unter die Haut von Fröschen mitgetheilt, die offenbar ebenfalls auf der durch Wasserentziehung bedingten Fähigkeit zu secundärer Erregung von Muskel zu Muskel beruhen. Werden 1,5—2 ccm Glycerin unter die Rückenhaut eines curarisirten Frosches injicirt, so treten nach einiger Zeit bei jeder Reizung eines Muskels heftige und lang andauernde Contractionen nicht nur dieses letzteren selbst, sondern auch benachbarter Muskeln auf, welche durchaus jenen gleichen, die man an vertrocknenden Präparaten zu beobachten Gelegenheit hat, und zweifellos auch in gleicher Weise zu deuten sind.

## III. Die positive Schwankung des Muskelstromes.

Nach Hering's Auffassung würde von den „Actionsströmen" im Hermann'schen Sinne, welche nur durch absteigende Aenderung der einen abgeleiteten Stelle entstehen, „eine andere Art von Actionsströmen zu unterscheiden sein, welche durch aufsteigende Aenderung der einen abgeleiteten Stelle bedingt sind, während die andere dabei nicht nothwendig in absteigender Aenderung begriffen zu sein braucht". Man würde, wie leicht ersichtlich, wenn dieser Fall bei Muskeln wirklich vorkommt, als Folge tetanisirender Reize bei Vorhandensein eines künstlichen Querschnittes nicht, wie in allen bisher besprochenen Fällen, eine negative, sondern umgekehrt eine positive Schwankung des Demarcationsstromes zu erwarten haben, indem jeder abgeleitete Punkt der unversehrten Oberfläche in Folge der eingeleiteten aufsteigenden Aenderung sich positiver zum Querschnitt verhalten müsste, als vorher. In neuerer Zeit sind nun in der That einige Beobachtungen mitgetheilt worden, welche zu beweisen scheinen, dass der in Rede stehende, theoretisch mögliche Fall wirklich vorkommt. Nachdem zuerst Gaskell am Herzmuskel der Schildkröte bei Reizung des N. vagus eine ausgesprochene positive Schwankung beobachtet hatte, ist es mir selbst gelungen, die gleiche Erscheinung bei indirecter tetanisirender Reizung des Schliessmuskels der Krebsscheere nachzuweisen. Auf Grund von ausgedehnten Untersuchungen über die Innervation und die physiologischen Eigenschaften des Herzmuskels gelangte Gaskell (60) zu der Ansicht, dass derselbe (wie auch andere Gewebe) von zweierlei, functionell verschiedenen Nervenfasern versorgt wird, von welchen er die einen (motorische bezw. accellerirende Nerven) als „katabolisch" bezeichnet, weil es ihre Aufgabe sei, in dem Gewebe eine destructive Veränderung einzuleiten, die anderen (Hemmungsfasern) als „anabolisch", weil die Veränderung, die sie hervorrufen, constructiver Art (assimilatorischer Natur) ist; wie dieser Auffassung zu Folge „eine Zuckung oder ein Zuwachs in der Kraft der Muskelthätigkeit ein Zeichen von Disintegration (Dissimilation) ist oder ein Zeichen der Thätigkeit eines katabolischen oder motorischen Nerven, ebenso ist Erschlaffung ein Zeichen der Integration (Assimilation), d. h. der Thätigkeit eines anabolischen oder Hemmungsnerven". Eine ähnliche Ansicht hatte schon früher in Anlehnung an Hering's Entwicklungen Löwit (61) ausgesprochen. Auch waren bereits vor Gaskell, wiewohl ohne Erfolg, daraufhin Versuche angestellt worden, ob etwa der durch Vagusreizung bewirkte diastolische Stillstand des Herzens von besonderen galvanischen Wirkungen begleitet sei. Mittels des Telephons untersuchte Wedenski (62), mittels des Capillarelektrometers Taljantzeff (63) das Froschherz während des Vagusstillstandes; da im einen Falle kein Ton, im andern kein Ausschlag bemerkbar wurde, so schien der Schluss auf Abwesenheit einer irgendwie gearteten galvanischen Wirkung begründet. Bei einer Reizung, welche keine völlige Aufhebung, sondern nur eine Verlangsamung der Herzschläge veranlasste, hörte Wedenski eine Reihe von kurzen, mit den Herzperioden zusammenfallenden Tönen, deren Höhe derjenigen des Inductoriums entsprach. Die Deutung derselben als Ausdruck der Wirkung motorischer Vagusfasern muss aber wohl als sehr fraglich bezeichnet werden. Es ist nun ohne Weiteres klar, dass es nicht

wohl angeht, einen beweisenden Versuch über die eventuellen galvanischen Folgewirkungen der Vagusreizung während der Fortdauer der normalen rhythmischen Thätigkeit des Herzens anzustellen; andererseits ist es aber nicht leicht, einen länger anhaltenden Stillstand zu erzielen, ohne dass die anatomischen und functionellen Beziehungen des Nerven zum Muskel in erheblichem Grade gestört sind. Gaskell ist es jedoch gelungen, aus dem Herzen der Schildkröte ein Präparat zu gewinnen, welches dem gewöhnlichen Nerv-Muskelpräparat insofern entspricht, als sich der Muskel dauernd in Ruhe befindet, während dagegen der Nerv ein Hemmungsnerv ist. Bei der Schildkröte sowohl wie auch beim Krokodil verläuft ein besonderer Nerv („Coronarnerv") mit einer der Coronarvenen vom Venensinus zu der Herzfurche, den man im Zusammenhang mit dem Sinus von den übrigen Herzabtheilungen völlig freipräpariren kann, so dass der Nerv nunmehr die einzige Verbindung zwischen dem vom Sinus getrennten Vorhof mit seinem Ventrikel bildet. Da beide unmittelbar nach der Trennung längere Zeit vollkommen ruhig bleiben und erst später wieder zu pulsiren anfangen, so ist es möglich, während der Ruhepause den beabsichtigten Versuch auszuführen. Zu diesem Zwecke wird die Spitze des betreffenden Vorhofes verbrüht, so dass ein starker Demarcationsstrom entsteht, wenn die ableitenden Elektroden einerseits den thermischen Querschnitt, anderseits die unversehrte Basis berühren. Wie der Ventrikelstrom, so nimmt auch der Vorhofsstrom Anfangs rasch, dann immer langsamer ab. Während dieser Zeit bewirkt nun jede Vagusreizung eine positive Schwankung, welche, rasch beginnend, in der Regel schon nach 10 Sekunden ihr Maximum erreicht, um nach Beendigung der Reizung mit zunehmender Schnelligkeit zu verschwinden, so dass in 18—20 Sekunden der Magnet jene Lage einnimmt, in die er auch ohne Vagusreizung gelangt sein würde. Es kann nicht bezweifelt werden, dass diese Wirkung auf Veränderungen beruht, welche in dem unverletzten Theil des Vorhofes entstehen und „von einem Zuwachs der Positivität an dieser Stelle begleitet sind, geradeso wie die Contraction des Vorhofes von einer Verminderung der Positivität des unverletzten Gewebes begleitet ist". Beginnt daher der Vorhof wieder zu schlagen, so bewirkt jede Contraction eine in der Regel viel stärkere negative Schwankung des Demarcationsstromes, doch kommen auch Fälle vor, wo beide Schwankungsformen annähernd gleich gross ausfallen; ein charakteristischer Unterschied macht sich jedoch stets hinsichtlich der Schnelligkeit des Abklingens beider Wirkungen geltend. Immer erfolgt der Rückschwung des Magneten nach der negativen Schwankung unverhältnissmässig rascher als nach einer positiven. Wird die Reizung des Vagus längere Zeit fortgesetzt, so kann noch während derselben die positive Schwankung völlig abklingen. Durch Atropinvergiftung lässt sich die Fähigkeit des Vagus, die geschilderten galvanischen Wirkungen hervorzurufen, ebenso sicher aufheben, wie die bewegungshemmende Function desselben.

Bekanntlich steht das Herz nicht nur unter dem Einfluss hemmender, sondern auch antagonistisch wirkender, erregender Nervenfasern, und es war daher an die Möglichkeit zu denken, durch Reizung dieser letzteren auch gegensinnige galvanische Wirkungen zu erzielen. In der That ist es Gaskell gelungen, hierbei unter gewissen Umständen eine negative Schwankung am ruhenden Ventrikel hervorzurufen (64).

Untersuchungen, welche ich selbst über die Innervationsverhältnisse der Scheerenmuskeln des Krebses ausführte (65), deren Resultate später noch eingehend zu besprechen sein werden, haben ergeben, dass auch hier jeder der beiden antagonistisch wirkenden Muskeln, ähnlich wie das Herz, unter dem Einfluss von zweierlei, functionell verschiedenen (hemmenden und erregenden) Faserarten steht, die, in demselben Nervenstamm verlaufend, entgegengesetzte mechanische Effecte hervorzurufen vermögen. Es lag daher der Gedanke nahe, dass denselben auch entgegengesetzte elektromotorische Wirkungen als negative beziehungsweise positive Schwankung des Muskelstromes entsprechen würden. Der Untersuchung standen allerdings nicht unerhebliche Schwierigkeiten entgegen, die einerseits in dem Umstande begründet sind, dass es wenigstens beim Flusskrebs nicht möglich ist, den Nerven in erregbarem Zustande zu isoliren, während man andererseits gezwungen ist, auch den Muskel innerhalb der Chitinschaale zu belassen. Dazu zwingen, abgesehen von allen anderen Gründen, schon die Ursprungsverhältnisse der einzelnen Fasern, welche, von einem sehr grossen Theil der Innenfläche des Scheerenendgliedes entspringend, im Allgemeinen convergent nach der Sehne hin verlaufen. Es liegt daher hier ein ähnliches Verhältniss vor, wie etwa an dem Sehnenspiegel des Gastrocnemius vom Frosch. An welcher Stelle der Scheerenbasis man auch immer die Schaale entfernen mag, immer liegen künstliche Querschnitte der Muskelbündel vor, und nirgends tritt die unversehrte Oberfläche (der natürliche Längsschnitt) allein zu Tage.

Es erscheint unter diesen Umständen am zweckmässigsten, einerseits von einer verletzten Stelle im Bereiche jenes Theiles der Scheere abzuleiten, innerhalb dessen die Fasern des Schliessmuskels entspringen, wobei es auf die Lage der betreffenden Stelle im Allgemeinen nicht ankommt, und sich anderseits des in elektromotorischer Hinsicht indifferenten Gewebes zur Ableitung von den unversehrten Theilen des Muskels zu bedienen, welches das Innere der hohlen Scheerenbranchen ausfüllt und gewissermaassen als eine Verlängerung der Sehne angesehen werden kann. Man bricht daher, am besten in der Nähe der Scheerenbasis, ein kleines Stück der Schaale von der äusseren Kante her nach der Innen- oder Aussenfläche hin mittels einer Knochenzange weg. Die zweite, zur Ableitung des Demarcationsstromes dienende, kleinere Oeffnung wird nach gänzlicher Entfernung des kleinen Oeffnungsmuskels ebenfalls am Aussenrande, etwa der Mitte der unbeweglichen Scheerenbranche entsprechend, angelegt, so dass die Möglichkeit besteht, gleichzeitig auch die Gestaltveränderungen des Schliessmuskels durch die Bewegungen des anderen, frei eingelenkten Scheerenarmes zu erkennen. Die Reizelektroden (Platinspitzen) werden durch das längste Glied des Scheerenarmes nahe dem Aussenrande durchgestochen. Bei dieser Versuchsanordnung verhält sich natürlich die der Scheerenbasis nähere Ableitungsstelle immer negativ zu der entfernteren.

Wird nun nach vorgängiger Compensation des Demarcationsstromes der Scheerennerv tetanisirend gereizt, so beobachtet man bei allmählicher Annäherung der Rollen des Schlittenapparates in der Regel zuerst eine mehr oder weniger beträchtliche Ablenkung im Sinne einer positiven Schwankung des Demarcationsstromes, worauf doppelsinnige (erst negative, dann positive) und schliesslich rein negative Ausschläge erfolgen. Im Allgemeinen stehen auch hier die positiven Ablenkungen

an Grösse hinter den negativen zurück. Bezüglich des zeitlichen Verlaufes der positiven Schwankung ist zu bemerken, dass sie dem Beginn der Reizung in der Regel rasch folgt und während derselben nur sehr langsam abnimmt. Da der Schliessmuskel der Krebsscheere häufig in einem mehr oder weniger ausgeprägten, tonischen Contractionszustand sich befindet, welcher, wie später gezeigt werden wird, durch schwache Reizung des Nerven beseitigt werden kann, während starke Erregung stets die Contraction verstärkt, beziehungsweise hervorruft, so scheint es naheliegend, die erwähnten galvanischen Veränderungen mit den gleichzeitigen Gestaltveränderungen des Muskels in directen, ursächlichen Zusammenhang zu bringen. Doch lässt sich ein derartiger Parallelismus der beiderlei Reizerfolge durchaus nicht constatiren. Denn man hat Gelegenheit, sich oft genug davon zu überzeugen, dass der elektrische Erfolg noch rein positiv oder doppelsinnig sein kann, während der Muskel schon dauernd tetanisch verkürzt bleibt. Es kommen ferner gar nicht selten Fälle vor, wo der Schliessmuskel sich bei einer gewissen Reizstärke kräftig contrahirt, während die elektrischen Veränderungen äusserst geringfügig erscheinen, indem entweder sichtlich ein Kampf gegensinniger Wirkungen besteht oder überhaupt kein merklicher Erfolg, weder im positiven noch im negativen Sinne, zu beobachten ist. Stärkere Ströme bewirken in solchem Falle gewöhnlich einsinnig negative Ablenkungen, die jedoch meist eine auffallend geringe Grösse zeigen und gewöhnlich von einer starken positiven Nachschwankung nach Beendigung der Reizung gefolgt erscheinen.

Auffallend geringe galvanische Wirkungen oder gänzliches Fehlen derselben kommen, wie es scheint, besonders häufig bei Thieren vor, welche vorher längere Zeit bei sehr niedriger Temperatur (0—5° C.) gehalten wurden. Unter gleichen Umständen tritt in anderen Fällen die positive Schwankung bei schwacher Reizung besonders deutlich und stark hervor. Im Uebrigen gestalten sich jedoch die Versuchsresultate an Präparaten verschiedener, scheinbar gleich beschaffener Krebse überaus wechselnd und mannigfaltig. In einzelnen Fällen gelang es, durch sehr starke Curaredosen bei beliebigen Reizstärken nur einsinnig positive Wirkungen zu erzielen, obschon sich der Muskel noch bei jeder stärkeren Reizung tetanisch verkürzt und daher von einer irgend vollständigen Curarewirkung nicht die Rede sein kann. Immerhin findet man auch sonst nach Curarevergiftung die positive Schwankung im Vergleich zu normalen Präparaten stärker entwickelt, wenngleich Ablenkungen im Sinne einer negativen Schwankung bei grösserer Reizstärke noch hervortreten.

In der Folge ist es mir aber gelungen, rein einsinnige, positive Wirkungen durch Anwendung eines einfachen Kunstgriffes zu erzielen, indem durch Ermüdung des Schliessmuskels in Folge einseitiger Inanspruchnahme seiner Leistungen die Erfolge der Reizung der motorischen Antheile des Scheerennerven möglichst herabgedrückt wurden.

Es gelingt bei frischen, möglichst lebhaften Krebsen leicht und in verhältnissmässig kurzer Zeit, den Schliessmuskel so weit zu ermüden, dass eine willkürliche oder reflectorische Contraction desselben nicht oder nur in sehr unvollkommener Weise möglich ist. Man darf sich nur die Mühe nicht verdriessen lassen, durch beständig fortgesetzte Reizung des Thieres (Einschieben fester Körper und des

Fingers zwischen die Scheerenbranchen) möglichst oft wiederholte, kräftige Contractionen des betreffenden Muskels anzuregen. Die Anfangs sehr bedeutende Kraft und Ausdauer desselben erlahmt dann überraschend bald; es werden immer längere Ruhepausen erforderlich, um den Krebs zu abermaliger, wirksamer Schliessung der Scheeren zu veranlassen, und schliesslich gelingt dies selbst durch die schmerzhaftesten Eingriffe nicht mehr.

Wird nun ein so ermüdetes Präparat in der oben angegebenen Weise auf seine elektromotorische Wirksamkeit während der Reizung geprüft, so zeigt sich ausnahmslos, dass jede Spur einer negativen Schwankung fehlt, während starke positive Ablenkungen jede überhaupt wirksame, tetanische Erregung des Nerven begleiten. Die Wirkung beginnt an verschiedenen Thieren bei einer ziemlich wechselnden Stromstärke, nimmt dann bei Annäherung der Rollen des Schlittenapparates bis zu einer gewissen Grenze zu, um bei weiterer Steigerung der Reizstärke in der Regel wieder etwas abzunehmen, was vielleicht zum Theil noch als eine Interferenzwirkung der beiden gegensinnigen Reizerfolge gedeutet werden kann, wofür unter Anderem auch der Umstand spricht, dass bei geringeren Graden der Erschöpfung des Schliessmuskels alle nur möglichen Uebergänge zwischen doppelsinnigen Wirkungen mit vorwiegend positiven Ablenkungen, deren Grösse mit wachsender Stromstärke abnimmt, und rein positiver Schwankung vorkommen.

Die mehrfach betonte Unabhängigkeit der galvanischen Reizerfolge von gleichzeitigen Gestaltveränderungen des Muskels ergiebt sich aus den in Rede stehenden Versuchen mit zweifelloser Sicherheit. In sehr vielen Fällen treten an ermüdeten Präparaten bei starker künstlicher Reizung vom Nerven aus noch mechanische Erfolge ein, die sich durch Verkürzung des Schliessmuskels äussern, welche dann aber nicht von einer negativen, sondern stets von einer positiven Schwankung des Muskelstromes begleitet erscheint. In anderen Fällen wieder fehlen Gestaltveränderungen des Muskels selbst bei stärkster Reizung, während demungeachtet die positive Schwankung in scheinbar unverminderter Stärke hervortritt. Ich hatte Gelegenheit, dieselbe Erscheinung auch einmal an einem Schliessmuskelpräparate von einem Krebs zu beobachten, dessen sämmtliche Muskeln offenbar pathologisch verändert waren und weisslich getrübt, wie gekocht aussahen. Nach der in der früher angegebenen Weise herbeigeführten Ermüdung contrahirten sich die Schliessmuskeln der Scheeren selbst bei Reizung des Nerven mit übergeschobenen Rollen auch nicht spurweise, obschon die positive Schwankung des Muskelstromes sehr stark ausgeprägt war. Es ergiebt sich daher aus den Versuchen mit voller Bestimmtheit, dass eine positive Schwankung des Muskelstromes als Folgewirkung der Reizung des Nerven nicht nur dann eintreten kann, wenn der tonisch verkürzte Muskel erschlafft, sondern auch, wenn er im tonusfreien Zustande keinerlei Gestaltveränderungen bei der Reizung erkennen lässt oder sich dabei sogar verkürzt.

Bezüglich des zeitlichen Verlaufes der positiven Schwankung ist zu erwähnen, dass der Beginn der Ablenkung in der Regel mit dem Anfang der Reizung zusammenfällt, worauf das Scalenbild bei anhaltendem Tetanisiren des Nerven zunächst einige Zeit in maximaler Ablenkung verharrt, um bei Oeffnung des Reizkreises mit abnehmen-

der Geschwindigkeit der Ruhelage sich zu nähern, die es jedoch, wenigstens bei den ersten Reizungen, nicht vollständig wieder erreicht, so dass der Muskelstrom in Folge der Nervenreizung zunächst dauernd zunimmt.

Bewahrt man ein Präparat, das sich in jenem Zustande der Ermüdung befindet, wo jede wirksame Reizung nur zu einer positiven Schwankung des Muskelstromes führt, bei niederer Temperatur länger auf, und prüft man von Zeit zu Zeit den Erfolg der Nervenreizung, so findet man, dass die Ablenkungen unter sonst gleichartigen Bedingungen, bei gleichem Rollenabstand und gleicher Schliessungsdauer allmählich geringer werden und unter Umständen sogar ihre Zeichen wechseln, indem bei starker Reizung wieder eine schwache negative Schwankung entweder als Vorschlag zu einer stärkeren, positiven Ablenkung oder auch allein hervortritt. Es vermag sich daher ein ermüdetes Muskelpräparat bei längerer Ruhe dem normalen, durch die Doppelsinnigkeit der galvanischen Reizerfolge charakterisirten Zustande bis zu einem gewissen Grade wieder zu nähern. Die erwähnten Veränderungen sind unabhängig von der gleichzeitigen Abnahme des Muskelstromes, die man durch nachträgliche weitere Verletzung bisher noch unversehrter Theile des Muskels leicht auszuschliessen vermag. Wenn es, wie die vorstehend mitgetheilten, leicht zu bestätigenden Thatsachen zeigen, gelingt, den Schliessmuskel der Krebsscheere einerseits durch anhaltende, erschöpfende Thätigkeit von Seite des Centralorganes und andererseits, wenn auch minder sicher, durch Vergiftung mit Curare in einen Zustand zu versetzen, wo derselbe bei tetanisirender Reizung des zugehörigen Nerven nur positive Schwankung des Muskelstromes zeigt, ist es noch viel leichter, diese letztere Wirkung gänzlich auszuschliessen und bei sonst gleicher Versuchsanordnung nur einsinnig negative Schwankungen zu erzielen. Es ist dies leicht begreiflich, wenn man berücksichtigt, dass die negativen Wirkungen schon unter normalen Verhältnissen beträchtlich überwiegen und die entgegengesetzten positiven nur während eines sehr beschränkten Intervalles der Reizscala rein hervortreten lassen, weiterhin aber vollständig decken.

Um nun diese letzteren auch schon bei schwacher Reizung ganz zu unterdrücken, genügt es in der Regel, die Versuchsthiere vorher während mehrerer Stunden in Wasser von 20—25° C. zu halten oder auch die abgeschnittenen Scheeren längere Zeit (etwa 1 Stunde) bei gewöhnlicher Zimmertemperatur im feuchten Raume liegen zu lassen. Der Schliessmuskel zeigt dann in Bezug auf die bei Nervenreizung zu beobachtenden elektromotorischen Wirkungen ein gerade entgegengesetztes Verhalten, wie nach anhaltender Thätigkeit.

Während der Muskel dann sowohl bei schwächster wirksamer Reizung der Nerven wie auch bei Anwendung der stärksten Ströme immer nur eine einsinnig negative Schwankung beobachten lässt und sich daher dann wie alle anderen bisher untersuchten, willkürlichen, quergestreiften Muskeln der Wirbelthiere verhält, treten andernfalls an demselben Muskel unter gleichen Bedingungen der Reizung und Ableitung gerade gegentheilige elektrische Veränderungen ein, die sich durch eine positive Schwankung des Demarcationsstromes äussern, und für welche es bisher nur noch am Herzmuskel der Wirbelthiere eine Analogie zu geben scheint.

Beiderlei gegensinnige Schwankungen des Muskelstromes zeigen, wenn sie unter den eben erwähnten Bedingungen als alleiniger Reizerfolg auftreten, sowohl in Bezug auf ihre Stärke, wie auch hinsichtlich des zeitlichen Verlaufes einige bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten, welche für die Deutung der Erscheinungen nicht ohne Belang sind. Vor Allem fällt auf, dass im einen wie im andern Falle die Grösse der am Galvanometer zu beobachtenden Ablenkungen fast immer viel bedeutender ist, als unter möglichst gleichartigen Bedingungen bei einem ganz normalen frischen Präparate eines „Kaltkrebses". Während hier die Ausschläge im einen oder andern Sinne nur selten mehr als 50 Scalentheile betragen, gehören an einem ermüdeten Schliessmuskel positive Ablenkungen von 100 Scalentheilen und noch bedeutendere negative Wirkungen an Präparaten von Warmkrebsen zu den häufigen Befunden. Eine sehr auffallende Thatsache ist ferner am normalen Schliessmuskel das rasche Zurückschwingen des im Sinne einer negativen Schwankung abgelenkten Magneten bei Fortdauer einer stärkeren Reizung, obschon, wie leicht nachzuweisen ist, die tetanische Zusammenziehung des Muskels bei Weitem länger anhält. Nicht selten überschreitet dann das Scalenbild sogar den Nullpunkt und bleibt im Sinne einer entgegengesetzten, positiven Schwankung abgelenkt. Ein vorher erwärmtes Präparat verhält sich in dieser Beziehung wesentlich verschieden: die negative Schwankung erreicht hier rasch ihren grössten Werth und zeigt bei Fortdauer der Nervenreizung nur eine geringe Abnahme. Erst bei Oeffnung des Reizkreises kehrt der Magnet in die Ruhelage zurück. Die Erscheinung verläuft also in diesem Falle ähnlich, wie bei quergestreiften Wirbelthiermuskeln.

Es wurde schon oben erwähnt, dass die positive Schwankung des ermüdeten Schliessmuskels Anfangs in der Regel zu einer dauernden Verstärkung des Demarcationsstromes führt, während sie sich weiterhin, bei öfter wiederholter Reizung jedes Mal langsam, aber vollständig ausgleicht. Eine negative Nachschwankung, wie sie häufig an stark curarisirten Präparaten beobachtet wird, fehlt regelmässig am ermüdeten Muskel.

Die nächstliegende Frage, welche sich an das Auftreten der positiven Schwankung bei indirecter, tetanisirender Reizung des Schliessmuskels knüpft, ist die, ob es sich hier um eine ähnliche discontinuirliche Zustandsänderung der Muskelsubstanz handelt, wie bei der die Erregung sonst begleitenden negativen Schwankung. Leider ist es mir nicht gelungen, diese Frage mit Hülfe eines Nerv-Muskel-Präparates vom Frosche zu entscheiden, da es auch unter den günstigsten Umständen nicht möglich scheint, secundäre Zuckung oder secundären Tetanus vom Schliessmuskel aus zu erhalten.

Die Untersuchung der betreffenden Erscheinungen mittels des Capillarelektrometers, zu der ich bisher nicht Gelegenheit fand, dürfte wohl auch hier zum Ziele führen.

Die hier mitgetheilten Untersuchungsergebnisse gestatten nun mit Rücksicht auf andere, später zu erörternde Beobachtungen an demselben Präparate eine Deutung, welche sich unmittelbar an die oben erwähnte Auffassung Gaskell's anlehnt. Berücksichtigt man, dass der Schliessmuskel der Krebscheere nachweislich von zwei functionell verschiedenen, hemmenden und erregenden (Assimilirungs- und Dissimilirungs-) Nerven versorgt wird, welche bei ihrer Erregung entgegen-

gesetzte Zustandsänderungen der Muskelsubstanz herbeiführen, die sich einerseits durch gegensinnige Gestaltveränderungen, andererseits aber durch gegensätztliche elektromotorische Wirkungen äussern können, so würde man anzunehmen haben, dass der bei nicht zu geringer Intensität des künstlichen, auf den Nerven wirkenden Reizes zu beobachtende galvanische Erfolg in der Regel das Resultat des Zusammenwirkens von zwei gegensätzlichen, gleichzeitig angeregten Processen ist, deren wechselseitiges Verhältniss einerseits von der Stärke der Reizung, andererseits aber von dem jeweiligen Zustande des Muskels abhängig erscheint.

Zu Gunsten der Annahme einer versteckten Doppelsinnigkeit der galvanischen Reizerfolge auch in dem Falle, wo, wie bei starker Reizung des normalen Schliessmuskels, thatsächlich nur einsinnige negative Ablenkungen beobachtet werden, spricht vor Allem deren überaus wechselnde Grösse unter annähernd gleichen Versuchsbedingungen. Es erklärt sich dann auch ohne Weiteres die auffallende Thatsache, dass gerade an frischen, sehr lebenskräftigen Thieren entnommenen Präparaten die galvanischen Wirkungen der Reizung oft sehr geringfügig erscheinen und bei einer gewissen mittleren Stromstärke gänzlich fehlen können. Es wird dies immer dann der Fall sein müssen, wenn die beiden entgegengesetzten Processe sich in Bezug auf die dadurch bewirkten elektrischen Veränderungen des Muskels gerade aufheben. Endlich stehen auch die früher erwähnten doppelsinnigen Wirkungen und Interferenzerscheinungen (die positive Nachschwankung und das Oscilliren des Magneten um eine neue Gleichgewichtslage) mit der obigen Annahme im Einklang. Wenn es sich darum handelt, die einsinnigen, aber entgegengesetzten Wirkungen sehr schwacher und stärkster Reizung zu erklären, so würde ersterenfalls eine leichtere Anspruchsfähigkeit der hemmenden (assimilirenden), andererseits ein Ueberwiegen der durch die erregenden (dissimilirenden) Fasern im Muskel ausgelösten Processe anzunehmen sein.

Es muss ferner noch der Umstand besonders hervorgehoben werden, dass es, wie die Erfahrung lehrt, durch künstliche Reizung des Nervenstammes niemals gelingt, jenen Ermüdungszustand des Muskels, in welchem sich derselbe durch eine besondere Disposition für die positiven galvanischen Erfolge auszeichnet, herbeizuführen, während der Versuch niemals fehlschlägt, wenn die Ermüdung durch natürliche Erregung des Nerven von Seite des Centralorganes bewirkt wird. Dieser Unterschied wird begreiflich, wenn man annimmt, dass letzterenfalls die erregenden Fasern allein oder doch vorwiegend in Anspruch genommen werden, während bei künstlicher Reizung nothwendig immer beide Faserarten zugleich erregt werden, so dass die im einen und im andern Falle resultirenden Zustandsänderungen des Muskels auch entsprechend verschieden sein müssen.

Besonderer Nachdruck muss endlich auch auf die Thatsache gelegt werden, dass bei indirecter Reizung des Schliessmuskels die galvanischen Wirkungen keineswegs in so naher Beziehung zu den mechanischen Reizerfolgen stehen, wie dies auf Grund zahlreicher Erfahrungen an Nerv-Muskel-Präparaten von Wirbelthieren anzunehmen ist. Es macht sich vielmehr, wie gezeigt wurde, eine sehr weitgehende

Unabhängigkeit beider bemerkbar, indem ungeachtet kräftiger Contraction des Muskels der galvanische Erfolg der Reizung unter Umständen nur in geringem Maasse, wenn auch im richtigen Sinne (als negative Schwankung) entwickelt erscheint, in anderen Fällen aber gänzlich fehlen kann oder sogar als positive Schwankung hervortritt. Diese Thatsache nöthigt mit Rücksicht auf die vorstehenden Erörterungen zu der Annahme, dass das gegenseitige Verhältniss der beiden im Muskel gleichzeitig angeregten Processe in Bezug auf den mechanischen Erfolg der Reizung einen anderen Werth besitzen kann, als in Bezug auf die elektromotorischen Wirkungen, indem dort die Folgen der Erregung, hier aber die der gleichzeitigen Hemmung überwiegen, resp. allein zum Ausdruck gelangen.

Es sei hierbei auf die Analogie hingewiesen, welche zwischen diesem Verhalten des Schliessmuskels und Beobachtungen von Fano am Herzmuskel der Schildkröte zu bestehen scheint, wo ebenfalls keine vollkommene Uebereinstimmung zwischen den Gestaltveränderungen des Muskels und den gleichzeitig zu beobachtenden elektrischen Erscheinungen besteht (66).

## IV. Die secundär elektromotorischen Erscheinungen an Muskeln.

An Muskeln (wie auch Nerven, elektrischen Organen und wohl überhaupt an irritablem Plasma) treten im Gefolge elektrischer Durchströmung gewisse elektromotorische Wirkungen hervor, welche sich den Actionsströmen auf's Innigste anschliessen und gewissermaassen nur eine besondere Erscheinungsweise derselben darstellen. Schon 1834 entdeckte Peltier, dass länger durchströmte Froschgliedmaassen, sowie isolirte Muskeln, ja Stücke von solchen einen Strom im umgekehrten Sinne entwickeln. Er deutete dies darauf, dass an den Grenzflächen zwischen thierischen Theilen und zuleitender Flüssigkeit, wie an einer metallischen Zwischenplatte, Sauerstoff und Wasserstoff ausgeschieden werden.

Du Bois-Reymond (67), der die Untersuchung dieser Verhältnisse später wieder aufnahm, glaubte sich überzeugt zu haben, dass der secundäre Strom (Nachstrom), wenn überhaupt, so doch nicht ausschliesslich von den an den Polen ausgeschiedenen Jonen abhängig ist, sondern auch von den dazwischen gelegenen Strecken ausgeht, indem er jeden beliebigen Abschnitt der intrapolaren Strecke eines längsdurchströmten Muskels nach Oeffnung des polarisirenden Stromes in gleichem Sinne elektromotorisch wirksam fand; er vertrat demzufolge die Ansicht, dass es sich hier hauptsächlich um sogenannte „innere Polarisation“ handelt.

Zahlreiche anorganische und organische poröse, mit einem Elektrolyten getränkte Körper besitzen in der That die Fähigkeit, negative innere Polarisation anzunehmen. Der polarisirende Strom theilt sich dann zwischen der schlechter leitenden, tränkenden Flüssigkeit und dem porösen Gerüst, wobei das letztere durch ausgeschiedene Jonen polarisirt wird. „Jedes der unzähligen Zwischenplättchen wirkt nun elektromotorisch im umgekehrten Sinne von dem, in welchem es durchflossen wurde.“ Aus der Superposition aller dieser Partialströme

geht dann der durch den angelegten Bogen sich ergiessende Stromzweig hervor. Jede gleich lange Strecke eines solchen regelmässig gestalteten (etwa prismatischen oder cylindrischen) Körpers wirkt im Allgemeinen nach der Durchströmung gleich stark secundär elektromotorisch. Es zeigte sich jedoch bald, dass durchströmte lebende Muskeln sich in dieser Beziehung ganz wesentlich verschieden verhalten, wie todte organische oder anorganische Körper, vor allen Dingen in dem Punkte, dass neben den negativen unter Umständen auch positive Nachströme auftreten. Um die Polarisationserscheinungen an Muskeln zu untersuchen, bediente sich Du Bois-Reymond in der Regel der gehörig ausgespannten Musculi gracilis und semimembranosus. Je ein Paar unpolarisirbarer Elektroden dienten einerseits zur Zuleitung des polarisirenden Stromes, andererseits zur Ableitung des Polarisationsstromes. Die letzteren wurden in der Regel zwischen jenen innerhalb der intrapolaren Strecke angelegt. Durch eine besondere Vorrichtung war es möglich, die „Schliessungszeit", d. i. die Zeit, während welcher der polarisirende Strom durch das Polarisationsobject gesandt wird, von 0,001—20 Sekunden zu verändern. Dieselbe Vorrichtung vermittelte zugleich die Schliessung des Bussolkreises nach Oeffnung des Kettenkreises nach möglichst kurzer und immer gleicher Zeit.

Die secundär elektromotorischen Wirkungen, welche unter den erwähnten Versuchsbedingungen an Muskeln beobachtet werden, hängen nun sehr wesentlich ab von der Dichte und Dauer des primären Stromes, und erscheinen wegen der beständigen Interferenz negativer und positiver Wirkungen zunächst sehr verworren. „Bei Stromdichten unter der von zwei Grove und bei ganz kurzer Schliessungszeit erscheint überhaupt keine an der Bussole bemerkbare Polarisation. Die ersten Spuren, welche man bei einem Daniell und einer Sekunde Schliessungszeit auftreten sieht, sind negativ. Die ersten positiven Spuren dagegen kommen erst bei zwei Grove und ungefähr 0,3 Sek. Schliessungszeit zum Vorschein."

Bei wachsender Schliessungszeit sah Du Bois-Reymond die positive Polarisation rasch ein Maximum erreichen, um dann langsamer abzunehmen und in negative Polarisation überzugehen, welche dann ihrerseits bis zu einem Maximum zunimmt. Als „kritische" Schliessungszeit bezeichnet Du Bois-Reymond jene, bei welcher die positive Polarisation in die negative übergeht. Die stärkste positive Polarisation wurde bei diesen Versuchen durch 0,075 Sek. lange Schliessung von 20 Grove (!), die stärkste negative Polarisation bei 10 Minuten langer Schliessung eines Grove beobachtet. Kurz dauernde Stromstösse (Inductionsschläge) erzeugen stets nur positive Polarisation.

Sowohl die positive als auch die negative Polarisation sind sehr nachhaltig und überdauern unter Umständen die Oeffnung des polarisirenden Stromes um 20 Minuten und mehr. Erfolgte diese letztere um die kritische Zeit, so beobachtete Du Bois-Reymond nicht selten doppelsinnige Ablenkungen, und zwar meist zuerst negativer, dann positiver Polarisation entsprechend. Es hat dies Verhalten seinen Grund in dem Umstande, dass vom Augenblick der Schliessung an stets beide Polarisationen gleichzeitig vorhanden sind, aber nach verschiedenen Gesetzen wachsen, „indem die negative Polarisation mehr der Schliessungszeit proportional zunimmt, die positive zuerst schnell, dann langsam ansteigt".

Durch Versuche, bei welchen abwechselnd die obere und untere Hälfte regelmässiger Muskeln durchströmt und auf ihren Polarisationszustand geprüft wurde, hielt es ferner Du Bois-Reymond für erwiesen, dass „die obere Hälfte in aufsteigender, die untere in absteigender Richtung stärkere positive Polarisation zeigt".

Abgestorbene Muskeln zeigen zwar noch Spuren negativer innerer Polarisirbarkeit, die erst durch Kochen ganz vernichtet werden; positive Polarisation kommt dagegen ausschliesslich nur lebenden Muskeln zu.

Du Bois-Reymond gelangt zu dem Schlusse, „dass in den positiv-polarisirbaren Gebilden nicht dem primären Strome gleichgerichtete elektromotorische Kräfte erzeugt, sondern dass die Träger schon vorhandener elektromotorischer Kräfte (elektromotorische Molekeln) dem primären Strome gleichgerichtet werden".

Wie wenig jedoch auch diese Befunde geeignet sind, der Molekulartheorie als Stütze zu dienen, ergiebt sich sehr schlagend aus den späteren Untersuchungen von Hering und Hermann (68 und 69).

Hering lieferte in überzeugender Weise den Beweis, dass von einer inneren positiven oder negativen Polarisation längsdurchströmter Muskeln im Sinne Du Bois-Reymond's zunächst überhaupt nicht die Rede sein könne, indem der wesentliche Sitz der durch den Reizstrom bedingten elektromotorischen Veränderungen diejenigen Stellen der contractilen Substanz sind, an welchen der Strom ein- und austritt (die physiologischen Pole), so dass die nahe Beziehung zwischen diesen Erscheinungen und den polaren Stromeswirkungen unverkennbar hervortritt.

Wenn im Sinne früherer Auseinandersetzungen jede Veränderung der chemischen Thätigkeit in irgend einem Theil der Muskelfaser die allgemeine Bedingung für das Auftreten elektromotorischer Wirkungen ist, so lässt sich von vornherein erwarten, dass bei Durchströmung eines parallelfaserigen Muskels die an der physiologischen Kathode und Anode voraussichtlich eintretende Alterirung des Chemismus der contractilen Substanz zur Entstehung von Spannungsdifferenzen führen dürfte, welche sich verrathen müssten, wenn das eine oder andere alterirte Muskelende mit einer Stelle der im Uebrigen unverändert gebliebenen Muskeloberfläche ableitend verbunden wird. Die Resultate, zu welchen Hering durch derartige Versuche am Musculus sartorius des Frosches gelangte, entsprechen in der That durchaus dieser Voraussetzung.

Wird der genannte Muskel bei mässiger Spannung fixirt und von den beiderseits belassenen Knochenstümpfen her durchströmt, so zeigt sich bei Ableitung von dem einen oder anderen Sehnenende und einem Punkte der Längsoberfläche der vor der Durchströmung gemessene Muskelstrom nach der Oeffnung des Reizstromes wesentlich verändert und je nach der Richtung, Stärke und Dauer des letzteren und Stärke und Richtung des anfänglichen Muskelstromes vermehrt, vermindert, ganz verschwunden oder umgekehrt. Hat man den Muskelstrom zuvor compensirt, so erhält man den positiven oder negativen Zuwüchsen des Muskelstromes entsprechende „Polarisationsströme", welche positiv oder negativ, d. i. dem Reizstrom gleich oder entgegengesetzt gerichtet sein können. Da dieselben ihre wesentliche Quelle an den anodischen und kathodischen Stellen der Muskelsubstanz haben, so unterscheidet Hering eine anodische und kathodische

Polarisation. Die erstere kann je nach der Stärke und Dauer des Reizstromes sowohl positiv als negativ sein, die letztere ist in der grossen Mehrzahl der Fälle nur negativ.

Sehr schwache Ströme geben am frischen Muskel, sofern sich nur das anodische Sehnenende und ein etwa der Mitte entsprechender Punkt der Längsoberfläche im Bussolkreise befinden, bei kurzer Schliessungsdauer stets einen negativen Polarisationsstrom. Mit stärkeren Reizströmen erhält man dagegen bei nicht allzu kurzer Schliessungsdauer immer nur positive Polarisation, die um so stärker wird, je stärkere Ströme man anwendet, und schliesslich selbst die stärkste negativ-anodische Polarisation bei Weitem übertrifft.

Sehr starke Ströme geben selbst bei möglichst kurzer Schliessungszeit sofort positive Polarisation, während schwächere bei kurzer Schliessungszeit noch negative oder doppelsinnige (erst negative, dann positive) Polarisation und erst nach längerem Geschlossenbleiben rein positive Polarisation geben. Ganz analog den starken Strömen bei kürzester Schliessungsdauer verhalten sich auch Inductionsströme, indem sie nur positive anodische Polarisation geben.

Alle diese Polarisationserscheinungen (Nachströme) fehlen vollständig oder treten nur spurweise auf, wenn beide ableitende Bussolelektroden der Längsoberfläche des Muskels anliegen, ohne dem einen oder anderen Muskelende zu nahe zu kommen.

Da nach der Hermann'schen Alterationstheorie erregte Muskelsubstanz sich in Bezug auf nicht erregte negativ verhält, so kann es, wenn man die Bedingungen und das Verhalten der Oeffnungserregung des Muskels berücksichtigt, nicht zweifelhaft sein, dass die positive anodische Polarisation als Ausdruck derselben zu gelten hat, indem „der durch die Veränderungen der anodischen Stellen der contractilen Substanz bedingte positive Polarisationsstrom ein Actionsstrom ist, erzeugt durch die von der Anode ausgehende Oeffnungserregung, ein Actionsstrom, der sich allerdings wesentlich anders verhält, als die bisher allein besprochenen, durch Schliessungsreize bewirkten Actionsströme.

In dieser Beziehung ist insbesondere die lange Dauer der Negativität der anodischen Stellen bemerkenswerth, die sich jedoch leicht aus dem Umstande erklärt, dass die Oeffnung eines Kettenstromes unter Umständen zu einer lang andauernden Erregung (Oeffnungsdauercontraction) des Muskels führt. Dieselbe klingt allmählich ab, indem sie sich mehr und mehr auf die anodischen Stellen des Muskels zurückzieht. Aber auch dann, wenn es, wie bei Anwendung schwächerer oder kurz dauernder stärkerer Ströme, nicht zu einer sichtbaren Oeffnungsdauercontraction oder nicht einmal zu einer Oeffnungszuckung kommt, steht nichts im Wege, den beobachteten positiven Polarisationsstrom als den Ausdruck der einige Zeit andauernden Oeffnungserregung anzusehen, da sich ein geringer Grad von Contraction überhaupt nur schwer oder gar nicht nachweisen lässt, insbesondere wenn sich dieselbe auf die unmittelbare Nähe der anodischen oder kathodischen Muskelstellen beschränkt und da ausserdem Negativität als Ausdruck der Erregung vorhanden sein kann ohne jede Spur von Contractionserscheinungen.

Hermann weicht in seiner Auffassung der positiv-anodischen Nachströme nur insofern von Hering's Anschauung ab, als er, ausgehend von der Annahme eines interpolaren Elektrotonus, den Oeffnungsactionsstrom in der ganzen anelektrotonischen Muskelstrecke entstehen lässt. Es wurde dagegen schon früher gezeigt, dass, wenn man nicht übermässig starke Ströme anwendet, alle in ihrer Gesammtheit als „Elektrotonus" zu bezeichnenden Veränderungen allein auf die physiologischen Elektrodenstellen beschränkt sind.

Hinsichtlich der kathodischen Polarisation ist zu bemerken, dass dieselbe fast ausnahmslos am quergestreiften Muskel negativ gefunden wird. Sie wird bei Ableitung des durchströmten Sartorius vom kathodischen Muskelende und der Muskelmitte und bei Anwendung sehr schwacher Ströme erst nach einer Schliessungszeit von mehreren Sekunden merklich, und nimmt stetig zu bei Steigerung der Stromstärke und der Schliessungszeit. Vergleicht man sie mit den positiv-anodischen Nachströmen, welche man bei derselben Stärke des Reizstromes und derselben Stromesdauer am gleichen Muskelende erhält, so sieht man die letzteren bald viel stärker werden, als die ersteren. Bei sehr starken Strömen und langer Schliessungsdauer kann die negative kathodische Polarisation so stark werden, wie etwa der ebenfalls abterminale Muskelstrom, welcher sich zeigt, wenn man bei unveränderter Lage der Bussolelektroden das betreffende Ende des Muskels abgetödtet hat. Inductionsströme geben ebenfalls negative kathodische Polarisation, welche aber wesentlich schwächer ist, als die positiv-anodische Polarisation, wie sie von gleichstarken Inductionsströmen an demselben Muskel (Sartorius) bewirkt wird. Das allgemeine Ergebniss ist also, dass mit wachsender Stärke und Dauer des Reizstromes die kathodische Muskelgegend (physiologische Kathode) zunehmend negativer im Vergleich mit der Muskelmitte wird. Würde es sich diesfalls um eine der physikalischen, inneren Polarisation gleichwerthige Erscheinung handeln, so müsste, wie schon früher erwähnt wurde, der negative Polarisationsstrom bei beliebiger Ableitung innerhalb der interpolaren Strecke in annähernd gleicher Stärke hervortreten, was jedoch, wie Hering zeigte, niemals der Fall ist. Vielmehr wird, wenn die beiden Bussolelektroden an der Grenze zwischen dem oberen und mittleren Drittel des Sartorius angelegt werden, während der Reizstrom wie früher durch die Knochen zugeleitet wird, entweder gar kein Polarisationsstrom beobachtet, oder er ist im Vergleich zu der anodischen und kathodischen Polarisation so geringfügig, dass man ihn füglich vernachlässigen durfte. Die relativ schwachen Wirkungen, welche man in der interpolaren Strecke bei Anwendung sehr starker Ströme und langer Schliessungszeit zu beobachten Gelegenheit hat, lassen sich hinreichend bei Berücksichtigung des Umstandes erklären, dass die polaren Stellen des Muskels niemals ausschliesslich auf die Muskelenden beschränkt sind, was unter Anderem schon dadurch bedingt wird, dass der Sartorius nicht selten kurze Fasern enthält, die im Verlaufe des Muskels endigen, beziehungsweise beginnen. Andererseits bedingt selbstverständlich das Auftreten der Schliessungs- und Oeffnungsdauercontraction Ungleichartigkeiten der einzelnen Theile der interpolaren Strecke. Es liegt daher vorläufig kein genügender Anlass vor, eine innere Polarisation der Muskelsubstanz im Sinne Du Bois-Reymond's anzunehmen.

Vielmehr lassen sich auch alle Erscheinungen der negativen kathodischen Polarisation durch die chemische Alterirung (Erregung bezw. locale Ermüdung) der Gesammtheit aller kathodischen Faserstellen erklären.

Daran können auch neuere Versuche von Du Bois-Reymond nichts ändern, bei welchen am curarisirten Sartorius des Frosches bei Anwendung eines Stromes von 10 Grove'schen Elementen nach einer Schliessungszeit von 15—25 Minuten „in jeder Strecke des Muskels eine secundär-elektromotorische Kraft im ungekehrten Sinne des polarisirenden Stromes" erzeugt wurde, deren Grösse mit der Länge der abgeleiteten Strecke zunimmt. Denn wie sehr durch solche übermässig starke Ströme die Erregungs- und Leitungsbedingungen des Muskels verändert werden, beweist zur Genüge das Auftreten des galvanischen Wogens unter solchen Umständen, sowie jene oft ausserordentlich starke und weit über die intrapolare Muskelstrecke verbreitete Dauererregung in der Umgebung der Anode, die, wie schon erwähnt, auf dem Wirksamwerden secundärer Elektrodenstellen beruht.

Dass aber Versuche, welche unter so abnormen Bedingungen angestellt wurden, das einfache und klare Resultat der Untersuchungen Hering's in keiner Weise zu beeinträchtigen vermögen, dürfte nach dem Gesagten wohl kaum zweifelhaft sein.

In schlagendster Weise wird aber die Thatsache, dass die secundärelektromotorischen Erscheinungen rein polare Wirkungen des Stromes darstellen, durch den Umstand bewiesen, dass Abtödtuug der anodischen beziehungsweise kathodischen Muskelstellen das Zustandekommen sowohl positiv anodischer, wie auch negativ kathodischer Polarisation in ganz gleicher Weise zu hindern vermag, wie bekanntlich die Oeffnungs- und Schliessungserregung. Der negative und insbesondere der positive Polarisationsstrom sind also geknüpft an die Integrität der kathodischen beziehungsweise anodischen Stellen der erregbaren Substanz.

Hermann hebt dies nur mit Rücksicht auf den positiv anodischen Nachstrom an Muskeln hervor und bezeichnet denselben daher allein als einen „irritativen", im Gegensatz zu dem „von wirklicher Polarisation herrührenden" negativen Nachstrom. Er lässt den letzteren, wie Du Bois-Reymond, auf der ganzen interpolaren Strecke und nach partieller Durchströmung auch in den extrapolaren Strecken in Folge einer Polarisation entstehen, die er für gleichwerthig hält mit gewissen, später zu besprechenden Polarisationserscheinungen, welche man an markhaltigen Nerven, sowie an einem von einem Elektrolyten umhüllten, polarisirbaren Draht beobachtet, dessen Hülle ein Strom zugeleitet wird. Er findet die Erscheinungen an derartigen (Kernleiter-)Modellen in Uebereinstimmung mit den an Muskeln (und Nerven) sowohl interpolar wie auch extrapolar zu beobachtenden Polarisationserscheinungen, indem der „polarisatorische Nachstrom" ersteren Falls dem polarisirenden Strome gegensinnig, letzteren Falls aber gleichsinnig sei.

Es wird auf diese Verhältnisse bei Besprechung der elektrischen Nervenreizung noch näher einzugehen sein; vorläufig möge erwähnt sein, dass, so wenig derartige Wirkungen unter gewissen Bedingungen geläugnet werden sollen, beim Muskel innerhalb gewisser, so zu sagen physiologischer Grenzen der Stromstärke auch der negativ kathodische Nachstrom, wie der positiv anodische als ein „irritativer", auf

rein polaren Stromeswirkungen beruhender Nachstrom bezeichnet werden muss.

Die ursprünglichen, ganz abweichenden Resultate Du Bois-Reymond's sind, wie Hering gezeigt hat, wesentlich dem Umstande zuzuschreiben, dass er sich zweier Muskeln bediente, deren einer gänzlich, der andere wenigstens theilweise von einer sehnigen Inscription durchsetzt wird. Leitet man hier von zwei Punkten der interpolaren Strecke ab, so werden in der Regel zahlreiche anodische und kathodische Stellen zwischen den Fusspunkten des ableitenden Bogens gelegen sein, am meisten natürlich dann, wenn die sehnige, noch dazu sehr schief zur Muskelaxe verlaufende Scheidewand, welche jeden der beiden Muskeln so durchtrennt, dass er gleichsam aus zwei hinter einander liegenden Sondermuskeln besteht, ganz zwischen den beiden Bussolelektroden liegt. Vor der Inscription tritt der Strom aus den Fasern des einen Sondermuskels aus, um hinter derselben wieder in die Fasern des zweiten Sondermuskels einzutreten. Auf der einen Seite der Inscription liegen also unzählige kathodische, auf der anderen gleichviel anodische Stellen, und die einen wie die andern sind Sitz polarer Veränderungen.

Auch hier versuchte Du Bois-Reymond neuerdings vom Standpunkt der Molekulartheorie aus eine andere Deutung zu geben, deren Unzulänglichkeit jedoch zu augenfällig hervortritt, als dass er nicht selbst die grossen Schwierigkeiten hätte erkennen müssen, die auch durch eine ganze Reihe von Hülfshypothesen nicht zu bewältigen waren. Die Polarisationserscheinungen am Gracilis sollen aus der an einem „Thonphantom" (bestehend aus einem in der Mitte zerschnittenen, rundlichen Thonstempel, zwischen dessen beide Hälften die Patellarsehne eines Frosches geklemmt wurde) geprüften Annahme hergeleitet werden, dass „in jedem Flächenelement der Inscription eine axial gerichtete Gegenkraft entsteht". Indessen entsprachen die Beobachtungen dem theoretisch geforderten Verhalten des Muskels nicht in befriedigender Weise, so dass sich Du Bois-Reymond zu der Annahme einer „unechten inneren Polarisation" gedrängt sieht, für welche eine Erklärung überhaupt nicht gegeben wird. Als Sitz der „echten" Polarisation an den Faserenden wird wieder die parelektronomische Schicht oder Strecke bezeichnet. Dieselbe auf negative Schwankung zu beziehen hält aber Du Bois-Reymond für ausgeschlossen, weil „zwischen den mechanischen Reizerfolgen und der Polarisation durchaus keine solche Beziehung obzuwalten scheint, wie sie nöthig wäre, um die Polarisation als Nachwirkung negativer Schwankung oder als negative Schwankung selbst aufzufassen". Dabei wird freilich ganz ausser Acht gelassen, dass ein derartiger vollkommener Parallelismus zwischen den sichtbaren Folgen der Oeffnungserregung und dem positiv anodischen Nachstrom ebensowenig besteht, wobei doch jeder Zweifel über den ursächlichen Zusammenhang gänzlich ausgeschlossen erscheint. Du Bois-Reymond geht aber sogar so weit, das Vorhandensein einer Dauerreguug am Sartorius bei Versuchen zu leugnen, welche in ähnlicher Weise angestellt wurden, wie die Polarisationsversuche. Unter diesen Umständen auf weitere Einzelheiten der erwähnten Abhandlung näher einzugehen, scheint mir daher an dieser Stelle kaum gerechtfertigt, und kann auf die jüngst von Hering gegebene eingehende Kritik derselben verwiesen werden (68).

Auf den ersten Blick könnte man einen Grund für Du Bois-

Reymond's Ansicht und gegen die Auffassung des positiv anodischen Nachstromes als galvanischen Ausdrucks der Oeffnungserregung in dem Umstand erblicken, dass die geschilderten Folgewirkungen der Durchströmung auch im Zustande tiefster Aethernarkose des Muskels in gleicher Weise hervortreten, wenngleich selbst die stärkste Reizung keine Spur sichtbarer Gestaltveränderungen bewirkt. Es scheint daher, dass die örtliche Reactionsfähigkeit des Muskels durch die Narkose nicht in merklichem Grade beeinflusst wird, soweit sich dies durch galvanometrisch nachweisbare Veränderungen zu erkennen giebt, indem sich immer zeigen lässt, dass die Fähigkeit desselben, bei Reizung mit dem elektrischen Strome einen positiv anodischen Nachstrom zu liefern, selbst durch eine lang fortgesetzte Aetherbehandlung nicht nur nicht leidet, sondern zunächst sogar beträchtlich zunimmt, sich dann einige Zeit constant erhält und erst sehr spät merklich abnimmt. Untersucht man in gleicher Weise die negativ kathodische Polarisation des Aethermuskels, so zeigt sich auch diese während der Narkose nicht vermindert.

In beiden Fällen wird jedoch das Zustandekommen des Nachstromes durch Abtödtung der anodischen, resp. kathodischen Faserenden ganz wie unter normalen Verhältnissen beeinträchtigt oder ganz verhindert. An Stelle der positiv anodischen Polarisation beobachtet man dann eine viel schwächere negative Nachwirkung, während von der negativ kathodischen Polarisation unter diesen Umständen selbst bei langer Schliessungsdauer nur Spuren zurückbleiben.

Der Begriff der Erregung erscheint gerade beim Muskel so fest verknüpft mit der Vorstellung der activen Gestaltveränderung oder wenigstens der Möglichkeit einer solchen, dass die Annahme eines Fortbestehens der Erregbarkeit bei gänzlich aufgehobener Contractilität von vornherein auf Schwierigkeiten stösst. Wir sehen allerdings die secundär elektromotorischen Erscheinungen auch an einem unbeweglich ausgespannten Muskel hervortreten, allein hier ist auch noch das Leitungsvermögen und daher auch die negative Schwankung erhalten, und der Muskel würde sich in toto contrahiren, wenn er nicht mechanisch daran verhindert wäre. Der Aethermuskel hat aber nicht nur die Fähigkeit, sich bei Reizung zu verkürzen, vollständig eingebüsst, sondern er ist auch gänzlich leitungsunfähig geworden. Die grosse Mehrzahl der Erfahrungen der Muskel- und Nervenphysiologie berechtigt aber zu der Annahme eines nahen Zusammenhanges zwischen Leitungsvermögen und Erregbarkeit, obschon andererseits Veränderungen beider Functionen durchaus nicht immer gleichen Schritt halten, und die eine Fähigkeit bereits erloschen sein kann, während die andere noch fortbesteht. Es sei in dieser Beziehung nur an die Thatsache erinnert, dass im Verlaufe des Absterbens die bei mechanischer oder elektrischer Reizung hervortretenden Contractionserscheinungen sich mehr und mehr auf die Stelle der directen Reizung beschränken und hier noch sehr energisch auftreten, wenn die Fortleitung schon ganz aufgehoben ist („idiomusculäre Contraction"). Man pflegt dies gewöhnlich darauf zu beziehen, dass bei sinkender Erregbarkeit das Leitungsvermögen der Muskelsubstanz früher als die directe Anspruchsfähigkeit schwindet. Auch im Verlaufe der Aethernarkose macht sich die gleiche Thatsache bemerkbar, indem bei elektrischer Reizung in der Umgebung der Kathode noch immer eine

deutlich sichtbare Contraction eintritt, wenn bei Reizung an einem und Ableitung am anderen Ende bereits jede Spur einer negativen Schwankung des Demarcationsstromes fehlt, das Leitungsvermögen daher so gut wie ganz aufgehoben ist. Unter diesen Umständen war daran zu denken, ob das Fortbestehen der Polarisationserscheinungen nicht etwa darauf zu beziehen ist, dass sowohl die Schliessungs- wie die Oeffnungserregung lediglich auf die äussersten Faserenden des Muskels beschränkt bleiben, deren Verkürzung der Beobachtung ja leicht entgehen konnte. Indessen lässt sich ein derartiges Verhalten selbst bei mikroskopischer Betrachtung des durchströmten Muskels nicht nachweisen, und darf mit Bestimmtheit behauptet werden, dass bei genügend lange fortgesetzter Aetherwirkung jede merkliche Spur einer örtlichen Contraction bei Reizung mit dem elektrischen Strome fehlt, obschon dann die in Rede stehenden Polarisationserscheinungen nach wie vor in unverminderter Stärke beobachtet werden können. Man darf daher wohl bestimmt behaupten, dass das Eintreten der dem Nachströmen zu Grunde liegenden Veränderungen gänzlich unabhängig von dem Erhaltensein der Contractilität und des Leitungsvermögens ist.

Dies schliesst nun aber keineswegs die Zulässigkeit derjenigen Auffassung aus, nach welcher der positiv anodische und negativ kathodische Nachstrom als Folgewirkung der Oeffnungs- und Schliessungserregung zu betrachten sind, sondern lässt sich mit derselben in Einklang bringen, wenn man die Möglichkeit einer örtlich beschränkten Erregung ohne gleichzeitige Gestaltveränderung des Muskels zugiebt. Diese Möglichkeit wird aber um so weniger geläugnet werden können, als derartige Erscheinungen auch unter ganz normalen Verhältnissen vorkommen. Es sei nur an die Thatsache erinnert, dass bei directer elektrischer Reizung des Muskels stets eine Grenze der Reizstärke gefunden wird, unter welcher der Strom zwar keine merklichen mechanischen Reizerfolge mehr auslöst, wohl aber Veränderungen der Muskelsubstanz bewirkt, die sich in anderer Weise, insbesondere durch einen geänderten Erregbarkeitszustand an den Aus- und Eintrittsstellen äussern. So ist ferner auch bekannt, dass, worauf insbesondere Hering aufmerksam machte, die Oeffnungserregung sich mittels des Galvanometers als positiv anodischer Nachstrom unter Umständen erkennen lässt, wo „dieselbe mit dem Auge gar nicht, vielleicht nicht einmal mikroskopisch wahrnehmbar ist". Allerdings handelt es sich hier um Reizungen, welche mit Rücksicht auf die Gestaltveränderungen des Muskels als subliminal bezeichnet werden müssen, während an einem in Narkose befindlichen Muskel selbst die stärkste Erregung keine unmittelbar sichtbare Reaction hervorbringt. Indessen beweisen jene Thatsachen doch, dass die Beziehungen zwischen Contraction und Erregung keine so unmittelbaren sind, wie man vielleicht von vornherein anzunehmen geneigt sein möchte, dass vielmehr indirect nachweisbare Veränderungen der Muskelsubstanz in Folge einer vorhergehenden Reizung eintreten können, ohne gleichzeitig sichtbare Gestaltsveränderungen. Sehr bemerkenswerth bleibt aber in dem Verhalten des ätherisirten Muskels immerhin der Umstand, dass die erwähnten Polarisationserscheinungen während der ganzen Dauer der Narkose keine merkliche Schwächung erkennen lassen. Es spricht dies für eine sehr weitgehende Unabhängigkeit der Erregbarkeit des Muskels von dessen Contractilität und Leitungsvermögen.

Unter diesen Umständen erscheint es von um so grösserem Interesse, dass die Möglichkeit der Erregung auch bei einer ganz andersartigen Veränderung der Muskelsubstanz gegeben erscheint, wobei die Contractilität ebenfalls mehr oder weniger beeinträchtigt ist. Es bestehen dann nicht nur die in Rede stehenden Polarisationserscheinungen fort, sondern es treten auch, falls die betreffenden Veränderungen nur local, an Stelle der directen Reizung, bewirkt werden, Gestaltveränderungen des normalen Muskelabschnittes hervor. Es wurde schon früher erwähnt, dass der quergestreifte Muskel sehr beträchtliche Mengen Wasser aufzunehmen vermag, ohne die Fähigkeit zu verlieren, bei Verletzung elektromotorisch, wie unter gewöhnlichen Verhältnissen, zu wirken. Beschränkt man die Wasserwirkung auf das eine oder andere Ende eines Sartorius, so kann dasselbe durch Quellung hinsichtlich seiner physikalischen Eigenschaften bereits hochgradig verändert erscheinen, ohne sich, wie schon bemerkt wurde, negativ zu dem unversehrten Theil des Präparates zu verhalten. Damit steht in Einklang, dass auch die Erregbarkeit durch den elektrischen Strom zu dieser Zeit nicht merklich beeinträchtigt gefunden wird, wenn man den Muskel derart durchströmt, dass die Stelle der directen Reizung an das veränderte Muskelende zu liegen kommt. Dies ergiebt sich einerseits aus der Vergleichung der Zuckungshöhen, andererseits aus dem Verhalten der secundär-elektromotorischen Erscheinungen vor und nach örtlicher Wässerung. Da nun ausnahmslos durch alle jene Eingriffe, welche zu einer tiefer greifenden Schädigung der chemischen Beschaffenheit der Muskelsubstanz führen, auch bei örtlicher Einwirkung die mechanischen, wie die galvanischen Reizerfolge in gleicher Weise beeinträchtigt werden, falls die Stelle der directen Reizung mit dem geschädigten Muskelende zusammenfällt, so sieht man sich nothwendig zu der Annahme gedrängt, dass in dem hier vorliegenden Falle die Erregbarkeit der gequollenen Faserabschnitte zunächst nicht merklich leidet. Dem gegenüber kann es aber nicht bezweifelt werden, dass die Contractilität derselben in Folge des starreähnlichen Zustandes schon in der ersten Zeit der Wasserwirkung erheblich vermindert sein wird. Wenn man nun demungeachtet unter diesen Umständen nicht nur das Fortbestehen des positiv-anodischen und negativ-kathodischen Nachstromes, sondern auch kräftige Schliessungs- beziehungsweise Oeffnungszuckungen beobachtet, wenn der Strom an dem gewässerten Ende aus- oder eintritt, so muss man nothwendig zu dem Schlusse gelangen, dass für die Erregung des Muskels die Fähigkeit der activen Gestaltveränderung an Stelle der directen Reizung keine nothwendige Vorbedingung darstellt. Es kann daher auch der vollkommene Verlust der Contractilität des ätherisirten Muskels ebensowenig, wie der des Leitungsvermögens, unter gleichen Umständen als ein begründeter Einwand gegen die Deutung der Polarisationserscheinungen, insbesondere aber des positiv-anodischen Nachstromes als Folge der Erregung angesehen werden, und zwar um so weniger, als diejenigen Thatsachen, welche am allerentschiedensten zu Gunsten der genannten Auffassung sprechen, an dem ätherisirten Präparate ganz ebenso wie an einem normalen beobachtet werden können. Dies gilt insbesondere bezüglich der Folgen der Verletzung der Faserenden. Immer lässt sich zeigen, dass durch eine irgendwie bewirkte Abtödtung des anodischen Muskelendes das Zustandekommen des positiven Nachstromes unmöglich gemacht wird.

Als Resultat der vorstehenden Erörterungen ergiebt sich daher der Satz, dass der quergestreifte Muskel durch Einwirkung von Aetherdämpfen in einen Zustand geräth, in welchem er bei Einwirkung eines äusseren Reizes keinerlei direct wahrnehmbare Veränderungen, weder örtlich, noch entfernt von der Reizstelle, erkennen lässt, während dagegen an dieser letzteren galvanisch nachweisbare Veränderungen, und zwar in gleicher Stärke wie vor der Narkose, als Ausdruck der Erregung hervortreten, die sich jedoch in Folge des aufgehobenen Leitungsvermögens nur local zu äussern vermögen.

Mit dem Nachweis der positiv-anodischen und negativ-kathodischen Polarisation quergestreifter Muskeln ist nun aber der Kreis der secundär-elektromotorischen Erscheinungen noch nicht geschlossen. Erinnert man sich der so auffälligen polaren Hemmungswirkungen, welche unter gewissen Umständen nicht nur an tonisch contrahirten glatten, sondern auch an quergestreiften Muskeln unter dem Einflusse des Kettenstromes entstehen, so ist ohne Weiteres klar, dass die Folgen der elektrischen Reizung eines solchen Muskels mit Rücksicht auf die secundär-elektromotorischen Erscheinungen sich unter Umständeu als positiv-kathodischer, beziehungsweise negativ-anodischer Nachstrom geltend machen müssten. In der That, denkt man sich einen parallelfaserigen Muskel in allen seinen Theilen gleichmässig erregt (contrahirt), so würde sich derselbe elektromotorisch ebenso unwirksam nach aussen zeigen, wie im ganz unversehrten Zustande; wird er nun der Länge nach durchströmt, so tritt während der Schliessungsdauer an der Anode eine Erschlaffung durch Hemmung der bestehenden Erregung ein, während an der Kathode eventuell noch eine Zunahme der Contraction erfolgen kann. Nach Oeffnung des Kreises kehrt sich Alles um, und die Hemmung ist nun an der Kathode localisirt. Denkt man sich daher das derselben entsprechende Muskelende mit der Mitte durch einen ableitenden Bogen verbunden, so wird in demselben ein Strom vom Ende zur Mitte, im Muskel daher umgekehrt, d. h. im Sinne des polarisirenden Stromes (also positiv), fliessen (70).

Wie sich die polare Hemmung der Contraction am besten nach Veratrinvergiftung zeigen lässt, so gelingt es mittels derselben auch leicht, die unter dem Einfluss eines elektrischen Stromes eintretenden galvanischen Veränderungen einer abwechselnd ruhenden und erregten Muskelstrecke zu untersuchen. Statt den ganzen Muskel mit Veratrin zu vergiften, erscheint es für den vorliegenden Zweck besser, bloss das eine Ende des Sartorius zu vergiften. Es entsteht dann bei jeder Momentreizung, wie schon an anderer Stelle bemerkt wurde, eine sehr starke und ziemlich lang anhaltende Negativität der vergifteten Strecke. Handelt es sich um das untere Sartoriusende, und schliesst man nach möglichst rascher Compensation des durch eine kurzdauernde Reizung entwickelten Veratrin-Actionsstromes einen absteigend gerichteten Kettenstrom (2 Daniell) für kurze Zeit (1—4 Sekunden), so sieht man ausnahmslos einen mehr oder minder beträchtlichen Rückschwung im Sinne eines gleichgerichteten, also positiven Nachstromes erfolgen, entsprechend einer vorübergehenden oder dauernden Verminderung der Negativität der kathodischen Faser-

enden. Wird die Schliessungsdauer auch nur wenig verlängert, so schlägt die Wirkung bald in ihr Gegentheil um oder wird zum Wenigsten doppelsinnig (positiv mit negativem Vorschlag). Es kann keinem Zweifel unterworfen sein, dass der positiv-kathodische Nachstrom in diesem Falle durch eine im Augenblick der Oeffnung des Reizstromes an der physiologischen Kathode sich entwickelnde Hemmung der daselbst bestehenden Dauererregung und dadurch bewirkte relative Positivität der betreffenden Faserstellen bedingt wird.

Wie schon mehrfach hervorgehoben wurde, gleichen die Folgeerscheinungen der unter dem Einfluss der Anode während der Schliessungsdauer des Stromes erzeugten Veränderungen der erregten Muskelsubstanz in jeder Beziehung denen, welche man unter denselben Umständen an der Kathode bei Oeffnung des Stromes wahrnimmt. Es gilt dies nicht nur bezüglich der Gestaltveränderungen des Muskels, die sich in beiden Fällen als eine örtlich beschränkte Erschlaffung kennzeichnen, sondern auch hinsichtlich der begleitenden elektromotorischen Erscheinungen, charakterisirt durch relative Positivität der Ein- beziehungsweise Austrittstellen des Stromes, wodurch einerseits ein negativ-anodischer, andererseits ein positiv-kathodischer Nachstrom erzeugt wird. Da die Methode der Untersuchung der secundär-elektromotorischen Erscheinungen nur gestattet, die Folgen der elektrischen Reizung nach Oeffnung des polarisirenden Stromes festzustellen, so ist klar, dass, sobald die Bedingungen für die Auslösung deutlicher Oeffnungserregung gegeben sind (also insbesondere bei Anwendung stärkerer Ströme und längerer Schliessungsdauer) der durch dieselbe bedingte positiv-anodische Nachstrom in den Vordergrund treten wird, während der negative Nachstrom nur bisweilen als Vorschlag sich geltend machen kann. Nur in dem Falle, wenn das Zustandekommen der Oeffnungserregung irgendwie erschwert oder verhindert ist, darf man erwarten, stärkere Wirkungen im Sinne eines negativ-anodischen Nachstromes zu beobachten, wie es z. B. der Fall ist an erschöpften Präparaten oder nach Abtödtung der anodischen Faserenden.

Es kann nach dem Gesagten nicht Wunder nehmen, dass Muskeln, welche sich von vornherein in einem dauernden Erregungszustande befinden (tonisch contrahirt sind), dem Strome gegenüber sich sowohl in Bezug auf die sichtbaren Gestaltveränderungen, wie auch hinsichtlich der galvanischen Nachwirkungen ähnlich wie veratrinisirte Muskeln verhalten. So ist ohne Weiteres klar, dass den während der Schliessung an der Anode, nach der Oeffnung an der Kathode, auftretenden Hemmungserscheinungen am contrahirten Herzmuskel, sowie an Holothurienmuskeln Positivität der betreffenden Stellen gegenüber allen anderen entsprechen müsste, und auch am Schliessmuskel von Anodonta, der durch einen starken Tonus ausgezeichnet ist, gehört nach meinen Beobachtungen nicht nur negativ-anodische, sondern auch positiv-kathodische Polarisation zu den regelmässigen Folgewirkungen elektrischer Durchströmung (71).

Handelt es sich um Präparate, welche möglichst tonusfrei (erschlafft) sind, so zeigt sich in der Regel, wie beim quergestreiften Muskel, bei Ableitung vom kathodischen Ende und der Muskelmitte ein Vorherrschen negativer Nachströme, die in Folge des langsamen

Schwindens der Schliessungsdauercontraction sehr nachhaltig sind und immer dann am stärksten erscheinen, wenn auch die Bedingungen für die Schliessungserregung am günstigsten sind. An frischeren, stärker tonischen Präparaten macht sich dagegen ein positiv-kathodischer Nachstrom vorherrschend geltend, der entweder rein hervortreten kann oder von einem negativen Vorschlag eingeleitet wird. In ähnlicher Weise wie die positiv anodische Polarisation zeigt sich auch die positiv-kathodische abhängig von der Stärke und Dauer des Reizstromes, derart, dass sie im Allgemeinen mit beiden zunimmt. Auch besteht zwischen den antagonistischen Polarisationserscheinungen an der Kathode ein ganz ähnliches Wechselverhältniss wie zwischen jenen an der Anode, indem der negative Nachstrom um so mehr in den Hintergrund tritt, je stärker der positive ist, und umgekehrt. In der Regel ist es nicht schwer, in einem gegebenen Falle eine Stromstärke und Schliessungsdauer ausfindig zu machen, wo man auf Seite der Kathode nur einsinnig positive Wirkungen beobachtet. Aber auch dann treten bei wiederholter Reizung mit gleichgerichtetem Strome sehr bald doppelsinnige Ausschläge auf, indem der positive Nachstrom immer schwächer wird, während gleichzeitig die negative Polarisation zunimmt.

Hinsichtlich der anodischen Nachströme besteht eine fast vollkommene Uebereinstimmung zwischen dem monomeren quergestreiften und dem glatten Muschelmuskel, nur dass alle, also auch die galvanischen Folgeerscheinungen der Reizung, erst bei einer viel grösseren Stromesintensität hervortreten als dort. Im Allgemeinen nimmt die negativ anodische Polarisation des Muschelmuskels mit wachsender Stromesintensität zu, doch nur bis zu einer gewissen Grenze, indem sich weiterhin bald ein positiver, rasch wachsender Nachstrom hinzugesellt, so dass zunächst wieder doppelsinnige Ausschläge mit abnehmender negativer Phase und schliesslich rein positive Wirkungen erfolgen. Diese letzteren hängen wie beim quergestreiften Muskel wesentlich mit von dem jeweiligen Erregbarkeitszustande des Präparates ab, derart, dass sie um so früher, d. i. bei um so geringerer Stromstärke und Schliessungsdauer hervortreten, je erregbarer der Muskel ist. Mit Berücksichtigung aller Eigenthümlichkeiten der positiv-anodischen Polarisation, ihrer Abhängigkeit von dem Erregbarkeitszustande des Präparates, von Stärke und Schliessungsdauer des Reizstromes, ihrer Localisation an der Anode und ihrer grossen Beständigkeit, kann es keinem Zweifel unterworfen sein, dass sie, wie beim quergestreiften Muskel lediglich als Ausdruck der Oeffnungserregung anzusehen ist. Dies spiegelt sich auch in dem Umstande wieder, dass bei ganz frischen, stark tonischen Präparaten die positiv-anodische Polarisation gerade wie die Oeffnungsdauercontraction gegenüber der negativ-kathodischen Polarisation als Ausdruck der Schliessungserregung in den Vordergrund tritt (besonders bei erstmaliger Reizung); auch wird die Entwicklung des positiv-anodischen Nachstromes durch Abtödtung des anodischen Muskelendes wie beim quergestreiften Muskel erschwert oder ganz verhindert.

Nicht das Gleiche gilt hier bezüglich des positiv-kathodischen Nachstromes, der beim quergestreiften wie beim glatten Muskel durch Abtödtung des betreffenden Muskelendes nicht nur nicht geschwächt, sondern sogar oft nicht unwesentlich verstärkt wird.

Für die Auffassung der positiv-kathodischen Polarisation ist es von Wichtigkeit, dass, wie schon Hering fand, bisweilen auch an ganz frischen Sartorien von R. esculenta und besonders temporaria gleich nach der ersten Reizung mit dem Kettenstrome schwache Ausschläge des Magneten im Sinne eines positiv-kathodischen Nachstromes hervortreten, die unter Umständen auch eine erheblichere Stärke erreichen können. Wesentlich ist hierfür eine gewisse Kürze der Schliessungszeit, da sonst doppelsinnige oder rein negative Wirkungen hervortreten. Nach Abtödtung des der physiologischen Kathode entsprechenden Muskelendes werden diese Wirkungen erheblich verstärkt, und es gelingt dann selbst an weniger empfindlichen Präparaten gewöhnlich leicht, noch ziemlich starke positive Nachströme bei Reizung mit atterminal (admortal) gerichteten Kettenströmen auftreten zu sehen. Man kann daher dieselben auf diese Weise so zu sagen künstlich durch Abtödtung des kathodischen Muskelendes hervorrufen. Da in diesem Falle die Schliessungserregung ganz oder theilweise ausgeschaltet ist, so scheint mir auch, abgesehen von andern Gründen, die neuerdings von Locke (17) versuchte Deutung der positiv-kathodischen Nachströme als Folgewirkungen einer in der Continuität (Mitte) des Muskels länger als am Kathodenende anhaltenden Dauererregung nicht zulässig, zumal ich mich überzeugt habe, dass genau dieselben Wirkungen auch dann hervortreten, wenn die Sartoriuspräparate vorher nicht mit physiologischer Kochsalzlösung behandelt wurden, wodurch nach Locke eine Neigung des Muskels zu tetanischer Contraction bedingt wird.

Nach wie vor erscheint mir bei Berücksichtigung aller Umstände und insbesondere der auffallenden Uebereinstimmung, welche hinsichtlich der Bedingungen des Eintretens und der Erscheinungsweise der positiv-kathodischen Polarisation einerseits am partiell veratrinisirten Muskel und andererseits nach Abtödtung der kathodischen Faserenden des normalen quergestreiften und glatten Muskels besteht, meine ursprüngliche Auffassung als die wahrscheinlichste, der zu Folge es sich hier wie dort um einen bei Oeffnung des Reizstromes an der physiologischen Kathode sich entwickelnden, der Erregung entgegengesetzten Zustand und eine dadurch bewirkte relative Positivität der Austrittsstellen des Stromes gegen andere Muskelpunkte handelt.

Dass nach einseitiger Abtödtung der Faserenden eines normalen, regelmässig gebauten Muskels die nächstangrenzenden, erregbaren Querschnitte desselben sich in einem Zustande mehr oder weniger starker Dauererregung befinden, verräth sich oft schon makroskopisch durch die daselbst nachweisbare locale Contraction, welche mittels des Mikroskopes in allen Fällen leicht zu erkennen ist.

Unter dieser Voraussetzung verliert aber das Hervortreten positiv kathodischer Nachströme sofort alles Befremdende; es ergiebt sich vielmehr dann unmittelbar als nothwendige Folge jedes derartigen Eingriffes unter der Voraussetzung einer kathodischen Oeffnungshemmung. Ein solches Präparat verhält sich eben im Wesentlichen nicht anders, wie ein örtlich mit Veratrin behandelter Muskel unmittelbar nach einem Momentreiz.

Es bleibt jetzt nur noch die Frage zu beantworten, wie die positiv-kathodische Polarisation an möglichst unversehrten, stromlosen

Muskeln aufzufassen ist. Der Ansicht von Locke (l. c.), wonach dieselbe auf einem Ueberdauern der Erregung in der Gegend der Muskelmitte an Kochsalzmuskeln beruhen soll, wurde schon oben gedacht. Ich halte dieselbe für ausgeschlossen durch gleichartige Versuche an ganz frischen, nicht benetzten Präparaten.

Man wird aber die positiv-kathodischen Nachströme, welche dann unter Umständen hervortreten, auch nicht ohne Weiteres mit der entsprechenden Erscheinung am unversehrten Muschelmuskel vergleichen dürfen; denn letzterenfalls handelt es sich um ein Gebilde, das sich in allen seinen Theilen im Zustande dauernder (tonischer) Erregung befindet, während dies beim normalen quergestreiften Muskel nicht der Fall ist. Handelt es sich dort nur um die Folgeerscheinungen einer an bestimmten Stellen eintretenden Hemmung der tonischen Erregung und eine dadurch bewirkte relative Positivität jener Stellen, so muss hier nothwendig eine locale Veränderung der „ruhenden" Muskelsubstanz angenommen werden, welche sich im gegebenen Falle durch ein Positivwerden derselben gegenüber anderen, nicht alterirten Faserstellen verräth. Wie sofort ersichtlich ist, kann eine solche Veränderung an der Kathode unter den obwaltenden Umständen nur als Folgeerscheinung der vorhergehenden Schliessungserregung betrachtet werden, durch welche dieselben Faserstellen zweifelsohne zunächst stark negativ wurden, so dass der Gedanke, es handle sich hier so zu sagen um eine Reaction der lebendigen Substanz gegen die vorausgehende Erregung, sich unmittelbar aufdrängt.

Die Resultate, zu denen wir früher bei Erörterung der sichtbaren Folgewirkungen der elektrischen Erregung des Herzmuskels, sowie verschiedener glattmuskeliger Theile (Holothurien und Echinusmuskeln) gelangt waren, gewinnen durch die zuletzt besprochenen secundärelektromotorischen Erscheinungen noch wesentlich an Bedeutung und Beweiskraft. Denn diese gestatten nunmehr mit Sicherheit die Verallgemeinerung derjenigen Folgerungen, zu denen insbesondere die Beobachtungen der Reizerfolge an dem in wechselnden Contractionszuständen befindlichen Herzmuskel führten.

Die Annahme zweier, den polaren Erregungsprocessen antagonistischer Hemmungsvorgänge, die für den Herzmuskel im Zustand der Systole unabweisbar schien, erweist sich nun, wie gezeigt wurde, auch als diejenige, welche die Folgeerscheinungen der elektrischen Reizung des quergestreiften Stammesmuskels in einfachster Weise zu erklären vermag. Dies gilt ebensowohl bezüglich der mechanischen Reizerfolge, wie hinsichtlich der elektromotorischen Nachwirkungen. Beide Untersuchungsmethoden, die Prüfung der Gestaltveränderungen des gereizten Muskels einerseits und die Feststellung des Polarisationszustandes nach Beendigung der Reizung andererseits ergänzen sich aber hierbei wechselseitig in erwünschter Weise, so dass ein befriedigender Einblick in das Wesen der durch den Strom bewirkten Veränderungen in der That erst durch die Combinirung beider Untersuchungsmethoden zu gewinnen ist. Dabei ist insbesondere zu bemerken, dass ein directer Beweis für das Vorhandensein eines der Erregung folgenden oder ihr vorangehenden antagonistischen Vorganges durch entsprechende Gestaltveränderungen des Muskels selbstverständlich nur während einer bereits bestehenden dauernden Contraction desselben möglich ist, anderenfalls aber höchstens indirect, etwa durch Untersuchung der Erregbarkeitsveränderungen erschlossen

werden könnte. Dagegen gestattet die Untersuchung der secundär-elektromotorischen Erscheinungen, auch an dem ruhenden Muskel mit aller Sicherheit den Nachweis für das Vorhandensein polarer antagonistischer Vorgänge zu führen.

Der positiv-anodische und negativ-kathodische Nachstrom einerseits, der positiv-kathodische und negativ-anodische Nachstrom andererseits verdanken hiernach, paarweise zusammengehörig, polaren antagonistischen Veränderungen der Muskelsubstanz ihre Entstehung, von denen die einen zu Negativität der betreffenden Faserstellen, die anderen zu Positivität derselben führen. Den ersteren entspricht als mechanischer Reizerfolg die Schliessungs- und Oeffnungscontraction, den letzteren (bei Vorhandensein eines tonischen Contractionszustandes) die Schliessungs- und Oeffnungserschlaffung. Wie jene sind wohl auch diese durch chemische, unter dem Einflusse des Stromes entstehende Veränderungen der erregbaren Muskelsubstanz bedingt, über deren Natur allerdings etwas Bestimmtes vorläufig noch nicht gesagt werden kann. Während aber die bei Schliessnng des Stromes eintretenden Veränderungen direct durch diesen veranlasst sind, handelt es sich bei den Folgen der Oeffnung wesentlich um Reactionserscheinungen der veränderten Muskelsubstanz selbst, und ist nicht nur die anodische Oeffnungserregung, sondern auch die kathodische Oeffnungshemmung in diesem Sinne zu deuten.

## E. Die elektromotorischen Wirkungen von Epithel- und Drüsenzellen.

Wenn sich schon beim Muskel eine scharfe Trennung zwischen „Ruhestrom“ und „Actionsstrom“ nicht durchführen lässt, indem beide Erscheinungen in gewissem Sinne nur gradweise verschieden sind, so ist dies noch viel weniger möglich in Bezug auf die elektromotorischen Wirkungen anderer thierischer und pflanzlicher Zellen, bei welchen Spannungsdifferenzen, gleichgiltig, ob sie vor oder während einer künstlichen Reizung hervortreten, beziehungsweise Veränderungen im einen oder anderen Sinne erleiden, immer nur der Ausdruck einer Verschiedenheit des Chemismus benachbarter Theile des lebenden Continuums sind. Von diesem Gesichtspunkte aus erscheint es daher auch völlig willkürlich, ja geradezu unrichtig, von dem „Ruhestrom“ einer drüsigen Schleimhaut oder eines pflanzlichen Zellaggregates im Gegensatz zum Actionsstrom zu sprechen, da es sich in beiden Fällen um Wirkungen handelt, welche derselben Ursache, d. h. der Fortdauer gewisser chemischer Stoffwechselprocesse an bestimmten Stellen der Plasmamasse, ihre Entstehung verdanken, die durch directe oder indirecte Reizung nur quantitativ oder qualitativ verändert werden. Dies schliesst natürlich keineswegs aus, dass bei anfänglicher Stromlosigkeit solcher Theile Spannungsdifferenzen gerade wie beim „parelektronomischen“ Muskel durch die Reizung überhaupt erst hervorgerufen werden. Es empfiehlt sich daher, auch die hier zu besprechenden elektromotorischen Wirkungen der Drüsen und Epithelzellen im Zusammenhang zu behandeln und nicht, wie es bei Muskeln aus Zweckmässigkeitsgründen passend erschien, die während der Ruhe und während der „Thätigkeit“ hervortretenden Erscheinungen einer gesonderten Besprechung zu unterziehen.

Es darf vielleicht als eine Folge der Schwierigkeiten bezeichnet werden, welche die theoretische Behandlung der im Folgenden zu besprechenden Thatsachen vom Standpunkte der lange Zeit ausschliesslich herrschenden Molekulartheorie darbot, dass auch die experimentelle Bearbeitung des fraglichen Gebietes ganz unverhältnissmässig hinter der Entwicklung der Muskel- und Nervenphysik zurücksteht, obschon einige grundlegende Erfahrungen bis in die Zeit der Entdeckung des Muskelstromes zurückreichen.

Es bestand lange geradezu eine gewisse Abneigung, Zellen, bei welchen eine regelmässige Molekularstructur, wie man sie bei Muskeln voraussetzte, nicht wohl angenommen werden konnte, überhaupt elektromotorische Wirksamkeit zuzuschreiben. So äusserte Engelmann noch 1872 (72) bei Gelegenheit einer Erörterung der Frage, ob etwa die elektromotorischen Wirkungen der Froschhaut auf die Drüsenepithelien bezogen werden dürften, sein Widerstreben, „bei Zellen, welche, wie die vorliegenden, nichts von einer regelmässigen, nach bestimmten Axenrichtungen erfolgenden Anordnung ihrer kleinsten Theilchen zeigen, einen regelmässigen, zu merkbaren Wirkungen nach aussen befähigten elektromotorischen Bau anzunehmen", und hält die Drüsenmuskeln für die einzige wesentliche Quelle der elektrischen Ströme im Innern der Drüsenschicht.

Wie schon erwähnt, wurde Du Bois-Reymond, dessen Name auch hier wieder an der Spitze genannt werden muss, bei seinen Bemühungen, den vermeintlichen Ruhestrom unversehrter, in situ befindlicher Muskeln durch die Haut hindurch nachzuweisen, zur Entdeckung der starken elektromotorischen Wirksamkeit der Froschhaut geführt. Bei ungleichzeitiger Berührung zweier beliebiger Stellen der unversehrten Oberfläche eines ausgeschnittenen, auf einer Glasplatte ausgebreiteten Hautstückes mit den ableitenden Kochsalzbäuschen erhielt er stets einen Strom, welcher innerhalb der Haut von dem zuletzt angelegten Bausche nach dem anderen hinfliesst. Wurden beide Bäusche möglichst gleichzeitig aufgelegt, so blieb die Nadel vergleichsweise ruhig.

Du Bois-Reymond erkannte denn auch sofort den Grund dieser Ausschläge wegen ungleichzeitiger Berührung. „Jede Berührungsstelle ist der Sitz einer elektromotorischen Kraft in der Richtung von dem Bausch in die Haut hinein; allein die Berührung der Salzlösung beeinträchtigt zugleich die Ursache dieser elektrischen Triebkraft. Daher bei ungleichzeitiger Berührung der Strom im Sinne der Triebkraft an der jüngsten Berührungsstelle, der so lange anhält, bis der Unterschied der Triebkräfte an beiden Stellen unmerklich geworden ist." Sehr viel stärkere Ablenkungen erhielt dann Du Bois-Reymond bei Ableitung von der äusseren und inneren Hautfläche, und zwar stets in der Richtung von der ersteren zur letzteren. Auch hier wurde aber die Triebkraft durch die Kochsalzlösung sehr bald vernichtet und war von vornherein gleich Null, wenn die Hautoberfläche vor der Ableitung mit NaCl bepinselt worden war. Ebenso werden die Ströme vernichtet durch Abschaben der Epithel- und Drüsenschicht. Da Du Bois-Reymond den Hautstrom bei der Kröte, wo die Hautdrüsen sehr mächtig entwickelt sind, besonders stark fand, während sich die drüsenlose Haut der Fische (Aal, Schleie, Hecht, Barsch) als gänzlich stromlos erwies, so war die Vermuthung naheliegend, „dass die elektromotorische Wirksamkeit der Haut in Verbindung stehe mit der den nackten Amphibien eigenthümlichen Hautabsonderung". Diese Vermuthung erhielt in der Folge eine wesentliche Stütze durch Beobachtungen von Rosenthal (75) und Röber (76). Der Erstere fand, dass nicht nur die Hautdrüsen des Frosches und anderer nackter Amphibien der Sitz elektromotorischer Kräfte sind, welche stets von der Mündung nach dem Drüsengrunde gerichtet erscheinen, sondern dass das Gleiche auch bezüglich der Drüsen der Magenschleimhaut gilt, so dass diese elektromotorischen Kräfte „mit grosser

Wahrscheinlichkeit als eine wesentliche Eigenschaft der Drüsensubstanz zu betrachten wären, nicht anders, als wir die elektromotorischen Kräfte zu den wesentlichen Lebensäusserungen der Nerven und Muskeln zu zählen gewohnt sind".

Mit dieser Auffassung steht eine später von Engelmann (72, p. 97) geäusserte Ansicht im Widerspruch, der zu Folge die angeblichen „Drüsenströme" „myogenen" Ursprunges sein sollten, vermittelt durch den Belag contractiler Faserzellen, welcher jeden Drüsenkörper aussen umgiebt. Diese Deutung, welche natürlich mit der Präexistenslehre steht und fällt, suchte Engelmann durch eine grosse Reihe trefflicher Beobachtungen zu stützen, auf die im Folgenden noch vielfach zurückzukommen sein wird. Doch lässt sich nicht läugnen, dass selbst vom Standpunkte der Präexistenzlehre aus das Verhalten der Hautströme des Frosches eher gegen als für Engelmann's Anschauung spricht.

Hermann glaubt neuerdings, „dass nicht, oder nicht in erster Linie, die Drüsen, sondern die Epithelschicht der Sitz der elektromotorischen Hautwirkung (während der Ruhe) ist". Die Gründe, welche seiner Zeit Du Bois-Reymond veranlassten, gerade die Drüsen für die wesentliche Ursache der Hautströme nackter Amphibien zu halten, nämlich das Fehlen derselben bei der „drüsenlosen" Haut der Fische, glaubte Hermann als nicht stichhaltig erweisen zu können durch den Nachweis eines regelmässigen, einsteigenden Hautstromes bei einer grossen Zahl daraufhin untersuchter Fische (75). Hiergegen liesse sich freilich der Einwand geltend machen, dass die Fischhaut thatsächlich nicht drüsenlos ist, sondern zahllose einzellige Schleimdrüsen („Becherzellen") enthält und in manchen Fällen geradezu als eine grosse, flächenhaft ausgebreitete Schleimdrüse bezeichnet werden könnte (vgl. F. E. Schultze, 78). Da man nun weiss, dass weder in morphologischer Hinsicht noch auch bezüglich der physiologischen Function ein durchgreifender Unterschied zwischen ein- und mehrzelligen Schleimdrüsen besteht, so liegt es gewiss nahe, den Ruhestrom der Fischhaut auf die als einzellige Drüsen fungirenden „Becherzellen" zu beziehen. Dies that Hermann auch thatsächlich, indem er im Sinne der Alterationstheorie jede partielle Mucinmetamorphose einzelner Zellen, sowie der Elemente der schleimabsondernden Drüsen als eine Quelle gesetzmässiger elektromotorischer Wirkungen bezeichnet, einer Kraft, „welche, an den freien Epithelien einsteigend, an den Drüsen vom Lumen gegen die Matrix gerichtet ist". Solche Ströme sind denn auch thatsächlich überall nachgewiesen worden, wo immer schleimbildende Zellen oder Drüsen sich finden (Haut der Fische und nackten Amphibien, Zunge, Rachenschleimhaut, Magen und Cloake der letzteren). Dass übrigens im Sinne Hermann's auch andere, nicht drüsige Epithelzellen elektromotorische Wirkungen veranlassen können, scheint durch neuere Untersuchungen von E. W. Reid (88) genügend sichergestellt.

Da zur Zeit mit Ausnahme der später noch näher zu besprechenden Pflanzenströme die elektromotorischen Wirkungen ein- und mehrzelliger Schleimdrüsen fast allein allen unseren Erfahrungen über „Zellströme" zu Grunde liegen, so müssen die betreffenden Thatsachen hier auch noch eingehender behandelt werden. Das vielleicht geeignetste Untersuchungsobject bildet die an Becherzellen und Schleimdrüsen überaus reiche Zunge des Frosches, an welcher ausserdem die

secretorischen Nerven mit Leichtigkeit präparirt werden können. Mit Rücksicht auf die seiner Zeit von Engelmann geäusserte, oben schon erwähnte Vermuthung betreffs des Ursprungs der Hautströme ist es bemerkenswerth, dass die mit charakteristischen Schleimzellen ausgekleideten Zungendrüsen frei von Muskeln im bindegewebigen Strome dicht unter der Oberfläche liegen, deren Papillen mit einem einschichtigen, aus Becher- und Flimmerzellen zusammengesetzten Epithel überkleidet sind. Der schleimige, zähflüssige Inhalt der Drüsenschläuche steht, wie sich an Querschnitten leicht erkennen lässt, allenthalben mit der die Zungenoberfläche in der Regel überziehenden Schleimschicht in directem Zusammenhang, was bei der Weite der Drüsenmündungen leicht begreiflich ist. Auch das Epithel der unteren, dem Mundboden zugewendeten Zungenfläche enthält reichlich Becherzellen.

Um den „Ruhestrom" der Zunge zu untersuchen, kann man sich verschiedener Methoden bedienen, die im Verlaufe der folgenden Erörterungen zu besprechen sein werden. Wir können uns die Zungenoberfläche im Allgemeinen als eine vielfach und unregelmässig gefaltete Fläche vorstellen, die in ihrer ganzen Ausdehnung von schleimabsondernden Zellen, untermischt mit verhältnissmässig spärlichen Flimmerzellen, in einfacher Schicht überzogen wird. Die Drüsen erscheinen so nur als mehr oder weniger tiefe Einstülpungen in der Continuität des Zellbelages, von deren innerer Oberfläche eine Ableitung möglich erscheint, da, wie schon erwähnt, die die Zunge bedeckende Secretschicht fast allerorts in umittelbarem Zusammenhang mit dem flüssigen Inhalt der Drüsenschläuche steht. Denkt man sich daher die an der Wurzel abgeschnittene Zunge auf einer indifferenten leitenden Unterlage, wie etwa einem Block aus Kochsalzthon, ausgebreitet, so würde offenbar die elektromotorische Wirkung des gesammten, nicht nur die Drüsen auskleidenden, sondern auch die dazwischen gelegenen Papillen überziehenden Oberflächenepithels ohne Weiteres zu prüfen sein, wenn nicht auch die untere Fläche der Zunge von einer ähnlich zusammengesetzten, ebenen Zelllage bekleidet wäre, deren einzelne Elemente im Allgemeinen symmetrisch zu jenen der Oberfläche gelagert sind. Zwischen beiden schiebt sich eine dicke Lage von Bindegewebe und quergestreiften Muskeln ein, die wir unter normalen Verhältnissen als elektromotorisch unwirksam betrachten dürfen.

Sie vermittelt daher in jedem Falle die Ableitung von dem basalen Theile der einzelnen Zellelemente der Ober- wie der Unterseite der Zunge. Unter der Voraussetzung völlig gleicher elektromotorischer Wirkungen des Epithels beider Flächen, einer Annahme, die übrigens schon durch die so sehr verschiedene Massenentwicklung der betreffenden Zelllagen als ausgeschlossen gelten darf, würde offenbar bei Ableitung von zwei symmetrisch einander gegenüber liegenden Punkten der Ober- und Unterseite keinerlei Wirkung nach aussen resultiren. So geben beispielsweise auch die Schwimmhäute der Hinterbeine des Frosches bei Ableitung von beiden Seiten in Folge des symmetrischen Baues nur sehr schwache und unregelmässige elektrische Wirkungen. Die Zunge dagegen liefert unter denselben Bedingungen fast regelmässig einen sehr kräftigen, im ableitenden Bogen von der Unterseite zur Oberfläche gerichteten, also im Sinne Hermanns „einsteigenden" Strom, der das Scalenbild oft weit aus dem Gesichtsfelde treibt.

Da, wie sich aus dem Folgenden ergeben wird, die Zungenströme selbst schon durch äusserst geringfügige mechanische Insulte sehr erhebliche Veränderungen erleiden, so erscheint es von vornherein geboten, mit möglichster Schonung vorzugehen und jede, auch die leiseste Berührung oder Zerrung zu vermeiden. Als zweckmässigstes Verfahren der Ableitung von der ausgeschnittenen, nicht mehr blutdurchströmten Zunge hat sich mir schliesslich das folgende bewährt. Der Frosch wird schwach, nur eben bis zur Bewegungslosigkeit, curarisirt; hierauf entfernt man vorsichtig die äussere Haut in der ganzen Ausdehnung des Unterkiefers, um jede Einmischung der elektromotorischen Wirkungen derselben auszuschliessen, exarticulirt jenen und trennt ihn durch einen queren Schnitt unterhalb der Zungenspitze ab; dabei werden freilich Muskeln verletzt, deren Stümpfe eventuell Stromschleifen in den Galvanometerkreis senden können; doch ist ihr Einfluss gegenüber der Mächtigkeit des Zungenstromes sicher zu vernachlässigen, wie besondere Controllversuche an demselben Präparat nach Entfernung der Zunge lehren. Die Ableitung erfolgt nun in der Weise, dass der Unterkiefer mit seiner unteren Fläche auf einen Block aus Kochsalzthon von entsprechender Grösse gelegt wird, der unter Vermittlung des Mundbodens die Ableitung von der Zungenunterseite ermöglicht, wenn die eine Pinselelektrode ihn berührt, während die andere an beliebigen Punkten der Zungenoberfläche angelegt werden kann. Es ist dabei noch zu berücksichtigen, dass auch der Mundboden selbst, auf welchem die Zunge aufliegt, mit einer reichlich Becherzellen enthaltenden Schleimhaut bekleidet und daher elektromotorisch wirksam ist. Schneidet man aber die Zunge an der Wurzel ab und leitet wie früher von dem Thonblock und der vorher von der Zunge bedeckten Schleimhautfläche ab, so erhält man in der Regel nur sehr geringfügige Ablenkungen im einen oder anderen Sinne, so dass hieraus keine erhebliche Störung resultirt.

Es kann somit keinem Zweifel unterworfen sein, dass, wie immer auch die Ableitung von der Zunge erfolgen möge, die beobachteten Wirkungen *ihrem Sinne nach* durch die elektromotorische Thätigkeit des *Oberflächenepithels* im weitesten Wortsinne (Drüsen- und Papillenepithel) bedingt werden, wenngleich die absolute Intensität derselben durch die bei der Ableitung nicht wohl zu vermeidende Einmischung anderer elektromotorisch wirkender Theile in einem nicht immer genau zu bestimmenden Grade beeinflusst wird. Dies ergiebt sich am klarsten aus dem Umstande, dass bei jedem in der eben beschriebenen Weise angestellten Versuche der unter Umständen äusserst kräftige einsteigende Strom, welcher die Scala weit aus dem Gesichtsfelde treibt, nach Zerstörung des Oberflächenepithels bis auf unregelmässige Spuren verschwindet, obschon dabei weder das Epithel der Zungenunterfläche noch das des Mundbodens merklich beeinflusst sein konnte. Andererseits kann man sich leicht davon überzeugen, dass *selbst noch kleine Schleimhautstückchen*, welche durch einen flachen Scheerenschnitt von der Oberfläche der Froschzunge losgetrennt und nach kurzer Zeit der Ruhe wieder auf einer Unterlage von Kochsalzthon untersucht werden, *noch ebenso wie die ganze Zunge der Sitz eines starken einsteigenden Stromes sind*. Es darf hiernach wohl als feststehend betrachtet werden, dass der normale „Ruhestrom“ der Zunge vor Allem

durch die elektromotorische Wirkung des Oberflächenepithels einschliesslich der Drüsen bedingt wird.

Was nun die Stärke des „Ruhestromes" unter verschiedenen Umständen anlangt, so lehrt schon eine kurze Beschäftigung mit dem in Rede stehenden Objecte, dass die elektromotorischen Wirkungen desselben in einem ungleich höheren Maasse von äusseren Einflüssen und inneren Veränderungen abhängig sind, als dies etwa für den Muskelstrom gilt. Die Individualität der Frösche, der Ernährungszustand, Temperaturverhältnisse, Jahreszeit und andere noch zu erwähnende Momente beeinflussen den Schleimhautstrom in einem so hohen Grade, dass das Bild ein ausserordentlich wechselvolles wird.

Was bei Vergleichung des Muskelstromes mit jenem der Zungenschleimhaut vor Allem auffällt, ist die grosse Inconstanz des letzteren, die sich bei jeder Art der Ableitung äussert, am stärksten allerdings, wenn man in der von Hermann vorgeschlagenen Weise am gänzlich unversehrten, schwach curarisirten Frosch von der Oberfläche der Zunge einerseits und von irgend einem enthäuteten, sonst aber gänzlich unversehrten elektrisch indifferenten Körpertheil, etwa der Muskulatur des Ober- oder Unterschenkels, ableitet. Ist der unter diesen Umständen hervortretende einsteigende „Ruhestrom" nur einigermaassen kräftig, so bleibt nach Compensation desselben das Scalenbild in der Regel kaum einen Augenblick ruhig stehen, sondern bewegt sich bald im Sinne einer Zunahme, bald einer Abnahme des bestehenden Stromes. Diese Oscillationen, welche bisweilen nur angedeutet erscheinen, können sich in anderen Fällen über viele Scalentheile erstrecken, und es kann sich im Laufe der Beobachtung ein ganz neuer Mittelwerth des Ruhestromes bilden. Zuweilen scheinen die gegensinnigen Ablenkungen zeitweise einen ziemlich regelmässigen Rhythmus inne zu halten, in der Mehrzahl der Fälle lässt sich dies jedoch nicht erkennen. Mit Rücksicht darauf, dass nachgewiesenermaassen die Zungendrüsen vom Centralorgan aus innervirt werden können, liegt die Vermuthung nahe, dass es sich im vorliegenden Falle um derartige centrale Erregungsimpulse handelt; indessen treten die geschilderten Oscillationen, wenngleich meist schwächer ausgeprägt, auch an dem früher beschriebenen Unterkieferpräparate hervor, so dass jedenfalls in der Zunge selbst die nächsten Ursachen dafür gesucht werden müssen.

Leitet man den Ruhestrom der Zunge in der oben erwähnten Weise am ganzen unversehrten Frosch ab, wobei man den Unterkiefer des auf dem Rücken liegenden Thieres mittels eines neben der Zunge durchgezogenen Fadens möglichst weit nach hinten zieht, so findet man den Strom unmittelbar nach Anlegen der Elektroden fast regelmässig in rascher Zunahme begriffen, und es kann geschehen, dass der gleich nach dem Oeffnen des Rachens äusserst schwache Strom wenige Minuten später die Scala weit aus dem Gesichtsfeld treibt. Auch beim Abrücken und Wiederanlegen der die Zungenoberfläche berührenden Elektrode an derselben oder einer anderen Stelle macht sich regelmässig eine Schwächung mit darauffolgendem Wiederansteigen des Stromes bemerkbar. Die Erklärung dieser Erscheinungen kann erst im Zusammenhang mit anderen, später mitzutheilenden Thatsachen gegeben werden.

Einer eingehenderen Erörterung bedarf der sehr auffallende Einfluss, welchen Aenderungen der Temperatur auf die elektromotorischen Wirkungen der Froschzunge ausüben. Werden curarisirte Frösche längere Zeit (mehrere Stunden) bei niederer Temperatur aufbewahrt, so bietet die Zunge bei der darauffolgenden, möglichst rasch vorgenommenen Untersuchung oft einen verkehrten, d. i. „aussteigenden" Ruhestrom dar, dessen Stärke manchmal nicht weit hinter der des sonstigen, normal einsteigenden Stromes zurückbleibt. In der Regel nimmt dann bei fortschreitender Erwärmung des Präparates der verkehrte Strom ziemlich rasch ab, es kommt ein kurzes Stadium, während dessen unter den gegebenen Ableitungsbedingungen (Zungenoberfläche und blossgelegte Muskulatur des Unterschenkels) keinerlei Spannungsdifferenz nachweisbar ist, worauf sich allmählich der normale, einsteigende Strom entwickelt. Die stärksten verkehrten Wirkungen lassen sich erzielen, wenn schwach curarisirte Frösche für mehrere Stunden ganz in Schnee gepackt werden.

Untersucht man dann den Zungenstrom in der angegebenen Weise am unversehrten Thier, und zwar möglichst rasch, ehe merkliche Erwärmung eingetreten ist, so erhält man oft ausserordentlich starke, weit über die Scala gehende Ablenkungen im Sinne eines aussteigenden Stromes. Bleibt ein solcher Kaltfrosch im warmen Zimmer liegen, so entwickelt sich, wie schon erwähnt, mehr oder weniger rasch der normale einsteigende Strom. Diese Erfahrungen gaben Veranlassung, auch an der ausgeschnittenen Zunge den Einfluss der Abkühlung und Erwärmung näher zu prüfen, und ich bediente mich hierbei durchwegs des schon beschriebenen Unterkieferpräparates. Da sich 0,5% NaCl-Lösung als ziemlich indifferent für die elektromotorische Wirksamkeit der Zunge erwies, indem selbst stundenlanges Liegen in derselben keine wesentliche Beeinträchtigung jener zur Folge hatte, so bot sich als einfachstes Mittel der Abkühlung resp. Erwärmung das Einlegen in verschieden temperirte Lösungen von gleichem Salzgehalt dar. In der That zeigt sich ausnahmslos, dass jedes vorher noch so stark im normalen Sinne wirksame Präparat in kürzester Zeit stromlos wird und hierauf in den meisten Fällen einen verkehrten (aussteigenden) Strom entwickelt, wenn es in einem Schälchen mit physiologischer Kochsalzlösung auf Schnee gestellt und mit einer Glasglocke bedeckt einige Stunden bei niederer Temperatur (0—2° C.) aufbewahrt wird. Dasselbe Resultat lässt sich übrigens auch dann erzielen, wenn das auf dem Thonblock liegende Präparat einfach in einer feuchten Kammer einige Stunden in einem kalten, aber frostfreien Raum (bei etwa 2—4° C.) aufgestellt wird. In allen Fällen kann man dann den aussteigenden Ruhestrom fast momentan umkehren, wenn man das Präparat in physiologische Kochsalzlösung von etwa 25—30° C. taucht.

Man wird bei diesen Versuchen unwillkürlich an den seiner Zeit von Matteucci behaupteten Einfluss der Abkühlung auf den Muskelstrom erinnert. Ohne denselben leugnen zu wollen, muss gleichwohl auf den enormen gradweisen Unterschied hingewiesen werden, der sich in der erwähnten Richtung in beiden Fällen geltend macht.

Der „Ruhestrom“ des Muskels (d. i. der Demarcationsstrom im Sinne Hermann's) lässt sich zwar durch intensive Abkühlung merklich schwächen, niemals aber beseitigen, geschweige denn umkehren.

Es wollte mir scheinen, dass Zungenpräparate, welche frisch untersucht sehr stark im normalen Sinne elektromotorisch wirken, bei Abkühlung weniger leicht verkehrte Ströme geben, als solche, deren Wirksamkeit in Folge längeren Liegens bei nicht zu hoher Temperatur schon erheblich abgenommen hat. So fand ich auch durchwegs solche Frösche zu allen diesen Versuchen besser geeignet, welche während des Winters längere Zeit im warmen Zimmer gehalten wurden. Kaltfrösche liefern fast stets Präparate, welche frisch untersucht sehr starke und zugleich verhältnissmässig beständige Ströme geben, die dem Einfluss der Abkühlung so zu sagen einen grösseren Widerstand entgegenstellen, als gleichstarke oder selbst stärkere Ruheströme von Warmfröschen. Damit hängt es vielleicht auch zusammen, dass Frühlingsfrösche in Schnee gepackt in der Regel einen viel stärkeren aussteigenden Zungenstrom geben, als Winterfrösche. Die letzteren kann man aber nach meinen Erfahrungen jederzeit leicht in eine ähnlich günstige Disposition versetzen, wenn man sie vor dem Versuche 2—3 Tage im warmen Zimmer in der Nähe des Ofens hält. Man erhält dann bei Ableitung des Zungenstromes oft ebenso starke Ablenkungen in demselben Sinne, wie von Kaltfröschen, doch befindet sich derselbe so zu sagen in einem labilen Gleichgewichtszustand; er macht bei Abkühlung viel rascher dem Gegenstrome Platz, als es bei frisch untersuchten Kaltfröschen der Fall ist, wo es bisweilen nicht einmal gelingt, den normalen einsteigenden Strom durch die bisher besprochenen Methoden der Abkühlung selbst nur auf Null herabzudrücken.

Dies ist jedoch ausnahmslos der Fall, wenn man schmelzenden Schnee oder Eis direct mit der Schleimhautoberfläche in Berührung bringt, und es ist mir überhaupt kein Fall vorgekommen, wo unter diesen Bedingungen nicht eine wirkliche Umkehr des normalen Ruhestromes eingetreten wäre. Im Einzelnen sind allerdings die betreffenden Wirkungen bei verschiedenen Präparaten von sehr wechselnder Stärke, wobei sich wieder der Einfluss der schon erwähnten Momente sehr deutlich geltend macht. Am zweckmässigsten fand ich es, kleine, ebene und nicht zu dicke Eisblättchen, wie man sie durch Gefrieren dünner Wasserschichten leicht gewinnt, zwischen die Zungenoberfläche und die ableitende Elektrode mit möglichster Vorsicht einzuschalten. Man sieht dann fast momentan den Strom auf Null sinken, und in der Regel tritt auch in wenigen Sekunden schon die Umkehr ein. Der neu hervortretende aussteigende Strom kann dann unter Umständen so bedeutend werden, dass die Scala weit aus dem Gesichtsfeld fliegt. Genügt das einmalige Auflegen von Eis nicht, so kommt man doch sicher durch Wiederholung des Verfahrens zum Ziele; nach dem Schmelzen des Eises nimmt der verkehrte Strom in der Regel sehr rasch ab, um schliesslich wieder einsteigend zu werden. Diese Abnahme, welche Anfangs schneller als später erfolgt, findet bisweilen nicht gleichmässig stetig, sondern mit mehr oder weniger beträchtlichen Oscillationen statt.

Wenn auch die früher mitgetheilten Thatsachen entschieden zu Gunsten der Annahme sprechen, dass es sich hier wie dort im Wesent-

lichen um eine Folgewirkung der Abkühlung handelt, so bleibt doch der naheliegende Einwand auszuschliessen, es möchte etwa durch die Berührung der einen Elektrode mit dem schmelzenden Eise Anlass zur Entstehung eines „Thermostromes“ gegeben sein. Diese Vermuthung schien um so begründeter, als Ströme in Folge ungleichartiger Erwärmung der ableitenden, unpolarisirbaren Elektroden in der That bekannt sind, indem nicht nur ungleiche Temperatur der beiden die Zinkstäbe enthaltenden Glasröhren mächtige thermoelektrische Erscheinungen verursacht, sondern es kann, wie Worm-Müller fand und Grützner bestätigte, auch ein schwächerer und umgekehrt gerichteter „Thermostrom“ zwischen dem mit physiologischer NaCl-Lösung durchtränkten Thonpfropf und der Zinkvitriollösung entstehen. Derselbe geht vom Zinkvitriol zum Thon und hatte bei 35° Temperaturdifferenz eine elektromotorische Kraft von 0,002 Daniell. Controlversuche, welche ich in grosser Zahl mit dem Thonblock allein, sowie mit aufgelegten abgestorbenen, elektromotorischen, nicht mehr wirksamen Zungenpräparaten anstellte, ergaben nun allerdings schwache Ablenkungen in demselben Sinne, wie bei den vorerwähnten Versuchen, d. h. die abgekühlte Elektrode wurde so zu sagen schwach positiv; doch kann nicht im Entferntesten davon die Rede sein, die so überaus starken Wirkungen normaler Präparate darauf zurückführen zu wollen; abgesehen von allen anderen schon erwähnten Gründen, sei nur noch darauf hingewiesen, dass auch in dem Falle die volle Wirkung des aussteigenden Stromes zum Vorschein kommt, wenn man erst einige Zeit nach dem Auflegen des Eises und nach Absaugen des Schmelzwassers die Pinselspitze mit der Zunge in Berührung bringt; man sieht dann sofort eine starke Ablenkung in dem erwarteten Sinne erfolgen, die eventuell die Scala aus dem Gesichtsfeld treibt, und der hier sicher keine hinreichenden Temperaturdifferenzen entsprechen. Ich habe übrigens oft genug an Unterkieferpräparaten, welche durch Gefrieren und Wiederaufthauen gänzlich stromlos geworden waren und einige Zeit in zimmerwarmer Kochsalzlösung gelegen hatten, selbst nach wiederholtem Auflegen von Schnee oder Eis kaum Spuren eines aussteigenden Stromes gefunden.

Ich halte es daher auf Grund der mitgetheilten Beobachtungen für sicher erwiesen, dass der regelmässige einsteigende Schleimhautstrom der Froschzunge durch hinreichend starke Abkühlung nicht nur sehr rasch auf Null herabgedrückt, sondern auch umgekehrt werden kann, wobei der verkehrte Strom unter Umständen die gleiche Stärke erreichen kann, wie vordem der „normale“.

Da bei den zuletzt besprochenen Versuchen die Oberfläche der Zungenschleimhaut von dem Schmelzwasser des Eises benetzt wird, so war daran zu denken, ob die beobachteten Versuchsresultate nicht wenigstens zum Theil darauf zu beziehen sind. Dass dies der Hauptsache nach sicher nicht der Fall ist, geht freilich aus den vorstehenden Mittheilungen unmittelbar hervor. Doch konnte die so auffallend rasche Umkehr des Stromes, sowie die Kraft desselben wenigstens theilweise auf Wasserwirkung beruhen. Dies führte zur Untersuchung des Einflusses, welchen der wechselnde Wassergehalt der Zungenschleimhaut auf deren elektromotorische Wirksamkeit während der „Ruhe“ besitzt. Ueber

denselben Gegenstand liegt bereits eine Reihe trefflicher Beobachtungen von Engelmann (72) an der Froschhaut vor, auf welche später noch zurück zu kommen sein wird. Es beziehen sich dieselben auf die Wirkung des Wassers, sowie verschieden concentrirter Salzlösungen auf den ebenfalls einsteigenden „Ruhestrom" der Haut. Da, wie sich später zeigen wird, in jeder Hinsicht eine nahezu vollkommene Uebereinstimmung der elektromotorischen Wirkungen der äusseren Haut und der Zunge des Frosches besteht, so war von vornherein zu vermuthen, dass dies auch in Bezug auf die Folgen der Wasserzufuhr und Wasserentziehung gelten würde. Bei der später noch zu erwähnenden ausserordentlichen Empfindlichkeit der Zungenschleimhaut für alle, auch die geringfügigsten mechanischen Reize darf die Flüssigkeit, deren Einwirkung man prüfen will, nicht einfach aufgeträufelt oder gar mit dem Pinsel aufgetragen werden, was leicht zu den grössten Irrthümern Anlass geben könnte, sondern es empfiehlt sich, das Präparat nach einander in Schälchen zu bringen, welche mit den betreffenden Lösungen gefüllt sind. Nach kürzerem oder längerem Verweilen in denselben untersucht man den Zungenstrom in der früher geschilderten Weise bei Ableitung von einer Thonunterlage und der Oberfläche der Schleimhaut. Während die gewöhnlich benützte 0,6 % NaCl-Lösung sich auch für die Froschzunge insofern als indifferent erweist, als die Fähigkeit, elektromotorisch zu wirken, in derselben bei nicht zu hoher Temperatur viele Stunden, ja Tage lang erhalten bleibt, wird die Kraft des einsteigenden Schleimhautstromes stets sehr erheblich gesteigert, wenn man, sobald sich nach längerem Liegen des Präparates in gewöhnlicher physiologischer NaCl-Lösung die Ablenkung bei wiederholter Prüfung als nahezu constant erweist, eine halbverdünnte (also etwa 0,2—0,3 %) Kochsalzlösung einwirken lässt, und noch mehr ist dies der Fall, wenn Brunnen- oder destillirtes Wasser einwirkt. Es genügt schon, unter Vermittlung des ableitenden Pinsels einen Tropfen aq. destill. auf die Oberfläche einer vorher in physiologischer NaCl-Lösung aufbewahrten Zunge fliessen zu lassen, um sofort eine starke positive Schwankung des Schleimhautstromes zu erzielen, obschon dabei der Widerstand im Kreise zweifellos erheblich zunimmt. Selbst längeres Verweilen des Präparates in Brunnenwasser schwächt nicht nur nicht den normalen Strom, sondern vermag dessen Kraft dauernd auf einer grösseren Höhe zu erhalten als 0,6 % Kochsalzlösung; es kann daher auch nicht die Rede davon sein, die oben erwähnten gegensinnigen Wirkungen bei Abkühlung der Schleimhaut durch aufgelegten Schnee oder Eis auf die Einwirkung des Schmelzwassers als solchen zu beziehen. Umgekehrt wie Wasser oder sehr stark verdünnte Salzlösungen wirken solche, deren Salzgehalt voraussichtlich zu einer mehr oder weniger hochgradigen Entwässerung der damit in Berührung kommenden Gewebe führt. Stets beobachtet man unter diesen Umständen (bei Anwendung von 0,8—1,5 % NaCl-Lösungen) ein verhältnissmässig rasches Sinken der Kraft des einsteigenden Zungenstromes, die innerhalb gewisser Grenzen durch Wasserzufuhr rasch wieder gehoben werden kann. Besonders bemerkenswerth scheint mir zu sein, dass es auch in

diesem Falle, wie bei energischer Abkühlung der Zunge, zu einer wirklichen Umkehr des normalen einsteigenden Stromes kommen kann, wobei die Stärke des Gegenstromes allerdings meist hinter der durch Kältewirkung erreichbaren merklich zurückbleibt. Es gelingt, an einem und demselben Präparate durch abwechselndes Versenken in 1 % und 2 % Kochsalzlösung dem Strom der Schleimhaut mehrmals hinter einander bald aussteigende, bald einsteigende Richtung zu geben. In der Regel genügten wenige Minuten, um diese Veränderungen herbeizuführen. Wie Engelmann auch an der Froschhaut fand, entsprechen schon sehr geringen Unterschieden in der Concentration der angewendeten Salzlösung oft ausserordentlich bedeutende Aenderungen der elektromotorischen Kraft, was auf eine ungemein grosse Empfindlichkeit der betreffenden wirksamen Elemente für Veränderungen des Wassergehaltes schliessen lässt.

Bekanntlich kann man auch schon während des Lebens den Geweben des Froschkörpers in sehr energischer Weise Wasser entziehen, indem man stärkere Lösungen von Kochsalz oder Glycerin unter die Haupt spritzt. Ein halber Cubikcentimeter der letzteren Flüssigkeit, bei einem curarisirten Frosch in den Rückenlymphsack injicirt, genügt, um binnen kurzer Zeit (1—2 Stunden) dem wasserreichen Gewebe der Zunge so viel Wasser zu entziehen, dass dieselbe sehr erheblich geschrumpft und dunkler gefärbt erscheint, als unter normalen Verhältnissen. In diesem Zustande findet man den einsteigenden Schleimhautstrom stets sehr schwach oder sogar fehlend.

Die zuletzt erwähnten Erscheinungen leiten unmittelbar hinüber zu einer Besprechung der Wirkungsweise andersartiger, den Chemismus der lebenden Zellen beeinflussender Substanzen. Hier sind vor Allem jene beiden Gase zu nennen, die bei dem Lebensprocess aller Organismen eine so überaus wichtige Rolle spielen, der Sauerstoff und die Kohlensäure, deren Bedeutung speciell auch für gewisse elektromotorische Wirkungen pflanzlicher und thierischer Theile festgestellt ist. Engelmann zeigte, dass bei Verdrängung des Sauerstoffs durch ein indifferentes Gas (N oder H) die Kraft des Hautstromes allmählich sinkt, um bei Wiederzutritt atmosphärischer Luft rascher wieder anzusteiger, wobei die anfängliche Höhe nicht nur erreicht, sondern sogar überschritten werden kann; Kohlensäure bewirkt dagegen ein ausserordentlich schnelles Sinken der Kraft, die selbst dann schon vorübergehend geschwächt wird, wenn die umgebende Atmosphäre nur wenige Procente des Gases enthält. Für Pflanzenströme ist eine analoge Wirkung des $O$-Mangels in neuerer Zeit von Haacke (Flora 1892, Heft IV) nachgewiesen worden. Ich bin in der Lage, einen gleichartigen Einfluss der genannten beiden Gase auch für die Froschzunge constatiren zu können. Das Versuchsverfahren war im Wesentlichen dem von Engelmann benützten nachgebildet; das Präparat (Unterkiefer und Zunge auf einem Block von Kochsalzthon liegend) befand sich nebst den ableitenden Elektroden in einer Gaskammer, bestehend aus einer vierfach tubulirten Glasflasche, durch welche die betreffenden Gase hindurchgeleitet werden konnten. Stets nahm sowohl bei Verdrängung des $O$ wie bei Zufuhr von $CO_2$ die Kraft des einsteigenden Zungenstromes ab, ersteren Falls später und langsamer, letzteren Falls dagegen sehr schnell. Dieselbe einfache

Vorrichtung kann auch dazu dienen, den Einfluss der Anästhetica (Aether, Chloroform) zu prüfen; schon kleine Mengen dieser Substanzen in Dampfform bedingen eine erhebliche Verminderung der Kraft des einsteigenden Stromes, die, wenn die Einwirkung nicht allzu lange dauerte, bei Durchsaugen von reiner Luft sich wieder hebt.

Ganz ähnliche Verhältnisse wie die Zunge bieten auch die Rachen- und Cloakenschleimhaut des Frosches.

An diesen beiden Objecten hatte schon Engelmann (77) elektromotorische Wirkungen nachgewiesen. Wieder handelt es sich in beiden Fällen um einen unter normalen Verhältnissen „einsteigenden" Strom, dessen Kraft oft eine sehr beträchtliche ist und hinter der des Zungenstromes kaum zurücksteht. Gleichwohl ist der histologische Bau sehr wesentlich verschieden. Sowohl die Rachen- wie die Cloakenschleimhaut sind im gewöhnlichen Wortsinne als „drüsenlos" zu bezeichnen, da in beiden Fällen nur ein einschichtiges Cylinderepithel vorhanden ist, welches bei dem erstgenannten Objecte aus Flimmerzellen mit zwischengelagerten Becherzellen, bei dem anderen fast nur aus diesen letzteren besteht. Mehrzellige Drüsen fehlen in der That gänzlich. Gerade aus diesem Grunde bieten jedoch die genannten Objecte viel übersichtlichere und einfachere Ableitungsbedingungen dar, als die Zungenschleimhaut, so dass gewisse Einwände, welche hier möglicher Weise gemacht werden könnten, dort von vornherein wegfallen. Da der Cloakenschleimhaut Flimmerzellen vollkommen fehlen, ihre elektromotorischen Wirkungen aber demungeachtet in jeder Beziehung mit denen der flimmernden Rachenschleimhaut einerseits, der nur spärlich mit Flimmerzellen ausgestatteten Zungenschleimhaut andererseits übereinstimmen, so erscheint es kaum zweifelhaft, dass als die eigentlichen elektromotorisch wirksamen Elemente in allen drei Fällen die schleimbildenden Zellen anzusehen sind, sei es nun, dass dieselben als Bestandtheile zusammengesetzter Drüsen oder als „Becherzellen" auftreten. Gleichwohl bedurfte diese Ansicht einer besonderen Prüfung, da Engelmann die Flimmerzellen an sich für elektromotorisch wirkende Elemente hielt und den Rachenstrom darauf zurückzuführen geneigt war. Auch Hermann weist auf die Möglichkeit hin, die Flimmerbewegung „unter dem Gesichtspunkt einer in den äusseren Zellschichten stattfindenden („irritativen") Alteration" zu betrachten. Meine eigenen Beobachtungen stimmen hierzu jedoch in keiner Weise. Die Methode der Untersuchung gestaltet sich sowohl bei der Rachenschleimhaut wie bei der Cloake äusserst einfach. Engelmann präparirte die erstere in der Regel von ihrer natürlichen Unterlage los und leitete von der äusseren und inneren Oberfläche der über ein Korkrähmchen gespannten Membran ab. Es gelingt dies aber selbst bei grösster Sorgfalt doch nicht ganz ohne mechanische Schädigung, und da, wie ich mich des Oefteren überzeugt habe, die Stärke der elektromotorischen Wirkungen der Schleimhaut in ausserordentlich hohem Grade von jeder noch so geringfügigen Dehnung oder Zerrung beeinflusst wird, so ist es vorzuziehen, von der in situ befindlichen Schleimhaut abzuleiten. Zu diesem Zwecke ist es nur erforderlich, die äussere Kopfhaut bis an den Rand des Oberkiefers zu entfernen, um eine etwaige Einmischung ihrer eigenen elektromotorischen Wirkungen zu verhüten, und

hierauf den ganzen Oberkiefer durch einen möglichst tief geführten Querschnitt abzutrennen; wird derselbe dann mit der Schleimhautfläche nach oben in ein Uhrschälchen mit ein wenig 0,5 % Kochsalzlösung gelegt, so braucht man nur in diese letztere die eine Pinselelektrode zu tauchen, während die Spitze der anderen beliebige Punkte der Schleimhautoberfläche berührt, um in möglichst schonender Weise die Ableitung zu ermöglichen. Unter diesen Umständen ist der einsteigende Strom viel stärker, als an der abpräparirten Membran, und es fragt sich nur, ob nicht etwa unter den erwähnten Bedingungen elektromotorische Wirkungen anderer Theile (etwa verletzter Muskeln etc.) mit ins Spiel kommen. Es lässt sich dies leicht ausschliessen, wenn man dasselbe Präparat nach Zerstörung des Oberflächenepithels oder nach gänzlicher Ablösung der flimmernden Schleimhaut in gleicher Weise wie vorher untersucht; dabei habe ich niemals irgend erhebliche Spannungsdifferenzen wahrgenommen, so dass die erwähnten Bedenken wohl als unbegründet anzusehen sind. Die Cloakenschleimhaut wurde gewöhnlich in der Weise untersucht, dass die durch einen Längsschnitt aufgeschlitzte Cloake möglichst vorsichtig und ohne die Schleimhautfläche selbst zu berühren auf einem Thonblock ausgebreitet wurde, worauf die Ableitung in bekannter Weise erfolgte.

Bis zu einem gewissen Grade kann man im einen wie im anderen Falle schon durch den blossen Anblick der Schleimhaut erkennen, ob sie einen starken oder schwachen einsteigenden Strom liefern wird. Erscheint die Rachenschleimhaut (wie meist im Winter) in situ röthlich durchscheinend und feucht, und ist die Cloake mit breiigem oder auch dünnflüssigem Inhalt erfüllt, so darf man mit ziemlicher Sicherheit auf einen starken Strom rechnen; ist dagegen, wie meist im Sommer, bei lange gefangen gehaltenen Fröschen, die flimmernde Schleimhaut weisslich getrübt, oder finden sich in der Cloake nur spärliche feste Bröckel, wobei die Schleimhaut blass und trocken erscheint, so ist der einsteigende Strom, wenn überhaupt vorhanden, in der Regel sehr schwach. Dies weist, wie mir scheint, ohne Weiteres darauf hin, dass in beiden Fällen die secretorische Thätigkeit zu den elektromotorischen Wirkungen der Schleimhaut in einer unmittelbaren und nahen Beziehung steht. Dazu kommt noch, dass sehr häufig die Flimmerbewegung ganz normal gefunden wird — soweit sich dies durch die Fortbewegung aufgelegter kleiner Blutgerinnsel oder ähnlicher Körper verräth — während der einsteigende Strom fast oder gänzlich fehlt, und umgekehrt habe ich, wiewohl seltener, auch Fälle beobachtet, wo ungeachtet einer sehr matten Flimmerung die Stromkraft eine ungewöhnlich hohe war. Immer zeigte sich dann die Schleimhaut mit einer ziemlich dicken Schicht schleimigen Secretes bedeckt. Es scheint, dass die mit dem Abpräpariren und Aufspannen verbundenen mechanischen Schädigungen die Flimmerbewegung der Rachenschleimhaut viel weniger ungünstig beeinflussen, als die elektromotorischen Wirkungen; wenigstens ist es mir bei meinen Versuchen auffallend oft begegnet, dass bei derartigen Präparaten die Flimmerung noch stundenlang mit äusserster Lebhaftigkeit fortdauerte,

während nur minimale Ablenkungen das Vorhandensein eines schwachen einsteigenden Stromes anzeigten. Auch die Resultate der Pilocarpinvergiftung dürfen wohl zu Gunsten der hier vertretenen Anschauung bezüglich der Bedeutung des einsteigenden „Ruhestromes" der Rachenschleimhaut als eines „Secretionsstromes" geltend gemacht werden. Wie der Strom der Zunge in einem gewissen Stadium der Pilocarpinvergiftung (zwei Stunden nach Injection von 1 ccm einer 2 % Lösung von Pilocarp. muriat.) gewöhnlich äusserst kräftig gefunden wird, so gilt dasselbe nach meinen Erfahrungen auch hinsichtlich des Rachen- und Cloakenstromes. Die Ablenkung ist dann meist so stark, dass die Scala aus dem Gesichtsfelde verschwindet. Da den vorstehenden Erfahrungen zu Folge keinerlei Proportionalität zwischen der Lebhaftigkeit der Flimmerbewegung und der Intensität der elektromotorischen Wirkung der Rachenschleimhaut zu bestehen scheint, und da die scheinbar dafür sprechenden Beobachtungen von Engelmann sich ganz ungezwungen in anderer Weise deuten lassen, so sehe ich bis auf Weiteres keinen Grund, den einsteigenden Strom der genannten Schleimhaut auf eine andere Ursache zurückzuführen, als den gleichsinnigen Zungen- und Cloakenstrom, es sei denn, dass in der Folge an einer nur Flimmerzellen tragenden Membran ähnliche elektromotorische Wirkungen nachgewiesen würden.

Es wurde schon erwähnt, dass die Uebereinstimmung in Bezug auf das elektromotorische Verhalten der beiden in Rede stehenden Objecte mit der Zungenschleimhaut eine fast vollkommene ist. Dies gilt auch hinsichtlich der Inconstanz des Stromes, sowie der Wirkungen der Abkühlung und Reizung. In fast allen Fällen, wo die Kraft eine gewisse Höhe erreicht hat, beobachtet man Oscillationen des Magneten, welche auf das Vorhandensein gegensinniger Kräfte schliessen lassen, deren Resultirende der augenblicklichen Ablenkung entspricht. Und wie deren Grösse an einer und derselben Stelle mit der Zeit wechselt, so ist dieselbe auch an verschiedenen Stellen der Schleimhaut zur selben Zeit verschieden. Im Allgemeinen ist unter sonst gleichen Umständen der einsteigende Strom der Cloakenschleimhaut bei Weitem kräftiger als der Rachenstrom, was von vornherein zu erwarten war, wenn die einzelligen Drüsen (Becherzellen) dafür verantwortlich zu machen sind.

Dass der Letztere durch Abkühlung geschwächt wird, hat Engelmann bereits hervorgehoben, doch war es ihm entgangen, dass unter gleichen Umständen auch eine vollkommene Umkehr möglich ist. In der That ist nichts leichter, als sich davon zu überzeugen, dass durch Einlegen eines Oberkieferpräparates in 0,5 %, auf 0° abgekühlte NaCl-Lösung auch der stärkste einsteigende Strom in kürzester Zeit (5—10 Minuten) zum Verschwinden gebracht werden kann. Eintauchen in erwärmte Kochsalzlösung (von etwa 25—30° C.) ruft den normalen Strom fast momentan wieder hervor. Um an demselben Präparat einen „aussteigenden" Strom von erheblicher Stärke zu erzielen, muss man in der Regel schmelzendes Eis oder Schnee anwenden; auch kommt es dann sehr wesentlich mit auf eine gewisse Disposition der Schleimhaut an, die ihrerseits wieder von den Bedingungen abhängt, unter denen der Frosch vorher gelebt hat. Wie bei der Zunge, so erhält man auch bei der Rachenschleimhaut die besten und überzeugendsten Resultate, wenn das Präparat von

einem „Warmfrosch“ stammt und der unsprüngliche einsteigende Strom nicht allzu stark ist. Ich habe daher die zu diesen Versuchen bestimmten (nicht curarisirten) Temporarien in der Regel 2—3 Tage vorher im warmen Zimmer in der Nähe des Ofens gehalten. Um den Einfluss mechanischer Reizung der Schleimhaut durch Druck oder Reibung möglichst zu beschränken, empfiehlt sich die Anwendung von schmelzendem, lockerem Schnee am meisten, von dem ein Klümpchen auf die Schleimhaut des enthäuteten Oberkiefers gelegt und eventuell mehrmals erneuert wird, nachdem vorher der „Ruhestrom“ geprüft wurde; das Schmelzwasser saugt man vorsichtig mit einem Pinsel ab und legt die ableitende Elektrode nun zum Zwecke der Prüfung derart an, dass dieselbe durch eine nicht zu dicke Schichte schmelzenden Schnees von der darunter liegenden Schleimhautoberfläche getrennt ist. Unmittelbar nach der Ablesung wird der Galvanometerkreis durch Entfernung der Schleimhautelektrode wieder geöffnet, um die Entwicklung etwaiger „Thermoströme“ möglichst zu vermeiden. Ganz in gleicher Weise verfährt man auch, wenn es gilt, die Wirkung der Kälte auf den Cloakenstrom zu untersuchen. Im einen wie im anderen Falle macht sich zunächst ein sehr rasches Sinken der ursprünglichen Stromkraft bemerkbar, worauf sich in der Regel alsbald der Strom umkehrt und oft eine so erhebliche Stärke erreicht, dass das Ende der Scala aus dem Gesichtsfelde verschwindet. Nach dem völligen Schmelzen des Schnees kehrt in Folge der zunehmenden Erwärmung die ursprüngliche Stromkraft bald wieder zurück. Man kann auf diese Weise an demselben Präparat den Versuch mit gleichem Erfolge mehrfach wiederholen.

Es kann daher hier ebensowenig wie bei der Zunge ein Zweifel darüber bestehen, dass die Abkühlung des Oberflächenepithels an sich das Hervortreten einer gegensinnigen elektromotorischen Kraft zur Folge hat.

Ein nicht minder günstiges Object für das Studium der elektromotorischen Wirkungen flächenhaft ausgebreiteter einzelliger Schleimdrüsen bildet die Haut des Blutegels. Man kann dieselbe nach Entfernung der Eingeweide mittelst der Scheere leicht von allen anhängenden Geweberesten befreien, so dass nur der Hautmuskelschlauch zurückbleibt. Stets findet man dann bei Ableitung von Aussen und Innen einen starken einsteigenden Strom, dessen Verhalten unter verschiedenen Umständen dem früher geschilderten entspricht.

Auch die seit lange bekannten, gleichsinnigen elektromotorischen Wirkungen der Haut niederer Wirbelthiere (Amphibien und Fische) dürften der Hauptsache nach auf die gleichen Ursachen zu beziehen sein, wie die der eben besprochenen Organe.

Bei Weitem die eingehendsten Untersuchungen liegen über die elektromotorischen Wirkungen der äusseren Haut des Frosches vor und wir verdanken hier insbesondere Engelmann (72) eine Reihe trefflicher Beobachtungen, deren Werth durch die, wie man zur Zeit wohl sicher behaupten darf, unrichtige Deutung in keiner Weise geschmälert wird. In neuerer Zeit hat dann Hermann, geleitet von gewissen, schon oben hervorgehobenen theoretischen Gesichtspunkten, auch die Haut der Fische wieder zum Gegenstande

einer Untersuchung gemacht, deren Resultate für seine Auffassung und Deutung des Froschhautstromes bestimmend wurden.

Da der Bau der Haut gewisser Fische gerade in dem, wie ich glaube, auch für die elektromotorische Wirksamkeit derselben wesentlichsten Punkte sich unmittelbar an die zuletzt behandelten Objecte anschliesst, so mögen einige Bemerkungen hierüber Platz finden. Durch die Untersuchungen von F. E. Schultze (78) ist es seit lange bekannt, dass in der Oberhaut zahlreicher Fische einzellige Schleimdrüsen in Form von Becherzellen in mehr oder weniger grosser Menge vorkommen und in manchen Fällen das Epithel fast ausschliesslich zusammensetzen (Cobitis). Die einzelnen Elemente erreichen oft geradezu colossale Dimensionen und liefern ein schleimiges Secret, welches die Oberhaut glatt und schlüpfrig macht. Wie in allen Fällen ist der protoplasmatische, kernführende Theil der Zellen basal gelegen, d. h. der Cutis zugewendet, während der obere in Mucinmetamorphose begriffene Abschnitt direct auf die freie Fläche der Oberhaut mündet. An der secretorischen Function dieser Zellen kann zur Zeit nicht im Geringsten gezweifelt werden, da man den Absonderungsvorgang selbst direct unter dem Mikroskope beobachtet hat. In Bezug auf die elektromotorische Wirksamkeit der Fischhaut hat Hermann durchaus zutreffende Angaben gemacht. Gegenüber den Fröschen sind die Fische insofern weniger geeignete Untersuchungsobjecte, als ihre Oberhaut nicht wie dort durch grosse Lymphräume von dem Muskelkörper getrennt, sondern vielmehr fest mit demselben verwachsen ist. In vielen, ja den meisten Fällen bleibt daher nichts Anderes übrig, als die Spannungsdifferenz zwischen einer geätzten und dadurch elektromotorisch unwirksam gemachten und einer normalen Hautstelle zu prüfen, wobei sich gewöhnlich ein ziemlich starker Strom in dem Sinne ergiebt, dass, wie unter gleichen Umständen auch an der Froschhaut und den früher behandelten Schleimhäuten, die geätzte Hautstelle sich „kräftig positiv gegen die nicht geätzte“ verhält.

Mit Hermann muss man aus dieser Thatsache schliessen, „dass die Fischhaut oder richtiger jede Oberflächenstelle des Fisches gerade wie die Froschhaut überall Sitz einer von Aussen nach Innen gerichteten elektromotorischen Kraft ist, welche durch Aetzung sehr schnell zerstört wird“. Beim Aal ist es nicht schwierig, die Haut selbst in toto abzustreifen oder Stücke davon abzupräpariren. Es ist aber durchaus erforderlich, dass der Fisch möglichst unversehrt und frisch zur Untersuchung kommt, da die elektromotorische Wirksamkeit sehr leicht schon durch geringfügige Schädigungen der Hautoberfläche eine dauernde Einbusse erfährt. Auch E. W. Reid und A. Tolputt (83) haben neuerdings an ermüdeten Thieren Umkehr des Stromes beobachtet.

Dem Sinne nach stimmt unter normalen Verhältnissen der „Ruhestrom“ der Froschhaut, abgesehen von der in der Mehrzahl der Fälle beträchtlicheren Stärke, durchaus mit dem der Fischhaut überein, obschon der histologische Bau beider Objecte sehr wesentliche Verschiedenheiten darbietet. Schleimzellen kommen hier nicht wie bei den Fischen als Hauptbestandtheile des eigentlichen Oberflächenepithels, sondern fast ausschliesslich als solche der bekannten vielzelligen Hautdrüsen vor; das erstere besteht dagegen ganz vorwiegend

aus vieleckigen Stachel- und Riffzellen, von denen die der Cutis aufsitzenden eine mehr cylindrische Form besitzen, während sie nach oben hin sich immer mehr abflachen und schliesslich zu äusserst von einer einfachen Lage Plattenepithel überdeckt werden. Nur sehr vereinzelt finden sich im Epithel nahe der Oberfläche kleine flaschenförmige Becherzellen, welche jedoch nach F. E. Schultze nicht auf derselben münden.

In Bezug auf das Verhalten des normalen einsteigenden „Ruhestromes" der Froschhaut, der wohl zum grössten Theil auf die in grosser Zahl vorhandenen Hautdrüsen zu beziehen sein dürfte, sind vor Allem die ausgezeichneten Beobachtungen Engelmann's zu erwähnen, welche ich durchwegs zu bestätigen in der Lage war.

Am auffallendsten macht sich wieder die Abhängigkeit der elektromotorischen Kraft des Hautstromes von dem Wassergehalt des Gewebes geltend. Begreiflicher Weise wird der Strom um so schwächer gefunden, je trockener die Epidermis ist, da in Folge dessen der Leitungswiderstand ausserordentlich zunimmt. Einfaches Befeuchten mit Wasser oder verdünnter Kochsalzlösung steigert die Kraft in jedem solchen Falle rasch und sehr bedeutend. Die grössten bleibenden Kraftwerthe erhält man immer mit reinem Wasser. „Lässt man, wenn nach dem Abspülen mit Wasser die Kraft eine constante Höhe erreicht hat, einen Tropfen Kochsalzlösung von 0,2 % auffliessen, so nimmt die Kraft im Laufe einiger Minuten ab. Bei wiederholtem Auftröpfeln derselben Salzlösung pflegt sie dann noch weiter zu sinken, um allmählich auf beständiger Höhe anzukommen. Wiederaufgiessen von Wasser erhöht die Kraft schliesslich, oft bis genau zur selben Höhe wie vor dem Aufbringen der Salzlösung" (Engelmann). Rascher und energischer wirken noch stärkere Salzlösungen (0,4—0,8 %). Diese Erfahrungen über den ausserordentlich bedeutenden Einfluss selbst schon sehr geringer Concentrationsänderungen auf die Grösse der Kraft des Hautstromes lassen sich selbstredend nicht auf Veränderungen des Leitungswiderstandes zurückführen, sondern beruhen zweifellos auf Schwankungen der elektromotorischen Thätigkeit der wirksamen Zellen, welche mit den Veränderungen des Wassergehaltes derselben Hand in Hand gehen. Mechanischen Insulten (Druck, Zerrung) gegenüber ist die Froschhaut viel weniger empfindlich als etwa die Zunge. Immerhin sah Engelmann (l. c.) die Kraft nach starker Zerrung in wenigen Augenblicken von 0,1 Daniell auf 0,006 Daniell sinken. Durch anhaltende Kältewirkung nimmt der einsteigende normale „Ruhestrom" stets mehr oder weniger ab, ohne sich jedoch umzukehren. Bei einer Temperatur von + 4° C. beobachtete Engelmann noch Kraftwerthe von 0,08 Daniell. Plötzlichen positiven Wärmeschwankungen, welche bereits von einer höheren Temperatur ausgehen, entsprechen in der Regel negative Kraftschwankungen, deren Dauer und Grösse mit zunehmender Grösse, Dauer und räumlicher Ausbreitung der Temperatursteigerung wächst. Von chemischen Agentien erwies sich vor Allem die Kohlensäure als eine Substanz, bei deren Einwirkung die Kraft des Hautstromes „mit ausserordentlicher Schnelligkeit" sinkt. Oft sah Engelmann dieselbe schon im Laufe der ersten halben Minute auf ein Sechstel und weniger der ursprünglichen Höhe fallen. Wird das giftig wirkende Gas früh genug wieder entfernt (Durchsaugen von Luft oder Wasserstoff), so kann die Kraft wieder zu ihrer ursprünglichen Höhe ansteigen. Aehnlich, nur grad-

weis verschieden wirken auch Anaesthetica, wie Chloroform und Aether, welche ebenfalls schon in kleinster Menge starke negative Schwankungen hervorbringen.

Auch bei Sauerstoffmangel wird der Hautstrom nach längerer Zeit schwächer und kann nach 1—2 Stunden bis auf Null gesunken sein. Bei Wiederzutritt der Luft steigt die Kraft dann rascher an, als sie vorher gesunken war, vorausgesetzt, dass die Sauerstoffentziehung nicht allzu lange andauerte.

Die grosse Variabilität der Haut- und Schleimhautströme, ihre ausserordentliche Abhängigkeit von den verschiedensten äusseren Einflüssen lässt von vornherein auch erwarten, dass der Erfolg künstlicher Reizung, sei es direct, sei es vom Nerven aus, sich je nach Umständen sehr mannigfaltig gestalten dürfte. Auch hier bietet wieder die Froschzunge bei Weitem die günstigsten Bedingungen für den Versuch, da ihre Drüsen von leicht darstellbaren Nerven versorgt werden.

Es wurde schon erwähnt, in wie hohem Grade die Stärke des normalen einsteigenden „Zungenstromes“ von mechanischen Einwirkungen selbst der leichtesten Art, welche die Oberfläche der Schleimhaut treffen, abhängig ist. Fast regelmässig findet man den Strom unmittelbar nach erfolgter Berührung mit der Spitze der ableitenden Elektrode in rascher Zunahme begriffen, und zwar ebensowohl am ausgeschnittenen, wie an dem noch in situ befindlichen Präparat. Dass es sich hierbei nur um die Ausgleichung einer durch den mechanischen Reiz der Berührung bedingten negativen Schwankung des Ruhestromes handelt, geht überzeugend aus dem Umstande hervor, dass bei geschlossenem Galvanometerkreise jede kleinste Verschiebung der Pinselspitze an der Zungenoberfläche oder gar ein leichtes Reiben der Ableitungsstelle sofort ein rasches Sinken der Kraft zur Folge hat, das in der Regel um so beträchtlicher ausfällt, je stärker der voll entwickelte Ruhestrom ist. Immer gleicht sich diese „negative Schwankung“ sehr rasch wieder aus, um beliebig oft hervorzutreten, wenn die Reizung wiederholt wird. Versuche, welche eigens darauf abzielen, den Grad der erforderlichen Reizstärke zu bestimmen, lehren, dass hierzu unter sonst günstigen Umständen in der That äusserst geringfügige Eingriffe genügen. Das Hinstreifen mit der Spitze eines Haares oder Auffallenlassen eines Tröpfchens physiologischer Kochsalzlösung bewirken fast immer schon eine deutliche Schwankung. Bei stärkerer, sich über eine grössere Fläche der Schleimhaut erstreckender Reizung nimmt dieselbe natürlich an Intensität zu, und es kann unter diesen Umständen bei nicht allzu starkem Ruhestrom leicht zu einer Umkehr desselben kommen, besonders wenn dazu von vornherein, etwa durch mässige Abkühlung, eine gewisse Tendenz gegeben ist. Schwach curarisirte Temporarien zeigen, bei kühler Temperatur in wenig Wasser aufbewahrt, oft einen verkehrten (aussteigenden) Ruhestrom von beträchtlicher Stärke, wenn man, unmittelbar nachdem der Unterkiefer mittels eines vorher durchgezogenen Fadens zurückgezogen wurde, die ableitenden Elektroden einerseits an die Zungenoberfläche, andererseits an die blossgelegten Schenkelmuskeln anlegt. Oft ist dieser zum Theil sicher auf die Abkühlung zurückzuführende, aussteigende Strom fast ebenso stark wie der normale einsteigende, nimmt aber stets rasch ab, wenn die

Elektroden ruhig liegen bleiben, um schliesslich umgekehrt, d. h. normal zu werden. Während dieser ganzen Zeit genügt die geringste Reibung mit der die Zunge berührenden Pinselspitze, um sofort einen Rückschwung des Magneten im Sinne einer Verstärkung des aussteigenden Stromes, beziehungsweise einer Verminderung des einsteigenden herbeizuführen, worauf immer wieder rascher Rückgang erfolgt. Es ist zweifellos, dass in solchem Falle der verkehrte Strom unmittelbar nach dem Oeffnen des Rachens nur theilweise durch die vorhergehende Abkühlung bedingt wird, grösstentheils aber auf die nicht zu vermeidende mechanische Reizung der Schleimhaut beim Ablösen der Zunge vom Gaumen, dem sie in der Ruhelage adhärirt, zurückzuführen ist.

Auch der normale einsteigende Strom zeigt sich unter gleichen Umständen fast immer, offenbar aus gleichem Grunde, erheblich vermindert, zuweilen sogar fast gleich Null. Wenn man eine und dieselbe Stelle der Zungenschleimhaut, die zunächst auf leichtes Reiben mit der Pinselspitze sehr stark reagirt (im Sinne einer Abnahme der Negativität), wiederholt in gleicher Weise reizt, so fällt die negative Schwankung bei jeder folgenden Reizung schwächer aus, und schliesslich tritt gar keine Reaction mehr ein; der normale Ruhestrom bleibt ungeachtet der Reizung in seiner Stärke unverändert. Bisweilen macht es den Eindruck, als ob die Kraft des letzteren in Folge vorhergehender localer mechanischer Reizung merklich zunehmen würde; indessen ist zur Feststellung dieser und anderer Fragen das angewendete Verfahren wenig geeignet, und es erscheint wünschenswerth, einen in seiner Intensität und Dauer besser abstufbaren Reiz zu verwenden. Als solcher empfiehlt sich natürlich am meisten der elektrische Strom, und zwar in Form tetanisirender Wechselströme eines Inductionsapparates.

Verbindet man die secundäre Spirale mit zwei Elektroden aus Platindraht und bringt dieselben bei einer Spannweite von etwa 3—5 Millimetern mit der feuchten Oberfläche eines Blockes aus Kochsalzthon, wie er auch zur Untersuchung der Zungenströme benützt wird, in Berührung, während die eine Pinselelektrode die Seitenfläche, die andere dagegen die Oberfläche des Blockes zwischen beiden Platindrähten ableitend berührt, so beobachtet man an dem im Kreise befindlichen Galvanometer keine Spur von Ablenkung, wenn bei spielendem Wagner'schen Hammer der Kreis der secundären Spirale geschlossen wird und die Rollen nicht übereinandergeschoben sind; aber selbst im letzteren Falle treten gewöhnlich nur ganz schwache Wirkungen auf das Galvanometer hervor, welche die später zu schildernden Reizerfolge in keiner Weise zu beeinträchtigen vermögen. Ehe ich dazu schritt, diese letzteren an der lebenden Zunge zu prüfen, habe ich mich natürlich durch wiederholte Versuche auch vergewissert, dass das vorerwähnte Resultat mit dem Thonblock keine Aenderung erfährt, wenn ein elektromotorisch unwirksames, abgestorbenes Zungenpräparat aufgelegt wird.

Stellt man derartige Reizversuche dagegen an normalen Zungenpräparaten an, welche in der früher geschilderten Weise hergerichtet und abgeleitet werden, so beobachtet man unter Umständen enorm starke Wirkungen, und zwar fast ausnahmslos im Sinne einer negativen Schwankung des einsteigenden Ruhestromes.

Wieder zeigt sich in sehr auffallendem Grade die Abhängigkeit der Grösse des Reizerfolges von der Stärke des Ruhestromes, was sich ebenso sehr in dem Grade der Ablenkung bei einer gegebenen Reizintensität, wie in dem Umstande äussert, dass ein um so geringerer Rollenabstand erforderlich ist, um eine Ablenkung von gewisser Grösse zu erzielen, je geringer die Kraft des Ruhestromes ist. Bei sehr beträchtlichen Werthen der letzteren habe ich nach vorhergehender Compensation oft schon bei einem Rollenabstand von 160 (im primären Kreise befand sich ein Daniell) eine negative Schwankung beobachtet, welche die Scala weit aus dem Gesichtsfelde warf. Dabei war die Gestalt- und Lageveränderung der Zunge in Folge directer Muskelreizung noch so geringfügig, dass schon hierdurch der Verdacht ausgeschlossen erscheint, die erwähnten Wirkungen möchten etwa durch jene bedingt oder wenigstens mitbedingt sein. Immerhin lässt sich nicht leugnen, dass die genannten, bei stärkeren Strömen unvermeidlichen Nebenwirkungen eine recht unerwünschte Complication bilden, und ich habe mich daher noch durch besondere Controllversuche davon überzeugen wollen, bis zu welchem Grade die am Galvanometer zu beobachtenden Reizerfolge hierdurch beeinflusst werden. Es ist nicht schwer, die elektromotorische Wirksamkeit der Zungenschleimhaut local an der Ableitungsstelle oder auch an der ganzen Oberfläche zu vernichten, ohne dass dabei zunächst die tiefer gelegenen Muskeln und damit die Beweglichkeit der Zunge beeinträchtigt werden. Hat man sich in einem gegebenen Falle von dem Eintreten der negativen Schwankung bei einem bestimmten Rollenabstand überzeugt und bringt nun ein Kochsalzkörnchen an die Pinselspitze der Zungenelektrode, so folgt dem unmittelbar (zum Theil in Folge chemischer Reizung) eine sehr rasche und starke Abnahme der Kraft des einsteigenden Ruhestromes. Dieselbe Reizung wie vorher ist nun unwirksam, obschon sich die Zungenmusculatur nach wie vor contrahirt. Dasselbe Resultat lässt sich auch bei vorsichtiger Behandlung der Schleimhaut mit gasförmigem oder gelöstem $NH_3$ erzielen. Kann es demnach auch wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die durch Verschiebung der unter der ableitenden Elektrode sich contrahirenden Zunge bedingte mechanische Reizung mit in Betracht kommt, so kann doch andererseits als ebenso feststehend betrachtet werden, dass der Haupterfolg in diesem Falle der elektrischen Erregung der Schleimhaut zuzuschreiben ist. Als ein Beweis hierfür darf auch das Verhalten kleiner Fragmente derselben gelten, welche durch flache Scheerenschnitte leicht von der darunterliegenden Muskelschicht abzutrennen sind. Dieselben liefern, wie schon erwähnt, auf Thon untersucht, nach einer kurzen Zeit der Ruhe in der Regel wieder einen kräftigen einsteigenden Strom, der bei tetanisirender Reizung ohne wesentliche Gestaltveränderung des Stückes eine starke negative Schwankung erfährt.

Von Interesse ist das Verhalten der abgekühlten, im entgegengesetzten Sinne elektromotorisch wirkenden Zungenschleimhaut; es erfolgt nämlich auch in diesem Falle in der Regel eine negative Schwankung, d. i. eine Schwächung der Kraft des aussteigenden Stromes; doch ist diese Wirkung immer viel geringer, und es bedarf dazu auch viel stärkerer Ströme, als bei normalem einsteigenden „Ruhestrom“. Während dieser Befund die Regel bei Anwendung schwächerer Wechselströme bildet, beobachtet man bei geringerem

Rollenabstande unter sonst gleichen Umständen sehr oft nach einem negativen grösseren oder kleineren Vorschlag eine positive Schwankung, d. i. eine vorübergehende Zunahme des im Rückgange befindlichen aussteigenden Stromes.

Was nun schliesslich den zeitlichen Verlauf der Schwankung betrifft, so ist derselbe bei einsteigendem Ruhestrom sehr charakteristisch. Ausnahmslos lässt sich ohne alle feineren Hülfsmittel ein Latenzstadium („Stadium der latenten elektromotorischen Wirkung", Engelmann) constatiren, dessen Grösse vor Allem von der Stärke der Reizung und zwar in dem Sinne abhängt, dass es mit wachsender Stromstärke abnimmt. Die Ablenkung beginnt dann zunächst langsam, um weiterhin rasch ihren grössten Werth zu erreichen; in der Regel beginnt der Rückschwung des Magneten noch während der Fortdauer der Reizung und verläuft, wenn der secundäre Kreis geschlossen bleibt, sehr oft zögernd und stockend, ab und zu unterbrochen durch kurze Rückbewegungen im Sinne der negativen Schwankung. Wird dagegen die Reizung beendet, sobald das Maximum der Ablenkung erreicht ist, so erfolgt immer ein rascher und gleichmässiger Rückschwung des Magneten, wobei die Stromkraft nicht nur ihre anfängliche Höhe wieder erreicht, sondern fast regelmässig in erheblichem Grade übersteigt, so dass man wohl berechtigt ist, zu sagen, der negativen Schwankung schliesse sich weiterhin eine schwächere positive Nachschwankung an, die sich verhältnissmässig langsam entwickelt und noch langsamer wieder zurückbildet. Schaltet man zwischen je zwei Reizungen hinreichend lange Ruhepausen ein, so kann man die Versuche mit immer gleichem Erfolge oft hinter einander wiederholen, anderenfalls dagegen nimmt die Grösse der negativen Schwankung ziemlich rasch ab, indem jedesmal eine negative Nachwirkung zurückbleibt, so dass schliesslich die Stromkraft dauernd vermindert wird. Sehr wesentlich ist es auch, um eine allzu rasche Ermüdung des Präparats zu vermeiden, dass die einzelnen Reizungen nicht zu lange dauern; anhaltendes Tetanisiren schwächt den einsteigenden Strom bald und dauernd. Es wurde schon erwähnt, dass die negative Schwankung des einsteigenden Ruhestromes in ausserordentlich hohem Grade von der Stärke dieses letzteren abhängt und mit der Kraft desselben sehr rasch abnimmt. Es lässt sich dies am besten an Präparaten untersuchen, deren normale elektromotorische Wirksamkeit vorher in verschiedenem Grade durch Behandlung mit wasserentziehenden Salzlösungen verändert wurde.

Es zeigt sich dann ausnahmslos, dass die negative Schwankung bei directer Reizung der Zungenschleimhaut um so geringer ausfällt, je schwächer der einsteigende Strom ist. Bald tritt aber auch noch eine andere Erscheinung hervor, indem sich allmählich ein positiver Vorschlag und eine positive Nachwirkung entwickeln, zwischen welchen die negative Schwankung so zu sagen eingeschlossen liegt. Bisweilen fehlt die letztere ganz, und es erfolgt selbst bei starker Reizung nur eine einsinnig-positive Ablenkung von oft sehr erheblicher Stärke. Doch ist dies nur bei sehr weit vorgeschrittener Wasserentziehung der Fall.

Mit Rücksicht auf die eben mitgetheilten Thatsachen, welche sich ausschliesslich auf die Erfolge der directen Reizung der Zungenschleimhaut beziehen, darf ich mich bei Erörterung der folgenden, die indirecte Erregung vom Nerven aus betreffenden Erscheinungen

um so kürzer fassen, da dieselben, wie gleich hier bemerkt sein mag, in allen wesentlichen Punkten mit jenen übereinstimmen. Hermann und Luchsinger (79), welche die „Secretionsströme" der Froschzunge bei Ableitung von zwei symmetrischen Schleimhautpunkten und Reizung des N. glossopharyngeus oder hypoglossus untersuchten, drücken das „völlig regelmässige" Resultat ihrer Versuche folgendermaassen aus: „Die Reizung eines Glossopharyngeus bewirkt in der erregten Schleimhaut nach einem deutlichen Latenzstadium einen zuerst einsteigenden Strom, der aber sofort einem aussteigenden Platz macht; dann aber stellt sich, gleichgültig, ob die Reizung schon beendet ist oder fortgesetzt wird, wieder ein mächtiger einsteigender Strom ein, der die Reizung, falls sie nicht fortgesetzt wird, lange überdauert, langsam ein Maximum erreicht und dann äusserst langsam wieder schwindet." Wie man sieht, stimmt dies Ergebniss im Allgemeinen mit den Resultaten der directen Reizversuche überein, wenn man von dem positiven Vorschlag und der nach meinen Erfahrungen immer viel weniger stark ausgeprägten positiven Nachwirkung der negativen zweiten Phase absieht, die ich in der von Hermann geschilderten Weise nur an Präparaten beobachtete, deren normale elektromotorische Wirksamkeit schon erheblich abgeschwächt war. Meine eigenen Versuche beziehen sich durchwegs auf überwinterte Exemplare von R. temporaria während der Monate Januar und Februar. Ich hielt es namentlich auch mit Rücksicht auf die Vergleichbarkeit der schon besprochenen und im Folgenden noch zu erörternden Versuchsreihen für zweckmässig, an der Ableitung von der oberen und unteren Fläche der Zunge festzuhalten und den unter diesen Umständen fast ausnahmslos vorhandenen starken einsteigenden Strom zu compensiren. Meist wurden die Frösche kurz vor dem Versuche ganz schwach, nur eben bis zur Bewegungslosigkeit, curarisirt, da es mir schien, dass durch eine länger vorhergehende Vergiftung die Reizwirkungen sehr wesentlich geschwächt werden, wenngleich die Circulation in ganz normaler Weise erfolgte und das Herz kräftig schlug. In Uebereinstimmung mit Hermann und Luchsinger fand ich sowohl den N. glossopharyngeus wie auch den Hypoglossus wirksam, und es machte sich höchstens ein gradweiser Unterschied zu Gunsten des ersteren bemerkbar. Da derselbe ausserdem rascher und bequemer zu präpariren ist, so beziehen sich die folgenden Angaben fast durchwegs auf ihn. Ich fand bei normalem, kräftig entwickeltem einsteigenden Ruhestrom als Erfolg der Reizung des Nerven ausnahmslos eine einsinnige negative Schwankung, deren Grösse allerdings in der schon mehrfach erwähnten Weise von der Kraft des compensirten Stromes abhängig ist; dieselbe macht sich kurze Zeit (1—3 Sekunden) nach Beginn der Reizung bemerkbar und erreicht oft sehr beträchtliche Grade. Niemals sah ich aber einen starken normalen Strom sich in Folge der Reizung umkehren. In der Regel beginnt bei länger fortgesetzter Reizung des Nerven der Rückschwung des Magneten noch während derselben, und wieder zeigen sich dann häufig Oscillationen, indem der Rückgang durch neuerliche Anstösse im Sinne der negativen Schwankung unterbrochen wird. Oeffnet man den Reizkreis in dem Momente, wo der Magnet eben umzukehren im Begriffe steht, oder auch schon etwas früher, so erfolgt die Entwicklung des ursprünglichen Stromes wesentlich rascher als bei Fort-

dauer der Reizung; auch lässt sich leicht und regelmässig constatiren, dass die Rückbildung der negativen Schwankung mit zunehmender Geschwindigkeit erfolgt und ebenso ist es Regel, dass durch die Reizung der ursprüngliche Ruhestrom verstärkt wird, wie dies auch Hermann angiebt. Niemals aber war bei meinen Versuchen diese positive „Nachschwankung" stärker oder auch nur annähernd so stark wie die vorhergehende negative Schwankung; eine diese letztere einleitende positive Phase habe ich unter normalen Verhältnissen nur wenige Mal angedeutet gesehen und kann derselben ebensowenig wie der positiven Nachschwankung jene Bedeutung zuerkennen, die ihr nach Hermann zukommen würde; meinen Erfahrungen zu Folge bildet vielmehr gerade die negative Schwankung des einsteigenden Ruhestromes in jedem Falle unzweifelhaft den eigentlichen und charakteristischen Reizerfolg, während die positiven Wirkungen dagegen stets in den Hintergrund treten. Damit soll nun allerdings keineswegs gesagt sein, dass nicht unter anderen Umständen das Gegentheil der Fall sein könnte. Der vorstehende Satz bezieht sich nur auf Zungenpräparate, welche das gewöhnliche Verhalten, d. h. einen kräftigen einsteigenden Schleimhautstrom, zeigen. Dann ist es aber auch gleichgültig, in welcher Weise die Ableitung desselben erfolgt. Ich habe entweder am ganzen, unversehrten Frosch von der Musculatur des Schenkels und der Zungenoberfläche abgeleitet oder bediente mich des schon beschriebenen Unterkieferpräparates, das leicht im Zusammenhang mit dem Nervus glossopharyngeus hergestellt werden kann, so dass die betreffenden Versuche mit den früheren direct vergleichbar sind. Das letzterwähnte Verfahren ermöglichte es nun auch, den Erfolg der Nervenreizung an solchen Zungenpräparaten zu prüfen, deren einsteigender „Ruhestrom" durch Behandlung mit stärkeren (0,8—1,5 %) NaCl-Lösungen geschwächt oder gar umgekehrt wurde. Da der Nerv bei nicht zu langer Einwirkung durch Lösungen von der erwähnten Concentration kaum wesentlich geschädigt wird, so dürften die dann zu beobachtenden Reizerfolge (Erscheinungen) der Hauptsache nach auf die zweifellos vorhandenen Veränderungen der gereizten Drüsenzellen zurückzuführen sein. In solchen Fällen habe ich wiederholt Reizerfolge beobachtet, welche den von Hermann und Luchsinger geschilderten durchaus entsprachen, indem eine stärkere positive Wirkung durch eine schwächere negative zeitweise unterbrochen wurde.

Wie man sieht, herrscht hinsichtlich der elektromotorischen Wirkungen, welche bei directer oder indirecter Reizung der Zungenschleimhaut hervortreten, fast in allen Punkten völlige Uebereinstimmung, und es liegt hierin zugleich ein neuer Beweis dafür, dass es sich bei der angewendeten Methode der directen Reizung nur um Wirkungen handelt, welche von der Schleimhaut als solcher ausgehen. Eine andere, vorläufig allerdings nicht mit voller Sicherheit zu lösende Frage ist dagegen die, ob nicht wirklich im vorliegenden Falle die directe und indirecte Erregung insofern als identisch anzusehen sind, als auch bei der ersteren nur die in der Schleimhaut selbst gelegenen Nerven gereizt werden. Wir müssten ein Gift anwenden können, welches ähnlich wie Curare bei den quergestreiften Muskeln ohne Schädigung der Drüsenzellen selbst den Nerveneinfluss gänzlich aufhebt. Es liegt

nahe, an das Atropin zu denken, von dem es ja lange bekannt ist, dass es bei den verschiedensten Drüsen den Erfolg der Reizung secretorischer Nerven gänzlich und dauernd beseitigt; auch zeigten Hermann und Luchsinger bereits, dass dies in der That auch in Bezug auf die galvanischen Reizerfolge an der Froschzunge gilt; sowohl nach directem Aufträufeln auf die Zunge, wie nach subcutaner Injection bleibt jede, auch die stärkste Nervenreizung alsbald unwirksam, obschon, wie ich mich wiederholt überzeugt habe, die directe Erregung der Schleimhaut nach wie vor eine starke negative Schwankung des vorhandenen „Ruhestromes" zur Folge hat. Nach grossen Dosen und längerer Vergiftungszeit fand ich allerdings mehrfach nicht nur den einsteigenden Ruhestrom erheblich geschwächt, sondern auch den Erfolg der directen elektrischen Reizung auffallend gering. Immerhin wird man wohl annehmen dürfen, dass Atropin zunächst hauptsächlich die Drüsennerven lähmt, ohne die Zellen noch wesentlich zu schädigen.

Man darf es als festgestellt betrachten, dass nicht nur die Drüsen der äusseren Haut, sondern fast sämmtliche drüsige Organe durch Pilocarpin in ihrem Thätigkeitszustand ganz wesentlich beeinflusst werden, und zwar im Sinne einer langandauernden, energischen Reizung. Da ich selbst seiner Zeit die Wirkung der Pilocarpinvergiftung auf das morphologische Verhalten der Zungendrüsen des Frosches zum Gegenstand einer eingehenderen Untersuchung gemacht hatte (80), so war es mir von um so grösserem Interesse, die begleitenden galvanischen Erscheinungen kennen zu lernen. In mehrfach wiederholten Versuchen, wobei die Frösche (nicht curarisirt) 1 ccm einer 2 % Lösung von Pilocarp. muriat. unter die Rückenhaut erhielten, fand ich bei der etwa 2 Stunden später vorgenommenen Untersuchung ausnahmslos den einsteigenden Schleimhautstrom der mit einer deutlichen Secretschicht bedeckten Zunge ungewöhnlich kräftig und oft geradezu colossal entwickelt. Dementsprechend war auch die negative Schwankung bei directer wie indirecter Reizung ausserordentlich stark, und ich wüsste kein Mittel, welches geeigneter wäre, das oben als normal geschilderte Verhalten der Zunge so zu sagen in noch verstärktem Maasse vor Augen zu führen, als gerade die Pilocarpinvergiftung.

Mit Rücksicht auf die Wirkungsweise derselben war von vornherein zu erwarten, dass auch eine längere Zeit hindurch fortgesetzte Reizung der secretorischen Nerven einen ähnlichen Erfolg haben würde. Wie bei den Speicheldrüsen, so gelingt es bekanntlich auch bei den Schleimdrüsen der Froschzunge, durch Einschaltung eines Metronoms in den Kreis der secundären Spirale die Reizung der entsprechenden Absonderungsnerven über Stunden auszudehnen, ohne eine allzu rasche Ermüdung der Drüsen befürchten zu müssen. Dabei treten in beiden Fällen tiefgreifende histologische Veränderungen hervor, welche mit dem Absonderungsvorgange in engstem Zusammenhang stehen (80).

Beobachtet man während einer solchen rhythmischen Dauerreizung die elektromotorischen Erscheinungen an der dann am besten in situ befindlichen blutdurchströmten Zunge, so zeigt sich ausnahmslos nach einer kürzeren oder längeren Periode, während welcher der anfängliche Ruhestrom in Folge des Ueberwiegens der gegensinnigen Stromkraft (negative Schwankung) geschwächt erscheint, ein allmähliches, meist ungleichmässig erfolgendes Anwachsen des ursprünglichen ein-

steigenden Stromes, das offenbar der positiven Nachwirkung bei kurzdauernder Reizung entspricht und unter Umständen einen bedeutenden Grad erreichen kann. Stets bleibt aber auch nach lange fortgesetzter Reizung der Schleimhautstrom einsteigend.

Directer elektrischer oder mechanischer Reizung sind natürlich auch die Rachen- und Cloakenschleimhaut fähig, und es zeigen sich hier im Wesentlichen dieselben Erscheinungen wie bei der Zunge, nur ist die Empfindlichkeit im Allgemeinen eine geringere. Während, wie oben gezeigt wurde, jede leiseste Berührung der Zungenschleimhaut sofort eine nach Aufhören der Reizung sich rasch wieder ausgleichende negative Schwankung des normalen einsteigenden Stromes zur Folge hat, ist dies bei Weitem nicht in dem Maasse bei der Rachen- oder Cloakenschleimhaut der Fall; hier bedarf es schon verhältnissmässig stärkerer Druck- oder Zugwirkungen, um eine erheblichere Schwächung des „Ruhestromes" herbeizuführen, die sich dann allerdings in derselben Weise äussert, wie an der Zunge. Viel bessere und für genauere Untersuchungen allein brauchbare Resultate liefert locales Tetanisiren mit Inductionsströmen. Bezüglich der angewendeten Methode kann ich durchaus auf das oben hierüber schon Mitgetheilte verweisen. Handelt es sich um ein Präparat der Rachenschleimhaut mit sehr starkem einsteigenden Strom, und reizt man bei allmählich sich verringerndem Rollenabstand, so beobachtet man in der Regel schon bei schwachen Strömen (RA = 180) eine ganz deutliche einsinnig-negative Schwankung des compensirten „Ruhestromes", deren Betrag bei weiterer Annäherung der Rollen rasch zunimmt, aber selbst im günstigsten Falle nicht so weit geht, dass, wie so häufig unter gleichen Umständen an der Zunge, die Scala aus dem Gesichtsfelde verschwindet. Durch ein leichtes Zögern bei Beginn der Ablenkung verräth sich bisweilen das Vorhandensein einer gegensinnigen Kraft, die, wie gleich zu erwähnen sein wird, unter anderen Umständen ihrerseits zu einer positiven Schwankung führt. Wird die Reizung unterbrochen, ehe noch das Scalenbild vollständig zur Ruhe gekommen ist, so erfolgt der Rückschwung des Magneten Anfangs rasch, später langsamer bis auf Null, bisweilen sogar darüber hinaus im Sinne einer Verstärkung des ursprünglichen Stromes (positive Nachschwankung). Ganz wesentlich ändert sich das Bild der Reizwirkungen, wenn die Kraft des einsteigenden „Ruhestromes" minder bedeutend ist. Wie bei der Zunge, nur vielleicht in noch höherem Maasse, hängt die Stärke der negativen Schwankung von der anfänglichen Intensität der normalen elektromotorischen Wirkung der Schleimhaut ab. Sinkt dieselbe unter einen gewissen Grenzwerth herab, so tritt ganz regelmässig an Stelle der einsinnig-negativen Schwankung eine doppelsinnige und bei sehr schwacher Reizung eine einsinnig-positive Schwankung auf. Im Einzelnen gestalten sich dann die Reizerfolge sehr verschiedenartig und zum Theil recht complicirt. Im Allgemeinen lässt sich sagen, dass erstlich die positive Schwankung um so mehr überwiegt, je schwächer von vornherein der vorhandene einsteigende Schleimhautstrom ist, während andererseits die negativen Wirkungen bei zunehmender Reizstärke mehr und mehr in den Vordergrund treten, so dass bei sehr angenäherten Rollen des Inductionsapparates in der Mehrzahl der Fälle nur oder doch sehr vorwiegend negative Schwankung erfolgt, deren

mehr oder weniger verzögerter Eintritt dann oft noch das versteckte Vorhandensein der Gegenkraft verräth; in gleichem Sinne ist sicher auch das rasche Zurückschwingen des Magneten nach der Ruhelage hin, ja über dieselbe hinaus zu deuten, wie man es besonders häufig bei geringerer Reizintensität zu beobachten Gelegenheit hat; die primäre, zunächst eintretende, negative Schwankung übertrifft dann immer an Grösse die darauf folgende positive, welche sich deutlich durch die (bei geschlossenem Reizkreis erfolgende) rasche Umkehr des im Sinne der negativen Schwankung abgelenkten Magneten verräth; von da ist nur noch ein Schritt zu jenem Verhalten, wo sich das Grössenverhältniss der beiden gegensinnigen Ablenkungen umkehrt und die negative Schwankung nur noch als kurzer Vorschlag zu der darauffolgenden positiven erscheint, welche unter diesen Umständen oft recht erhebliche Grade erreichen kann, wenn die durch sie verursachten Ablenkungen auch niemals den stärkeren negativen gleichkommen. Schliesslich kann (bei der geringsten wirksamen Reizintensität) jeder direct sichtbare Ausdruck der negativen Schwankung gänzlich fehlen, und nur ein mehr oder weniger ausgeprägtes Zögern der positiven Ablenkung deutet ihr Vorhandensein noch an. An abgekühlten Präparaten, deren einsteigender Strom gleich Null war, habe ich selbst bei übergeschobenen Rollen des Inductionsapparates nur rein positive Ablenkungen (im Sinne der ursprünglichen Stromkraft) von nicht sehr beträchtlicher Stärke erzielt. In einfachster Weise lässt sich natürlich der Verdacht beseitigen, dass die geschilderten Reizerfolge etwa durch Fehlerquellen irgend welcher Art bedingt seien; man braucht nur, wie dies auch oben schon eingehend erörtert wurde, die Schleimhaut elektromotorisch unwirksam zu machen oder gänzlich zu entfernen, um sich sofort zu überzeugen, dass dann selbst bei Anwendung der stärksten Ströme alle Reizwirkungen gänzlich fehlen.

Ganz ähnlich wie die flimmernde Rachenschleimhaut verhält sich bei elektrischer Reizung auch die flimmerlose Cloakenschleimhaut, sowie die Haut des Blutegels. Wie dort, ja vielleicht in noch höherem Grade, macht sich der Einfluss der anfänglichen Kraft des einsteigenden Stromes auf den Reizerfolg auch hier geltend. Die Reizschwelle liegt in der Regel noch wesentlich höher als bei der Rachenschleimhaut. Ehe es zu einem deutlich ausgeprägten Ausschlag in der einen oder andern Richtung kommt, macht sich oft ein unruhiges Oscilliren des Magneten bemerkbar, welches durchaus den Eindruck hervorbringt, als ob zwei gegensinnige Wirkungen mit einander kämpften. Schliesslich überwiegt bei schwachen Strömen fast regelmässig die Ablenkung im Sinne einer positiven Schwankung, während bei sehr genäherten oder gar übergeschobenen Rollen ausnahmslos das Gegentheil der Fall ist. Oft macht sich dann wohl auch ein kurzer positiver Vorschlag bemerkbar, dem erst die sehr viel stärkere negative Schwankung folgt. Nach Beendigung der Reizung gleicht sich die letztere fast immer sehr schnell und vollständig aus. In mehreren Fällen, wo der einsteigende „Ruhestrom“ eine ganz ungewöhnliche Intensität zeigte, sah ich, von den schwächsten überhaupt wirksamen Strömen angefangen bis hinauf zu den stärksten, immer nur rein einsinnige negative Schwankungen, die dann Grade erreichten, wie man sie sonst

unter gleichen Umständen nur an der Zunge zu sehen gewohnt ist. So lieferte mir in einem Falle die über ein Korkrähmchen ausgespannte, von beiden Flächen abgeleitete Cloakenschleimhaut einer nicht curarisirten R. temporaria einen einsteigenden Strom von solcher Stärke, dass die Scala weit aus dem Gesichtsfelde flog; nach Compensation derselben erfolgte schon bei einem Rollenabstand von 180 eine ganz deutliche negative Schwankung von mehreren Scalentheilen, und bei Rollenabstand 100 verschwand bei der Reizung das Ende der Scala aus dem Gesichtsfelde. Im Gegensatze zu der Rachenschleimhaut bleibt die Ablenkung, abgesehen von kleinen Oscillationen, ziemlich constant, solange die Reizung dauert, um sich nachher rasch auszugleichen. Ist die Cloakenschleimhaut, wie es immer der Fall zu sein scheint, wenn kein flüssiges Secret geliefert wird, stromlos oder nur sehr schwach einsteigend wirksam, so erhält man selbst bei stärkstem Tetanisiren mit übergeschobenen Rollen keine deutliche negative Schwankung, sondern entweder keine Wirkung oder meist schwache Ablenkungen im Sinne eines einsteigenden Stromes. Es beweist dies zugleich, dass die Reizerfolge von der Schleimhaut selbst abhängen und nicht etwa von den darunter liegenden Muskeln herrühren.

Im Wesentlichen übereinstimmend gestalten sich auch die Erfolge directer oder indirecter Reizung der drüsenreichen Amphibienhaut. Schon Engelmann (l. c. p. 136) hatte Versuche angestellt, bei welchen Hautstücke (von R. temporaria) durch einen einzelnen Schliessungs- oder Oeffnungsschlag eines gewöhnlichen Schlittenapparates gereizt wurden, wobei die Inductionsströme durch die ableitenden Elektroden selbst zugeführt wurden. Im Momente der Reizung war das Galvanometer ausgeschaltet und wurde auch zuvor festgestellt, dass die Inductionsströme die Elektroden nicht merkbar polarisirt zurückliessen. „Jede Reizung verräth sich sofort durch eine steile Abnahme der Kraft. Die Abnahme ist nicht nur relativ, sondern auch absolut um so grösser, je geringer der Rollenabstand, und bei gleicher Entfernung der Spiralen viel stärker für den Oeffnungs- als für den Schliessungsschlag. Nach der ersten, zweiten und dritten Erregung folgt (in einem speciellen Falle) der negativen eine positive Schwankung; der vierte Reiz aber schwächt die Kraft dauernd in beträchtlichem Grade, und der letzte, kräftigste Oeffnungsschlag drückt die Kraft beinahe auf Null herab und hinterlässt sie dauernd um etwa die Hälfte geschwächt.“ Mit diesen Befunden stimmen im Wesentlichen auch meine eigenen Beobachtungen überein, wenn Hautstücke, gleichgültig, von welchem Körpertheil stammend, auf einem Thonblock ausgebreitet, tetanisirend gereizt und während der Reizung gleichzeitig abgeleitet wurden. Handelte es sich dabei um Frösche (Temporarien), die in einem kühlen, frostfreien Raume in Gefässen gehalten wurden, deren Boden mit Wasser bedeckt war, so war die elektromotorische Wirksamkeit im Sinne eines „einsteigenden“ Stromes regelmässig und ausnahmslos eine sehr kräftige, und dem entsprach, wie in früheren Fällen, eine schon bei verhältnissmässig geringen Stromstärken hervortretende einsinnig-negative Schwankung, welche nach einer Latenzzeit von 1—2 Sekunden begann und ziemlich rasch ihren grössten Werth erreichte; als Nachwirkung der Reizung macht sich dann in der Regel eine mehr oder weniger beträchtliche Verstärkung des ursprünglichen

„Ruhestromes“ bemerkbar, die sich nur langsam abgleicht und niemals auch nur annähernd der negativen Schwankung an Stärke gleichkommt.

Bei directer elektrischer Reizung der bloss Becherzellen enthaltenden Haut der Aalschnauze zeigte sich nach den Beobachtungen von Reid und Tolputt (83) ein ganz analoges Verhalten wie bei der Cloakenschleimhaut des Frosches, d. h. bei schwacher Reizung und wenig entwickeltem Ruhestrom eine positive, bei starker eine negative Schwankung des bestehenden einsteigenden Stromes, die stets sehr nachhaltig war. In der übrigen Haut des Aales kommen neben den in der Minderzahl vorhandenen Schleimzellen noch andersartige secretorische Elemente (Keulenzellen) vor, welche sich in Bezug auf elektromotorische Wirkungen bei der Reizung entgegengesetzt zu verhalten scheinen. Nach Reid und Tolputt (l. c.) beobachtet man hier nämlich bei stark entwickeltem einsteigenden Strom und starker Reizung regelmässig eine Verstärkung (positive Schwankung) desselben, und umgekehrt scheint schwache Reizung und geringe Intensität der bestehenden Stromkraft das Zustandekommen einer negativen Schwankung zu begünstigen.

Mit den Erfolgen der directen Reizung der Froschhaut stimmen nach meinen Erfahrungen die unter sonst gleichen Umständen gewonnenen Resultate der indirecten Erregung vom Nerven aus fast vollkommen überein. Roeber (l. c. p. 3) bediente sich einer Methode, welche es ermöglicht, in einer sehr schonenden Weise an der Haut des Unterschenkels zu experimentiren, und es dürfte diesem Verfahren der Vorzug vor dem von Hermann später besonders empfohlenen Rückenhautpräparat einzuräumen sein. Es ermöglicht unter allen Umständen eine viel schonendere Behandlung der Haut und gestattet ausserdem, abgesehen von der grösseren Resistenzfähigkeit des Präparates, viel leichter, die Einwirkung verschiedener Agentien auf den Erfolg der Reizung zu prüfen. Man kann sich entweder des ursprünglichen Verfahrens von Roeber bedienen, wobei nach Herstellung eines gewöhnlichen „stromprüfenden Froschschenkels“ die Haut desselben, „welche bis über das Kniegelenk hinauf noch den ganzen Unterschenkel bedeckt, durch einen Zirkelschnitt am Fussgelenk von den unterliegenden Theilen getrennt, durch einen Längsschnitt an der vorderen Fläche gespalten und vom ganzen Unterschenkel bis in die Nähe des Kniegelenkes abpräparirt und zurückgeschlagen wird. Nunmehr wird der Unterschenkel unterhalb des Knies quer durchschnitten und entfernt, so dass man nur den Nervus ischiadicus, in Verbindung mit dem Kniegelenk und der Haut des Unterschenkels, zurückbehält“. Um den Hautstrom abzuleiten, wird der freipräparirte Lappen auf einem Thonblock vorsichtig ausgebreitet, worauf die eine Elektrode an diesen letzteren, die andere in der Mitte der Aussenfläche der Haut angelegt wird. Noch bequemer und schonender ist die von Hermann (75) vorgeschlagene Modification; man benützt den ganzen, gerade nur bis zur völligen Bewegungslosigkeit curarisirten Frosch und kann so bei völlig erhaltener Circulation nach Freilegung des Beckenabschnittes beider Ischiadici (vom Rücken her) entweder von symmetrischen Punkten beider behäuteten Beine oder, was mehr zu empfehlen ist, von einer beliebigen Stelle der Unterschenkelhaut und der blossgelegten, unversehrten Muskeloberfläche des Oberschenkels derselben Seite ableiten. Letzterenfalls hat man es mit dem vollen

Hautstrom zu thun, welcher daher in der Regel vorher compensirt werden muss.

Bei Roeber's Versuchen zeigte sich nun, dass, wenn der einsteigende Hautstrom nur irgend beträchtlich war, durch die Reizung der Nerven stets eine mehr oder minder grosse Abnahme der Kraft bedingt wurde, und „da dies in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle eintrat", so steht Roeber nicht an, „diese »negative Schwankung« des Drüsenstromes im Allgemeinen als die Folge der Reizung der Drüsennerven zu bezeichnen. Bei ursprünglich unbedeutender Grösse des Stromes hingegen wurde bisweilen statt der Abnahme eine Zunahme, statt der negativen eine positive Schwankung beobachtet". Auch Engelmann sah an demselben Object fast ausschliesslich eine Verminderung des Hautstromes als Folge der Nervenreizung hervortreten, mochte dieselbe elektrisch, chemisch oder mechanisch verursacht sein. Schon bei Einwirkung eines einzelnen kräftigen Schliessungsinductionsschlages auf den peripheren Ischiadicusstumpf beobachtete er ein vorübergehendes Sinken der Kraft um 25—30 Procent, das natürlich bei tetanisirender Reizung noch viel erheblicher ist. Der Verlauf einer so zu sagen elementaren Schwankung bei Erregung des Nerven durch einen einzelnen Momentreiz gestaltet sich nach Engelmann derart, dass „nach einem Latenzstadium, das bei schwachem Reize bis vier Sekunden, bei starkem weniger als $^1/_2$ Sekunde dauert, die Kraft mit Anfangs zunehmender, später abnehmender Schnelligkeit sinkt und bei schwachem Reize nach wenigen Sekunden, bei starkem nach 10—20 Sekunden ein Minimum erreicht; sofort nun steigt sie wieder, Anfangs mit wachsender, dann mit abnehmender Geschwindigkeit, und kommt nach einiger Zeit auf der anfänglichen Höhe wieder an". „Hierauf bleibt sie nun aber oft nicht stehen, namentlich nicht, wenn die Haut vor der Reizung längere Zeit geruht hatte. Sie steigt dann vielmehr im Laufe der nächsten Minute oder Minuten weiter, um so höher, je stärker die vorausgegangene Erregung war" (positive Nachschwankung), um nachher meist wieder langsam abzusinken. Bei öfters wiederholter Reizung fehlt die positive Nachschwankung, und es tritt jedesmal nur negative Schwankung auf. „Bei anhaltend tetanischer Reizung des Nerven hält die Schwächung der Kraft viel länger an: sie überdauert die Reizung. Nachher kann dann, falls die Reizung sehr stark war, die positive Nachschwankung fehlen, auch wenn sie sonst nach kürzerer Reizung sicher eingetreten sein würde. Die Kraft bleibt dann dauernd herabgesetzt, und neue Reizung giebt dann auch nur geringere Verminderung der Kraft."

Dem gegenüber fand Hermann (82) sowohl an der Haut des Unterschenkels, wie insbesondere an der Rückenhaut des Frosches als Erfolg der Nervenreizung entweder eine rein positive Schwankung, oder es ging dieser letzteren ein negativer Vorschlag voraus, „der aber meist sehr viel schwächer ist, als die positive Schwankung selbst", welche daher immer „die eigentliche Hauptwirkung" darstellt. Rein negative Schwankung sah Hermann an der Rückenhaut überhaupt nur zweimal, aber auch am Unterschenkel „nur in einer verschwindend kleinen Anzahl von Fällen" (drei unter 80 Fröschen). Der Gang der Ablenkung ist (an der Rückenhaut bei tetanisirender Reizung) nach Hermann folgender: „Zuerst bleibt das

Scalenbild einige Sekunden (2—4) vollkommen in Ruhe; nach dieser Latenz entwickelt sich eine ziemlich schnelle Ablenkung (im positiven Sinne), bleibt dann meist stehen, und nun folgt noch ein weiteres, langsames Anwachsen bis zum Maximum. Wird die Reizung fortgesetzt, so tritt gewöhnlich bald Umkehr und langsamer Rückgang ein; wird sie auf der Höhe der Ablenkung unterbrochen, so bleibt die Scala in der abgelenkten Stellung noch eine Zeit lang stehen oder setzt sogar ihren Gang noch eine kleine Strecke fort und kehrt dann langsamer, als sie abgelenkt wurde, in ihre ursprüngliche Stellung zurück." Dieselbe positive Ablenkung sah Hermann auch nach ganz kurz dauernder Reizung erfolgen: „Man sieht dann nach Beendigung derselben die Scala noch eine Weile still stehen und dann ihre Ablenkung in positiver Richtung ausführen, die aber in diesem Falle beträchtlich kleiner ist, als bei anhaltender Reizung." Man sieht, es handelt sich in der That um einen totalen Gegensatz der Resultate Hermann's und der früheren, der durch das häufigere Vorkommen eines „negativen Vorschlages" an der Haut des Unterschenkels nur wenig vermindert wird. Nun haben allerdings auch Roeber und Engelmann schon rein positive Reizerfolge an dem letztgenannten Präparate beobachtet, allein nur ganz ausnahmsweise und unter Umständen, wo es fraglich schien, ob die Erscheinung „als eine normale" aufzufassen ist. Es war dies nämlich insbesondere dann der Fall, wenn die Präparate nach langem Unbedecktsein im feuchten Raume „ausnehmend schwache" (einsteigende) Ströme zeigten und sehr bald aufhörten, reizbar zu sein. Später haben dann Bach und Oehler unter der Leitung Hermann's gefunden (81), dass erstlich die negative Schwankung des einsteigenden „Ruhestromes" der Haut ganz wesentlich von der Stärke des letzteren abhängt, eine Thatsache, auf welche oben schon wiederholt hingewiesen wurde, und dass andererseits in allen Fällen, wo, sei es durch Erwärmung über eine gewisse Grenze hinaus oder durch Bepinseln der Haut mit starker Kochsalzlösung, der „Ruhestrom" erheblich geschwächt wird, die negative Schwankung desselben bei Nervenreizung sich rasch vermindert und schliesslich einem „einsteigenden Secretionsstrom", d. i. einer positiven Schwankung, Platz macht. Man möchte hiernach vermuthen, dass Hermann es bei seinen Versuchen fast durchwegs mit Fröschen zu thun hatte, deren Hautstrom nur sehr wenig entwickelt war. Indessen hat Hermann neuerdings (82) Beobachtungen mitgetheilt, welche zeigen, dass in gewissen Fällen auch bei kräftig entwickeltem einsteigendem „Ruhestrom" vorwiegend oder ausschliesslich positive Schwankung bei Reizung der Hautnerven erfolgt. Dies zeigte sich auch an der Unterschenkelhaut des Laubfrosches, sowie an der Haut des Olmes (Proteus anguineus).

Wenn jede Schwächung des normalen einsteigenden Hautstromes das Zustandekommen gleichsinniger (positiver) Reizwirkungen begünstigt, so war von vornherein die Möglichkeit gegeben, dass auch bei gänzlich fehlendem „Ruhestrom" ein „aussteigender Secretionsstrom" zu Stande kommt. In der That zeigten Bach und Oehler, dass nach ganz kurz (6—8 Sekunden) dauernder Einwirkung einer gesättigten Sublimatlösung die Haut fast gar nicht elektromotorisch wirksam war, während dem ungeachtet Nervenreizung noch ziemlich

starke Ausschläge, und zwar immer im Sinne eines einsteigenden Stromes, gab. Ich kann Hermann nicht beipflichten, wenn er in dieser Thatsache einen zwingenden Beweis dafür erblickt, dass im Wesentlichen nur die Epithelschicht der ungereizten Haut der Sitz ihrer elektromotorischen Wirksamkeit ist, während nur die bei Nervenreizung hervortretenden Erscheinungen (die „Secretionsströme") wirklich eine Leistung der Drüsen darstellen. Denn abgesehen davon, dass schon von histologischen Gesichtspunkten aus diese Annahme wenig Wahrscheinlichkeit besitzt, ist es auch ganz gut denkbar, dass ungeachtet der kurzen Dauer des Sublimatbades doch Spuren der Substanz bis zu den Drüsenzellen vordrangen und deren normale elektromotorische Wirksamkeit im Sinne eines einsteigenden Stromes fast auf Null herabdrückten, ohne jene vollständig abzutödten. Dass aber unter Umständen, wo durch irgend welche Schädlichkeiten der einsteigende Strom Schleim secernirender Zellen mehr oder weniger geschwächt erscheint, bei directer oder indirecter Reizung gleichsinnige Wirkungen auftreten können, geht aus dem früher Mitgetheilten zur Genüge hervor.

Da, wie Engelmann gezeigt hat, der Feuchtigkeitszustand der Haut in Bezug auf die Stärke ihrer normalen elektromotorischen Wirksamkeit den bei Weitem wichtigsten Einfluss besitzt, wie dies übereinstimmend auch bei echten Schleimhäuten der Fall ist, so war von vornherein zu erwarten, dass es möglich sein würde, durch Veränderung des Wassergehaltes auch die bei Reizung der Haut hervortretenden galvanischen Wirkungen derselben ihrem Sinne nach in der schon angedeuteten Weise zu verändern. Einen Fingerzeig in dieser Richtung lieferten bereits die oben mitgetheilten Erfahrungen an der Zunge, Rachen- und Cloakenschleimhaut.

Bekanntlich verlieren Frösche, wenn sie nur einfach trocken gehalten werden, durch die Haut allmählich sehr viel Wasser, doch dauert es lange, ehe sie auf diese Weise in einem für die beabsichtigten Versuche hinreichenden Grade entwässert sind. Viel rascher kommt man zum Ziele, wenn man die Wirkung wasserentziehender Substanzen zu Hülfe nimmt. In kürzester Zeit kann man den Geweben des Froches sehr viel Wasser einfach dadurch entziehen, dass man eine stärkere Kochsalzlösung oder Glycerin in genügender Menge unter die Rückenhaut injicirt. Ich combinirte beide erwähnten Methoden in folgender Weise. Die Frösche werden, nachdem sie vorher gut abgetrocknet sind, in ein grosses, offenes, nur mit Drahtgitter bedecktes Glas gesetzt, dessen Boden und Wände mit einem trockenen, reinen Tuch ausgekleidet sind. Sie bleiben hier im warmen Zimmer mindestens 24 Stunden. Sodann werden sie möglichst schwach, doch bis zu völliger Bewegungslosigkeit, curarisirt und nach Eintritt der Lähmung 1—2 ccm einer 3—5 % Kochsalzlösung oder besser 0,5—1 ccm Glycerin in den Dorsallymphsack gespritzt. Nach zwei, höchstens drei Stunden ist dann die Entwässerung in der Regel genügend weit vorgeschritten, um die Untersuchung vornehmen zu können. Ich will hier auf alle sonst noch an derartig behandelten Fröschen hervortretenden Erscheinungen nicht näher eingehen, da dieselben zur Genüge bekannt sind und mit den hier zu schildernden Thatsachen in keinem unmittelbaren Zusammenhang stehen.

Prüft man in bekannter Weise die elektromotorische Wirksamkeit der Haut derartig „entwässerter" Frösche, sei es an einzelnen

ausgeschnittenen Stücken, sei es am ganzen unversehrten Thier, so fällt vor Allem die geringe Stärke des „einsteigenden" Stromes auf, der manchmal fast gänzlich fehlt. Es liegt dies sicher nicht allein an dem grösseren Widerstande der trockenen Haut, denn die Kraft hebt sich lange nicht, auch wenn die abgeleitete Hautstelle mit Wasser oder dünner Kochsalzlösung reichlich benetzt wird. Wird nun ein ausgeschnittenes Hautstück, gleichviel von welchem Körpertheile es stammen möge, direct gereizt, oder reizt man bei Ableitung von der äusseren Oberfläche der Haut des Unterschenkels und der blossgelegten Muskeloberfläche des gleichseitigen Oberschenkels den vom Becken her freigelegten Ischiadicus, so beobachtet man unter allen Umständen einen einsteigenden Strom, also eine positive Schwankung des „Ruhestromes", die entweder allein hervortritt oder von einem kurzen negativen Vorschlag eingeleitet wird. Niemals kommt es unter diesen Umständen, wie sonst, zu einsinnig negativen Ausschlägen. Hinsichtlich der Stärke der positven Wirkungen (immer im Sinne des einsteigenden „Ruhestromes") kommt es vor Allem auf das richtige Stadium der Entwässerung an, das zu treffen allerdings mehr Sache des Zufalls ist. In günstigen Fällen kann dann die positive Schwankung ebenso stark werden, wie sonst die stärkste negative Schwankung. Ich habe wiederholt Ablenkungen beobachtet, welche bei compensirtem Ruhestrom die Scala aus dem Gesichtsfelde trieben. Ist der letztere aber noch irgend erheblich, so fällt die positive Schwankung stets geringer aus, und der negative Vorschlag wird dementsprechend grösser. Bisweilen findet man den einsteigenden Hautstrom am Unterschenkel, unmittelbar nach der Präparation der N. ischiadici im Becken, ungeachtet der vorgängigen Wasserentziehung, auffallend stark, worauf dann im Verlauf des Versuches gewöhnlich eine ziemlich rasche Abnahme erfolgt. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass es sich dabei um eine (positive) Nachwirkung der durch das Abbinden bedingten Nervenreizung handelt. Man lässt in solchen Fällen am besten erst abklingen und reizt dann erst den Nerven elektrisch. Man erhält so viel stärkere positive Schwankungen als sonst.

Der Gang der durch diese letzteren bedingten Ablenkungen ist fast immer derart, dass nach Ablauf des Latenzstadiums und eventuell des negativen Vorschlages die positive Schwankung rasch einsetzt und dann allmählich langsamer wird, als ob eine Gegenwirkung sich geltend machte, unter Umständen selbst kurz anhält oder sogar im Sinne einer negativen Schwankung um ein Weniges zurückgeht; schliesslich bricht aber bei Fortdauer der Reizung die positive Wirkung wieder durch, und die Ablenkung wird noch eine beträchtlich stärkere. Ich bin geneigt, dieses Zögern im Fortgang der positiven Schwankung in der That auf die Gegenwirkung einer gleichzeitig angeregten negativen Schwankung zu beziehen, so dass hier wie überhaupt die wirklich beobachtete Ablenkung nur die resultirende aus zwei gegensinnigen Componenten darstellt. Es kommt stets nur auf das Ueberwiegen der einen oder anderen Kraft an.

Auf diesen Umstand dürfte es auch zu beziehen sein, dass in einem gewissen Stadium der Entwässerung, wie es am sichersten durch einfache Austrocknung des Frosches bei längerem Aufenthalt im ganz trockenen Raume ohne Wasser zu erzielen ist, die Reizung des Ischiadicus

bei Ableitung der Unterschenkelhaut, die dann in der Regel noch einen starken einsteigenden Strom giebt, bei der ersten Reizung gewöhnlich noch von einer deutlichen und ziemlich starken negativen Schwankung gefolgt ist, an die sich eine schwächere positive anschliesst. Bei Wiederholung der Reizungen in einem späteren Stadium beobachtet man dann manchmal gar keine ausgeprägte Wirkung; nur ein geringes Schwanken des Magneten nach der einen oder anderen Seite oder ein Oscilliren um die Ruhelage deutet auf einen Kampf antagonistischer Kräfte hin, die sich hier nahezu die Waage halten. Unter diesen Umständen kann es auch vorkommen, dass als Folgewirkung der tetanisirenden Reizung eine complicirte Schwankung resultirt, die aus vier Phasen besteht, einer anfänglichen negativen Ablenkung, die sehr bald durch eine wesentlich stärkere positive Phase unterbrochen wird, der schliesslich wieder ein Rückgang im Sinne einer negativen Schwankung sich anschliesst, worauf endlich der Magnet nochmals umkehrt und langsam im Sinne einer positiven Schwankung vorwärts geht. Dieser ganze complicirte Vorgang spielt sich dann während der Fortdauer der Reizung ab. Es gelingt am sichersten die Aufeinanderfolge aller einzelnen Phasen, um die es sich in solchen Fällen handelt, zu beobachten, wenn man einen Frosch in jenem Stadium der Entwässerung, wo die Unterschenkelhaut noch stark einsteigend wirkt und jede Reizung von einer deutlichen negativen Schwankung begleitet ist, der eine schwächere positive folgt, verbluten und mit präparirten Nerven im Zimmer liegen lässt, während von Zeit zu Zeit der Erfolg der Reizung geprüft wird; man sieht dann allmählich den einsteigenden Hautstrom abnehmen, wobei die negativen Reizerfolge immer geringer, die positiven dagegen immer stärker werden, und schliesslich (nach einem rasch vorübergehenden Stadium gänzlicher Wirkungslosigkeit) dominirend hervortreten.

Stets macht sich, wie schon Hermann hervorhob, bei den positiven Schwankungen im Gegensatz zu den negativen eine oft ziemlich anhaltende Nachwirkung geltend, indem die Ablenkung noch einige Zeit nach Beendigung der Nervenreizung zunimmt; auch erfolgt das Abklingen immer viel langsamer als das der negativen Schwankung.

Ein interessantes Verhalten boten Frösche (Temporarien) dar, welche während der zweiten Hälfte des Februar frisch eingefangen worden waren. Beliebige Hautstellen wirkten zunächst immer stark und im normalen Sinne elektromotorisch, so dass der Ausschlag oft über die Scala hinausging; Reizung des N. ischiadicus bewirkte dementsprechend an der Unterschenkelhaut eine starke und einsinnig negative Schwankung; dieselbe glich sich aber nur sehr langsam und unvollständig wieder aus, so dass eine starke und dauernde Schwächung des ursprünglichen Stromes resultirte, der dann in Folge einer abermaligen kurzen Reizung fast gänzlich schwand. Bei einem dritten Versuch erfolgte nun eine positive, von einem kurzen negativen Vorschlag eingeleitete Ablenkung. Bei einem anderen Frosch derselben Gruppe bewirkte gleich die erste Reizung eine so starke Schwächung des ursprünglichen einsteigenden Hautstromes, dass schon beim zweiten Versuch statt der negativen eine positive Schwankung hervortrat. Es ist dies abermals ein Beweis dafür, wie sehr der Charakter der Schwankung von der Stärke des „Ruhestromes“ mitbedingt wird. Zugleich lehren diese Erfahrungen aber auch, dass die von Engelmann versuchte Erklärung der positiven Reizwirkungen, wonach es sich

darum handelt, dass der positive Zuwachs, den in Folge der Befeuchtung der Hautoberfläche mit dem während der Nervenreizung entleerten Drüsensecret die freien Spannungen an der Aussenfläche der Epidermis erhalten, den negativen, von der Abnahme der Drüsenkräfte herrührenden, übercompensirt, nicht zutrifft. Dies hat zur Voraussetzung, dass die oberflächlichen Zellenlagen in Folge von Wasserverlust eine relativ isolirende Schicht bilden, „an deren Aussenfläche nur ein sehr kleiner Theil der durch die Drüsenkräfte gesetzten elektrischen Spannungen zu Tage tritt". Darum konnte es sich aber weder in den vorerwähnten Fällen, noch auch bei meinen Versuchen mit entwässerten Fröschen handeln. Denn ersteren Falls hatte überhaupt keine Wasserentziehung stattgefunden, und der starke anfängliche Hautstrom weist ausserdem darauf hin, dass die Drüsen von vornherein bei dem Zustandekommen desselben betheiligt waren. Letzteren Falls aber konnte ich selbst bei Lupenvergrösserung keine Spur von Absonderung während der Reizung an der Oberfläche der trockenen Haut entdecken, was unter normalen Verhältnissen so leicht ist. Auch bleibt das Resultat ungeändert, wenn die Hautoberfläche mit Wasser oder 0,5 % Kochsalzlösung befeuchtet wird. Hermann hat übrigens später denselben Vorgang der Secretauspressung gerade umgekehrt zur Erklärung der negativen Schwankung des einsteigenden „Ruhestromes" der Haut (und Zunge) des Frosches herangezogen, indem er von der Voraussetzung ausging, dass die Hautdrüsen für gewöhnlich „nahezu als nach aussen abgeschlossen, also ohne galvanische Wirkung nach aussen" gelten können. Wird nun während der Reizung plötzlich durch Auspressen des flüssigen Inhaltes eine „vorher nicht vorhandene" Ableitung des einsteigenden Stromes des Drüsenepithels geschaffen, so kommt es unter der weiteren Voraussetzung einer gleichsinnigen elektromotorischen Wirksamkeit des übrigen Hautepithels für den Charakter des Reizerfolges nur darauf an, „in welchem Verhältniss die Kraft des Drüsenepithels zu der des Hautepithels steht". Ist die erstere grösser als die letztere, so entsteht ein positiver Zuwachs des Ruhestromes, ein „einsteigender Secretionsstrom". „Ist aber die Kraft des Drüsenepithels kleiner als die des Hautepithels, wie wir es für den Ruhezustand der Drüsen vermuthen dürfen, so wird der blosse mechanische Vorgang der Secretauspressung eine Verminderung des Ruhestromes machen, welcher aber sogleich die Vermehrung folgt, sobald die Nervenreizung die Zellen zur secretorischen Thätigkeit gebracht hat." Die Gründe, welche gegen diese Erklärung sprechen, muss ich ungeachtet der von Hermann neuerdings geltend gemachten Einwände (82) aufrecht erhalten und bin nach wie vor der Meinung, dass die Ableitungsbedingungungen ähnliche wie bei der Froschzunge sind.

Eine besondere Berücksichtigung verdienen die elektromotorischen Wirkungen der Magenschleimhaut ebensowohl vom rein theoretischen Standpunkte aus, wie mit Rücksicht auf die vielumstrittene Frage nach der Existenz besonderer, die Drüsen versorgender, secretorischer Nerven. Es wurde früher bereits erwähnt, dass, wie zuerst Rosenthal (73) fand, die Magenschleimhaut des Frosches in derselben gesetzmässigen Weise elektromotorisch wirksam ist, wie die äussere Haut der Fische und nackten Amphibien, indem bei Ableitung von der freien Innenfläche und der Muscularis meist ein kräftiger einsteigender Strom hervortritt, dessen Beziehungen zu

den Schlauchdrüsen Rosenthal kaum zweifelhaft schienen. Demungeachtet wird man im Hinblick auf die bisher mitgetheilten Erfahrungen noch eine andere Möglichkeit in Betracht ziehen müssen, da ja das gesammte Oberflächenepithel aus Elementen besteht, welche unzweifelhaft als einzellige Schleimdrüsen in demselben Sinne, wie die Becherzellen der Rachen- oder Cloakenschleimhaut oder wie die Drüsenzellen der Zunge des Frosches zu betrachten sind. Da diese nun zweifellos elektromotorisch wirksam sind, so darf man fast mit Bestimmtheit behaupten, dass, falls überhaupt die eigentlichen Magendrüsen elektromotorisch wirken, der beobachtete einsteigende Schleimhautstrom sich aus mindestens zwei Componenten zusammensetzt.

Um diese Frage womöglich zu entscheiden, stellte F. Bohlen (84) auf meine Veranlassung eine Reihe von Versuchen (zunächst am Frosch) an, deren Ziel es war, eventuell einen Einfluss der verdauenden Thätigkeit des Magens auf dessen elektromotorische Wirkungen nachzuweisen. Hängen diese letzteren wirklich von den Labdrüsen ab, so durfte man erwarten, eine wesentliche Aenderung im nüchternen Zustande und während der Verdauung zu finden. Dies war nun allerdings der Fall, aber nicht in dem erwarteten Sinne einer Verstärkung des „Ruhestromes" bei gefütterten Thieren, sondern im Gegentheil einer erheblichen Verminderung der Kraft. Nur in dem Falle, wenn unverdauliche, die Schleimhaut mechanisch reizende Stoffe, wie Steinchen, Holz u. s. w., in den Magen gebracht wurden, liess sich neben einer stark vermehrten Schleimabsonderung eine oft sehr beträchtliche Zunahme des normalen, einsteigenden Stromes nachweisen. In besonders auffallendem Grade zeigte sich dies nach Verabreichung von Bismuthum subnitricum, dessen scharfkantige Kryställchen als intensiver mechanischer Reiz zu wirken scheinen und in geradezu specifischer Weise die Schleimbildung befördern. Ist das unlösliche Salz bis in die Cloake vorgedrungen, so bewirkt es auch hier starke Schleimabsonderung und dementsprechend Zunahme des einsteigenden Stromes, der dann wie beim Magen die Scala meist weit aus dem Gesichtsfelde treibt. Im Uebrigen zeigt sich die elektromotorische Kraft der Magenschleimhaut in ähnlicher Weise von verschiedenen Umständen abhängig, wie die der früher besprochenen, nur Schleim absondernden Objecte. Dies gilt hinsichtlich der Temperatur, der Wasserentziehung und Quellung, der Anaesthetica u. A. Directe elektrische Reizung mit den rasch wechselnden Inductionsschlägen eines Schlittenapparates bewirkt erst bei geringem Rollenabstand eine negative Schwankung, der meist ein positiver Vorschlag vorausgeht. Die Stärke des ursprünglich vorhandenen Stromes ist dabei von wesentlicher Bedeutung, indem die der negativen Schwankung entsprechende Ablenkung so zu sagen im directen Verhältniss zur elektromotorischen Kraft des Präparates steht.

Auch bei Warmblütern (Kaninchen, Meerschweinchen, Ratten) konnte Bohlen das Vorhandensein eines starken einsteigenden „Ruhestromes" constatiren. Nach Eröffnung der Bauchhöhle wurde durch ein Loch in der Magenwand eine unpolarisirbare, mit einem Thonpfropf verschlossene Röhrenelektrode eingeführt, während die andere der Aussenfläche des Magens anlag. Da dieser bei Kaninchen und Meerschweinchen fast immer reichlich mit Futtermassen gefüllt ist, so erfolgt die Ableitung von der Schleimhaut in diesem Falle unter Ver-

mittlung des Inhaltes, so dass gewisse Einwände naheliegend erscheinen. Zunächst ist daran zu denken, ob nicht durch die Erwärmung der immer ziemlich tief in das Innere des Magens vorgeschobenen einen Elektrode Anlass zur Entstehung von Thermoströmen gegeben wird, während andererseits durch den Mageninhalt selbst Spannungsdifferenzen verursacht werden könnten, die das Resultat der Beobachtung in unberechenbarer Weise zu trüben im Stande wären.

Was zunächst die erste Frage angeht, so überzeugt man sich leicht, dass die durch den Temperaturunterschied eventuell entstehenden Ströme nicht in Betracht kommen gegenüber den oft gewaltigen Wirkungen des physiologischen Schleimhautstromes. Die zweite Frage erledigt sich durch die Beobachtung, dass fast unmittelbar nach dem Tode des Thieres ein Absinken der elektromotorischen Kraft eintritt, das bald zu einer Umkehr des Stromes führt, dann aber auch dadurch, dass der Strom in gleicher Weise und in derselben Intensität hervortritt, wenn man entweder den Magen ausräumt und ausspült und direct von der Oberfläche der Schleimhaut ableitet, oder wenn der Magen an sich schon leer ist, was man bei Ratten leicht durch einige Hungertage erreicht.

Wie beim Frosch, schwankt auch beim Warmblüter die Intensität des Ruhestromes individuell innerhalb weiter Grenzen. Bisweilen, ja in der Regel ist derselbe so stark, dass die Scala weit aus dem Gesichtsfeld getrieben wird; in andern Fällen wieder beobachtet man nur Ablenkungen von wenigen Scalentheilen. Fast immer treten auch hier Oscillationen auf, deren Grösse sehr wechselt.

In sehr auffallender Weise beeinflusst beim Säugethier eine tiefe Narkose die Stärke des Stromes der Magenschleimhaut. Mit einiger Vorsicht gelingt es bei Anwendung von Chloroform oder Aether, denselben so weit zu schwächen, dass die Ablenkung kaum 10 Scalentheile beträgt. Es ist dann immer eine längere Zeit erforderlich, um den Strom wieder auf seine frühere Höhe zu bringen. Ob es sich dabei um eine directe oder indirect vermittelte Wirkung handelt, soll hier zunächst nicht weiter erörtert werden.

Wie beim Frosch, wird auch beim Warmblüter durch Einbringen von Wismuth (2—5 gr in Emulsion) die elektromotorische Kraft der Magenschleimhaut immer in einer ganz auffälligen Weise gesteigert, womit wieder eine leicht zu constatirende Vermehrung der Schleimabsonderung Hand in Hand geht.

Ein sehr auffallendes Ergebniss liefert die künstliche Reizung des N. vagus. Während beim Frosch der Erfolg nur in einer schwachen positiven Schwankung des einsteigenden Stromes besteht, die ebensowohl am ausgeschnittenen, wie an dem in situ befindlichen Magen hervortritt, entwickelt sich beim Säugethier nach einer rasch vorübergehenden Zunahme der einsteigenden Stromkraft regelmässig eine negative Schwankung, die so stark werden kann, dass der Strom nicht nur bis auf Null sinkt, sondern sich bisweilen sogar umkehrt, wobei der nunmehr aussteigend gewordene Strom unter Umständen die Stärke des ursprünglichen einsteigenden erreichen kann. Es lässt sich in sehr einfacher Weise zeigen, dass es sich hier nicht, wie man zunächst glauben könnte, um eine Wirkung secretorischer Nerven handelt, sondern nur

um eine Folgeerscheinung der durch die Verlangsamung resp. den Stillstand des Herzens bedingten Circulationsstörung, in erster Linie also wohl der starken Blutsdrucksenkung. Es ergiebt sich dies nicht nur aus der zeitlichen Coïncidenz der letzteren und der negativen Schwankung, sondern insbesondere aus dem Umstande, dass alle Momente, welche allgemein oder local den Blutdruck herabsetzen, auch den einsteigenden Magenstrom zu vermindern geeignet sind. Dies gilt in erster Linie von jeder stärkeren Blutentziehung und natürlich in noch höherem Grade dann, wenn durch Abklemmung der Aorta zeitweise eine völlige Anaemisirung des Magens herbeigeführt wird. Fast unmittelbar mit der beginnenden Anaemie sinkt der Strom, ganz ähnlich wie bei Vagusreizung, rasch ab, um sich sofort wieder zu erheben, wenn der Blutstrom freigegeben wird. Es macht hier, wie im ersteren Falle, keinen Unterschied, ob die Vagi am Halse vorher durchschnitten wurden oder nicht. Durch langsames, rhythmisches Comprimiren und Wiederfreigeben der Aorta, die man am besten am curarisirten, künstlich ventilirten Thier durch Resection einiger Rippen zugänglich macht, lassen sich auf diese Weise analoge rhythmische Schwankungen des Magenstromes erzeugen. Jede länger dauernde Anaemie der Schleimhaut verzögert sehr erheblich das Ansteigen des Stromes, bis schliesslich eine Erholung überhaupt nicht mehr möglich ist. Auch im Verlaufe einer Dyspnoe erfolgt nach vorübergehender Steigerung der normalen elektromotorischen Wirkung immer eine sehr ausgeprägte negative Schwankung. Bei gleichzeitiger Verzeichnung des Blutdruckes am Kymographion nach doppelseitiger Vagusdurchschneidung zeigt sich bald, dass durchaus keine unmittelbare Coïncidenz zwischen den Veränderungen des arteriellen Mitteldruckes in der Carotis und den Stromschwankungen besteht, indem die negative Phase in der Regel schon bei Beginn der dyspnoischen Drucksteigerung entwickelt ist und auch noch andauert, wenn der Blutdruck bei Wiedereinsetzen der künstlichen Athmung schon die normale Höhe erreicht hat. Die positive Schwankung fällt dagegen in die Zeit zwischen dem Beginn der Dyspnoe und dem ersten Ansteigen des Druckes. Es ist leicht ersichtlich, dass dieses Verhalten nicht ohne Weiteres in dem Sinne gedeutet werden kann, dass etwa die fortschreitende Venosität des Blutes die Abnahme der Stromkraft verursacht habe, denn wenn in Folge von Dyspnoe das vasomotorische Centrum gereizt wird, und dabei der Aortendruck ansteigt, so geht das natürlich Hand in Hand mit einem Sinken des Druckes in den kleinen Arterien und Capillaren vieler peripherer Organe und speciell auch des Magens, dessen Gefässe sich wie die der Eingeweide überhaupt verengen. Aehnliche Erwägungen lassen sich auch hinsichtlich eines andern Versuches geltend machen, bei welchem an Kaninchen durch Abklemmung der vier zum Kopfe aufsteigenden Arterien nach dem von Sigm. Mayer (85) angegebenen Verfahren eine Anaemie des Gehirns und in Folge dessen eine ausserordentlich starke Steigerung des Aortendruckes herbeigeführt wird. Ganz wie im Verlaufe einer dyspnoischen Reizung des vasomotorischen Centrums erleidet der Magenstrom auch in diesem Falle nach einer kurzen positiven Vorschwankung eine sehr bedeutende Abnahme und erscheint in der Regel schon verkehrt (aussteigend) zur Zeit, wo der Blutdruck seine grösste Höhe erreicht hat. Wird, bevor noch eine dauernde Schädigung des Centrums eingetreten war,

die Klemme gelöst, so erreicht der Blutdruck rasch wieder seinen normalen Stand, der Strom dagegen braucht längere Zeit, um seine ursprüngliche Stärke wieder zu erlangen. Lässt man dagegen die Anaemie so lange dauern, bis in Folge der Lähmung des Centrums der Blutdruck „paralytischen" Stand erreicht hat, so stellt sich zwar auch jetzt die einsteigende Richtung des Schleimhautstromes allmählich wieder her, doch erreicht derselbe nicht annähernd mehr seine ursprüngliche Stärke und bewirkt meist nur eine Ablenkung von wenigen Scalentheilen.

Mit Rücksicht auf das Ergebniss des letzterwähnten Versuches, bei welchem am künstlich ventilirten, schwach mit Curare vergifteten Thier eine venöse Beschaffenheit des dem Magen zuströmenden Blutes gänzlich ausgeschlossen erscheint, gewinnt die Ansicht an Wahrscheinlichkeit, dass auch bei der Dyspnoe die locale Drucksenkung in Folge verminderter arterieller Blutzufuhr die eigentliche Ursache der negativen Stromesschwankung ist. Man durfte dann erwarten, eine entgegengesetzte Wirkung, d. h. Zunahme des einsteigenden Stromes zu erzielen, wenn der Druck im Gefässsystem irgend höhere Werthe erreicht. Ein Weg hierzu schien in der Transfusion grösserer Flüssigkeitsmengen gegeben zu sein. Durch die Untersuchungen von Cohnheim und Lichtheim (86) ist es allerdings bekannt, dass selbst dann, wenn enorme Qantitäten von 0,6 % Kochsalzlösung in die Vena jugularis von Kaninchen oder Hunden einfliessen, der Blutdruck stets nur unerheblich ansteigt und nur gerade hohe Normalwerthe erreicht. „Von einem Ansteigen, das in bestimmter Beziehung zu den infundirten Flüssigkeitsmengen gestanden hätte, war keine Rede. Erhebliche Drucksteigerungen im Verlaufe eines Versuches fanden sich nur dann, wenn der Anfangsdruck aussergewöhnliche (niedere) Werthe gezeigt hatte; dann hatte die Flüssigkeitsinfusion ein rasches Ansteigen des Blutdruckes bis zu der mittleren Druckhöhe zur Folge." Dagegen lässt sich bei allen derartigen Versuchen eine hochgradige Beschleunigung des Blutstromes leicht schon durch mikroskopische Untersuchung nachweisen. Dazu kommt noch der ausserordentlich gesteigerte Wassergehalt des Blutes, wodurch tiefgreifende Ernährungsstörungen in den Geweben bedingt werden, die sich unter Anderem durch das Auftreten reichlicher Transsudate in verschiedenen Organen und insbesondere auch im Magen-Darm-Tractus verrathen. Aus dem Ersteren entleert sich, wie schon Cohnheim und Lichtheim fanden, nach jeder reichlicheren Infusion von Kochsalzlösung eine grosse Flüssigkeitsmenge, während die Schleimhaut manchmal bis auf eine Dicke von 2 cm anschwillt und der Darm prall mit Transsudat gefüllt erscheint.

Fast regelmässig zeigt sich nun bei Kaninchen schon kurze Zeit nach Beginn der Kochsalzinfusion eine starke Zunahme des einsteigenden Magenstromes, der im weiteren Verlaufe des Versuches immer mehr wächst und oft ganz ungewöhnliche Grade erreicht, so dass nach vorheriger Compensation der Spiegel der Bussole wieder weit aus dem Gesichtsfelde getrieben wird. Sehr bemerkenswerth ist die Thatsache, dass in diesen Fällen ein starker einsteigender Strom noch längere Zeit nach dem Tode des Thieres beobachtet werden kann, was unter normalen Verhältnissen niemals der Fall ist.

Auf die Deutung dieser sowie der anderen, im Vorstehenden be-

sprochenen Erfahrungen kann erst später im Zusammenhang näher eingegangen werden. Hier sei nur hervorgehoben, dass die weitgehende Uebereinstimmung, welche hinsichtlich der elektromotorischen Eigenschaften der Magenschleimhaut des Frosches mit dem entsprechenden Verhalten der Zunge, sowie der Rachen- und Cloakenschleimhaut besteht, vor Allem aber der Umstand, dass alle die Schleimbildung fördernden Momente zu einer oft ganz ausserordentlich bedeutenden Steigerung der einsteigenden Stromkraft führen, ganz entschieden darauf hinweisen, dass die elektromotorischen Wirkungen, wenn auch nicht allein, so doch in erster Linie von den Schleim secernirenden Elementen des Magens, d. h. vom Oberflächenepithel, abhängen. Ob und inwieweit auch die eigentlichen Verdauungsdrüsen dabei betheiligt sind, wird sich vielleicht durch eine genauere Untersuchung der den Verdauungsvorgang beim Warmblüter begleitenden Veränderungen der elektromotorischen Wirkungen entscheiden lassen.

Jedenfalls liegt aber zur Zeit nicht der geringste Grund vor, im Sinne der bisherigen Auffassung die „Labdrüsen" des Magens für den Strom der Schleimhaut allein verantwortlich zu machen; es ist dies um so weniger der Fall, als sich ganz regelmässig ein sehr bedeutender quantitativer Unterschied der elektromotorischen Wirksamkeit des Magens und Darmes herausstellt, der nicht recht verständlich sein würde, wenn, wie man doch wohl voraussetzen müsste. die zahlreich vorhandenen Drüsen der Darmschleimhaut ebenso elektromotorisch wirksame Gebilde wären, wie man dies von den Magendrüsen angenommen hat. Dagegen wird die Differenz leicht verständlich, wenn man die geringe Zahl schleimproducirender Becherzellen im einen, die continuirliche Oberflächenlage solcher Elemente im anderen Falle berücksichtigt.

Die mitgetheilten Erfahrungen lassen, wie ich glaube, kaum bezweifeln, dass die hier besprochenen elektromotorischen Erscheinungen an gewissen Schleimhäuten und der äusseren Haut nackter Amphibien und Fische auf die daselbst in grösserer oder geringeer Menge vorhandenen einzelligen und mehrzelligen Schleimdrüsen, also in letzter Instanz auf die einzelne Zelle zu beziehen sind.

Vom Standpunkte der früher entwickelten theoretischen Auffassung der elektromotorischen Wirkungen lebender Zellen ist nun ohne Weiteres klar, dass, wenn es sich nur allein um die Erklärung des „einsteigenden Ruhestromes" handeln würde, diese leicht und befriedigend gegeben werden könnte. Jede Becher- oder eigentliche Schleimdrüsenzelle lässt schon bei der mikroskopischen Untersuchung in der Regel deutlich zwei von einander wesentlich verschiedene Abschnitte erkennen, einen basalen, kernführenden, protoplasmatischen Theil und einen in der Regel durch körnige Einlagerungen getrübten, nach Behandlung mit Reagenzien dagegen hyalinen, gequollenen Vordertheil, dessen Inhalt unzweifelhaft in Mucinmetamorphose begriffen ist. Man darf daher sicher annehmen, dass das „chemische Geschehen" in beiden Theilen einer und derselben Zelle ein nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ verschiedenes sein wird, woraus sich, wie dies auch schon Hermann ausführte, sofort die dem „einsteigenden" Strom zu Grunde liegende Spannungsdifferenz zwischen der Basis und der freien Zellfläche erklärt, wenn man die Mucinmetamorphose als einen chemischen Process gelten lässt, welcher mit der Entwicklung negativer Spannung Hand in Hand geht. Dies

gilt natürlich ebensowohl für einfach flächenhaft ausgebreitete Zellaggregate (Rachen- und Cloakenschleimhaut, äussere Haut vieler Fische), wie auch in solchen Fällen, wo es zu mehr oder weniger complicirt gestalteten Einstülpungen (Drüsenbildung) gekommen ist; denn es ist klar, dass, sofern diese Drüsen nach aussen münden, eine Componente ihres Stromes mit zur Ableitung kommen muss, welche natürlich „einsteigend" sein wird, wie der Strom der oberflächlich gelegenen Schleimzellen selbst. Die in der Regel erheblich grössere Kraft der drüsenreichen Schleimhäute (Zunge) und der Froschhaut gegenüber der nur mit Becherzellen ausgestatteten Fischhaut, sowie der Rachen- und Cloakenschleimhaut kann wohl nur auf den obenerwähnten Umstand bezogen werden; denn es liegt durchaus kein Grund vor, den spärlich vorhandenen Becherzellen, noch weniger aber den Riffzellen der Froschepidermis eine so wesentliche elektromotorische Wirkung zuzumuthen. Wenn, wie Hermann hervorhebt, die Form der Froschhautdrüsen wenig geeignet erscheint, galvanisch nach aussen zu wirken, so möchte demgegenüber doch zu bemerken sein, dass die capillare Flüssigkeitsschichte, welche die Oberfläche der Haut unter normalen Verhältnissen fortdauernd überzieht und wohl zum grössten Theil als Drüsensecret aufzufassen ist, in unmittelbarem Zusammenhang mit dem flüssigen Inhalt der Drüsen stehen und so eine Ableitung vermitteln dürfte. Bei der Zunge ist das wenigstens sicher der Fall. Dass auch die anderen Gründe, insbesondere die Versuche von Bach und Oehler an der geätzten Haut, welche Hermann gegen eine Betheiligung der Drüsen am „Ruhestrom" der Froschhaut geltend machte, keineswegs als stichhaltig anzusehen sind, wurde schon früher hervorgehoben. Immerhin soll keineswegs geläugnet werden, dass auch das Oberflächenepithel eine Componente des „Ruhestromes" liefert, umsomehr als neuerdings elektromotorische Wirkungen in völlig drüsenloser Haut thatsächlich nachgewiesen wurden (88).

Wollte man mit Rücksicht auf die von Hermann entwickelten Anschauungen über die Ursache der einsteigenden Haut- und Schleimhautströme von vornherein den Erfolg bezeichnen, welcher bei directer oder indirecter Reizung mit Wahrscheinlichkeit zu erwarten sein dürfte, so würde man wohl sicher zunächst eine positive Schwankung, d. i. eine Verstärkung des „Ruhestromes" vermuthen und dieselbe aus dem durch die Reizung verstärkten oder überhaupt erst eintretenden Alterationsprocess der Drüsenepithelien erklären. Aus den vorstehenden Mittheilungen geht aber hervor, dass gerade im Gegentheil eine negative Schwankung um so ausschliesslicher als unmittelbare Folgewirkung der Reizung hervortritt, je grösser die Kraft des einsteigenden Ruhestromes ist.

Dass aber auch dieser letztere selbst durchaus nicht in so einfacher Weise erklärt werden kann, wie oben angedeutet wurde, ergiebt sich ganz überzeugend aus dem früher geschilderten Verhalten bei energischer Abkühlung. Es ist hier ganz besonders zu betonen, dass in dieser Beziehung die complicirteren, drüsenreichen Objecte (Zunge) mit ganz einfach gebauten (Rachen- und Cloakenschleimhaut) übereinstimmen, so dass nicht davon die Rede sein kann, die dem Sinne nach gerade entgegengesetzten elektromotorischen Wirkungen vor und nach der Abkühlung etwa auf anatomisch verschiedene Elemente zu beziehen. Es bleibt somit keine andere Annahme übrig als

die, dass eine und dieselbe Epithelzelle, und zwar in fast gleichem Grade, bald in dem einen und bald in dem anderen Sinne elektromotorisch zu wirken vermag. In dieser, wie in mancher anderen Hinsicht unterscheiden sich die in Rede stehenden Zellströme sehr wesentlich von den an Muskeln und Nerven zu beobachtenden elektrischen Erscheinungen. Hier lässt sich auch durch stärkste Abkühlung höchstens eine Schwächung, nie aber eine Umkehr des Demarcationsstromes bewirken. Es zeigt dies so recht, wie wenig das Galvanometer im Stande ist, uns über die Qualität der chemischen Processe, welche in beiden Fällen gleichsinnige Spannungsdifferenzen verursachen, Aufschluss zu verschaffen. „Nur über Veränderungen und Verschiedenheiten des chemischen Geschehens in verschiedenen Theilen eines lebendigen Continuums, sowie über quantitative und zeitliche Verhältnisse dieses Geschehens" vermag es uns, wie Hering treffend bemerkt, etwas auszusagen.

Mancherlei Erscheinungen, insbesondere der so häufig zu beobachtende Wechsel der Richtung der Ablenkungen, welcher sich spontan ohne jede nachweisbare Veranlassung, bisweilen sogar in rhythmischer Weise, vollzieht, scheinen darauf hinzuweisen, dass jede Zelle als Sitz von zwei verschiedenen chemischen Processen anzusehen ist, die, gleichzeitig vorhanden, zur Entstehung gegensinniger Spannungen führen. Die jeweils zu beobachtende Ablenkung würde demgemäss immer nur die Resultirende aus zwei antagonistischen Kräften sein.

Um die rasche Abnahme und schliessliche Umkehr des normalen einsteigenden Stromes der Haut und Schleimhäute in Folge von Abkühlung zu erklären, muss man annehmen, dass einer der beiden stromerzeugenden Processe und zwar derjenige, welcher mit der Entwicklung negativer Spannung verknüpft ist, früher und in höherem Maasse durch die Kälte geschädigt wird, als der andere, so dass durch das Ueberwiegen des letzteren ein aussteigender Strom bedingt wird, der alsbald wieder einem einsteigenden weicht, sobald durch Wärmezufuhr die normalen Verhältnisse wieder hergestellt werden. Auch anderen Einwirkungen gegenüber scheint sich der „negative Process" viel weniger resistent zu verhalten, als der „positive". So gelingt es, wie gezeigt wurde, auch durch vorsichtige Wasserentziehung, den einsteigenden Strom umzukehren; dagegen scheint Sauerstoffmangel, sowie Behandlung mit $C\Theta_2$ oder anaesthetisch wirkenden Substanzen (Alkohol, Aether, Chloroform) beide stromerzeugenden Processe in gleicher Weise zu schädigen und endlich zu vernichten. Auch in dieser Beziehung muss auf das ganz abweichende Verhalten der Muskel- und Nervenströme hingewiesen werden, welche unter den zuletzt erwähnten Bedingungen erst verhältnissmässig spät eine Verminderung erfahren.

Ueber die Natur der angenommenen chemischen Vorgänge in den secretorischen Zellen etwas Näheres auszusagen, ist zur Zeit nicht wohl möglich, obschon es ja nahe liegt, an die Absonderung des Wassers einerseits und der organischen, specifischen Secretbestandtheile andererseits zu denken. Zu Gunsten dieser Ansicht liesse sich vielleicht auch noch geltend machen, dass der einsteigende Cloakenstrom immer dann am stärksten gefunden wird, wenn die Schleimhaut mit reichlichem, dünnflüssigem Secret bedeckt ist, und dass überhaupt

die negative Spannung der Oberfläche im Allgemeinen mit steigendem Wassergehalte zunimmt, bei Wasserentziehung dagegen sich rasch vermindert.

In ganz unerwarteter Weise wird diese Anschauung auch durch die bereits besprochenen Versuche am Säugethiermagen gestützt.

In diesem Sinne wenigstens dürfte wohl der so ausserordentlich auffallende Einfluss von Blutdruckänderungen auf die Grösse der elektromotorischen Kraft der Magenschleimhaut zu deuten sein. Dass die Wasserabsonderung drüsiger Organe, abgesehen von anderen Momenten, auch wesentlich mit vom jeweiligen Drucke abhängt, kann nicht bezweifelt werden, und so könnte es höchstens überraschen, dass beim Frosch weder Vagusreizung, noch auch das gänzliche Aufhören der Circulation eine ähnliche Wirkung auf die elektromotorischen Eigenschaften des Magens ausübt, wie es erfahrungsgemäss beim Säugethier der Fall ist, wo schon ein verhältnissmässig geringfügiges Absinken des Druckes in den Magengefässen zu einer sehr ausgeprägten negativen Schwankung des einsteigenden Stromes führt. Indessen wird dies begreiflich, wenn man die ungleich grössere Widerstandsfähigkeit der Froschgewebe gegen alle wie immer gearteten Schädlichkeiten berücksichtigt. Werden daher in Folge einer Verminderung des Druckes in den Gefässen der Magenschleimhaut die Bedingungen für die Wasserabsonderung ungünstiger, so muss eine negative Schwankung erfolgen, wenn, wie man anzunehmen berechtigt ist, die jeweils vorhandene Spannungsdifferenz als Resultirende von zwei antagonistischen, elektromotorischen Vorgängen aufgefasst werden kann, deren einer überwiegt, sobald überhaupt ein Strom vorhanden ist. Darauf scheint unter Anderem auch der Umstand hinzuweisen, dass unter normalen Verhältnissen nach dem Tode des Thieres, wie immer auch derselbe erfolgen mag, ein rasches Absinken und darauffolgende Umkehr des Stromes die Regel ist. Es scheint hiernach die Abnahme des Blutdruckes beim Warmblüter ähnlich zu wirken, wie starke Abkühlung auf die Schleimdrüsen des Kaltblüters, indem, wenn dieser Ausdruck gestattet ist, der negative Process in beiden Fällen rascher abnimmt, als der entgegengesetzte positive.

Von diesem Gesichtspunkte aus erklären sich nun nicht nur leicht die übereinstimmenden Wirkungen der Vagusreizung, stärkerer Blutentziehungen, sowie aller eine Druckverminderung bedingenden Gifte (Amylnitrit, Pilocarpin, Chloral, Curare u. s. w.), sondern auch der spätere Erfolg dyspnoischer oder anaemischer Reizung des vasomotorischen Hirncentrums.

Eine weitere Bestätigung der hier vertretenen Anschauungen bezüglich der eigentlichen Ursache des normalen einsteigenden Magenstromes ist ferner durch das Resultat der Kochsalzinfusionen gegeben. Hier lässt sich die unter Umständen enorm verstärkte Wasserabsonderung von Seite der Magenschleimhaut direct beobachten, und wenn dementsprechend ungeachtet der hochgradigen Verdünnung des Blutes und der dadurch veranlassten schlechteren Ernährung der Gewebe die elektromotorischen Wirkungen der Schleimhaut im Sinne des normalen einsteigenden Stromes in so gewaltigem Grade zunehmen, wie dies wiederholt in solchen Fällen beobachtet wird, so wird man sich füglich nicht wohl eine andere Vorstellung bilden können, als die, dass die beobachtete Spannungsdifferenz und die verstärkte Wasserabsonderung in einer ursächlichen Beziehung zu einander stehen.

Ganz analoge Anschauungen wurden schon früher von W. M. Bayliss und J. R. Bradford bezüglich der Abhängigkeit der elektromotorischen Wirkungen der Speicheldrüsen von der Beschaffenheit des Secretes geäussert (87).

Der bereits von Hermann und Luchsinger (79) versuchte Nachweis von Secretionsströmen an den genannten Drüsen scheint Bayliss und Bradford gelungen zu sein. Sie fanden während der Ruhe die Oberfläche der blossgelegten Submaxillardrüse des Hundes in der Regel negativ gegen den Hilus. Die elektromotorische Kraft dieses „Ruhestromes", welcher nicht etwa der verletzten Umgebung (Muskeln), sondern hauptsächlich der Drüse selbst zuzuschreiben ist, wechselt innerhalb weiter Grenzen bei verschiedenen Individuen, wie auch bei einem und demselben Thier zu verschiedenen Zeiten. Es scheint, dass wechselnde Zustände der Drüse dabei die wesentlichste Rolle spielen. Dafür spricht der Umstand, dass nicht nur eine vorhergehende Reizung der Drüsennerven, sondern auch Atropinvergiftung zu dauernden Veränderungen des Ruhestromes führt. Die Richtung des letzteren ist bei der Submaxillaris der Katze viel wechselnder, und zwar in der Mehrzahl der Fälle entgegengesetzt, wie beim Hunde (Oberfläche positiv zum Hilus). Bei der weitgehenden morphologischen Uebereinstimmung der gleichnamigen Speicheldrüsen des Hundes und der Katze ist diese Thatsache um so auffallender, als der „Ruhestrom" der zu den „serösen" Drüsen gehörigen Parotis des Hundes hinsichtlich seiner Richtung mit dem der Submaxillaris desselben Thieres meist übereinstimmt.

Es wird hierdurch wahrscheinlich, dass für die zu beobachtenden Spannungsdifferenzen functionelle Verschiedenheiten der Drüsen von maassgebender Bedeutung sind. In gleichem Sinne spricht auch das Verhalten der „Actionsströme" bei Reizung der secretorischen Nerven.

Nach Compensation des Ruhestromes bewirkt Reizung der Chordafasern beim Hunde stets ein Negativwerden der äusseren Oberfläche der Submaxillardrüse. Sehr oft ist der Verlauf dieser Schwankung durch eine gegensinnige, zweite Phase unterbrochen, die sich bisweilen nur durch eine Verzögerung oder einen vorübergehenden Stillstand der Ablenkung verräth und manchmal durch die erste, wesentlich stärkere Hauptphase ganz verdeckt wird. Die Ablenkung beginnt nach einem kurzen Latenzstadium, ehe noch Secret im Gange erscheint, und bildet bei schwacher Reizung überhaupt den einzigen Erfolg.

Auch Reizung des Halssympathicus hat beim Hunde stets elektromotorische Wirkungen der Unterkieferdrüse zur Folge, die aber gegenüber den eben besprochenen durch geringere Stärke, grössere Latenzperiode und der Hauptphase bei Chordareizung entgegengesetztes Zeichen der einsinnigen Schwankung (Oberfläche positiv zum Hilus) ausgezeichnet sind.

An der gleichnamigen Drüse der Katze tritt bei Chordareizung umgekehrt wie beim Hunde die zweite Phase (Oberfläche positiv zum Hilus) in der Regel stärker hervor. Es bestehen nun nach Bayliss und Bradford unverkennbar nahe Beziehungen zwischen der Stärke der beiden Phasen und der Beschaffenheit des von der Drüse gelieferten Secretes, indem sich regelmässig zeigt, dass die erste Phase bei reichlichem wässerigen Secret, die zweite dagegen bei spärlicher, dabei aber sehr mucinreicher Absonderung überwiegt, beziehungsweise

allein hervortritt. Die beobachteten Unterschiede im elektrischen Verhalten der Submaxillardrüse des Hundes und der Katze würden sich daher durch die in der That vorhandenen Verschiedenheiten des in beiden Fällen bei Chordareizung gelieferten Secretes erklären lassen, das beim Hunde stets wässeriger ist, als bei der Katze.

Während beim Hunde die Sympathicusreizung nur sehr geringe Mengen eines äusserst zähen Secretes liefert, ist der Sympathicusspeichel der Katze reichlich und dünnflüssig. Dem entsprechend sind die elektrischen Veränderungen ersterenfalls gering und im Sinne der zweiten Phase, letzterenfalls dagegen viel bedeutender und meist sogar die Wirkung der Chordareizung übertreffend. Eine wesentliche Mitbetheiligung der gleichzeitigen vasomotorischen Wirkungen an den beobachteten galvanischen Erscheinungen halten Bayliss und Bradford durch die Atropinvergiftung für ausgeschlossen, welche die Gefässveränderungen nicht beeinträchtigt, während die secretorischen und elektrischen Wirkungen dadurch meist rasch vernichtet oder doch wesentlich beeinflusst werden.

Erwähnenswerth ist ferner auch noch folgende Beobachtung der genannten englischen Forscher an der Submaxillaris und Parotis des Hundes. In der Regel bewirkt Reizung des Sympathicus keine merkliche Absonderung der letztgenannten Drüse und liefert auch nur wenige Tropfen eines zähen Submaxillarspeichels. Unter gewissen Umständen jedoch, besonders nach oft wiederholter Reizung der cerebralen Drüsennerven, tritt eine reichlichere Secretion ein und dementsprechend ändern sich auch sofort die elektromotorischen Wirkungen. Während in der Regel die Oberfläche beider Drüsen durch Sympathicusreizung positiv zum Hilus wird, tritt in den erwähnten Ausnahmefällen eine gegensinnige Schwankung hervor, welche bei der Reizung der cerebralen Drüsennerven allein auftritt oder dort als erste Phase bedeutend überwiegt. Bradford ist daher geneigt, die ersterwähnte elektrische Veränderung (zweite Phase) mit der Bildung der organischen Bestandtheile des Speichels in ursächlichen Zusammenhang zu bringen, während die gegensinnige, meist stärkere Schwankung durch die Vorgänge der Wasserabsonderung bedingt wäre.

Sollten die hier vertretenen Anschauungen sich als richtig erweisen, so würden natürlich sowohl ein- wie aussteigende „Ströme“ der Drüsen als „Secretionsströme“, d. h. als galvanischer Ausdruck einer fortdauernden chemischen Thätigkeit absondernder Zellen, anzusehen sein, und wir hätten es bei der Reizung nicht mit dem Hervortreten einer neuen, aus anderer Quelle oder anderen Elementen stammenden elektromotorischen Kraft zu thun, sondern lediglich mit Veränderungen der galvanischen Wirkungen derselben Elemente, welche auch während der „Ruhe“ als Ursache der bestehenden Spannungsdifferenz zu betrachten sind.

Eine Erklärung der thatsächlich zu beobachtenden Reizerfolge bietet nun mit Rücksicht auf die vorstehenden Auseinandersetzungen selbst in solchen Fällen keine erheblichen Schwierigkeiten, wo es sich um complicirte doppel- oder selbst mehrsinnige Schwankungen handelt. Nehmen wir zunächst den einfachsten Fall, dass, wie etwa an der Froschzunge, von vornherein ein sehr starker einsteigender Strom besteht, so würde offenbar eine Verstärkung, d. i. eine positive Schwankung desselben nur unter der Voraussetzung zu erwarten sein,

dass bei der directen oder indirecten Reizung der „negative Process" in höherem Maasse gesteigert würde, als der „positive", was im gegebenen Falle, wo jener überhaupt schon so stark überwiegt, nicht gerade wahrscheinlich ist; vielmehr erscheint es durchaus verständlich, wenn derjenige Vorgang, welcher von vornherein viel schwächer entwickelt ist, durch die Reizung mehr gefördert wird, als der andere. Von diesem Gesichtspunkte aus wird es daher auch begreiflich, dass eine „negative Schwankung" um so ausschliesslicher und in um so höherem Grade als Reizerfolg hervortritt, je stärker der ursprüngliche einsteigende Strom ist. Wenn sich dann oft noch eine positive Nachschwankung bemerkbar macht, so ist auch diese Erscheinung leicht erklärlich, sobald man berücksichtigt, dass erfahrungsgemäss die positiven, auf einer Verstärkung des „negativen Processes" beruhenden Wirkungen immer viel träger wieder abklingen, als die gegensinnigen Reizerfolge, so dass zur Zeit, wo diese ihren normalen Werth bereits wieder erreicht haben, jene vermöge ihrer grösseren Beständigkeit einen positiven Zuwachs des ursprünglichen Stromes bedingen.

Die Bedingungen für das Hervortreten einer positiven Schwankung während der Reizung, wobei dieselbe entweder für sich allein oder als Vorschlag zu einer darauffolgenden negativen Schwankung auftritt, werden sich dem Gesagten zu Folge im Allgemeinen um so günstiger gestalten, je schwächer die gleichsinnige, einsteigende Stromkraft von vornherein entwickelt ist, je weniger daher der „negative Process" überwiegt. Denn um so eher wird offenbar Aussicht vorhanden sein, diesen letzteren durch die Reizung so weit zu verstärken, dass er seinerseits ins Uebergewicht kommt. Dabei spielt übrigens (bei tetanisirender Reizung) die Stromstärke insofern eine wesentliche Rolle, als, wie es scheint, der zur Entwicklung negativer Spannung an der Oberfläche führende Process unter sonst gleichen Umständen leichter angeregt wird, als der gegensinnige Vorgang, so dass, wie insbesondere an der Rachen- und Cloakenschleimhaut, bei schwächerer Reizung positive, bei stärkerer doppelsinnige oder rein negative Wirkungen beobachtet werden. Im Einzelnen kann sich natürlich ein doppelsinniger Reizerfolg in Bezug auf die Aufeinanderfolge der beiden Phasen sehr wechselnd gestalten. Während an der Cloake bei nicht zu stark entwickeltem einsteigenden Schleimhautstrom eine positive Schwankung der stärkeren negativen in der Regel als Vorschlag vorangeht, wird dagegen unter gleichen Umständen bei der Rachenschleimhaut die negative Schwankug sehr oft von einer positiven unterbrochen. Es ist klar, dass auch bei völliger Gleichheit der beiden angenommenen stromerzeugenden Processe, wobei dann nach aussen ableitbare Ströme gänzlich fehlen, die Möglichkeit des Zustandekommens eines „Secretionsstromes" vorliegt, vorausgesetzt, dass der eine oder andere Vorgang bei der Reizung ins Uebergewicht kommt. Da dies mit Rücksicht auf das oben erwähnte Verhalten für den „negativen Process" eher zu erwarten ist als für den positiven, so erscheint es begreiflich, dass dann bei nicht allzu starker Reizung in der Regel positive Ablenkungen, im Sinne eines einsteigenden Stromes, beobachtet werden. Häufig fehlt aber auch jeder galvanische Reizerfolg, woraus natürlich keineswegs auch auf das Fehlen secretorischer, durch die Reizung angeregter Processe geschlossen werden darf, indem nur ein bestimmtes physikalisches Symptom derselben im gleichen Falle nicht zum Ausdruck kommt. Dass endlich

bei Vorhandensein eines „verkehrten", aussteigenden Stromes als Erfolg der Reizung in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle Ablenkungen des Magneten im Sinne eines einsteigenden Stromes, das ist: negative Schwankung des bestehenden Stromes, beobachtet werden, erscheint nach dem Gesagten fast selbstverständlich, wenigstens gilt dies fast ausnahmslos bei schwächerer Reizung, während starke Reize auch unter diesen Umständen noch eine positive Schwankung bedingen können.

Viel weniger genau als die elektromotorischen Wirkungen der ein- und mehrzelligen Schleimdrüsen sind jene der Hautdrüsen (Schweissdrüsen) der Säugethiere und des Menschen gekannt. Seit Du Bois-Reymond seinen berühmten, zunächst auf Actionsströme des Muskels bezogenen Versuch am Menschen anstellte, wobei von beiden Händen oder Füssen symmetrisch abgeleitet und dann durch willkürliche Anstrengung des einen Armes oder Beines eine Ablenkung der Magnetnadel des Multiplicators bewirkt wurde, lag die Vermuthung nahe, dass es sich dabei um die Entwicklung einer einsteigenden Stromkraft der Haut in Folge der Reizung handeln möchte. Durch die Untersuchungen von L. Hermann darf es als bewiesen gelten, dass musculäre Actionsströme dabei sicher keine Rolle spielen, und könnte noch ein Zweifel in dieser Hinsicht bestehen, so würde er durch die Versuche von Hermann und Luchsinger über Secretionsströme der Haut bei der Katze endgültig widerlegt. Wie früher schon hervorgehoben wurde, kommt es bei dem Du Bois-Reymond'schen Versuche keineswegs auf das Vorhandensein des Secretes, sondern vielmehr auf den Secretionsvorgang selbst an, wobei nicht einmal Schweiss sichtbar hervorzuquellen braucht.

Ganz ebenso verhält es sich nun auch mit den Pfotenballen der Katze, welche reichlich Schweissdrüsen enthalten. Bei symmetrischer Ableitung von den beiden Plantarballen zeigt sich in der Regel kein irgend erheblicher Strom, der jedoch alsbald entsteht, wenn auf der einen Seite der N. ischiadicus durchschnitten wird. Derselbe ist im Thier stets von der normalen zur gelähmten Seite gerichtet (einsteigend). Nach Durchschneidung des zweiten Ischiadicus verschwindet die Spannungsdifferenz fast gänzlich, tritt aber sofort wieder hervor, wenn nach vorgängiger Curarisirung der eine oder andere Nerv künstlich gereizt wird. Dass es sich hier wirklich um einen Secretionsstrom handelt, lässt sich leicht durch Vergiftung mit Atropin erweisen, wobei zunächst die Latenzzeit der galvanischen Wirkung erheblich zunimmt, während die Intensität des Stromes immer geringer und bald Null wird. Auch bei Ableitung von der unversehrten Oberfläche blossgelegter Muskeln und der unverletzten Epidermis tritt der einsteigende „Ruhestrom" hervor, dessen Kraft durch Abtragung der Epithelschicht sinkt. „Pilocarpininjection in eine Pfote bewirkt bei symmetrischer Ableitung von beiden Pfoten — stets einen kräftigen Strom von der Injectionsseite zur andern, verstärkt also den einsteigenden Hautstrom". Auch Reizung eines centralen Ischiadicusendes bewirkt reflektorisch einen Strom von der ungereizten zur gereizten Seite, deren Drüsen durch die Nervendurchschneidung vom Centralorgan abgetrennt sind. Ebenso wirkt centrale Reizung des Cruralis (Hermann). Offenbar bildet der Versuch mit symmetrischer Ableitung von einer gelähmten und einer nicht gelähmten Pfote einer in Folge der Fesselung durch centrale Erregung oder im Wärmekasten befindlichen, schwitzenden Katze

so zu sagen ein Gegenstück zu dem Du Bois-Reymond'schen Versuch am Menschen, dessen Deutung ersterenfalls nicht dem geringsten Zweifel unterliegen kann, indem Curare trotz aufgehobener Muskelcontraction den Strom bestehen lässt, während Atropin ungeachtet der Fortdauer der letzteren die Spannungsdifferenz beseitigt.

Auch an der Haut der Oberlippe und Nase vom Rind, sowie an der Nase von Schaaf und Ziege lässt sich immer eine sehr deutliche und nachweislich unter Nerveneinfluss stehende Secretion beobachten, als deren Sitz wahrscheinlich die daselbst vorhandenen, grossen, traubigen Drüsen zu betrachten sind. Reizung des Vago-Sympathicus bewirkt stets das Auftreten, beziehungsweise Steigerung der Secretion. Ebenso verhält es sich auch mit der haarlosen Rüsselscheibe des Schweines, an welcher bei Reizung des peripheren (Kopf-)Endes des durchschnittenen Sympathicus an der betreffenden Seite grosse Secrettropfen aus den Mündungen der hier vorhandenen Rüsseldrüssen hervorquellen. Bei symmetrischer Ableitung von zwei Punkten der Oberfläche zeigt sich dann ein starker einsteigender Secretionsstrom, dessen Kraft bis zu 0,07 Dan. ansteigen kann. Wesentlich schwächer sind die Spannungsdifferenzen an der Nase der Ziegen und noch geringer bei Hunden oder Katzen, was mit der verhältnissmässig spärlichen Secretion im letzteren Falle zusammenhängt.

## LITERATUR.


1. **Du Bois-Reymond,** { Untersuchungen über thierische Elektricität. I und II. / Gesammelte Abhandlungen. I und II.
2. **Rosenthal,** Allgem. Physiologie der Muskeln und Nerven. 1887. (Internat. wiss. Bibliothek. Leipzig, Brockhaus.) p. 195.
3. **Kühne,** Arch. für Anat. und Physiol. 1859 und 1860.
4. **E. Hering,** Beiträge zur allgem. Nerven- und Muskelphysiologie. I. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. LXXIX. III. Abth. 1879.)
5. **Kühne,** Untersuchungen aus dem physiolog. Institute der Universität Heidelberg. III. Bd. Heft 1/2.
6. **Biedermann,** Beiträge zur allgem. Nerven- und Muskelphysiologie. VIII. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. LXXXV. III. Abth. 1872.)
7. **Engelmann,** Pflügers Arch. 26. Bd. p. 97 ff.
8. **Du Bois-Reymond,** { Arch. für Anat. und Physiol. 1867. p. 417. / Gesammelte Abhandlungen. II. p. 232.
9. **L. Hermann,** Pflügers Arch. 4. Bd. p. 163.
10. — —, Untersuch. zur Physiol. der Muskeln und Nerven. 1868. III. p. 6.
11. **Du Bois-Reymond,** Arch. für Anat. und Physiol. 1863 und 1867.
12. **Engelmann,** { Utrechter Onderzoekingen (3). III. p. 101. 1874. / Pflügers Arch. 15. Bd. p. 116. 1877.
13. **Bernstein,** Untersuchungen aus dem physiol. Institut der Universität Halle. I. Heft. 1888.
14. **E. Hering,** „Lotos". N. F. IX. Bd. p. 60 ff.
15. **L. Hermann,** Pflügers Arch. 15. Bd. 1877. p. 191.
16. **W. Biedermann,** Beiträge zur allgem. Nerven- und Muskelphysiologie. V. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. LXXXI. III. Abth. 1880.)
17. **F. S. Locke,** Pflügers Arch. 54. Bd. p. 501.
18. **W. Biedermann,** Beiträge zur allgem. Nerven- und Muskelphysiologie. XVIII. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. XCII. III. Abth. 1885.)

19. **W. Biedermann**, Beiträge zur allgem. Nerven- und Muskelphysiologie. XXII. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. XCVII. III. Abth. 1888.)
20. **Bernstein**, Untersuchungen über den Erregungsvorgang im Nerven- und Muskelsysteme. 1871.
21. **L. Hermann**, Pflügers Arch. Bd. 49. p. 539.
22. **Helmholtz**, Monatsber. der Berliner Academie. 1854. p. 329.
**Du Bois-Reymond**, Gesammelte Abhandlungen. II. p. 496.
23. **A. v. Bezold**, Monatsber. der Berliner Academie. 1861. p. 1023 und 1862. p. 199.
24. **Burdon-Sanderson**, Physiolog. Centralblatt. IV. 1890. p. 186.
25. **Engelmann**, Ueber die Quelle der Muskelkraft. 1893.
26. **Lee**, Du Bois Arch. 1887. p. 210.
27. **L. Hermann**, Pflügers Arch. XVI. p. 194.
28. **Sigm. Mayer**, Reicherts Arch. 1868. p. 655.
29. **Holmgren**, Reicherts Arch. 1871. p. 237.
30. **Mathias**, Pflügers Arch. 53. Bd.
31. **Kölliker** und **H. Müller**, Würzburger Verhandlungen. VI. 1856. p. 528.
32. **Meissner** und **Cohn**, Zeitschr. für rat. Med. 1862. 3. Reihe. XV. p. 27.
33. **Donders**, Onderzoek. physiol. Labor. Utrecht. 1872. Derde reeks. t. I. p. 246 bis 255.
34. **Engelmann**, Pflügers Arch. XVII. 1878. p. 68 ff.
35. **Marchand**, Pflügers Arch. XVI. 1877 und XVII. 1878.
36. **Burdon-Sanderson** und **Page**, Journ. of Physiol. II.
37. **Marey**, Compt. rend. 83. 1876. p. 975.
38. **Burdon-Sanderson** und **Page**, Journ. of Physiol. IV. 1884.
39. **Waller**, Journ. of Physiol. VIII. 1887. p. 231.
**Waller** und **Reid**, Philosoph. Transact. 178. B. p. 235.
40. **Bayliss** und **Starling**, Proceed. of the Royal Society. Vol. 50.
Internat. Monatsschr. für Anat. und Physiol. IX. 7. 1892. p. 256.
41. **Aug. Waller**, Philosoph. Transact. Vol. 180. 1889. B. p. 169.
42. **Martius**, Du Bois Arch. 1883. p. 587.
43. **Lovèn**, Du Bois Arch. 1883. p. 584.
Med. Centralblatt. 1881. No. 7.
44. **Delsaux**, Traveaux du Labor. de L. Fredericq. Tom. IV. 1892.
45. **L. Hermann**, Pflügers Arch. XIV. p. 504.
46. **Bernstein** und **Schoenlein**, Sitzungsber. der naturforsch. Ges. zu Halle. 1881.
47. **Bernstein**, Untersuchungen aus dem physiol. Laboratorium der Universität Halle. Heft II. p. 189.
48. **Wedenski**, Du Bois Arch. 1883. p. 316.
49. **Fano** und **Fayod**, Arch. Italiennes de Biol. IX. p. 12.
50. **Kühne**, Unters. aus dem physiolog. Labor. der Univers. Heidelberg. III. p. 7 und 88. Anmerkung.
51. **Biedermann**, Beiträge zur allgem. Nerven- und Muskelphysiologie. XVIII. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. XCII. III. Abth. 1885.)
52. **v. Uexküll**, Zeitschr. für Biologie. 28. N. F. X.
53. **Schoenlein**, Du Bois Arch. 1883. p. 347.
54. **Morat** und **Toussaint**, Arch. de Physiol. normale et pathol. 1877. p. 156.
55. **J. J. Friedrich**, Sitzungsberichte der Wiener Academie. LXXII. III. Abth.
56. **Bernstein** und **Schoenlein**, Du Bois Arch. 1883. p. 315.
57. **Kühne**, Zeitschr. für Biologie. Bd. XXIV und XXVI.
58. **W. Biedermann**, Beiträge zur allgem. Nerven- und Muskelphysiologie. XXIII. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. XCVII. 1888. III. Abth.)
59. **Langendorff**, Du Bois Arch. 1891. p. 480.
60. **Gaskell**, Beiträge zur Physiologie. C. Ludwig zu seinem 70. Geburtstage gewidmet von seinen Schülern. 1877. p. 114.

61. **M. Löwit**, Pflügers Arch. 29. Bd. 1882. p. 503.
62. **Wedenski**, Centralblatt für med. Wiss. 1884. p. 1.
63. **Taljantzeff**, Du Bois Arch. 1886. Suppl. p. 31.
64. **Gaskell**, Journ. of Physiol. VIII. p. 412.
65. **W. Biedermann**, Beiträge zur allgem. Nerven- und Muskelphysiologie. XX. und XXI. Mittheilung. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. XCV. III. Abth. 1887 und XCVIII. 1888.)
66. **Fano**, Di alcuni rapporti fra le proprieta contrattili e le ellettriche degli atri cardiaci. Mantova 1887.
67. **E. Du Bois-Reymond**, Ueber secundär-elektromotor. Erscheinungen an Muskeln, Nerven und elektr. Organen. (Sitzungsber. der Berliner Academie. XVI. 1883 und vom 19. Dec. 1889 und vom 12. Juni 1890.)
68. **E. Hering**, Beiträge zur allgem. Nerven- und Muskelphysiologie. XII und XIII. (Sitzungsberichte der Wiener Acad. LXXXVIII. III. Abth. 1883. p. 415 und 446.) Pflügers Arch. Bd. 58. p. 133.
69. **L. Hermann**, Pflügers Arch. Bd. 33. 1884. p. 103 ff.
70. **W. Biedermann**, Beiträge zur allgem. Nerven- und Muskelphysiologie. XVIII. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. XCII. III. Abth. 1885. p. 142.)
71. — —, Beiträge zur allgem. Nerven- und Muskelphysiologie. XVII. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. XCI. III. Abth. 1885. p. 29 ff.)
72. **Engelmann**, Pflügers Arch. VI. p. 146.
73. **Rosenthal**, Reicherts Arch. 186[illegible]. Fortschritte der Physik 1870. p. 545.
74. **Roeber**, Reicherts Arch. 1869. p. 633.
75. **Hermann**, Pflügers Arch. XXVII.
76. **W. Biedermann**, Pflügers Arch. 54. (Ueber Zellströme.)
77. **Engelmann**, Centralblatt für med. Wiss. 1868. No. 30.
78. **F. E. Schultze**, Arch. für mikr. Anat. III. 1867.
79. **Hermann** und **Luchsinger**, Pflügers Arch. XVIII. p. 460.
80. **W. Biedermann**, Sitzungsberichte der Wiener Academie. LXXXVI. III. Abth. 1882 und XCIV. III. Abth. 1886.
81. **Bach** und **Oehler**, Pflügers Arch. XXII. p. 33.
82. **L. Hermann**, Pflügers Arch. 17. und 58. Bd.
83. **E. W. Reid** und **A. G. Tolputt**, Journ. of Physiol. XVI. p. 203.
84. **F. Bohlen**, Pflügers Arch. 57. Bd. und Centralbl. für Physiol. 1894. 25. Ausg.
85. **Sigm. Mayer**, Sitzungsberichte der Wiener Academie. LXXIII. III. Abth. 1876.
86. **Cohnheim** und **Lichtheim**, Virchows Arch. 69. Bd.
87. **W. M. Bayliss** und **J. R. Bradford**, Internat. Monatsschrift für Anat. und Physiol. IV. 3. 4. **J. R. Bradford**, Journ. of Physiol. VIII. 2. p. 86.
88. **W. Reid**, Journ. of Physiol. XVI. 1894. p. 360.

WELLCOME LIBRARY INSTITUTE