

Fig. 1.

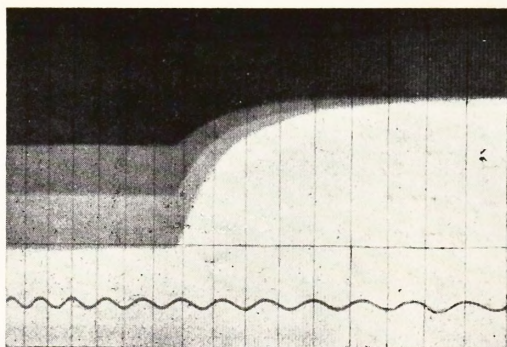


Fig. 2.

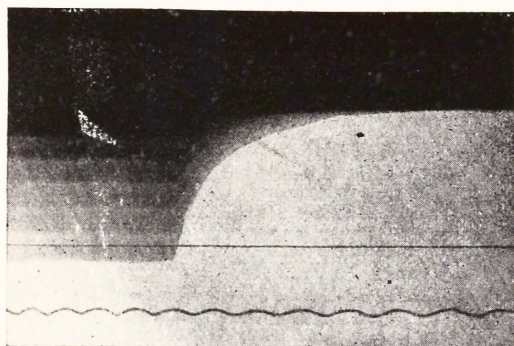


Fig. 3.

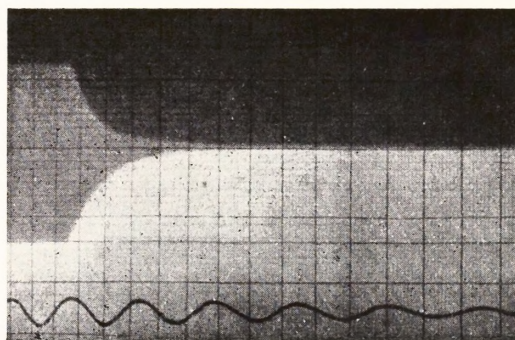


Fig. 4.

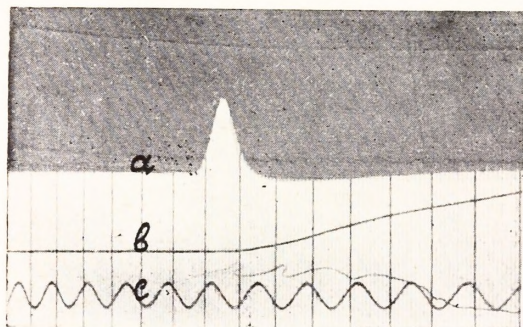


Fig. 5.

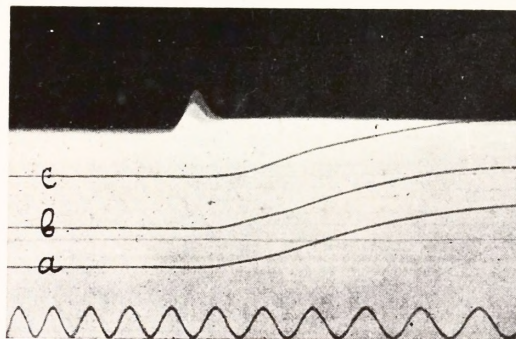


Fig. 6.

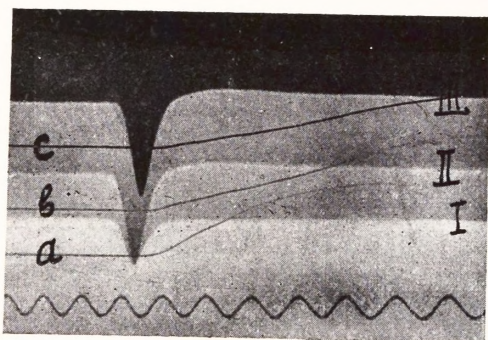


Fig. 7.

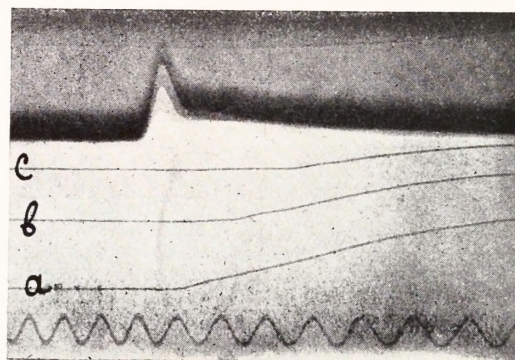


Fig. 8.

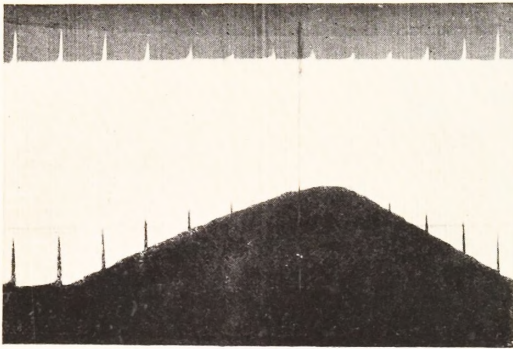


Fig. 9.

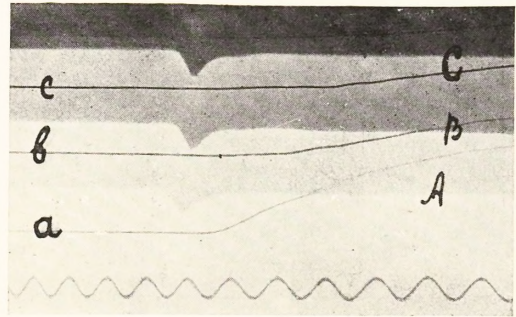


Fig. 10.

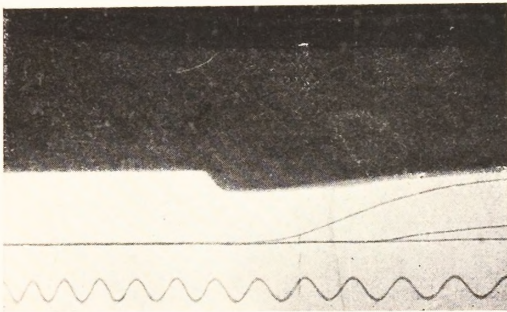


Fig. 11.

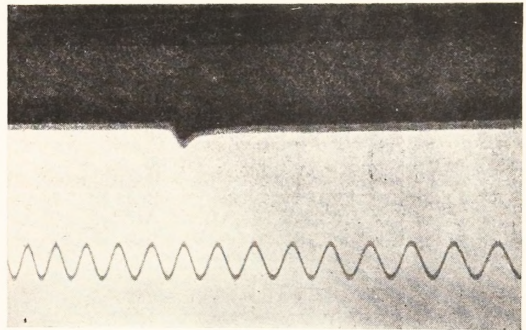


Fig. 12.

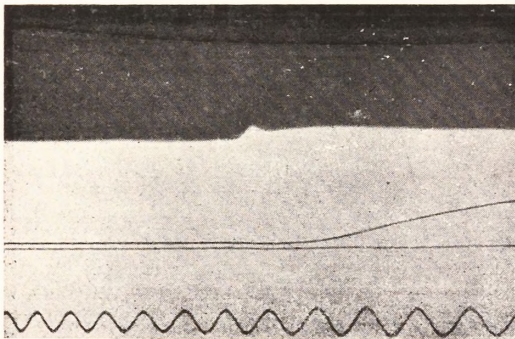


Fig. 13.

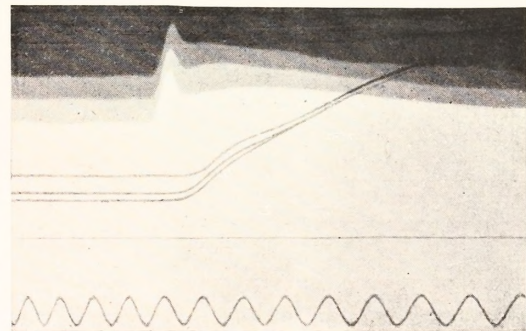


Fig. 14.

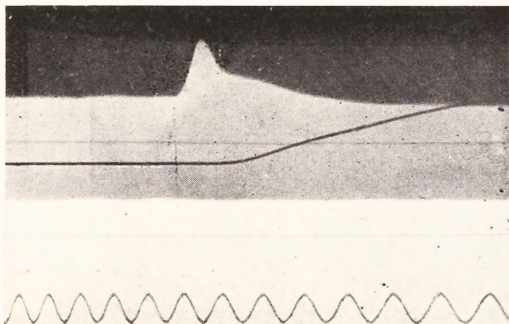


Fig. 15.

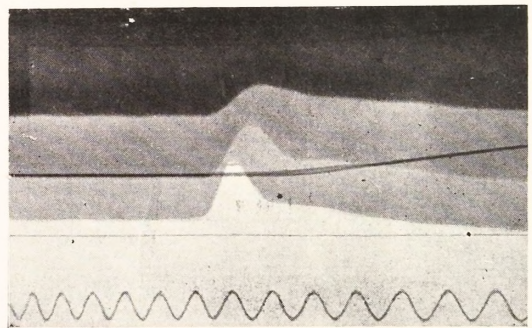


Fig. 16.

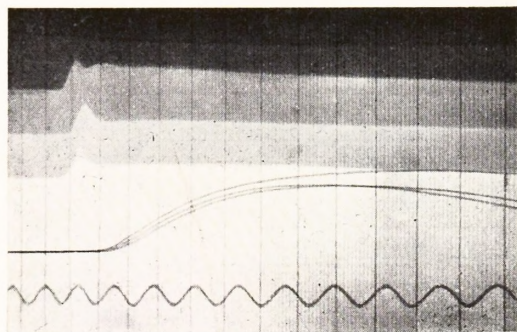


Fig. 17.

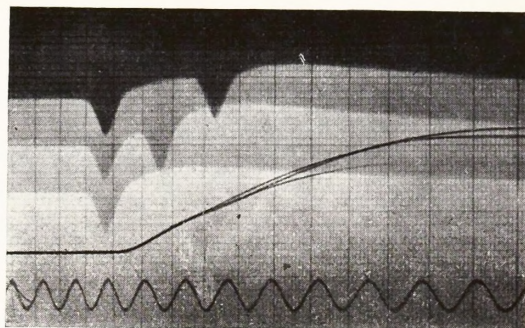


Fig. 18.

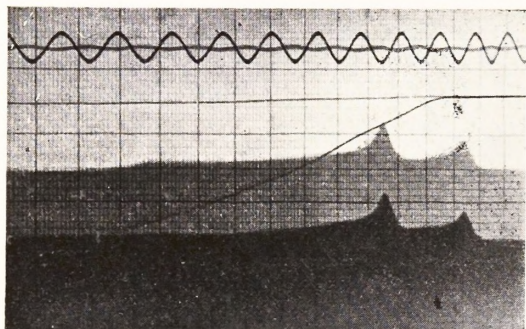


Fig. 19.

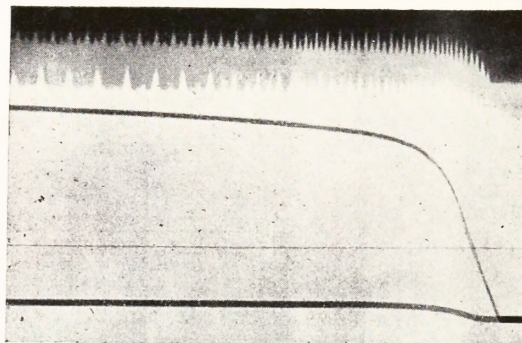


Fig. 20.

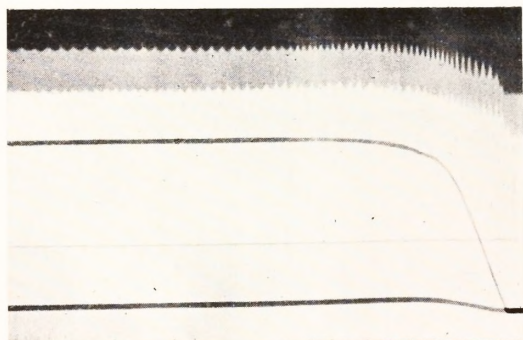


Fig. 21.

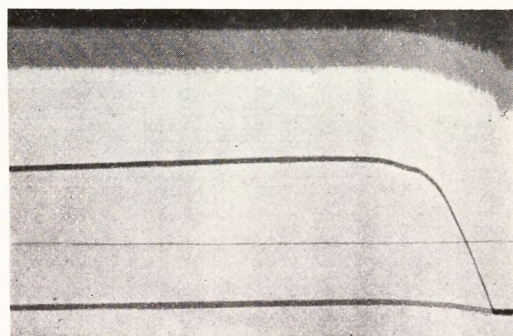


Fig. 22.

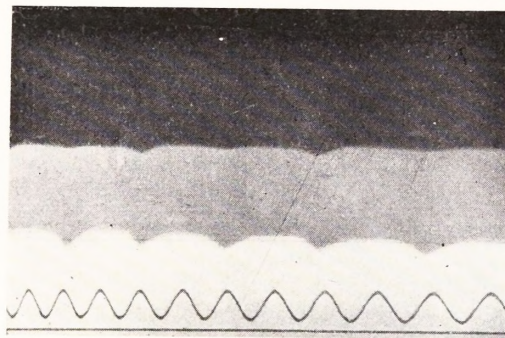


Fig. 23.

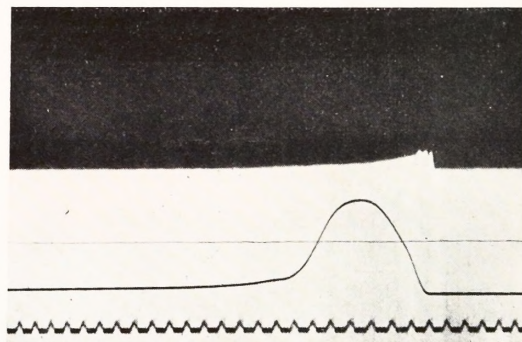


Fig. 24.

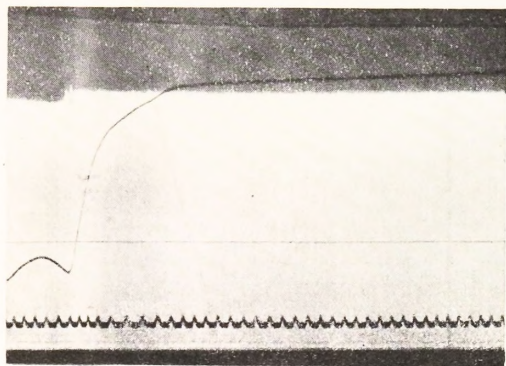


Fig. 25.

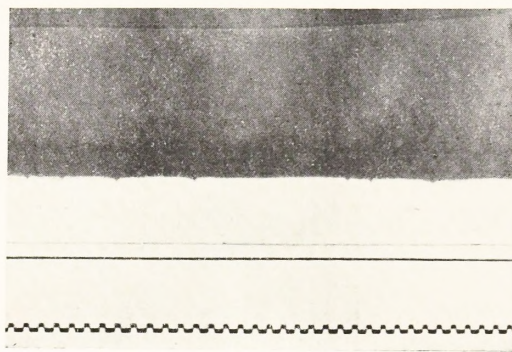


Fig. 26

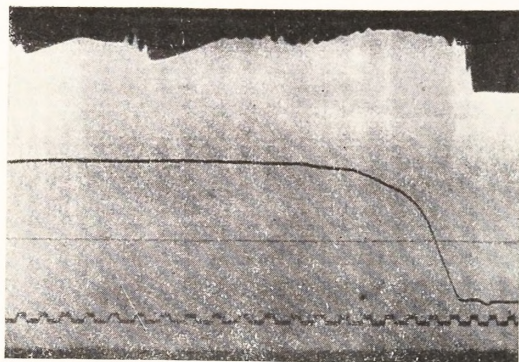


Fig. 27.

LE
PHYSIOLOGISTE RUSSE

RÉDIGÉ PAR

M. LÉON MOROKHOWETZ,

Professeur de physiologie à l'Université Impériale.

MOSCOU.

VOL. V.

20 DECEMBRE 1907.

№№ 86—92.

Einige elektrophysiologische Versuche ¹⁾.

Von Prof. A. Samojloff.

Das Kapillarelektrometer ermöglicht Dank seiner Empfindlichkeit und der raschen Einstellungsfähigkeit auf ein bestimmtes Potential auf dem kürzesten Wege viele elektrophysiologische Fragen zu untersuchen. Die Arbeiten von Bourdon-Sanderson, Burch, Gotch, Einthoven, Kries, Garten und Boruttau, die die Bewegungen des Hg-Meniskus des Kapillarelektrometers bei ihren elektrophysiologischen Versuchen photographisch in Kurvenform aufzeichneten, lieferten sehr wichtige Ergebnisse. Ich selbst habe im Laufe einer langen Zeit vielfach das Kapillarelektrometer in Fällen benutzt, wo ich mich selbständig über manche wenig aufgeklärte Fragen der Elektrophysiologie orientiren wollte. Auf diese Weise habe ich einiges Material gesammelt, dessen Besprechung der Gegenstand vorliegender Mittheilung sein wird.

Die Construction des Kapillarelektrometers war ungemein einfach. In einer gewöhnlichen Reagenzröhre war eine Glasröhre mit ausgezogener Kapillare vermittelst Kork eingesetzt; die Kapillare selbst war an einer Stelle an die Glaswand der Reagenzröhre angestemmt. Zu Versuchen wurden nur solche Kapillaren verwendet, die den Potentialgrößen proportionale Ausschläge gaben, die empfindlich genug waren, d. h. ein Millivolt mit einem deutlichen Auschlag beantworteten, und rasche Einstellung zeigten. Das Reagenzrohr mit der Kapillare war vermittelst eines besonders dazu construirten Tischchens an das

¹⁾ Teilweise gekürzte Uebersetzung einer Arbeit, die in russischer Sprache im Arch. des sciences biologiques, St.-Petersbourg, T. XI (Supplement), 1904, abgedruckt war. (Jubelband für Prof. I. Pawlow).

horizontal aufgeklappte und auf einem Kronstein aufgestellte Mikroskop von Zeiss befestigt. Das Laboratorium, in welchem die zu beschreibenden Versuche ausgeführt wurden, befand sich in der Mitte eines grossen Hofes, in welchem gar nicht gefahren wurde, so dass ich von den Zitterbewegungen der Hg-Meniskus fast gar nicht zu leiden hatte und keine besonderen Maassregeln zu treffen brauchte. Als Lichtquelle diente Bogenlicht bei etwa 15 Amp. Stromstärke. Die Beleuchtung und Projection der Kapillare waren in gewöhnlicher Weise ausgeführt. Das Mikroskop war mit Projectionsoocular Zeiss 2 und Objectiv Zeiss D armirt. Die lichtempfindliche Platte hatte 50 cm Abstand vom Mikroskop. Die Platte wurde durch fallendes Gewicht in Bewegung gesetzt; zu diesem Zwecke wurde in einem gewöhnlichem Federmyographion von du Bois-Reymond die Feder durch ein Gewicht ersetzt, welches mittelst einer durch eine Rolle laufende Schnur mit dem Rahmen für die photographische Platte verbunden war. In einigen Fällen wurde die Platte einfach mit der Hand bewegt; auf diese Fälle wird später besonders hingewiesen werden. Vor dem engen Spalt des Kastens, in welchem die Platte sich bewegte, waren die Hebel des Myographions und des Chronographen aufgestellt. Zuweilen wurde auch das Garten'sche Rad und ein Glasstab mit horizontalen Linien in 1 mm. Abstand vor den Spalt gesetzt, um das Garten'sche Netz zu erhalten.

In den Fällen, wo es mir darauf ankam eine Reihe elektrometrischer Kurven mit einander zu vergleichen, benutzte ich ein Verfahren, welches man, als eine Methode mehrfacher Photographie bezeichnen könnte. Ich liess die Platte vor dem Spalt nicht ein Mal, sondern mehrere Mal hintereinander vorbeilaufen, wobei jedes Mal auf der Platte eine Kurve, den geänderten Versuchsbedingungen entsprechend, resultirte. Zuweilen photographirte ich in dieser Weise 6 Mal hintereinander und bekam 6 sehr bequem miteinander zu vergleichende Kurven (s. Fig. 3). In den Fällen, wo ich bei mehrfacher Photographie auf der Platte auch das Garten'sche Netz aufgezeichnet haben wollte, nahm ich zuerst die Kurven ohne Intermittenz des Lichtes auf, und später liess ich die Platte noch ein Mal extra zur Aufnahme des Netzes vor dem Spalt vorbeilaufen. Während der Aufnahme des Netzes wurden die Hebel des Myographions u. s. w., sowie das Bild des Meniskus zur Seite geschoben.

Zur Eichung des Kapillarelektrometers wurde letzteres mit dem Reochord verbunden; das Reochord befand sich in einem Kreis mit einem Akkumulator und einem Widerstand, der so abgemessen war, dass 1 cm. Reochorddraht 1 Millivolt entsprach. Die Oeffnung des Stromes im Hauptkreis wurde von der Platte selbst, die bei ihrer Bewegung den Kontakt löste, bewirkt; der Kreis, in welchem das Kapillarelektrometer sich befand, blieb immer geschlossen. Da die Platte den Kontakt immer auf einer und derselben Stelle ihrer Bahn öffnete, so war dadurch die Vergleichung der Kurven sehr erleichtert. Auf Fig. 1 sehen wir drei Kurven, die auf einander zu liegen kommen; ausserdem ist hier noch das Garten'sche Netz und der Schatten vom Chronographen aufgetragen, der mit der elektromagnetisch getriebenen Stimmgabel von 100 Schwingungen sich in einem Kreise befand. Die Platte lief an dem Spalt vier Mal vorbei; drei Mal unterbrach sie den Strom des Hauptkreises, wobei das Potential jedesmal von der Höhe 5, 10 und 15 Millivolt bis auf Null fiel, während der

vierten Bewegung der Platte wurden das Netz und die Stimmgabelinie aufgenommen. An Fig. 1 kann man sich von der Proportionalität zwischen den Potentialen und Ausschlägen in den Grenzen von 15 Millivolt leicht überzeugen. Dasselbe sehen wir auch auf Fig. 2, die vermittelt eines anderen Kapillarelektrometers gewonnen wurde. Hier sind drei Kurven entsprechend den Potentialen 10, 20, 30 Millivolt mit Ausschlägen auf die andere Seite dargestellt. Auf Fig. 3 haben wir 6 Kurven mit Ausschlägen proportional 5, 10, 15, 20, 25 und 30 Millivolt. Was die Grösse und den Verlauf der Ausschläge nach beiden Seiten anbetrifft, so muss ich gestehen, dass eine volle Identität nicht zu erreichen war; die Unterschiede sind aber dennoch gering. In Fig. 4 sehen wir 2 Kurven, die den Verlauf der Ausschläge bei Potentialänderung von +20 und -20 Millivolt bis auf Null darstellen. Die Einstellungszeit des Meniskus auf ein gegebenes Potential war bei meiner Kapillare äusserst gering. Auf Grund von Fig. 1, kann man sich leicht überzeugen, dass beim Potential von 15 Millivolt 90% der Gesamtablenkung schon in 0,03 Sek. erreicht wurden, und für die 100% nicht mehr als etwa 0,05 Sek. erforderlich sind.

Sämmtliche Figuren sind kleiner als die Originalkurven; sie sind hier anderthalb Mal verkleinert wiedergegeben.

Sämmtliche Versuche über die Actionsströme der Muskeln, sind am Froschgastrocnemius, der indirect durch den N. ischiadicus gereizt wurde, ausgeführt. Gewöhnlich wurde zur Reizung der Inductionsstrom angewandt (über andere Arten der Reizung wird unten erwähnt werden). Die Einzelreize mit Inductionsströmen wurden vermittelt der beweglichen Platte, die den primären Strom des Schlittenapparates öffnete, bewirkt; von der secundären Spirale führten die Drähte zu den Platinelektroden zum Zwecke der Nervenreizung. Zum Kapillarelektrometer führten Drähte von den unpolarisirebaren Thonelektroden. Um sicher zu sein, dass die Elektroden während der Bewegung des Muskels sich nicht verschieben, verfuhr ich folgendermaassen. Ein mit physiologischer Lösung durchtränkter Faden war vermittelt einer Nadel durch die Dicke des Muskels durchgeführt und darauf mit einem Knoten versehen; die Enden des Fadens wurden dann um den Thon der Elektroden gewickelt. Freilich lässt sich vieles gegen die Wahl des Gastrocnemius, sowie gegen das Durchstehen desselben sagen. Die Vorzüge, einen Muskel mit einem längeren leicht zugänglichen Nerven anzuwenden, sowie die Sicherheit in der Unverschiebbarkeit der Elektroden, beseitigen aber andererseits eine Reihe von Versuchsfehlern, die bei einer anderen Versuchsanordnung kaum zu umgehen sein würden.

In Fig. 5 sehen wir *b*—die Kurve der Muskelzuckung, *a*—die elektrometrische Kurve und *c*—die Stimmgabel Kurve (100 Mal in 1 Sek.). Es ist hier sehr deutlich, dass der grösste Theil des Ausschlages in die latente Periode der Muskelzugung fällt; der höchste Punkt der Kurve *a* findet noch während der völligen mechanischen Ruhe des Muskels statt. Dieses Resultat steht im Einklang mit den bekannten Ergebnissen von I. Bernstein ¹⁾. Der Verlauf

¹⁾ I. Bernstein, Untersuchungen über den Erregungsvorgang u. s. w. Heidelberg. 1871.

der Kurve ist ausgesprochen diphasisch; der diphasische Verlauf würde noch deutlicher hervortreten, wenn wir auf Grund der Aichungskurven die Korrektur nach Burch oder Einthoven vornehmen würden.

Wir wollen nun den Einfluss der Spannung resp. Belastung des Muskels auf den Actionsstrom besprechen. Die Frage nach der Grösse der negativen Schwankung bei isotonischer Zuckung des belasteten und unbelasteten Muskels wurde bereits mehrfach berührt. Lamansky ¹⁾, der zuerst diesbezügliche Versuche vermittelt des differentiellen Rheotoms anstellte, konstatierte eine Zunahme der Ablenkung des Galvanometers mit der Zunahme des Gewichts. Ein solches Resultat befindet sich in Uebereinstimmung mit den Angaben der Autoren, die bei stärkerer Spannung des Muskels leichter die secundäre Zuckung hervorrufen konnten, als bei einer schwächeren Spannung. Dasselbe Resultat wie Lamansky bekam später auch Bernstein ²⁾. Anders lauten die Resultate von Bourdon-Sanderson ³⁾: am curaresirten Froschsartorius konnte er vermittelt des Kapillarelektrometers keine Beziehung zwischen der Grösse des Ausschlages und der Spannung des Muskels aufstellen. Dieselbe Beobachtung machte auch Buchanan ⁴⁾. In der letzten Zeit haben Bernstein und Tschermak in einer gemeinsamen Arbeit diese Frage in Angriff genommen. Diese Autoren überzeugten sich auf Grund der Photogramme des Kapillarelektrometers, dass die Grösse der Ablenkung mit Zunahme der Muskelspannung anfangs in demselben Sinne sich verändert, d. h. zunimmt, später dagegen, wenn die Belastung sehr gross wird, wiederum abnimmt.

Meine Versuche führten zum Resultat, dass bei der isotonischen Zuckung mit der Zunahme der Belastung auch der elektrische Effect zunimmt, d. h. die maximale Ordinate der elektrometrischen Kurve höher wird. Das zweite Stadium von Bernstein und Tschermak bekam ich nicht zu sehen; vermutlich hätte ich dazu noch grössere Gewichte nehmen müssen. In Fig. 6 sehen wir ersten drei aufeinanderfolgende myographische Kurven, wobei *a* die Kurve der isotonischen Zuckung bei Belastung mit 10 g, *b*—bei 100 g, *c*—bei 200 g darstellt. Die gegenseitigen Abstände der Kurven sind zufällig; nach Anlegung eines neuen Gewichts senkte sich der Myographionhebel sehr stark und verliess den Spalt; um denselben auf die nötige Höhe zu bringen, wurde das ganze Myographion gehoben. In d. Fig. 7 sehen wir das Resultat eines ähnlichen Versuches mit einem anderen Muskel; *a*, *b*, *c* sind Muskelkurven bei der Belastung von 10, 100 und 200 g. In diesem Falle wurde auch vor jeder Zuckung das Myographion gehoben, ausserdem aber noch der Meniskus des Elektrometers jedesmal nach oben verschoben. Aus diesem Photogramm ist zu ersehen, dass beim Uebergang von 10 g. (*a*, I) zu 100 g. (*b*, II) der Ausschlag bedeutend stärker wird, dass dagegen beim Uebergang von 100 g. zu 200 g. (*c*, III) keine merkliche Verstärkung des elektrischen Effectes zu Stande

¹⁾ Lamansky. Die negative Schwankung des arbeitenden Muskels. Pflüg. Arch. Bd. 3, p. 193, 1870.

²⁾ Bernstein. Pflüg. Arch. Bd. 67, p. 359.

³⁾ Bourdon-Sanderson. Journ. of Physiolog. Vol. 23, p. 325.

⁴⁾ Buchanan. Journ. of Physiology. Vol. 28, p. 134, 1901.

kommt, was augenscheinlich mit dem zweiten Stadium von Bernstein und Tschermak im Zusammenhange steht.

In den angeführten Fällen ändert sich bei der Zuckung gleichzeitig mit der Belastung auch die Grösse der anfänglichen Spannung, sowie der Verkürzung und der geleisteten Arbeit. Um aufzuklären, welcher von diesen Einflüssen auf die Grösse des elektrischen Effekts bestimmend wirkt, wurde eine Reihe von Versuchen mit entsprechenden Änderungen der Contractionsbedingungen angestellt.

Es war interessant den Einfluss der Belastung auf die elektrische Reaction in Bezug auf die zuerst von Frey und Kries beschriebene Versuchsanordnung zu verfolgen. Nehmen wir an, wir haben den Muskel belastet und ihn durch eine maximale Einzelreizung in Contraction versetzt. Wenn wir nun den Hebel zusammen mit dem Belastungsgewicht heben und unterstützen, so wird bei Reizung des Muskels das Gewicht auf eine kürzere Höhe gehoben, d. h. es wird weniger Arbeit geleistet; dagegen wird der Gesamtbetrag der Verkürzungsgrösse dabei grösser. Reizt man den Muskel mit einer Reihe von Einzelreizen und hebt dabei nach jedem Reiz den Hebel ein wenig in die Höhe, so erhält man bei langsamer Bewegung der Platte eine Reihe von verticalen Linien, von welchen jede folgende der Länge nach kürzer, der Lage nach auf der Platte dagegen höher als die vorhergehende ist. In Fig. 8 haben wir 3 einzelne Contractions, die sammt den entsprechenden Actionsströmen 3 Mal übereinander photographirt wurden. Der Muskel war anfangs durch das Gewicht von 100 g gespannt; der Hebel befand sich in der Höhe *a*. Nachdem der Muskel gezuckt hatte, wurde der Hebel bis zur Höhe *b* gehoben und hier unterstützt. Nach der zweiten Zuckung wurde der Hebel bis *c* gehoben, hier unterstützt und die Platte zur Aufnahme der dritten Zuckung und des dritten Actionsstromes zum dritten Mal losgelassen. Von den 3 Actionsstromcurven muss die höchste der 1-en Zuckung *a*, die mittlere der 2-en *b* und die kleinere der 3-en *c* entsprechen. Derselbe Versuch war auch in einer anderen Form, entsprechend der anfänglichen Versuchsanordnung der genannten Autoren, aber mit Hinzufügung der Registration der Actionsströme, ausgeführt. Der Nerv wurde rhythmisch mit Einzelinductionsschlägen gereizt; die Reize folgten je 1 Sec. nacheinander. Der Hebel des Myographions war von einer Schraube unterstützt; vermittelst der letzteren wurde der Hebel zusammen mit dem belastenden Gewicht von 100 g soweit gehoben, bis die Muskelverkürzung nicht mehr ausreichte um das Gewicht zu heben; durch Drehung der Schraube in umgekehrter Richtung wurde der Hebel bis zur anfänglichen Höhe gesenkt. Die photographische Platte bewegte sich langsam, etwa 1 cm. in 1 Sek. und wurde in diesem Falle nicht durch das fallende Gewicht in Bewegung gesetzt, sondern vermittelst des Uhrwerks eines Kymographions, dessen Rad durch eine Schnur mit dem Rahmen der Platte verbunden war. In Fig. 9 sehen wir zwei Reihen von Erhebungen, von welchen die unteren den vom Muskel erzeugten Lageveränderungen des Hebels bei den Muskelzuckungen entsprechen. Das Aussehen der Erhebungen in Form von ausgefüllten Zähnen erklärt sich dadurch, dass am Myographionhebel eine kleine Kartonplatte befestigt war. Dadurch wurde bewirkt, dass der entworfenene Schatten keinen doppelten, sondern einen einfachen

Kontur gab. Diese Maassregel ist zuweilen von grosser Bedeutung, denn nimmt man im Falle einer langsamen Bewegung der Platte einen dünnen Hebel, der eine relativ rasche Erhebung und Senkung, wie bei der Muskelzuckung der Fall ist, ausführt, so kann dabei in Folge stärkerer Einwirkung des Lichtes auf der nur langsam den Spalt verlassenden Plattenstelle zuweilen jede Spur einer Kurve fehlen. Durch die angeklebte Kartonscheibe haben wir für die Photographie des Hebels etwa dieselben Verhältnisse geschaffen, wie sie für die Photographie des Hg-Meniskus von selbst gegeben sind. Betrachtet man die untere Reihe der Erhebungen (von rechts nach links), so sieht man, dass je höher der Hebel unterstützt wird, um so geringer die Hubhöhe und also die geleistete Arbeit wird. Andererseits sehen wir in Fig. 9, dass je höher der Hebel unterstützt wird, um so ausgiebiger auch die Contraction ist. Auf diese Weise erhalten wir durch Drehen der Schraube eine Reihe von Muskelcontractionen, bei welchen die erzeugte Arbeit kleiner, die Verkürzung grösser wird. Es fragt sich nun, was die Grösse des elektrischen Effekts hierbei bestimmt: die geleistete Arbeit, oder der Grad der Verkürzung. Betrachten wir nun die Erhebungen der oberen Reihe, die den Actionsströmen entsprechen, so sehen wir, dass die Grösse der Ausschläge parallel den Änderungen der geleisteten Muskelarbeit geht. Man könnte nun glauben, dass die beiden Effecte, d. h. der mechanische und der elektrische, nebeneinander einhergehen und von dem für die einzelne Zuckung bestimmten Verbrauch der Stoffe abhängen. Die weitere Zergliederung der Erscheinung zeigt aber, dass die Sache sich anders verhält. Zu gleicher Zeit mit der Hebung des Hebels zusammt dem an demselben angehängten Gewicht verkleinern wir die Spannung des Muskels. Es ist deshalb wohl auch möglich, dass im Versuch Fig. 9 der elektrische Effect nicht parallel der geleisteten Arbeit, sondern der sich ändernden Muskelspannung geht. Zur Prüfung dieser Möglichkeit wurde im Versuch Fig. 10 der Muskel mit verschiedenen Gewichten belastet, wobei die Spannung desselben im ruhenden Zustande dieselbe blieb; nach der ersten Belastung mit 5 g. wurde der Hebel unterstützt und die zwei anderen Gewichte zu 100 und 200 g. nach dem Princip der Ueberlastung angehängt. Bei 5 g. Belastung erhielt man die isotonische Kurve *a* und die entsprechende elektrometrische Kurve *A*. Darauf wurde der Hebel unterstützt und mit 100 g. belastet; danach wurden das Myographion und das Elektrometer so weit gehoben, bis der Hebel die Höhe *b* und der Hg-Meniskus die Höhe *B* erreichte; auf diese Weise wurden die Kurven *b* und *B* aufgenommen. In derselben Art waren bei der dritten Aufnahme nach Anhängung des Gewichtes von 200 g. die Kurven *c* und *C* photographirt worden. In einem anderen Versuch Fig. 11 blieben die Bedingungen der Belastung und Verkürzung dieselben, wie im Versuch Fig. 10, nur wurde weder das Myographion, noch der Hg-Meniskus bei den drei aufeinanderfolgenden Contractionen verschoben; sämtliche 3 Kurven, die myographischen sowohl wie die elektrometrischen, beginnen entsprechend von denselben Abscissen. Aus diesen Versuchen Fig. 10 und Fig. 11 lässt sich der Schluss ziehen, dass für die Grösse des elektrischen Effectes bei der Muskelzuckung weder die Verkürzung, noch der Betrag der geleisteten Arbeit, sondern nur der Grad der Spannung und zwar der Spannung, die der Muskel vor dem Akte der Verkürzung erleidet, von Bedeutung

sind. In der That sehen wir in beiden Fällen Fig. 10 und Fig. 11, dass der Muskel im Momente der Reizung mit 5 g. belastet war; später, trotzdem die gehobenen Gewichte verschieden gross waren, blieb die Grösse und Form der Hg-Ausschläge unverändert; die elektrometrischen Kurven zeigen identischen Verlauf und congruiren in Fig. 11, wogegen hier die Contractionskurven ganz verschieden aussehen. Ein derartiges Ergebniss kann uns eigentlich nicht wundern und sollte auf Grund des Versuches Fig. 5 erwartet werden. Wir sahen in Fig. 5, dass der grösste Teil des elektrischen Effekts bereits während der latenten Periode geschieht, also zur Zeit, wo die mechanische Reaction noch nicht begonnen hat und wo man weder von der Verkürzung noch von einer Arbeitsleistung sprechen darf. Es geht daraus hervor, dass der Charakter des elektrischen Phänomens von Einflüssen abhängen muss, die vor Allem den Zustand des Muskels im Momente der Reizung bestimmen. Einen derartigen Einfluss muss man auf Grund der oben angeführten Versuche Fig. 5, 6, 7, 8, 9, 10 und 11 der Muskelspannung im Momente der Reizung zuschreiben.

Stellt man sich auf einen derartigen Standpunkt, so ist es interessant den Vergleich der Actionsströme des Muskels bei seiner Thätigkeit unter isotonischen und isometrischen Bedingungen anzustellen. Diese Frage wurde schon mehrfach untersucht und die Resultate verschiedener Autoren [R. d. Bois-Reymond ¹⁾, Bourdon-Sanderson ²⁾, F. Buchanan ³⁾, Amaya ⁴⁾, Iensen ⁵⁾, Bernstein und Tschermak ⁶⁾] differiren in der Beantwortung derselben sehr bedeutend. R. du Bois-Reymond hat Photogramme erhalten, in welchen die Actionsströme für den isotonisch und isometrisch auf indirecte Einzelreize thätigen Gastrocnemius durchaus identischen Verlauf aufweisen. Dasselbe behaupten auch auf Grund ihrer Versuche mit der Registration der Ausschläge des Kapillarelektrometers Bourdon-Sanderson für die Einzelzuckung des curaresirten Sartorius und F. Buchanan für tetanische Contraction der Sartorius. Amaya untersuchte diese Frage mit dem repetirendem Rheotom und prüfte den Verlauf des abfallenden Theils der Kurve; die Resultate waren nicht ganz einheitlich, doch war es im ganzen klar, dass die Schwankung bei Isotonie grösser ist als bei Isometrie. Auch Iensen, der ebenfalls mit dem Rheotom arbeitete bekam nicht genügend einheitliche, aber doch in demselben Sinne lautende Resultate. Allerdings erhielt Iensen in einer anderen Reihe, wo er nicht den ganzen Muskel, sondern gewissermaassen ein Element desselben isometrisch prüfte, andere Resultate; es waren nämlich in diesem Falle keine Unterschiede in der

¹⁾ R. du Bois Reymond. Ueber den Verlauf der negativen Schwankung bei Isotonie und Isometrie. Zentralblatt f. Phys. Bd. 11, p. 33, 1897.

²⁾ Bourdon-Sanderson. Zentralblatt f. Phys. Bd. 12, p. 490, 1898 u. Journal of Phys. Vol. 23, p. 352, 1899.

³⁾ F. Buchanan. The Electrical Response of the Muscle in Different Kinds of etc. Journal of Physiol. Vol. 28, p. 95. 1901.

⁴⁾ Amaya. Ueber die negative Schwankung bei isotonischer und isometrischer Zuckung. Pflüger's Arch. Bd. 70, p. 101. 1898.

⁵⁾ Iensen. Ueber dass Verhältniss der mechanischen und elektrischen Vorgänge im erregten Muskel. Pflüger's Arch. Bd. 77, p. 107. 1899.

⁶⁾ Bernstein und Tschermak. Ueber die Beziehung der negativen Schwankung des Muskelstromes zur Arbeitsleistung des Muskels. Pflüger. Arch. Bd. 89, p. 289. 1902.

Kurvenform der Schwankung bei Isotonie und Isometrie. Bernstein und Tschermak finden vor Allem, dass die Versuche, die mit dem Kapillarelektrometer von den früheren Forschern gemacht wurden, daran leiden, dass die erhaltenen Kurven nicht ausgemessen und corrigirt wurden. Es scheint uns aber, dass dieser Vorwurf, der im Allgemeinen von grosser Bedeutung ist, hier am wenigsten zutrifft; denn wenn man für den Actionsstrom des Muskels bei Isometrie und Isotonie Kurven von gleichem Verlauf bekommt, wie z. B. R. du Bois-Reymond, so kann durch die Correction das Resultat nicht geändert werden. Auf Grund ihrer Versuche nach der Methode der localen Spannungsänderung behaupten Bernstein und Tschermak, dass der aufsteigende Teil der elektrometrischen Kurve bei Isotonie und Isometrie ganz gleich sei; der absteigende Teil dagegen sei meistens bei der Isometrie steiler und der ganze Vorgang laufe rascher als bei der Isotonie ab; zuweilen wären aber die Resultate entgegengesetzt. Diese in manchen Fällen widersprechenden Resultate finden ihre Erklärung in den allgemeinen Ansichten von Bernstein und Tschermak über die Abhängigkeit der Grösse der elektrischen Schwankung von den Bedingungen der Muskelzuckung: die Steigerung der Spannung bis zu einem gewissen Grade führt zur Vergrösserung der Schwankung, die Steigerung des mechanischen Effekts verkleinert und verkürzt die Schwankung. Von diesen entgegenwirkenden Einflüssen resultirt das Gesamtergebniss.

An meinen Photogrammen schienen die Kurven der Actionsströme bei Isotonie und Isometrie immer einander gleich zu sein. In Fig. 12 sehen wir zwei solche Kurven, die bei maximaler indirecter Reizung unter den Bedingungen der Isotonie und Isometrie erhalten sind; die Anfangsspannung war 5 g. Dasselbe Resultat sehen wir auch im Versuch Fig. 13. Hier war die Anfangsspannung bei Isometrie 15 g. und Belastung bei Isotonie 15 g.

Man kann somit zum Schluss gelangen, dass der Charakter des elektrischen Effekts bereits vor dem Beginn des Contractionsactes im Ganzen und Grossen bestimmt ist und unter sonst gleichen Bedingungen vom Grade der Muskelspannung abhängt.

Wir sahen soeben, dass der Zustand des Muskels, im Speciellen der Spannungsgrad desselben, den Charakter des elektrischen Effekts bedingt. Es fragt sich nun, wie andere Faktoren auf den Ablauf des Actionsstromes wirken. Es ist vor Allem natürlich an die Ermüdung zu denken, denn es giebt Tatsachen, die mittelbar eine ganz bestimmte Änderung der Actionsstromcurve beim ermüdeten Muskel erwarten lassen. Zur Untersuchung dieser Frage, wurde der Muskel in geschilderter Weise im Laufe längerer Zeit mit maximalen Einzelinductionsschlägen jede Secunde gereizt. Registriert wurden dabei nur vereinzelte, weit von einander stehende Zuckungen. Fig. 14, 15 und 16 illustriren einen Ermüdungsversuch. In Fig. 14 sehen wir die Kurven, die der 1-en, 100-en und 200-en Zuckung entsprechen; die Verschiebung der Anfangslage des Myographionhebels ist der Ausdruck der beginnenden Contractur. Die 3 elektrometrischen Curven erheben sich eine über der anderen, weil vor jeder Registration der Hg-Meniscus ein wenig gehoben wurde. In

Fig. 15 haben wie die Kurven der 300-en und 400-en Zuckung. Hier sehen wir, dass bei deutlich ausgesprochenem Ermüdungszustande die elektrometrische Kurve einen langsameren Abstieg aufweist. Noch evidenter erscheint dasselbe in Fig. 16. Die Kurven dieser Figur entsprechen der 500-en, 700-en und 900-en Zuckung. Die Kurven werden noch gedehnter; ausserdem sieht man, dass nicht nur der Abfall, sondern auch der Anstieg langsamer zu Stande kommen und dass die maximal erreichbare Höhe immer geringer wird. Der Ablauf des Actionsstromes bei Einzelzuckung des ermüdeten Muskels erklärt es, warum beim Tetanus des Muskels, die Kurven der Actionsströme ziemlich schnell niedrig werden und die einzelnen Zacken im Laufe der kürzesten Zeit kaum wahrnehmbar sind. Ausserdem ist mit dem geschilderten Verlauf der Schwankung am ermüdeten Muskel die Tatsache in Einklang, dass man vom ermüdeten Muskel nicht immer eine secundäre Contraction erhalten kann.

Eine weitere Reihe von Versuchen wurde dem Verhalten der elektrischen Schwankung bei den Erscheinungen der Supperposition und des Tetanus gewidmet. Zwei rasch aufeinander folgende Inductionsreize wurden in üblicher Weise hervorgerufen. Der Rahmen mit der photographischen Platte öffnete bei seiner Bewegung zwei Kontakte, deren gegenseitige Entfernung man nach Wunsch ändern konnte. Hier wurde ebenfalls das Verfahren der mehrfachen Photographie angewandt. Die Platte lief 3 Mal vor dem Spalt vorbei. Das erste Mal unterbrach sie den einen Contact, das andere Mal den anderen Contact, und das dritte Mal beide nacheinander. Wenn die Zeitdistanz zwischen den Öffnungen beider Kontakte sehr gering war, so wurde der Einfluss des zweiten Reizes auf die Grösse des elektrometrischen Ausschlages nicht zu verzeichnet. In einigen Fällen sah man aber unter diesen Umständen eine Änderung des Ablaufes der Schwankung aufzutreten. In Fig. 17 sehen wir die Kurven eines derartigen Versuches. Hier sind die myographischen und die elektrometrischen Kurven wiedergegeben; vor jedem Loslassen der Platte war der Hg-Meniscus etwas gehoben. Da die Stimmgabel (untere wellige Linie) 100 Schwingungen in 1 Sec. machte, so lässt sich die Zeit zwischen beiden Reizen auf etwa 0,0025 berechnen. In der oberen combinirten Kurve der Fig. 17 sehen wir, dass nach einem unveränderten Anstieg ein wellenförmiger Abstieg folgt. Die Art der elektrischen Reaction ist hier ähnlich derjenigen, die Garten ¹⁾ am mechanisch gereiztem Sartorius beobachtete. Wird die Entfernung zwischen den Kontakten grösser, so sieht man niemals irgend eine Andeutung von Rhythmicität, sondern man erhält eine complicirte Kurve, in welcher man ohne Mühe die Kombination von zwei Einzelschwankungen erkennen kann. An der unteren elektrometrischen Kurve Fig. 18 sehen wir das Resultat des einen Reizes, an der zweiten und dritten gesellt sich in verschiedener Entfernung

¹⁾ S. Garten. Ueber rhythmische elektrische Vorgänge im quergestreiften Skelettmuskel. Abhandl. d. mathem. physikalischen Klasse d. K. Sächsischen Gesel. d. W. Bd. XXVI, № 5, p. 331.

zur ersten Schwankung je eine zweite. Auf Grund dieser Fig. kann man sehr deutlich eine Eigentümlichkeit in der Wiedergabe der elektrischen Schwankung bei Tetanus vermittelst des Kapillarelektrometers verfolgen. Wir sehen hier, dass die summarische Ablenkung der Hg-Säule nach oben gerichtet ist, während die Einzelschwankung oder ihre erste Phase ihren Weg nach unten nimmt. Man kann also im Falle einer tetanischen Kontraction nicht von vornherein bestimmen, nach welcher Seite die summarische Ablenkung der Hg-Säule ihren Weg nehmen wird, denn es hängt alles von der Form der Einzelschwankung und der Frequenz der Reizung ab. Die Frequenz hat hier unter anderem insofern eine Bedeutung, dass durch dieselbe der Punkt der ersten Kurve, auf den die zweite fällt, bestimmt wird. In Fig. 18 ist die summarische Ablenkung nach oben gerichtet; würde man die Reizfrequenz höher nehmen, so dass die zweite Schwankung noch in die erste Phase der ersten falle, so würde die summarische Ablenkung nach unten gerichtet sein; dasselbe könnte auch bei der anfänglichen Reizfrequenz resultieren, wenn die Schwankung überhaupt nur aus einer Phase bestände. In Fig. 19 ist die untere elektrometrische Kurve bei isotonischer summirter Zuckung erhalten. Hier ist die summarische Ablenkung, wie auch die erste Phase der Schwankung, nach unten gerichtet.

Wir sahen früher, dass bei der Einzelreizung des Muskels die Schwankungsform unabhängig davon ist, ob die Contraction unter den Bedingungen der Isotonie, oder der Isometrie zu Stande kommt. Das den Ablauf des Actionstromes bedingende Moment fanden wir an die Spannung, in welcher der Muskel im Momente der Reizung war, gebunden. Man könnte deshalb erwarten, dass wenn ein Muskel infolge eines Einzelreizes sich im tätigen Zustande befindet und in diesem Zustande von einem zweiten Reize getroffen wird, der Einfluss des zweiten Reizes auf die Änderung des Schwankungsverlaufes verschieden sein wird, je nachdem die Contraction isotonisch oder isometrisch geschah. Denn tatsächlich ist die Spannung eines tätigen Muskels, dessen beide Enden unbeweglich gemacht sind, grösser als die eines ruhenden, und folglich muss von beiden rasch nacheinander folgenden Reizen der zweite den Muskel im Zustande stärkerer Spannung treffen. Diese Erwartung hat sich aber bis jetzt nicht erfüllt, wie es auch in Fig. 19 zu sehen ist. Die Platte war 2 Mal vor dem Spalt bewegt worden; das erste Mal wurde die untere, schon besprochene, elektrometrische Kurve bei isotonischer Contraction aufgenommen; darauf wurde der Hebel des Myographions unbeweglich gemacht, der Hg-Meniscus gehoben, die Platte noch ein Mal losgelassen und die obere Kurve aufgenommen. Irgend ein nennenswerter Unterschied im Verlauf der oberen und der unteren Kurve lässt sich nicht constatiren. Es tauchen wahrscheinlich bei der Erscheinung der Summation neue Momente auf, die eine eingehende selbständige Untersuchung verdienen. Auch die elektrometrischen Kurven von tetanisch gereizten Muskeln sehen bei isotonischer und isometrischer Kontraction im Allgemeinen gleich aus. In Fig. 20, 21 und 22 sehen wir Beispiele dafür; in diesen Abbildungen entsprechen die unteren elektrometrischen Kurven der Isotonie, die oberen der Isometrie, die Reizfrequenzen waren entsprechend den angewandten Stimmgabeln in Fig. 20,—50 pro Sec., in Fig. 21,—100 pro Sec., und in Fig. 22—200 pro Sec.; die Bewe-

gung der Platte geschah hier einfach mit der Hand. In Fig. 20 sehen wir am deutlichsten, wie eine hohe Zacke mit einer niedrigeren abwechselt. Man könnte das so erklären, dass beim Stimmgabelspiel der Öffnungs- und auch der Schliessungsschlag reizend wirkt, nach einer kurzen Zeit aber die Wirkung des Schliessungsschlages schwächer wird. Leider waren aber die Schwingungen der Stimmgabel nicht mitregistriert worden, weshalb die Deutung, die wir soeben gegeben haben, nicht bekräftigt werden kann. Andererseits sehen wir in Fig. 22 zwei tetanische Kurven, die rasch nacheinander bei schneller Bewegung der Platte vermittelt des fallenden Gewichts mit Zeitmarkierung (Stimmgabel 100 Mal in 1 Sec.) aufgenommen sind; in der oberen Kurve sehen wir auch die Erscheinung, dass eine stärkere Schwankung mit einer schwächeren abwechselt; die Erklärung dafür muss hier aber eine andere sein. Die reizgebende Stimmgabel machte 50 Schwingungen in 1 Sec., weshalb man auf Grund des Vergleiches mit den Zeitmarken schliessen kann, dass nur der Öffnungsschlag reizend wirkte. Wenn also im Verlaufe der tetanischen Reizung jede zweite Schwankung niedriger wird, so spricht es eher dafür, dass wir hier in graphischer Darstellung diejenige Erscheinung vor uns haben, die man sonst beim Auskultieren des Muskeltones vermittelt des Telephons zu hören bekommt, d. h. das Tieferwerden des Muskeltones um eine Oktave. Dieselbe Beobachtung und Deutung der Erscheinung machte Buchanan ¹⁾. Ich habe aber nicht beobachten können, dass nachher anstatt des zweiten jeder dritte Reiz unbeantwortet bleibt, oder dass der Muskel entgegen der künstlichen Reizfrequenz einen Eigenrhythmus entwickelt, wie das noch neulich, allerdings für höhere Frequenzen, von Buchanan ¹⁾ behauptet wurde.

In den weiteren Versuchen wurden einige Formen der Dauercontraction, wie der Oeffnungstetanus und der Tetanus durch chemische Reizung des Nerven, geprüft.

Bei Reizung des Muskels mit dem constanten Strom gewahrt man, wie schon längst von Biedermann beschrieben ist, dass die Schliessungszuckung des Muskels grösser ist, als die maximale durch einen Einzelinductionsschlag bewirkte. Biedermann nahm deshalb an, dass die Schliessungszuckung keine Zuckung, sondern eher einen kurzdauernden Tetanus vorstellt. Später wurde der rhythmische Charakter der Schliessungs- und Oeffnungszuckung, sowie der Schliessungs- und Oeffnungstetani auf elektrischem Wege erwiesen, wobei die eingehendsten Untersuchungen darüber Garten ²⁾ angehören. In Fig. 24 sehen wir die myographische und elektrometrische Kurve, die man bei Oeffnung des im Nerven aufsteigenden constanten Stromes erhält; jede Periode der unteren Linie entspricht 0,02 Secunde. Man sieht deutlich den rhythmischen Charakter ausgesprochen; die Dauer jeder Periode gleicht 0,007 Sec. Stellt sich nach der Stromöffnung ein langdauernder Tetanus ein, so liefert die elektrometrische Kurve eine Reihe von Oscillationen, ohne dass man einen deutlichen Rhythmus desselben bestimmen könnte, wie es z. B. in Fig. 25 der Fall ist.

¹⁾ Buchanan. Journal of Physiol. 27, p. 95. 1901.

²⁾ l. c.

Der Tetanus eines Muskels, dessen Nerv durch concentrirte Kochsalzlösung gereizt ist, ist in Fig. 26 dargestellt. Hier sehen wir zur Zeit, wo der Muskel eine ganz glatte tetanische Kurve schreibt, dass der Hg-Meniscus Oscillationen aufweist, die aber keine Regelmässigkeit erkennen lassen.

Elektrische Erscheinungen im Muskel bei natürlicher Reizung aus dem Centralnervensystem aus beobachtete ich an den reflektorisch sich contrahirenden Muskeln bei Strychnintetanus. Beim immobilisirten Frosch wurde der Gastrocnemius abpräparirt, die Sehne desselben mit dem Myographion verbunden und der Muskel mit den Fadenelektroden versehen. Nach der Strychninvergiftung wurde im geeigneten Zeitpunkt die Platte mit der Hand in Bewegung gesetzt und gleichzeitig die Haut des Frosches leicht gereizt, wodurch starke Contractionen resultirten. Auf diese Weise wurde das Photogramm 27 erhalten. Im Einklang mit den Untersuchungen von Garten und Buchanan sehen wir, dass der elektrische Effect durch grosse Wellen, deren Dauer etwa 0,12 Sec. gleicht, sich äussert (Stimmgabel in Fig. 27 von 50 Schwingungen in 1 Sec.); diese grossen Wellen sind aus kleineren zusammengesetzt, deren Periode ungefähr gleich derjenigen ist, die wir früher im Falle der Öffnungszuckung sahen, d. h. etwa 0,007 Sec. Wie man sieht, entsprechen weder die grossen, noch die kleinen Wellen der Frequenz nach derjenigen Zahl der Impulse in 1 Sec., die man bis vor kurzem gewöhnlich, als vom Centralnervensystem ausgehend (19,5), annahm.

Alle Versuche, die elektrometrische Kurven von reflektorisch sich contrahirenden Muskeln eines Frosches, der nicht mit Strychnin vergiftet war, aufzuschreiben, waren erfolglos.
