

Zur Frage über den Einfluss der Spannung auf die negative Schwankung des Muskelstroms.

Von **Boris Birukoff** (St.-Petersburg).

Wie bekannt, unterscheidet man zweierlei Zuckungen des Muskels, solche, bei denen die Muskelspannung sich nicht verändert, und solche, bei denen infolge des Widerstandes, den die Verkürzung des Muskels erfährt, bedeutende Veränderungen der Spannung stattfinden. Die erste Art heisst isotonische, die zweite— isometrische Zuckung. Während die Veränderungen der Spannung sowie die dementsprechenden Veränderungen der Wärmeentwicklung im Muskel schon seit lange studirt werden, waren bis vor kurzem keine Arbeiten bekannt, deren Aufgabe gewesen wäre, den Verlauf der elektrischen Erscheinungen im Muskel bei diesen zwei Arten von Zuckung zu untersuchen. Neuerdings erschienen in dieser Richtung einerseits die Arbeiten von *Schenck* ¹⁾ und *Amaya* ²⁾, anderseits eine Arbeit von *Rudolf du Bois-Reymond* ³⁾. *Schenck* sprach die Ansicht aus, dass die elektrischen Erscheinungen im Muskel bei Isometrie und bei Isotonie verschiedenartig verlaufen. *Du Bois-Reymond* dagegen war der Meinung, dass bei isometrischer und bei isotonischer Zuckung in der negativen Schwankung des Muskelstroms kein Unterschied vorhanden ist. Beide Forscher führten ihre Untersuchungen mittelst des Capillarelektrometers aus. Die Frage blieb unentschieden, da *Schenck* die elektrischen Erscheinungen im Muskel nicht in der Einzelzuckung des Muskels, sondern im Tetanus desselben untersuchte; in letzterem Falle aber wird die Erscheinung dadurch maskirt, dass, wie *Du Bois-Reymond* ⁴⁾ richtig bemerkt, eine negative Schwankung sich über die andere legt. Was *Du Bois-Reymond's* Arbeit betrifft, so gesteht der Autor selbst den wesentlichen Mangel ein, dass die von ihm benutzten Elektroden polarisierbar waren, infolge dessen die von ihm erhaltenen Kurven der negativen Schwankung den wirklichen elektrischen Schwankungen nicht entsprachen. Ausserdem experimentirten *Schenck* und *Du Bois-Reymond* mit Muskeln von ungleichmässiger Structur, und zwar ersterer mit dem *M. gastrocnemius* und dem *M. sartorius*, letzterer mit dem *M. gastrocnemius* allein. *Amaya* untersuchte nur den Endtheil der negativen Schwankung.

Angesichts der wichtigen Bedeutung, welche die vorliegende Frage für unser Urtheil über die Ursachen hat, die der negativen Schwankung des Muskelstroms zu Grunde liegen, führte ich auf Antrag des Herrn Prof. *Bernstein* (dem ich hierbei meinen herzlichsten Dank ausspreche) im Sommer 1899 im

¹⁾ „Ueber den Einfluss der Spannung auf die negative Schwankung des Muskelstroms“. *Pflüger's Archiv*. Bd. 63.

²⁾ „Ueber die negative Schwankung bei isotonischer und isometrischen Zuckung“. *Pfl. Arch.* Bd. 70.

³⁾ „Ueber den Verlauf der negativen Schwankung bei Isotonie und Isometrie“. *Centralbl. für Physiol.* Bd. 11, S. 33.

⁴⁾ l. c.

Physiologischen Institut zu Halle in dieser Richtung Versuche aus, bei denen ich, Prof. Bernstein's Ratschläge befolgend, die obenerwähnten Mängel vermied. So benutzte ich 1-stens die beiden, zusammen abpräparirten, mm. abductores magnus et longus des Frosches, die eine ganz gleichmässige Structur der Fasern besitzen, und bediente mich 2-tens nur unpolarisirbarer Thonelektroden. Es wurde partielle Isometrie ausgeführt, indem um den in einem Gummi-Schlittenapparat in horizontaler Lage befindlichen Muskel eine schmale (0,6 Ctm.) Bandschlinge geschlungen wurde. Das untere Ende des Bandes war mit einem Registrirhebel verbunden und dieser letztere bei Isometrie unbeweglich festgeknüpft. Es wurden auf diese Weise «Verdickungskurven» erhalten. Die Oberfläche des auf dem Muskel liegenden und mit physiologischer Lösung befeuchteten Bandes berührte das eine Ende eines Wollfadens, während das andere um den thönernen Teil der Elektrode geschlungen war. Der Faden wurde ebenfalls mit physiologischer Lösung benetzt. Die andere Elektrode berührte den Querschnitt des Muskels. Diese Anordnung hatte den Zweck, dass bei der isotonischen Zuckung die Verdickung des mit dem Bande bedeckten Muskelteils möglichst geringen Widerstand erführe und bei Isometrie der betreffende Muskelteil möglichst vollkommen der Fähigkeit beraubt würde sich zu verkürzen. Die Reizung geschah durch einzelne Oeffnungsschläge auf den ramus adductorius, welcher zusammen mit dem Stücke des n. ischiadicus abpräparirt wurde. Das Capillarelektrometer wurde in gewöhnlicher Weise (von *Burch* in seiner Schrift über das Capillarelektrometer beschrieben) aufgestellt. Der Schatten fiel unter einem Winkel von 45° auf ein an der Axe eines *Baltzer'schen* Cylinders befestigtes Spiegelchen. Bei der Drehung der Axe wurde der Schatten in die Camera zurückgeworfen und photographisch aufgenommen (die Camera stand rechtwinklich zur Richtung der vor der Capillarröhre auf den Spiegel fallenden Strahlen). Es muss hinzugefügt werden, dass vor der engen Spalte, auf welche der Schatten des Capillarröhrchens geworfen wurde, sich ein dünner mit dem Muskel in Verbindung stehender Hebel und diesem parallel die Spitze eines Unterbrechers (100-mal in der Secunde) befand, infolge dessen gleichzeitig die Schwankungen des Quecksilbermeniscus, die Zuckungen des Muskels und die Zeit photographirt wurden. Wie ich mich nach zahlreichen Versuchen überzeugt habe, muss man nicht trachten, das Capillarröhrchen besonders dünn und daher sehr empfindlich zu nehmen: zu grosse Empfindlichkeit ist oft den schnellen Veränderungen des Quecksilbermeniscus hinderlich, die durch die Veränderungen des elektrischen Potentials bewirkt werden. Wichtig ist, dass das Capillarröhrchen auf einer kurzen Strecke eine scharf ausgeprägte konische Verengung aufweise. Das von mir ausgezogene Röhrchen entsprach 0,005 Volt., d. h. war zugleich auch empfindlich genug. Mittelst dieses Capillarröhrchens erhielt ich die beigefügten Figuren, die von links nach rechts zu lesen und anderthalb vergrössert sind.

Fig. I stellt den Verlauf der negativen Schwankung bei isotonischer Zuckung der mm. adductorii dar, die durch einen einzelnen Oeffnungsschlag auf den ramus adductorius hervorgerufen wurde. Fig. II stellt dasselbe dar, jedoch bei isometrischer Zuckung desselben Muskels. Der Zeitraum von einer Zuckung zur andern betrug nicht mehr als 2 Minuten. Der Muskel war nicht belastet; wie schon erwähnt, wurde nur «partielle» Isometrie ausgeführt. Die Rollentfer-

nung war 25 cm. Eine Vergleichung der Kurven, welche die negative Schwankung in beiden Fällen darstellen, zeigt, dass die elektrischen Veränderungen bei Isotonie sowohl als auch bei Isometrie *ganz* gleichen Verlauf nehmen. Wie erklärt sich nun diese Erscheinung, da es doch über allem Zweifel steht, dass sich bei Isometrie mehr Wärme ausscheidet und die Muskelspannung zunimmt? Damit unsere weitere Darstellung verständlich sei, ist es notwendig vorher einige Worte über *Schenk's* jüngste Einwürfe gegen die Erklärungen der negativen Schwankung, von Prof. *Bernstein's* Gesichtspunkte aus betrachtet, zu sagen.

Da *Schenk* in seinen Versuchen bei Isometrie eine Verminderung der negativen Schwankung im Vergleich zur negativen Schwankung bei Isotonie erhalten hat, bestreitet er Prof. *Bernstein's* Ansicht über die negative Schwan-

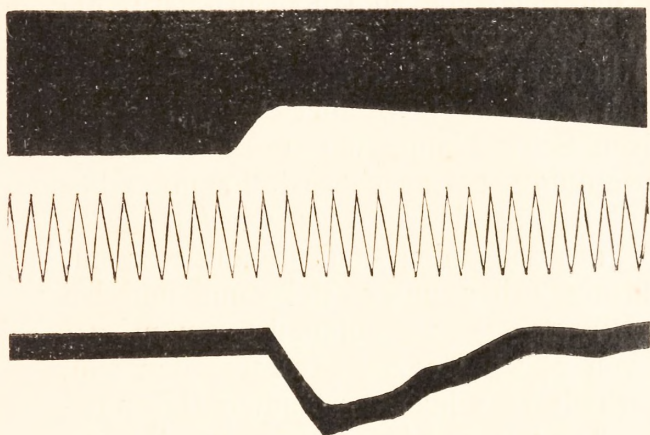


Fig. 1.

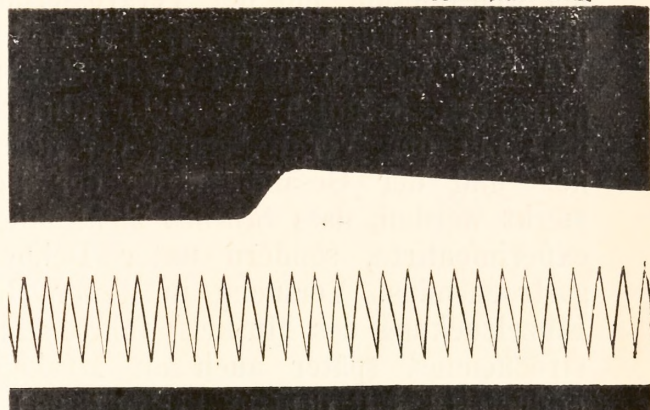


Fig. 2.

kung, nach welcher letztere ausschliesslich einen sich im Nerven und im Muskel abspielenden chemischen Prozess ausdrücken soll. *Schenk* ist der Meinung, dass bei einer solchen Annahme bei Isometrie immer eine grössere negative Schwankung erhalten werden müsste als bei Isotonie, da, wie bekannt, sich bei jener mehr Wärme entwickelt und folglich der chemische Prozess energischer von statten geht als bei Isotonie. Daraus zieht *Schenk* den Schluss, dass Vergrösserung der Muskelspannung die Grösse der negativen Schwankung vermindert und dass letztere daher während des latenten Reizes nicht aufhört. *Schenk's* Erklärung nach wäre der erste Teil der negativen Schwankung der Ausdruck des der Zuckung vorangehenden «Reizleitungsprocesses», und der zweite Teil der Ausdruck der eigentlichen Zuckung. Somit stellt *Schenk* in erste Reihe die mechanischen Bedingungen der Zuckung und in unmittelbare Abhängigkeit von denselben die Grösse der negativen Schwankung. Es ist nun möglich zu einer Erklärung der von mir erhaltenen Figuren überzugehen. An Fig. 1 werden wir gewahr, dass der *aufsteigende* Teil (welcher allein als Ausdruck der negativen Schwankung dienen kann, da der absteigende Teil der Kurve der Rückkehr des Quecksilbermeniscus zu seiner anfänglichen Höhe entspricht) um circa $\frac{1}{1000}$ Sekunde früher endet als die Muskelzuckung beginnt. Somit ist es klar, dass bei isometrischer Zuckung die negative Schwankung schon beendet ist, ehe noch eine Veränderung der Muskelspannung begonnen hat, und folglich die mechanischen Bedingungen die Grösse der nega-

tiven Schwankung nicht haben beeinflussen können, da letztere in einem jedem Muskelemente in der Periode des latenten Reizes stattfindet.

Aus dem Gesagten erhellt, dass die Thatsachen Prof. *Bernstein's* Ansicht nicht widersprechen. Wenn *Schenck* bei Isometrie Verminderung der negativen Schwankung erhielt, so ist das Versuchsfehlern zuzuschreiben, da 1-stens mit den Mm. *gastrocnemius* und *sartorius* (von ungleichmässiger Structur) experimentirt und 2-tens eine tetanische Kurve der negativen Schwankung erhalten wurde.

Was den Einfluss der Veränderungen der Muskelspannung auf die Grösse der negativen Schwankung anbetrifft, so führte schon im Jahre 1870 *Lamanski* ¹⁾ eine Arbeit in dieser Richtung aus, wobei er fand, dass die Höhe der Schwankung mit der Vergrösserung der Belastung so lange anwächst, als die Arbeitsleistung zunimmt, bei weiterer Belastung aber wieder fällt. Diese Versuche wurden mittelst *Bernstein's* Rheotom am M. *gastrocnemius* vorgenommen. Aehnliche Versuche führte auch *Schenck* aus, aber er behauptet, dass mit der Vergrösserung der negativen Schwankung deren Endteil kleiner und der Gesamtbetrag der Schwankung geringer wird. Es muss bemerkt werden, dass *Schenck* nicht unter Belastung des Muskels (wie *Lamanski*) experimentirte, sondern unter Dehnung des ruhenden und tetanisirten m. *gastrocnemius*. Versuche in dieser Richtung (aber unter Belastung und bei Einzelzuckung des Muskels) führte auch *Bernstein* ²⁾ aus, anfänglich am m. *gastrocnemius*, später auch an Muskeln von gleichmässiger Structur, den mm. *adductores*. Mit dem m. *gastrocnemius* erhielt er sehr unbeständige Resultate. An den mm. *adductores* konstatarie er, dass mit der Zunahme der «Arbeitsleistung» bei verstärkter Belastung auch die Gesamtschwankung, und das Maximum der negativen Schwankung zunehmen.

Meine Versuche führte ich auch unter Belastung aus und photographirte in obenbeschriebener Weise gleichzeitig die negative Schwankung im Muskel und dessen Zuckung. Es wurde immer mit einem und demselben Präparate der mm. *adductores* bei sich gleichbleibender Reizungsstärke experimentirt, anfänglich ohne Belastung, dann sogleich mit Belastung (die Reizung geschah mittels einzelner Oeffnungsschläge). Ich beobachtete jedesmal Vergrösserung sowohl der negativen Schwankung als auch Anwachsen der Zuckungskurve, wie aus Fig.—3 und 4 ersichtlich ist. Fig. 3 stellt die Erscheinung ohne Belastung vor, Fig. 4—unter einer Belastung von 30 Gr. Man sieht, dass die Grösse des Gesamtbetrages der negativen Schwankung parallel der Vergrösserung der Zuckungskurve des Muskels zunimmt. Vom Standpunkte der *Bernstein's*chen Theorie aus betrachtet ist dieses Resultat ganz begreiflich. Die Belastung rief Vergrösserung der Arbeitsleistung des Muskels und zugleich mit dieser Zunahme der Entwicklung der chemischen Energie hervor, was (bei der gleichen Reizungsschwelle) Vergrösserung der negativen Schwankung zur Folge haben musste. Zu meinem Bedauern bin ich nicht im Stande einwandfreie photographische Aufnahmen für dasjenige Belastungsstadium vorzuführen, wenn eine verstärkte Belastung nicht mehr Ver-

¹⁾ „Die negative Stromschwankung des arbeitenden Muskels“. Pflüger's Archiv, Bd. 3.

²⁾ „Zur Theorie der negativen Schwankung“. Pflüger's Archiv, Bd. 67.

grösserung der negativen Schwankung und der Höhe der Muskelzuckung, sondern Verminderung derselben bewirkt hat. Nichtsdestoweniger konnte man sich an einem frischen Präparate leicht davon überzeugen, dass die Zugabe auf einmal einer grossen Last keine Vergrösserung der negativen Schwankung und der Höhe der Muskelzuckung, sondern eine Verminderung hervorruft. Zu speciellen Versuchen in dieser Richtung gedenke ich nächstens zurückzukehren.

Aus dem hier Dargelegten ist, wie mir scheint, deutlich genug zu erkennen, dass der Grund der negativen Schwankung des Muskelstroms in dem durch die Reizung hervorgerufenen und der negativen Schwankung vorangehenden chemischen Prozesse im Muskel zu suchen ist. Wenn aber die negative Schwankung, ganz oder grösstenteils, in der Latenzperiode des Reizes (wie das bei einem *einzelnen* Muskelemente der Fall ist) beendet ist, so kön-

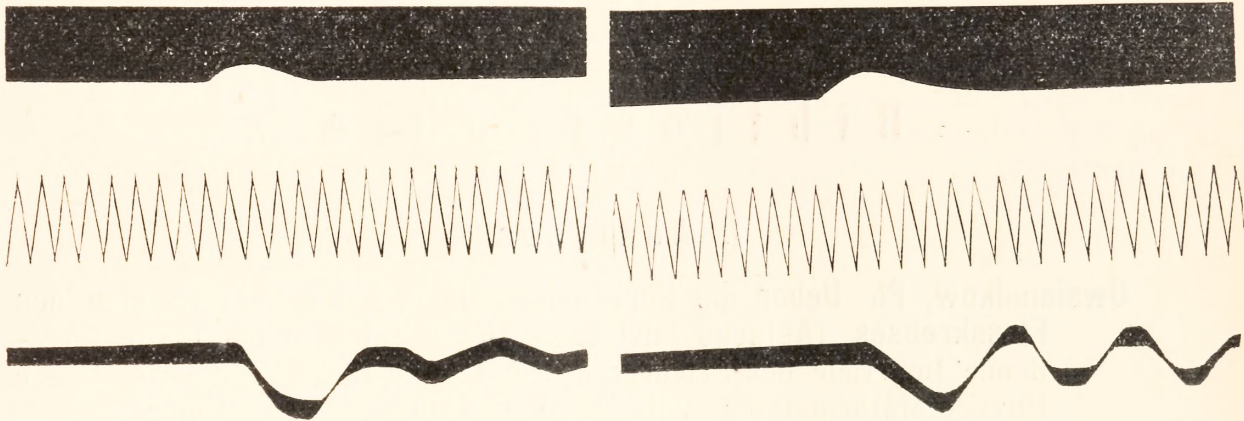


Fig. 3.

Fig. 4.

nen begreiflicherweise die Veränderungen in der Muskelspannung die Grösse dieser negativen Spannung nicht beeinflussen, da sie erst nach dem Latenzstadium des Reizes auftreten, oder, mit andern Worten, die negative Schwankung muss bei Isotonie und Isometrie dieselbe sein, was bei meinen Versuchen auch der Fall war. Wird aber der Versuch an irgend einem *zusammengesetzten* Muskel ausgeführt, so kann infolge dessen, dass die Zeit und die Verbreitung der negativen Schwankung viel länger währen als das Stadium des latenten Reizes, wahrscheinlich beobachtet werden, dass ein grosser Teil der negativen Schwankung in die Periode der Muskelzuckung fällt. In diesem Falle ist die Vergrösserung der Reizungsschwelle zugleich mit der Verbreitung der beginnenden Zuckung zu erwarten. Folglich, um diesen Falle zu untersuchen ist es notwendig die Grösse der negativen Schwankung bei Isotonie und Isometrie in weiter Entfernung von der gereizten Stelle des Muskels zu vergleichen, d. h. also den Versuch an einem langfaserigen Muskel anzustellen.

Dass der Grund der negativen Schwankung wirklich ein im Muskel stattfindender chemischer Prozess ist, folgt auch noch daraus, dass die Grösse der negativen Schwankung bei der Belastung zunimmt und zwar in dessen ganzer Länge, und nicht blos, wie *Schenk* annimmt, in dem ersten Teile. Jedenfalls finden diejenigen Erscheinungen in der Verbreitung der negativen

Schwankung, welche dann eintreten können, wenn ein grosser Teil derselben in die Zeit der Muskelzuckung fällt, nur deshalb statt, weil der chemische Prozess und die Arbeitsleistung entweder zu- oder abnehmen und sie diesen Veränderungen entsprechen müssen. Schenck's Ansicht nach bewirkt die Vergrösserung der Spannung in der zweiten Hälfte der negativen Schwankung stets *Verminderung* ihrer Höhe.

Nachdem vorliegende Arbeit schon beendet war, erschien im Druck eine (in demselben physiologischen Institute zu Halle ausgeführte) Arbeit von *Jensen* ¹⁾, der mittelst des Galvanometers beweist, dass die elektrische Schwankung bei Isotonie und bei Isometrie *in einem einzelnen Muskelemente* (mm. adductores) ganz identisch verläuft.

B i b l i o g r a p h i e.

I. Analyses.

Owsiannikow, Ph. Ueber die Nerven-elemente und das Nervensystem des Flusskrebse (*Astacus fluviatilis*) Mit 1 Tafel. Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Pétersbourg. VIII Série. Classe Physico-Mathématique. Vol. X. № 2. 1900. St.-Pétersbourg.

Die Resultate der vorliegenden Arbeit kann man in folgende Hauptsätze zusammenfassen. Die Nervenzelle besitzt eine Membran, besteht aus Plasma, in welchem Schollen und Primitivfibrillen liegen. Die letzteren sind feiner oder gröber. Feinere Fibrillen liegen um den Kern und bilden ein Maschenwerk, die grösseren mehr an der Peripherie der Zelle, gesellen sich zu einem dicken Bündel, welches aus den Zellen durch die Cylinderaxis herausläuft. Der Kern besitzt ein oder zwei Kernkörperchen und eine feste Membran, die manche Eigenthümlichkeiten aufweist. Während die meisten Zellen, was ihren Bau anbetrifft, einander sehr ähnlich sind, ist die Gruppierung der Kernbestandtheile der Körnchen, Fäserchen, Stäbchen eine sehr verschiedenartige. Das Gewebe, in welchem die Nervenzellen gelagert sind, ist wesentlich von dem verschieden, aus welchem die Zellen bestehen. Es findet kein Uebergang der Fasern aus einem Gewebe in das andere statt. Von der Nervenzelle geht in der Regel nur ein Nerv aus, aus dem sowohl Dendriten als Nerven entspringen. Die Primitivfibrillen, welche zur Bildung der Nerven und Dendriten beitragen, liegen in einer halbflüssigen Masse eingebettet. Alle Abdominalganglien sind, was ihren feineren Bau anbetrifft, einander sehr ähnlich. Die Structur der genannten Ganglien hat mit der des Rückenmarkes viel Aehnlichkeit. Man

¹⁾ „Ueber das Verhältniss der mechanischen und electrischen Vorgänge im erregten Muskel“. Pfl. Arch., Bd. 77.