



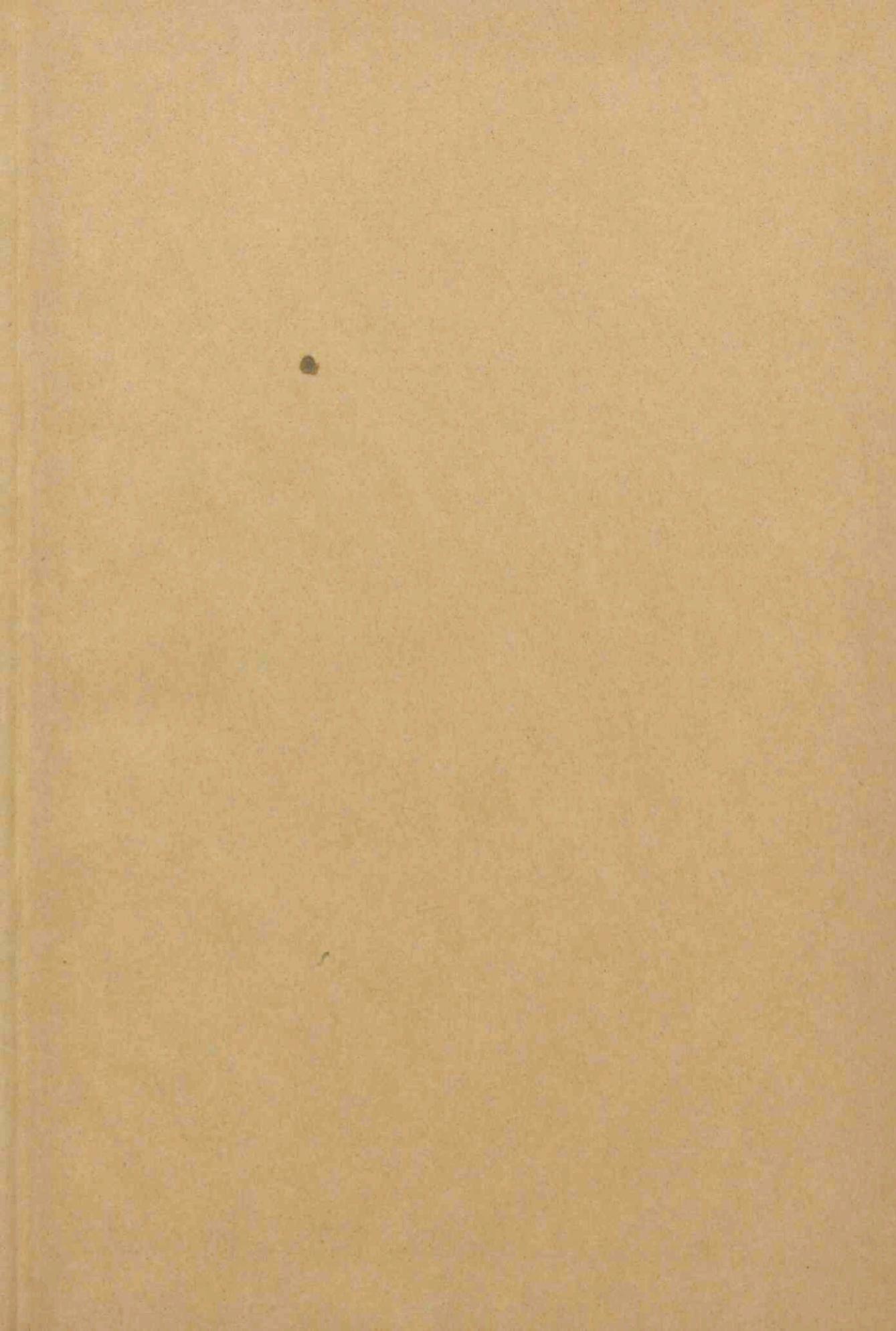
Vergleichende Untersuchungen über das periphere Nerven- Muskel-System von Crustaceen

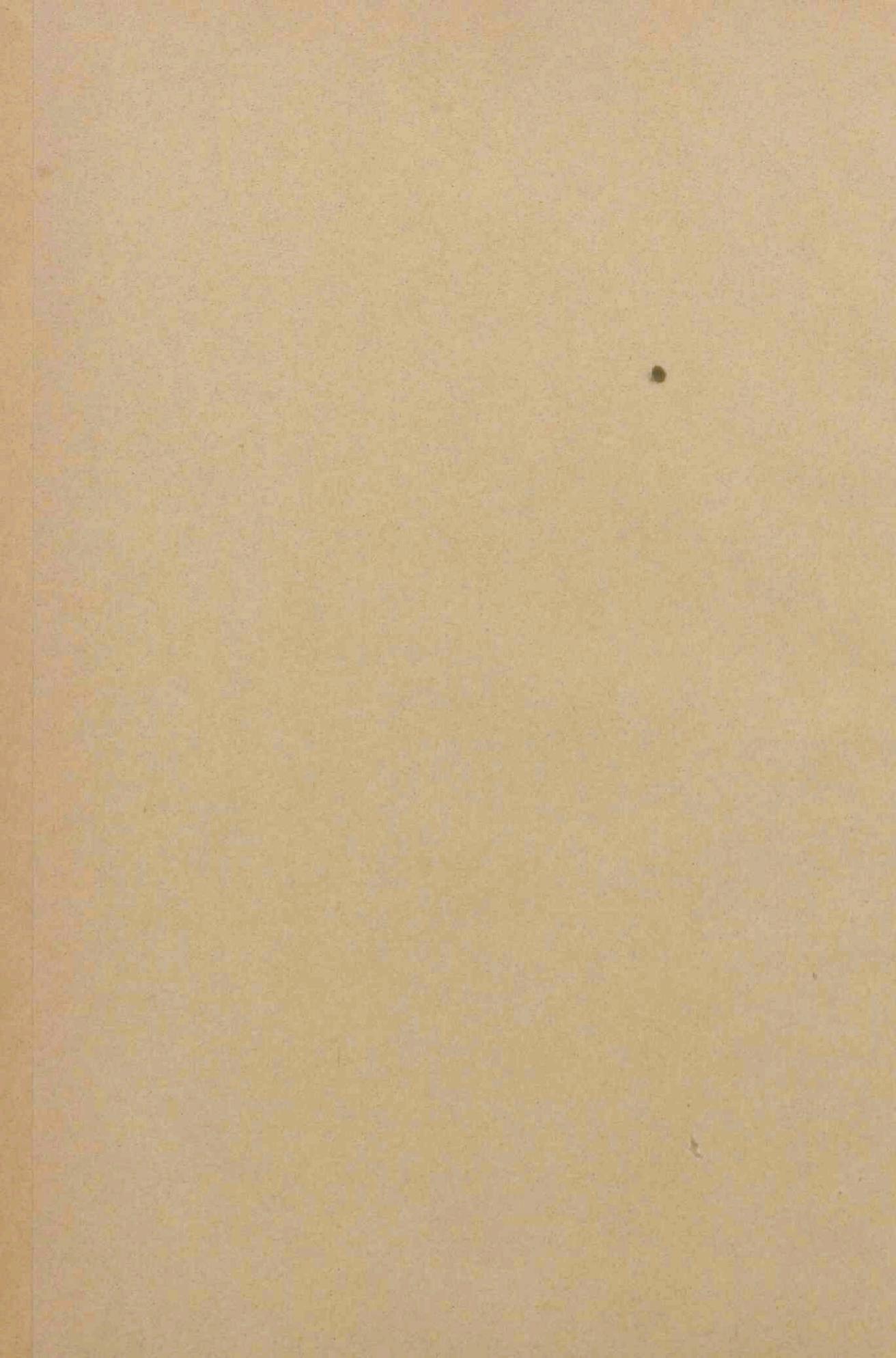
<https://hdl.handle.net/1874/317346>

VERGLEICHENDE
UNTERSUCHUNGEN ÜBER DAS
PERIPHERE NERVEN-MUSKEL-
SYSTEM VON CRUSTACEEN

Diss.
Utrecht

1933





VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DAS PERIPHERE NERVEN-MUSKEL- SYSTEM VON CRUSTACEEN

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN
DOCTOR IN DE WIS- EN NATUURKUNDE
AAN DE RIJKSUNIVERSITEIT TE UTRECHT,
OP GEZAG VANDEN RECTOR MAGNIFICUS,
DR. C. G. N. DE VOOYS, HOOGLEERAAR IN
DE FACULTEIT DER LETTEREN EN WYS-
BEGEERTE, VOLGENS BESLUIT VAN DEN
SENAAT DER UNIVERSITEIT TEGEN DE
BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT DER
WIS- EN NATUURKUNDE TE VERDEDIGEN
OP MAANDAG
3. JULI 1933 DES NAMIDDAGS TE DRIE UUR.

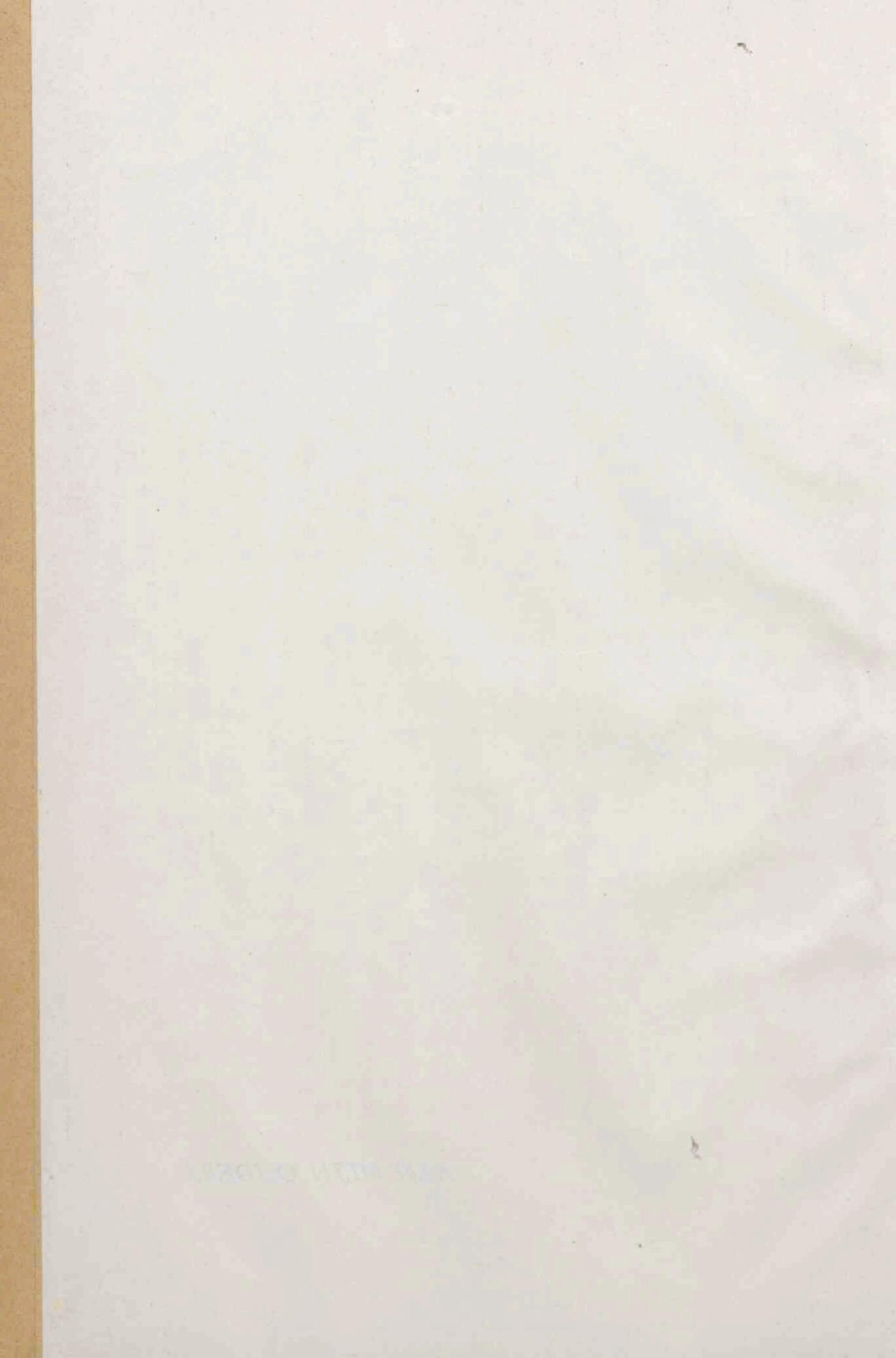
DOOR

CORNELIS ADRIANUS GERRIT WIERSMA
GEBOREN TE NAALDWIJK

VERLAGSBUCHHANDLUNG JULIUS SPRINGER
IN BERLIN · 1933

BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT.

AAN MIJN OUDERS



VOORWOORD.

Het is mij een groot genoegen op deze plaats mijn dank te kunnen uitspreken aan allen, die tot mijn wetenschappelijke vorming hebben bijgedragen.

U, Hoogleraren en Docenten van de Faculteit der Wis- en Natuurkunde te Leiden, ben ik zeer erkentelijk voor alles, wat ik van U in het eerste gedeelte van mijn studie op wetenschappelijk gebied heb genoten, hetgeen van groot nut bij mijn latere studie is geweest.

Hooggeleerde WENT. Behalve voor het vele, wat ik van U heb mogen leeren, ben ik U zeer groote dank verschuldigd voor Uw medewerking, welke het mij mogelijk maakte mijn proeven ook buitenslands uit te voeren.

Hooggeleerde NIERSTRASZ. Met zeer veel genoegen heb ik Uw heldere colleges bijgewoond. Uw opvattingen over de relativiteit van de wetenschap hebben niet nagelaten, een groote invloed op mij uit te oefenen.

Hooggeleerde JORDAN, Hooggeachte Promotor. Toen ik mij, aangesproken door de Physiologie, onder Uw leiding heb geplaatst, was dit voor mij een belangrijke stap. Naast de uitstekende wijze, waarop U de studenten met de Physiologie bekend maakt, was Uw kunde, om een ieder zich naar eigen aanleg vrij te laten ontplooiën, de oorzaak, dat ik deze stap nooit heb betreurd. In de tijd, die ik als assistent op Uw laboratorium mocht doorbrengen, leerde ik ook weer de zelfstandigheid waardeeren, die U Uw assistenten ook in andere opzichten toestaat, welke zeer tot de uitstekende verstandhouding, die op Uw laboratorium heerscht, bijdraagt en hen bovendien in vele opzichten zeer nuttig is. De hulp, mij bij het materialiseeren van dit proefschrift bewezen en de gastvrijheid, die ik ten Uwen huize van U en Mevrouw Jordan mocht ontvangen, zal mij steeds in dankbare herinnering blijven.

Professor ADRIAN. It is me a great pleasure to thank you in this place for the great hospitality, that I received at the Physiological Laboratory from the Cambridge University. Although that no part from the following work was carried out in your laboratory, it seems to me, that there are many places where your influence may easily be detected.

Zeergeleerde VONK, waarde POSTMA. Met genoegen denk ik terug aan de prettige samenwerking, die ik mocht ondervinden.

Waarde DUBUY. Ook op deze plaats nog een woord van dank voor de behulpzaamheid bij het schrijven en vertalen van dit werk.

Abschnitt I.

Einleitung.

Die bis jetzt erschienenen Arbeiten über das periphere Nerven-Muskelsystem der Crustaceen lassen sich in zwei Gruppen einteilen, erstens diejenige, welche sich mit den Muskelkontraktionen und ihren Besonderheiten beschäftigen, zweitens solche, welche mehr der Hemmung dieser Kontraktionen gewidmet sind. Fast immer sind es die Muskeln der Schere gewesen, welche als Objekt für die Untersuchungen benutzt wurden.

Schon BIEDERMANN (4) hat die Hypothese aufgestellt, daß die Bewegungen der Schere von *Astacus* auf die Anwesenheit zweier Nervensysteme zurückzuführen sind, ein System, das Bewegungen hervorruft und eines, das diese hemmt. In Übereinstimmung hiermit stellte MANGOLD (24) fest, daß alle Muskeln von Arthropoden eine doppelte Innervation aufweisen. Die mikroskopisch-anatomischen Verhältnisse bei *Astacus* wurden von HOFFMANN (20) näher untersucht. Er fand, daß bei diesem Präparate zu dem Schließmuskel 3—6 erregende motorische Axonen führen, zu dem Öffnermuskel nur einer. Diese Axonen verlaufen in zwei verschiedenen Nervenbündeln, einem dicken, mit den Schließeraxonen und einem dünnen mit dem Öffneraxon; beide enthalten weiter zahlreiche sensible Fasern. Außer den genannten motorischen Axonen erhält jeder Muskel noch einen Axon, welcher jeweilig zusammen mit dem erregenden Bündel des antagonistischen Muskels verläuft. HOFFMANN (20) bewies durch Reizung für den Öffner die hemmenden Eigenschaften dieses Axons.

SEGAAR (31) hat auf Grund von Versuchen mit zentraler Reizung die Richtigkeit dieser Auffassung bestritten. Nach ihm sind: „Erregung und Hemmung keine spezifischen Eigenschaften bestimmter Axonen“. „Jeder Axon ist durch Konnektivreizung zu beeinflussen, und ist imstande, je nach der Reizstärke zu hemmen oder zu erregen“¹.

Bei den einfachen Muskelkontraktionen sind gewisse Erscheinungen zu beobachten, welche zuerst von RICHET (29) beschrieben wurden. Aus seinen Versuchen,

¹ l. c. S. 217 u. 218.

bei denen er hauptsächlich die Muskeln direkt reizte, ging hervor, daß Reize, die, ein einziges Mal erteilt, keinen Effekt hatten, bei Wiederholung mit nicht zu langen Ruhepausen, eine Muskelkontraktion hervorriefen. Bei frischen Präparaten war jeder folgende Reiz auch immer stärker wirksam als der vorangehende. Diese Tatsachen führten ihn zu der Aufstellung des Begriffes der „Addition latente“. Eine latente Addition konnte er nachher auch bei Vertebraten aufweisen (30).

K. LUCAS (23) untersuchte die Kontraktionen des Schließmuskels bei indirekter Reizung und kam zu der Auffassung, daß es zwei verschiedene Nerven-Muskelsysteme gibt, eines, das eine schnelle Zuckung verursacht, und ein anderes, das eine langsame Kontraktion zur Folge hat. In letzter Zeit ist diese Hypothese von BLASCHKO und Mitarbeitern bestritten worden (7), während MONNIER und DUBUISSON sie annehmen (26).

Die nachfolgende Arbeit beschäftigt sich speziell mit den Problemen der Erregung, doch ist auch der Hemmung ein Abschnitt gewidmet worden. Von den vielen beobachteten erwähnenswerten Erscheinungen sollen im allgemeinen nur diejenigen beschrieben werden, welche gut reproduzierbar sind. Indessen ist auch dann eine eingehende Analyse noch schwer zu geben. Die vorliegende Arbeit kann daher auch noch nicht ein völlig abgeschlossenes Bild der obengenannten Probleme geben.

Abschnitt II.

Die Muskelkontraktionen des Schließers der Schere von verschiedenen Crustaceen nach indirekter Reizung mit kurz dauernden Gleichströmen.

Indirekte Reizung mit kurz dauernden rechteckigen Gleichströmen ist bis jetzt nur von K. LUCAS (23) bei dem Schließer von der Schere des Flußkrebse zur Messung der Chronaxie benutzt worden. Er fand zwei verschiedene Kontraktionsarten, und zwar eine schnelle Zuckung und eine langsame Kontraktion. Diese unterschieden sich auch in der Reizbarkeit, und zwar hatte die schnelle Zuckung eine höhere Rheobase, aber eine kürzere Chronaxie als die langsame Kontraktion. Die Rheobase war 2—3mal höher, während die Chronaxie $1,2 \sigma$ betrug, gegen $2,3 \sigma$ bei der langsamen Kontraktion. Es sei hier schon auf die Tatsache aufmerksam gemacht, daß die Bestimmung der Chronaxie der langsamen Kontraktionsart auf folgende eigentümliche Weise stattfand: Die Reizung für diese Bestimmung war nicht, wie üblich, einfach, sondern ein bestimmter Reiz wurde 3mal, mit jedesmal $\frac{1}{2}$ Sek. Ruhe, wiederholt, da sonst keine Zuckung auftrat. Es ist aus der Versuchsbeschreibung aber nicht klar, ob auch die Reizung zur Bestimmung der Rheobase so ausgeführt wurde.

Von SEGAAR (31) ist gegen diese Versuche eingewandt worden, daß die hemmende Nervenfasern nicht durchgeschnitten war, und diese also in irgendeiner Weise auf die Ergebnisse einen Einfluß gehabt haben könne.

Es war also erwünscht, diese Versuche noch einmal zu wiederholen unter Ausschließung der hemmenden Faser. Diesbezügliche Versuche habe ich an verschiedenen Arten von Crustaceen ausgeführt.

Methodisches. Die Reizung fand statt mit rechteckigen Stromstößen, welche von einem Kontaktunterbrecher nach LUCAS geliefert wurden. Durch das Öffnen des ersten Kontakts wurde ein Kurzschluß unterbrochen, während der zweite Kontakt in den Kreis des Präparates eingeschaltet war. Es mußte sorgfältig kontrolliert werden, ob der Kurzschluß wirklich vollkommen war, was wegen Unsauberkeiten der Platinkontakte nicht immer der Fall war, und dann zu unzuverlässigen Resultaten führte. Daher wurde öfters mit einem Voltmeter nachgegangen, ob kein Spannungsunterschied anwesend war. Die Reizstärke wurde mit einem Potentiometer von 30 Ohm Widerstand reguliert. Die Reizelektroden bestanden aus chlorierten Silberdrähten und wurden vor jedem Versuch neu chloriert. Im allgemeinen wurden die Elektroden durch zwei Löcher im Panzer in den Meropodit eingeführt. Dies ergab bessere Resultate, als wenn eine der beiden durch die Amputationsstelle in den Ischiopodit eingeführt wurde. Bei den marinen Arten wurden die Nerven auch wohl freipräpariert und auf die Elektroden gelegt. Die angelegte Reizspannung variierte je nach den benutzten Arten und der Methode der Reizung zwischen 1 und 6 Volt. Die Stromrichtung war immer absteigend. Die Registrierung der Muskelkontraktionen fand auf verschiedene Weise statt, im allgemeinen aber isometrisch. Öfters wurden die Sehnen der Muskeln freipräpariert und mit dem Schreibhebel verbunden, was ein reineres Bild der entfaltenen Spannung liefert, als wenn der Schreiber mit der Spitze des Daktylopoditen verbunden ist. Zwischen zwei Reizen wurde meistens eine Ruhepause von mindestens 30 Sek. eingeschaltet.

Versuche.

a) *Astacus fluviatilis* und *Astacus leptodactylus*.

Diese zwei Arten von Süßwasserkrebsen (wir werden sie „*Astacus*“ und „*Leptodactylus*“ nennen), welche einander sehr ähnlich sind, wurden durcheinander benutzt. Im Anfang wurde nicht auf den Unterschied geachtet, später aber zeigte sich, daß es doch physiologische Verschiedenheiten gibt, und zwar ist die schnelle Zuckung bei *Astacus* etwas weniger kräftig als bei *Leptodactylus*.

Wenn man auf oben beschriebene Weise mit kurz dauernden Gleichströmen reizt und die resultierende Kontraktion isometrisch registriert, so fällt sofort auf, daß hier ein ausgesprochenes Beispiel der Alles-oder-Nichts-Relation vorzuliegen scheint (Abb. 1). Dieses war nach den Ergebnissen anderer Untersucher (HOFFMANN, 21; REITSMA und DU BUY, 28) nicht zu erwarten, da diese bei Versuchen mit mechanischer und Induktionsreizung die Gültigkeit dieser Beziehung nicht fanden. Es wird gezeigt werden, daß gerade die Art der Reizung einen großen Einfluß auf die Ergebnisse hat.

Bestimmt man die „minimale“ Kontraktion für Reizdauern zwischen 0,5 und 34 σ , so ist diese immer dieselbe, während auch bei beträchtlicher Zunahme der Reizstärke die Zuckungshöhe sich nicht ändert. Es gelingt nicht, durch Änderungen in der Reizzeit oder in der Spannung Übergangskontraktionen zu erzielen; immer bekommt man eine Zuckung, die zu gleicher Zeit maximal und minimal ist, im Gegensatz zu den Erscheinungen bei anderen Nerven-Muskelpräparaten. Benutzt man also Reize, deren Dauer nur um einen Bruchteil von einem Sigma kürzer ist als der

Schwellenwert für die maximale Kontraktion, so erzielt man bei Präparaten mit konstanter Reizbarkeit gar keinen wahrnehmbaren Effekt. Dies gilt ohne irgendwelche Ausnahme nur dann, wenn die angewandten

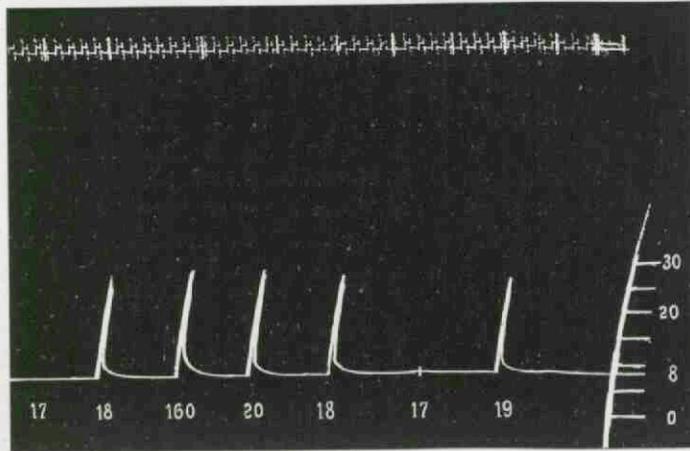


Abb. 1. *Astacus*. Schließerkontraktionen. Alles-oder-Nichts-Relation der schnellen Zuckung, Dünner Nerv und Öffnersehne durchschnitten. Reizdauer in Einheiten von 0,2 Sigma, wie in allen anderen Abbildungen. Isometrisch. Zeit 1 Sek. Eichung des Schreibers bis 30 g. Anfangsspannung 8 g.

Reize von kürzerer Reizdauer sind. Bei längerer Reizdauer tritt öfters doch eine kleine Kontraktion auf, aber diese ist von einem anderen Typus

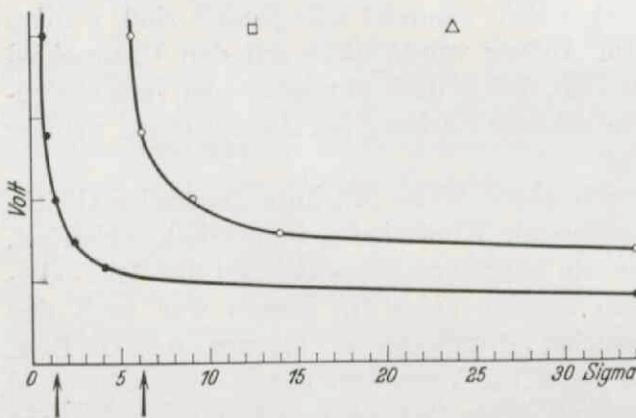


Abb. 2. Reizzeitspannungskurven für den Schließmuskel von *Astacus* und *Leptodactylus*. (Indirekte Reizung.)

und zwar viellangsamere. Der Übergang von dieser Kontraktion nach der schnellen Zuckung ist übrigens an sich ebenso plötzlich und ohne Zwischenstufen, wie die obenbeschriebene.

Die isometrisch entwickelte Kraft der schnellen Zuckung kann mehr als 50 g betragen. Bei einer freikontra-

hierenden Schere führt diese Zuckung bei *Leptodactylus* zu völligem Scherenschluß. Bestimmt man von dieser Zuckung die Reizzeit-Spannungskurve, so zeigt es sich, daß diese mit der von LUCAS (23) für den „Twitch“ bestimmten übereinstimmt. Die Variationen der gefundenen Werte waren ziemlich groß: So schwankte der Chronaxiewert zwischen 1 und 2 σ . Am häufigsten wurden Werte gefunden von ungefähr 1,4 σ (Abb. 2, untere Kurve). Es steht fest, daß diese Unterschiede nicht allein auf individuelle Variabilität zurückzuführen sind, vielmehr auch der Jahreszeit ein Einfluß

zuzuschreiben ist. Ein Faktor, welcher weiter die Chronaxiebestimmungen weniger genau macht, ist die Variabilität der Rheobase.

Macht man nun die Reize stärker, so erreicht man schließlich die Grenze, bei der die Zuckungshöhe nicht mehr konstant bleibt. Man findet nämlich immer eine zweite Schwelle, wo die Kontraktion ganz plötzlich wieder beträchtlich an Stärke zunimmt, um dann nunmehr wieder innerhalb gewisser Grenze bei jeder Reizstärke gleiche Ausschläge zu erzielen. Diese Spannungszunahme beträgt bis zu 40 g (Abb. 3). Es ergibt sich also die Möglichkeit, auch von dieser Kontraktion eine Reizeit-Spannungskurve zu bestimmen (Abb. 2, obere Kurve). Die Form dieser Kurve ist normal; für den Chronaxiewert findet man 6σ .

Fragt man sich, wie diese oben erwähnte stärkere Kontraktion zu erklären ist, so hat man verschiedene Möglichkeiten. Erstens könnte man annehmen, daß die Schwelle von anderen Nervenfasern überschritten wird. Dagegen sprechen aber verschiedene Tatsachen, und zwar speziell der Umstand, daß bei weiterer Verstärkung der Reizung wieder stufenweise stärker werdende Kontraktionen auftreten. Die Anzahl dieser

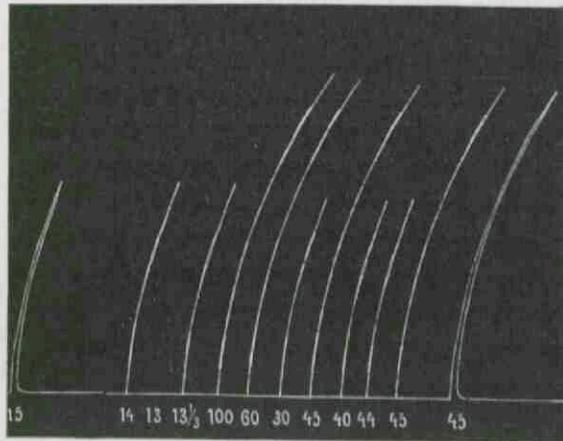


Abb. 3. *Leptodactylus*. Auftreten der größeren schnellen Zuckung. Erste und letzte Kontraktion mit laufendem Kymografie. Keine Präparation. Isometrisch.

Kontraktionsstufen ist nun aber größer als die Anzahl der motorischen Fasern (3—6). Deshalb können nicht alle Stufen auf die Aktivierung neuer Fasern zurückgeführt werden. Weiter ist es unwahrscheinlich, daß diese Nervenfasern alle eine andere Erregbarkeit haben, wobei letztere dann für die höheren Stufen schon sehr niedrig sein müßte!

Zweitens könnte man annehmen, daß stärkere Reize auch an der Anode einen Impuls entstehen lassen und (oder) auch bei der Öffnung des Stromes wirksam werden. Auch gegen diese Auffassung spricht die größere Anzahl der Kontraktionsstufen. So treten z. B., wenn der Strom nur geschlossen wird, schon mehrere Stufen auf, während man deren doch nur zwei erwarten dürfte, da ja von der Anode her nur ein zweiter Impuls kommen könnte.

Es bleibt also nur übrig, anzunehmen, daß ein Reiz mehrere Nervenimpulse in einem Axon entstehen läßt, und zwar um so mehr, je stärker der Reiz ist, oder je länger er dauert. Nur in dieser Weise scheint es möglich zu sein, die Gesetzmäßigkeit mit der die stärkeren Kontraktionen auftreten, zu erklären. Vollständigkeitshalber sei hier schon bemerkt,

daß speziell *Astacus* auf längere Reize auch noch in einer anderen Weise reagieren kann. Es nimmt nämlich dann nicht die Stärke, sondern auch die Dauer der Kontraktion zu, und zwar bisweilen so sehr, daß es zur Bildung eines zweiten Gipfels kommt. Alle Variationen zwischen einer kaum verlängerten Dekreszente und einem zweiten Gipfel, welcher selbst die schnelle Zuckung an Höhe übertreffen kann, kommen vor. Die weitere Besprechung dieser Erscheinung wird im nächsten Abschnitt gegeben werden. Ein Beispiel von einer etwas verlängerten Kontraktion — ohne daß es aber zur Ausbildung eines zweiten Gipfels kommt — findet man schon in Abb. 1, wo die Kontraktion auf eine Reizdauer von 32σ , verglichen mit einer solchen, die durch eine Reizung von $3,6 \sigma$ erzeugt wurde, verlängert ist.

Obwohl die Chronaxie der zuerst auftretenden Zuckung bei den meisten Präparaten ungefähr $1,4 \sigma$ betrug, gab es auch Fälle, speziell wenn *Astacus* als Versuchsobjekt benutzt wurde, bei denen die Chronaxie der zuerst wahrnehmbaren Kontraktion 6σ war. Es ist deutlich, daß bei diesen Präparaten die normale schnelle Zuckung nicht auftrat, und man findet dann auch Übergangsformen, wo die Zuckung mit Chronaxie $1,4 \sigma$ wohl auftritt, aber schon im Anfang oder nach einigen Reizen sehr schwach wird und bald ganz verschwindet. Bei *Leptodactylus* verschwindet diese Kontraktion meistens nur nach einer großen Anzahl von Reizen. Auffällig ist, daß dann die zweite Kontraktion nur wenig schwächer wird, während die erste ganz fortfällt. Es muß also immer eine Chronaxiebestimmung stattfinden, um zu wissen, welche Kontraktionsstufe in jedem gegebenen Falle vorliegt.

b) *Homarus vulgaris*.

Anatomisch stimmen die Verhältnisse ganz mit denen von *Astacus* und *Leptodactylus* überein. Man hat aber den Vorteil, daß man die Nerven freipräparieren und in Seewasser bewahren kann. Nach dem Abschneiden des Beines verschwindet die Dauerkontraktion der Scherenmuskeln auch viel schneller, wenn das Präparat in Seewasser getaucht wird als an der Luft. Alle Präparate wurden immer längere Zeit vor der Benutzung in Seewasser gelegt. Die isometrischen Schreibhebel waren sehr stark und bestanden aus einer kräftigen Stahlfeder, welche an einen Halter von Messing gelötet war. In der Mitte, ganz nahe an der Drehungsachse, war ein Stahldraht befestigt, welcher durch einen Haken mit der Sehne des Muskels verbunden war. Immer wurde darauf geachtet, daß alle Teile gut befestigt waren. Dennoch traten dann und wann Verschiebungen der Nulllinie auf, da die Kontraktionen bisweilen so kräftig waren, daß ein Durchbiegen der Messingstange, womit die Schreibhebel an einem Stativ befestigt waren, wahrzunehmen war. Methodik der Reizung wie oben.

Wurden die Chronaxiebestimmungen ausgeführt, während die Kontraktionen mit einem Schreiber registriert wurden, so trat als erste eine sehr kräftige schnelle Kontraktion auf mit einer Chronaxie von ungefähr 6σ . Es zeigte sich aber, daß dieser eine andere Kontraktion voranging,

welche nur zu beobachten war, wenn die Schere sich frei kontrahierte. Bei einigen Präparaten wurde dann eine äußerst geringe Bewegung von der Spitze des Dactylopodits wahrgenommen. Die Chronaxiebestimmungen führten hier zu einem Wert von ungefähr $1,4 \sigma$. Öfters war es unmöglich die Chronaxie zu bestimmen, da diese Kontraktion nach einigen Reizen schon verschwand und auch vielfach gar nicht auftrat. Von einem der am besten gelungenen

Versuche gibt die nebenstehende Tabelle die Ergebnisse.

Man könnte diesen zwei Gruppen von Kontraktionen eine gleiche Bedeutung, wie den von LUCAS (23) bei *Astacus* gefundenen, beimessen, aber im Gegensatz zu jenen ist die Chronaxie der schwächeren Kontraktion hier kürzer, als die der stärkeren, auch tritt die schwache Kontraktion hier schon nach einem einzelnen Reiz auf. Es liegt daher viel näher, diese Kontraktionen mit den im vorigen Paragraphen für *Astacus* beschriebenen zu vergleichen.

Die Chronaxiewerte stimmen sehr gut über-

ein, nur ist die Kontraktion mit Chronaxie $1,4 \sigma$ hier immer sehr schwach, was bei *Astacus* nur selten der Fall ist. Auch ist der Unterschied in der Spannungsentwicklung der zwei Kontraktionen bei *Homarus* viel größer als bei *Astacus*.

Da es nicht möglich war, die schwache Kontraktion zu registrieren, konnte nicht bewiesen werden, daß diese auch der Alles-oder-Nichts-Relation folgt, doch ist das wohl mit größter Wahrscheinlichkeit anzunehmen, da die stärkere Kontraktion diese Relation wieder auffällig gut zeigt (Abb. 4).

Reizzeit in Sigma	Schwellenwert der Reizstärke in Prozent von 4 Volt		Bemerkungen
	Kleine Kontraktion	Große Kontraktion	
34	16,5		Rheobase K. K.
1,4	33		Chronaxie K. K.
34	17,5		Rheobase K. K.
1,4	35		Chronaxie K. K.
34		34	Rheobase G. K.
6,0		68	Chronaxie G. K.
34		40	Rheobase G. K.
5,4		80	Chronaxie G. K.
34	18		Rheobase K. K.
3,8	25		
2,8	30		
1,8	36		Chronaxie K. K.
1,5	40		
1,2	50		
1,0	60		
34	19		Rheobase K. K.
1,6	38		Chronaxie K. K.
34		49	Rheobase G. K.
5,6		98	Chronaxie G. K.
34		49	Rheobase G. K.
			15 Min. Ruhe
34	19		Rheobase K. K.
3,2	25		
1,8	30		
1,4	38		Chronaxie K. K.
34	19		Rheobase K. K.
0,8	50		
0,6	60		
1,8	30		
34	20		Rheobase K. K.
1,4	40		Chronaxie K. K.
34		65	Rheobase G. K.
5,8		130	Chronaxie G. K.

Die Stärke der Kontraktion mit der Chronaxie von 6σ variiert bei verschiedenen Präparaten um mehrere hundert Gramm, und zwar tritt dieser Unterschied auch zwischen den zwei Scheren eines Tieres auf. Wie bekannt hat *Homarus* zwei verschiedene Scheren, eine scharfe, die im Habitus sehr mit den Scheren von *Astacus* übereinstimmt, und eine

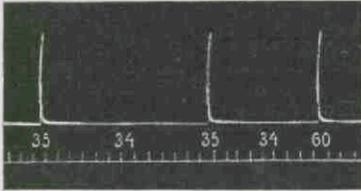
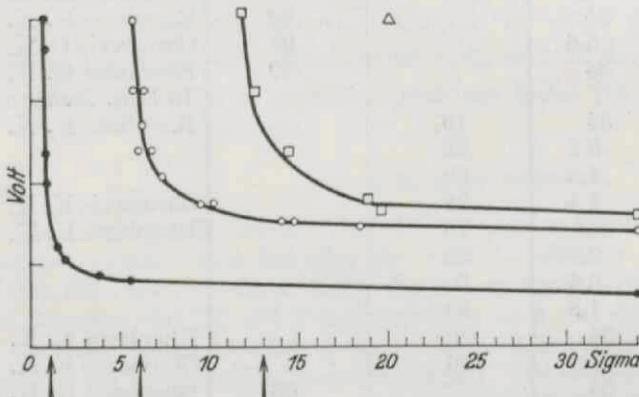


Abb. 4.

Homarus. Alles-oder-Nichts-Relation der Kontraktion mit Chronaxiewert von 6σ . Schließersehne am Schreibhebel befestigt. Dünner Nerv durchschnitten. Isotonisch. Belastung 14 g. Zeit 6 Sek.

stumpfe, welche an der inneren Seite mit einigen groben Zähnen versehen ist. Nun war immer die Kontraktion von der scharfen Schere viel stärker als die der stumpfen. Es ist möglich, daß diese verschiedene Reaktion mit funktionellen Unterschieden zusammenhängt, da die scharfe Schere für das Abschneiden von Gegenständen benutzt wird, und die stumpfe Schere mehr für das Festhalten oder für das Zerquetschen von Muschelschalen. Auch bei diesem Objekt findet man bei stärkerer Reizung mehrere

Stufen von Kontraktionsstärken. Es war noch möglich, für die Stufe, welche auf die oben beschriebene folgte, eine Reizzeit-Spannungskurve zu bestimmen. Der Chronaxiewert war ungefähr 13σ (Abb. 5). Merkwürdig ist, daß die Rheobase nur wenig höher ist, als die der Kontraktion von 6σ . Die Spannungsentwicklung ist beträchtlich größer und betrug

Abb. 5. Reizzeitspannungskurven für den Schließmuskel von *Homarus* (indirekte Reizung).

öfters 500 g mehr als bei der vorhergehenden Kontraktion. Für die weiteren Stufen findet man in Abb. 5 einige Schwellenwerte angegeben.

Diese Ergebnisse wurden mit drei verschiedenen Arten von Reizung des Nerven erhalten. 1. Die Elektroden wurden einfach in den Meropodit eingeste-

stochen, nachdem das dünne Nervenbündel mit dem von HOFFMANN (20) als Hemmungsfaser beschriebenen Axon im Gelenk zwischen Meropodit und Carpopodit durchschnitten worden war. Auch wenn die Durchschneidung nicht stattfand, waren die Ergebnisse doch dieselben. 2. Der dicke Nerv wurde im Meropodit freipräpariert und als Ganzes auf die Elektroden gelegt. 3. Der freipräparierte dicke Nerv wurde mit einer feinen Nadel in verschiedene Stränge verteilt; mit schwacher faradischer oder mit mechanischer Reizung wurde das Bündel gesucht,

welches die, die Schließung erzeugenden Fasern enthielt und dieses, wenn möglich, noch weiter zerlegt und so dünn wie möglich gemacht. Es zeigte sich dabei, daß weitaus der größte Teil des Bündels aus sensiblen Fasern besteht. Immer gab nur ein einziges Bündel bei Reizung Anlaß zu Schließung. Bei Berührung dieses haarfeinen Nervenbündels mit den Elektroden trat meistens ohne weiteres schon Schließung auf. Öfters war es sogar nur nötig das Faserbündel aus dem Wasser zu holen um eine Schließung zu erzeugen. Um jede Berührung mit Metall zu umgehen, wurden Reizelektroden aus U-förmig umgebogenen, mit Seewasser gefüllten Glasröhren hergestellt. Die Röhren wurden mit in Seewasser getränkten Wattepfropfen, welche die Nerven trugen, abgeschlossen. In diese Röhren tauchten die chlorierten Silberdrähte. Aber auch diese Vorsichtsmaßregeln konnten das Auftreten von spontanen Kontraktionen nicht verhindern. Nur einige Präparate waren brauchbar, diese lieferten wieder die gleichen Resultate, wie die bei den anderen Reizmethoden erzielten; mit dem Unterschied jedoch, daß die Rheobase viel niedriger geworden war. Das Auftreten von den spontanen Kontraktionen scheint Änderungen im Verhalten des Demarkationsstromes zuzuschreiben zu sein, welche Änderungen bei Berührung des Nervenbündels mit den Elektroden auftreten. Dieser Demarkationsstrom wirkt dann als ein konstanter Reizstrom.

c) *Maja squinado*.

Die Schere des ersten Laufbeins wurde in gleicher Weise behandelt wie die von *Homarus*. Überhaupt war die Methodik bei alle marinen Arten die gleiche. Für die Chronaxiebestimmungen des Schließers wurden im allgemeinen die Hemmungsfasern nicht durchschnitten. Dazu ist es nämlich nötig, den Nerven ganz frei zu präparieren und in verschiedene Stränge zu zerlegen, da es bei Krabben nur ein Nervenbündel gibt. Aber auch dann kann man noch nicht wissen, ob man die hemmende Faser ausgeschaltet hat, da man zwar wohl die erregende Faser des Öffners aufsuchen und beseitigen kann, doch es ist dann nicht sicher, daß auch die hemmende Faser dabei ist. Die anatomischen Verhältnisse von Krabben sind noch unbekannt, und es ist also fraglich, ob auch bei diesen Tieren die hemmende Faser des Schließers mit dem erregenden Axon des Öffners zusammen verläuft. Aus den Versuchen mit *Astacus*, *Leptodactylus* und *Homarus* geht aber hervor, daß die Anwesenheit der Hemmungsfaser keinen Einfluß auf die Chronaxiebestimmung hat, und es ist also wohl anzunehmen, daß dies auch hier nicht der Fall ist. Es wurde also nur die Sehne des Schließers an einem isometrischen Schreiber befestigt, oder die Sehne des Öffners durchschnitten.

Die Ergebnisse stimmen im ganzen sehr gut mit denen von *Homarus* überein. Auch hier tritt eine kleine Kontraktion auf, die nur visuell als eine geringe Bewegung der Scherenspitze zu beobachten ist. Sie hat eine Chronaxie von $1,4 \sigma$. Der Wert variierte zwischen $1,0$ und $1,5 \sigma$. Auch bei diesem Objekt kann diese Kontraktion schon im Anfang fehlen, ist aber im allgemeinen etwas deutlicher als bei *Homarus*. Daneben gab es noch eine viel stärkere Kontraktion mit einer Chronaxie von $6-7 \sigma$, welche aber schwächer war als die entsprechende von *Homarus*, und bei

frei kontrahierender Schere nicht zu einem vollständigen Scherenschluß führte. Diese folgte wieder der Alles-oder-Nichts-Relation. Auch traten

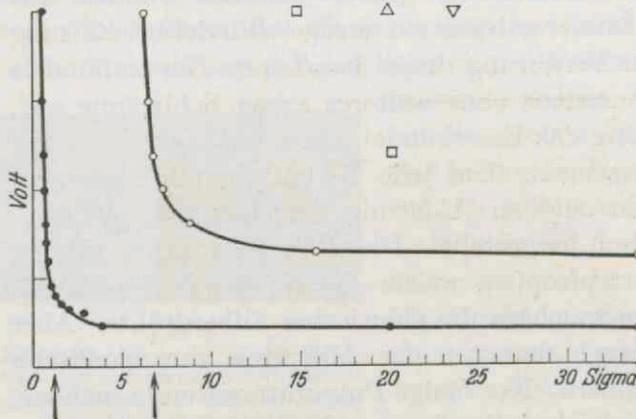


Abb. 6. Reizzeitspannungskurven für den Schließmuskel von *Maja* (indirekte Reizung).

stärkere Kontraktionen mit bestimmten Schwellenwerten auf. In Abb. 6 sind die Reizzeit-Spannungskurven wiedergegeben. Die Anzahl der für die stärkeren Kontraktionen festgestellten Werte ist zu klein, um Aufschlüsse über die Chronaxiewerte zu geben; sie sollen nur zur Illustration dieser Kontraktionen dienen. Die entwickelten Muskel-

spannungen sind viel kleiner als diejenigen von *Homarus*, was wegen der geringeren Größe der Muskeln nicht wundernehmen kann.

d) *Cancer pagurus*.

Die Methodik wie bei *Maja*; dieselben Bedingungen wie dort gelten auch hier. Es wurden nur einige Aufnahmen mit isometrischer Registrierung gemacht.

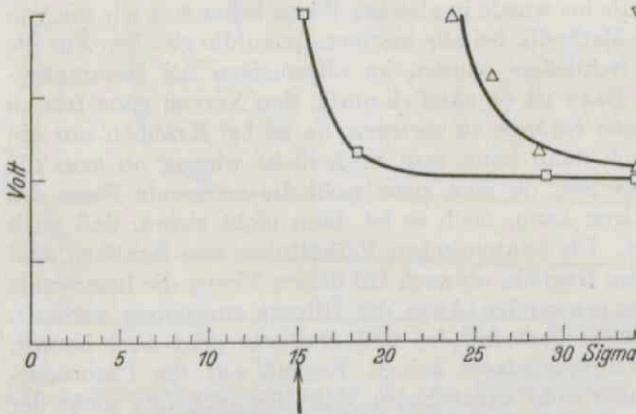


Abb. 7. Reizzeitspannungskurven für den Schließmuskel von *Cancer* (indirekte Reizung).

Bei diesem Präparate war es merkwürdig, daß die erste gut ausgebildete Kontraktion eine sehr lange Chronaxie hatte, nämlich ungefähr 13 σ . Es ging dieser wohl eine andere zuvor, aber diese war sehr schwach und verschwand nach einigen Reizen. Eine richtige Chronaxiebestimmung war daher nicht mög-

lich, aber es ist wohl wahrscheinlich, daß der Wert ungefähr 6 σ betrug.

Im Gegensatz dazu waren die stärkeren Kontraktionen hier sehr gut ausgebildet und es wurden verschiedene Stufen in dem angewandten Reizbereich wahrgenommen (Abb. 7).

Die höheren Kontraktionen zeigten bisweilen eine Ausnahme von der bisher immer als gültig befundenen Alles-oder-Nichts-Relation, und zwar so, daß die Kontraktion bei einem stärkeren Reiz stärker war als

bei einem schwächeren. Wenn z. B. die Kontraktion mit 13σ als Chronaxie eine Spannung von 50 g erreichte, sowohl bei einer Reizstärke von 6 Volt als auch bei einer von 9,5 Volt, so war die folgende Kontraktion bei 6 Volt 600 g und bei 9,5 Volt sofort 700 g, ohne daß weitere Übergänge da waren (Abb. 8). Für die Erklärung dieser Erscheinung sei auf den theoretischen Teil verwiesen. Es ist nicht unmöglich, daß die Erscheinung

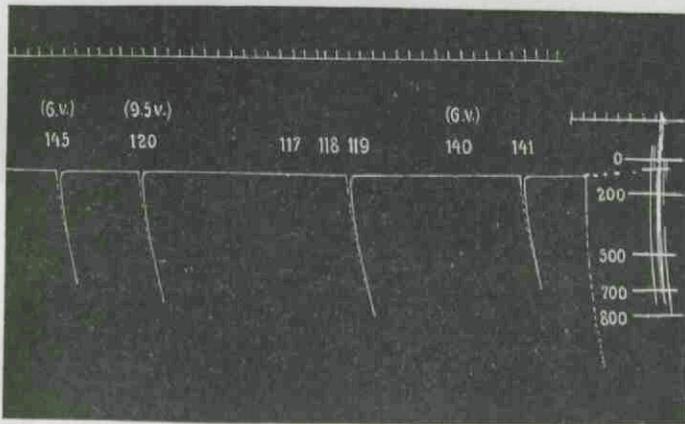


Abb. 8. *Cancer*. Ausnahme von der Alles-oder-Nichts-Relation für eine sehr kräftige schnelle Zuckung. Reizdauer wie oben angegeben (Abb. 1). Reizstärke in Volt. Eichungskurve des Schreibhebels bis 800 g. Isometrisch. Zeit 6 Sek.

auch bei den stärkeren Kontraktionen von *Astacus*, *Leptodactylus*, *Homarus* und *Maja* auftritt. Bei diesen Arten sind solche Kontraktionen aber viel schwieriger zu erhalten, da starke Reizung dort viel schädlicher ist. Jedenfalls findet man die Abweichung von der Alles-oder-Nichts-Relation nicht bei den Kontraktionen mit den Chronaxiewerten 1,2 und 6σ . Auch bei *Cancer* zeigten nicht alle Präparate die Erscheinung; wenn sie überhaupt auftrat, dann geschah dies nur bei Kontraktionen auf stärkere Reizung. Bei *Homarus* wurde sie ebenfalls bei stärkerer Reizung in einzelnen Fällen einwandfrei, jedoch weniger ausgesprochen, beobachtet.

Abschnitt III.

Indirekte Reizung mit lang dauernden Gleichströmen.

Die langsame Kontraktion.

Daß neben der schnellen Zuckung eine langsame Kontraktion vorkommt, wird von verschiedenen Autoren angegeben. Wie schon im vorigen Abschnitt beschrieben war, erhielt K. LUCAS (23) langsame Kontraktionen durch Wiederholung kurzer rechteckiger Stromstöße. RICHEL (29) bekam durch faradische Reizung oder einzelne Induktionsschläge gemischte Kontraktionsformen, aber erst TEN CATE (12) gelangte zu der Auffassung, daß diese Kontraktionen aus zwei verschiedenartigen Muskelkontraktionen bestehen. Andere Untersucher (BIEDERMANN, 4;

EWALD, 15) fanden, daß lang dauernde Gleichströme Dauerkontraktionen des Schließers hervorriefen. Sie äußern sich aber nicht über die Natur dieser Kontraktion. Es zeigte sich bei meinen Versuchen indessen, daß diese Methode der Reizung die beste ist, um die langsame Kontraktion

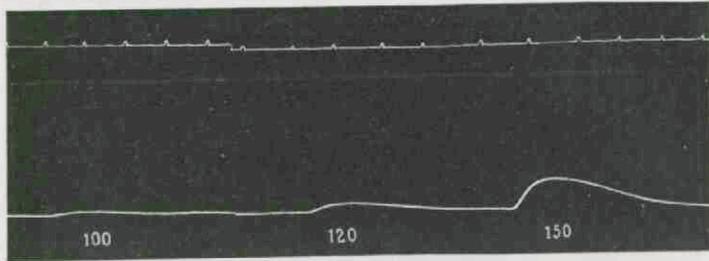


Abb. 9. *Astacus*. Langsame Kontraktionen. Reizdauer 20–36 σ . Öffnersehne und dünner Nerv durchschnitten. Isometrisch. Zeit $\frac{1}{5}$ Sek.

zu bekommen. Alle benutzten Arten (also *Homarus*, *Astacus*, *Leptodactylus*, *Maja* und *Cancer*) zeigten bei geeigneter Reizstärke eine Dauerkontraktion, welche zwei Gipfel hat: Erst tritt ein steiler Gipfel auf, dann eine Senkung, wonach ein zweiter, flacher Gipfel folgt. Das Bild stimmt vollkommen mit einer typischen Veratrinzuckung eines Vertebratenmuskels überein. Die klarsten Ergebnisse erhält man mit *Astacus*

und *Leptodactylus*. Die marinen Arten sind zu diesen Versuchen weniger

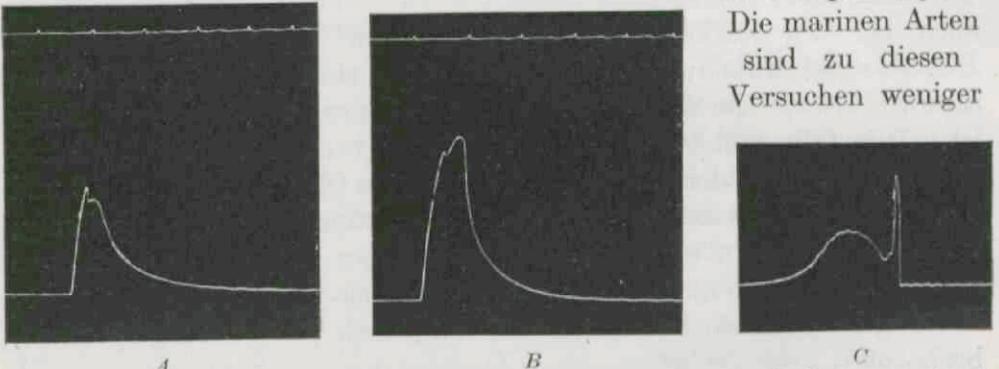


Abb. 10 A–C. *Astacus*. A. Veratrinartige Kontraktionen; erste schnelle Zuckung mit gut ausgebildeter langsamer Nachkontraktion. Reizzeit ungefähr 15 σ . Isometrisch. Schreiber an der Sehne des Schließers. Zeit $\frac{1}{5}$ Sek. B. Zweite schnelle Zuckung mit langsamer Nachkontraktion. Dasselbe Präparat wie A. C. Veratrinartige Kontraktion bei sehr langem Gleichstromreize. Dünner Nerv durchschnitten. Schreiber an der Sehne des Schließers. Isometrisch. C. von rechts nach links zu lesen.

geeignet, da bei ihnen die schnelle Zuckung mit 1,2 σ als Chronaxie sehr klein ist, und es daher nicht möglich ist, festzustellen, ob diese Kontraktion am Anfang der Dauerkontraktion auftritt oder nicht.

Reizt man *Astacus* oder *Leptodactylus* mit lang dauernden Gleichströmen, welche unterhalb der Rheobase der schnellen Zuckung liegen, so entwickelt sich mit einer längeren Latenzzeit (abhängig von der Reizstärke) eine langsame Kontraktion, welche sowohl mit der Stromstärke als auch mit der Stromdauer an Höhe zunimmt (Abb. 9). Diese

Kontraktion tritt nicht nur auf bei Präparaten, wo beide Nervenbündel intakt sind, sondern auch bei solchen, wo der dünne Nerv durchgeschnitten ist, aber nie bei Präparaten mit durchgeschnittenem dicken Nerv. Wählt man die Stromdauer sehr lang, so nimmt die Kontraktion schon während der Reizung wieder an Stärke ab und kann auch ganz verschwinden. Beim Unterbrechen des Stromes tritt auch dann und wann eine Dauerkontraktion auf, aber im allgemeinen bleibt diese aus.

Es gibt Präparate, bei denen man die langsame Kontraktion schon mit Reizen von einer Dauer von 34σ und kürzer bekommen kann, so

daß die Möglichkeit zu einer Bestimmung der Reizzeit-Spannungskurve gegeben ist. Da diese aber bald die Kurve für die schnelle Zuckung schneidet, so ist die Bestimmung nur über einen kleinen Kurvenabschnitt möglich. Verdoppelte man die Stromstärke, welche bei 34σ gerade eine

wahrnehmbare Kontraktion erzeugte, so wurden Zahlen um 17σ herum erhalten. Man könnte diese Zahlen ebensogut Chronaxiewert nennen, als den von LUCAS (23) angegebenen Wert von 2.3σ . Macht man die Stromstärke so groß, daß auch die Rheobase der schnellen Zuckung überschritten wird, so treten beide Kontraktionen auf,

und man bekommt die schon erwähnten veratrinartigen Kontraktionen (Abb. 10). In dieser Abbildung findet man unter A eine Abbildung einer normalen schnellen Zuckung (Chronaxiewert $1,2 \sigma$), welche eine langsame Nachkontraktion hat. Unter B findet man vom selben Präparat und bei gleicher Reizstärke eine stärkere schnelle Zuckung (Chronaxiewert 6σ), mit einer langsamen Kontraktion, welche diese noch an Höhe übertrifft. Unter C ist eine Kontraktion abgebildet, welche mit sehr langer Reizdauer erhalten wurde.

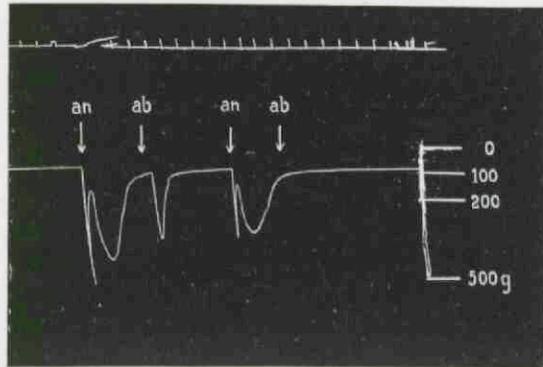


Abb. 11. *Homarus*. Veratrinartige Kontraktionen bei längerer Dauer des Gleichstroms. Isometrisch. Dünner Nerv durchgeschnitten. Zeit 6 Sek. Eichung bis 500 g.

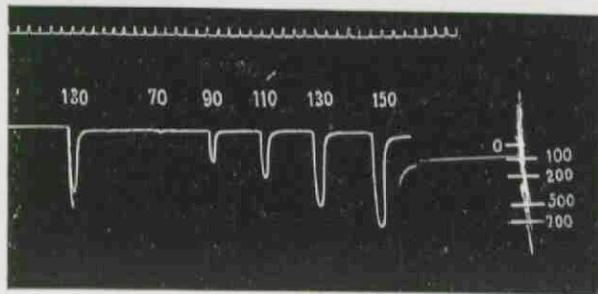


Abb. 12. *Homarus*. Langsame Kontraktionen auf kurz dauernde Reize. Keine Alles-oder-Nichts-Relation. Nur die erste Kontraktion zeigt auch die schnelle Zuckung. Isometrisch. Schreibhebel an der Sehne des Schließers. Eichung bis 700 g. Zeit 3 Sek.

Bei *Homarus* und den anderen marinen Arten ist die langsame Kontraktion viel weniger ausgeprägt; auch bei lang dauernden Gleichströmen treten im allgemeinen eher sehr starke als lang währende Kontraktionen auf. Aber dennoch ließen sich auch hier typische veratrinartige Kontraktionen bisweilen beobachten. In Abb. 11 findet man ein Beispiel davon für *Homarus*.

Einige Male wurden auch hier Präparate gefunden, bei denen die langsame Kontraktion auch bei kürzeren Reizdauern auftrat. In Abb. 12 zeigt die erste Kontraktion eine Veratrinform, bei den folgenden ist die schnelle Zuckung weggefallen und nun ist keine Spur von der Alles-oder-Nichts-Relation übrig, mit zunehmender Reizdauer nimmt auch die Kontraktion an Stärke zu. Solche Kontraktionen sind jedoch meistens sehr inkonstant; ein gleicher Reiz erzeugte bei Wiederholung öfters ein ganz anderes Resultat. Für die Deutung sei auf den theoretischen Teil hingewiesen.

Abschnitt IV.

Die Aktionsströme des Schließers von *Astacus* und *Leptodactylus* auf indirekte Reizung mit Gleichströmen.

Ableitungen der Aktionsströme bei dieser Art Reizungen sind bis jetzt nur wenig untersucht worden, nur bei EWALD (15) findet man eine Angabe über die bei indirekter Reizung mit lang dauerndem Gleichstrom auftretenden Aktionsströme des Muskels. Er hat aber sehr starke Ströme benutzt (30—40 Volt) und bekam hochfrequente Aktionsströme, welche unregelmäßig waren, daneben aber auch Aktionsströme mit einer niedrigeren Frequenz. Der Muskel kontrahierte sich nur im Anfang ein wenig. Bei der sehr großen Stärke des Reizes war wohl anzunehmen, daß durch das Auftreten von Stromschleifen eine direkte Muskelreizung aufgetreten ist. Die in den vorangehenden Abschnitten beschriebenen Ergebnisse ergaben nun verschiedene Probleme über die Verhältnisse der Aktionsströme unter diesen Bedingungen.

Die Hauptfragen waren:

1. Folgt der Aktionsstrom der schnellen Zuckung mit der Chronaxie $1,4 \sigma$ auch der Alles-oder-Nichts-Relation?
2. Wie verhält sich der Aktionsstrom bei der stärkeren Kontraktion mit der Chronaxie von 6σ und wie bei den noch stärkeren Kontraktionen?
3. Welcher Aktionsstrom begleitet eine langsame Kontraktion, oder ist diese Kontraktion wirklich „tonisch“ und daher nicht von einem Aktionsstrom begleitet?

Methodisches. Die Reizung erfolgte ganz wie auf Seite 351 beschrieben wurde. Das Präparat wurde so viel wie möglich geschont und der dünne Nerv und die Öffnersehne nicht durchschnitten. An der Basis von dem festen Scherenast und an der Basis des Propodits, wo der Schließermuskel am Panzer festsetzt, wurden zwei Löcher gebohrt, ohne daß der Muskel beschädigt wurde. In die zwei Löcher wurden Wollfäden geführt, welche mit einer isotonischen 1,2%igen

NaCl-Lösung getränkt waren. Diese Wollfäden waren an durchtränkten Wattepfropfen, welche zwei U-förmige Röhren abschlossen, befestigt. Die Röhren waren auch mit 1,2%iger NaCl-Lösung gefüllt, in welche zwei spiralförmige, chlorierte Silberelektroden tauchten. Diese führten weiter zum EINTHOVENschen Saitengalvanometer. Auch das Mechanogramm wurde photographisch registriert. Hierzu wurde ein isometrischer Saitenhebel senkrecht vor den Spalt des Registrierapparates gesetzt. Bei schrägem Stand dieses Hebels wurde das Bild undeutlich, was in einigen Abbildungen zu bemerken ist. Zeitmarkierung erfolgte jede $\frac{1}{5}$ Sek. mit einer JACQETSchen Uhr.

Da isometrische Kontraktion benutzt wurde, und die Elektroden in den Löchern im Panzer gut fixiert waren, sind Verschiebungen der Elektroden und somit Deformationsströme ausgeschlossen. Die auf diese Weise erhaltenen Aktionsströme sind fast rein monophasisch.

a) Der Aktionsstrom der schnellen Zuckung.

Die einfache schnelle Zuckung (Chronaxie $1,4 \sigma$) ist von einem Aktionsstrom des normalen Typus begleitet, welcher eine Stärke von einigen Millivolt erreichen kann (Abb. 13a). Wenn der Reiz innerhalb der auf S. 352 genannten Grenzen verändert wird, so daß die Kontraktionshöhe gleichbleibt, ändert sich auch der Aktionsstrom nicht. Der Aktionsstrom folgt also genau wie die Kontraktion und innerhalb derselben Grenzen der Alles-oder-Nichts-Relation. Wenn man Reizzeit-Spannungsbestimmungen ausführt, so zeigt es sich, daß Ströme unterhalb der Schwelle der schnellen Zuckung auch keinen Saitenausschlag ergeben. Das hat eine doppelte Bedeutung.

Erstens wird dadurch die Möglichkeit ausgeschlossen, daß der Aktionsstrom ganz oder teilweise auf Stromschleifen beruht, denn sonst müßte ja die Saite wohl einen Ausschlag ergeben.

Die Methode der Reizung mit konstantem Strom ist vorteilhafter als die Reizung durch Induktionsschläge, denn die Größe eines Induktionsreizes läßt sich ja nur variieren durch Änderung der Stromstärke und nicht durch die Änderung der Reizzeit. Da nun diese Reizzeit sehr kurz ist, muß die Intensität des Induktionsschlages sehr stark sein.

Eine hohe Intensität führt dann aber leicht zu Stromschleifen, deren Größe unkontrollierbar ist.

Diese Bedenken bestehen nicht für die hier angewandte Reizmethode. Denn diese bietet die Möglichkeit nachzugehen, wie groß der Stromüberlauf eines Reizes von bestimmter Stärke ist, was für sehr starke Reize wichtig ist. Man bedenke auch, daß die Bedingungen für das Auftreten von Stromschleifen hier außerordentlich günstig sind; die anzuwendenden Reizstärken sind doch verhältnismäßig sehr hoch, und die Reizelektroden stehen mittels der Gewebeflüssigkeit in gut leitender Verbindung mit dem Muskelgewebe und den Ableitelektroden¹.

Zweitens wird eine Lösung der Frage, wie es möglich ist, daß unterschwellige Reize bei Wiederholung doch eine Muskelkontraktion erzeugen können (latente Addition) wie es RICHET und LUCAS gefunden haben, noch erschwert.

¹ Siehe JORDAN u. VAN DER FEEN: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden von ABDERHALDEN Bd. 4, Abt. 9, S. 295.

Es bleibt nämlich nicht nur jeder mechanische, sondern auch jeder elektrische Effekt des Muskels, auf einen unterschwelligem Reiz aus.

b) Der Aktionsstrom der stärkeren, schnellen Zuckungen.

Die Aktionsströme der stärkeren Kontraktionen unterschieden sich immer durch das Auftreten mehrerer Gipfel von den obenbeschriebenen Aktionsströmen.

Wenn man nämlich die Reizstärke zunehmen läßt, tritt bei einer bestimmten Reizstärke ein zweiter Gipfel auf, der bei verschiedenen

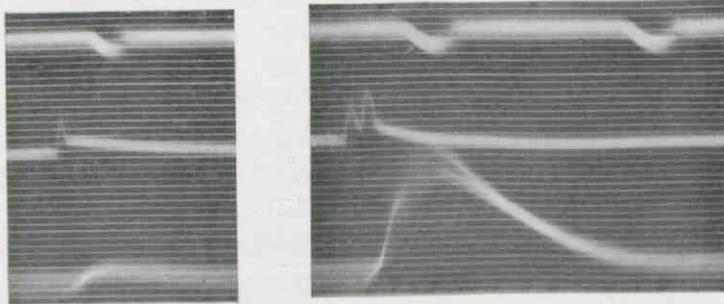


Abb. 13 *A* und *B*, *Astacus*. *A*. Aktionsstrom der schnellen Zuckung. Untere Kurve zeigt das Mechanogramm, Obere Zeit in $\frac{1}{5}$ Sek. *B*. Dasselbe Präparat wie bei *A*. Der zweigipflige Aktionsstrom der zweiten schnellen Zuckung.

Präparaten in verschiedenen Abständen von dem ersten folgen kann. Dies kann wegen des Unterschiedes im Abstand zwischen den Ableit-elektroden und wegen der anderen komplizierten Verhältnisse, die hier vorliegen, nicht wundernehmen. Der zweite Gipfel ist meistens höher als der erste und bisweilen fast eine Fortsetzung von diesem, in anderen Fällen aber sehr deutlich davon durch eine Senkung geschieden (Abb. 13*b*). Bei längerer Reizdauer oder größerer Reizstärke treten immer mehrere Gipfel auf. Während festgestellt wurde, daß der zweite Gipfel zugleich mit der Zuckung von 6σ als Chronaxiewert auftritt, ist es noch nicht gelungen, aufzufinden, wie die Chronaxie der weiteren Kontraktionen mit der Anzahl der Gipfel zusammenhängt. Prinzipiell ist das auch nicht sehr wichtig; von wesentlich größerer Bedeutung ist die Tatsache, daß die verschiedenen Gipfel in einem viel größeren Zeitabstand aufeinander folgen, als die Dauer des Reizes beträgt. Man kann hier also von einer „Afterdischarge“ sprechen, trotzdem keine Ganglienzellen dazwischen geschaltet sind: Ein Beispiel für „zentrale Eigenschaften“ peripherer Nerven bei Wirbellosen.

Das Hinzutreten eines zweiten Gipfels bei steigenden Reizwerten geschieht absolut plötzlich und es gibt keinen einzigen Unterschied zwischen dem Aktionsstrom, der durch einen Reiz entsteht, welcher gerade eine erste schnelle Zuckung erzeugt und einem solchen, bei dem der Reiz gerade unter der Schwelle für das Auftreten des zweiten Gipfels liegt.

c) Die Aktionsströme der langsamen Kontraktion.

Bei lang dauernden schwachen Gleichströmen reagiert, wie oben beschrieben wurde, der Muskel nur mit einer langsamen Kontraktion. Leitet man unter diesen Umständen den Aktionsstrom ab, so zeigt das Elektrogramm ein sehr merkwürdiges Bild. Mit einer deutlichen Latenzzeit treten sehr kleine periodische Schwankungen auf, welche allmählich größer werden. Nach einer Anzahl dieser Schwankungen wird auch die Muskelkontraktion sichtbar (Abb. 14a). Wenn man die Stromdauer sehr lang macht, kann die Muskelkontraktion wieder verschwinden, während die Aktionsströme fort dauern. Es kommt aber auch vor, daß gerade die Muskelkontraktion bestehen bleibt, während die Aktionsströme aufhören. In letzterem Falle wird die Kontraktion aber nie stärker¹. Immer ist die

¹ Diese Nachkontraktion ohne Aktionsströme wird von mir als eine Kontraktur aufgefaßt, welche wesentlich verschieden ist von der langsamen Kontraktion. Während einer Kontraktur wurde nie eine Abweichung der Saite von der Nulllage beobachtet. Daß auch diese Muskeln unter Umständen Kontrakturen geben können, ist selbstverständlich. Diese Kontrakturen wurden nicht weiter untersucht.

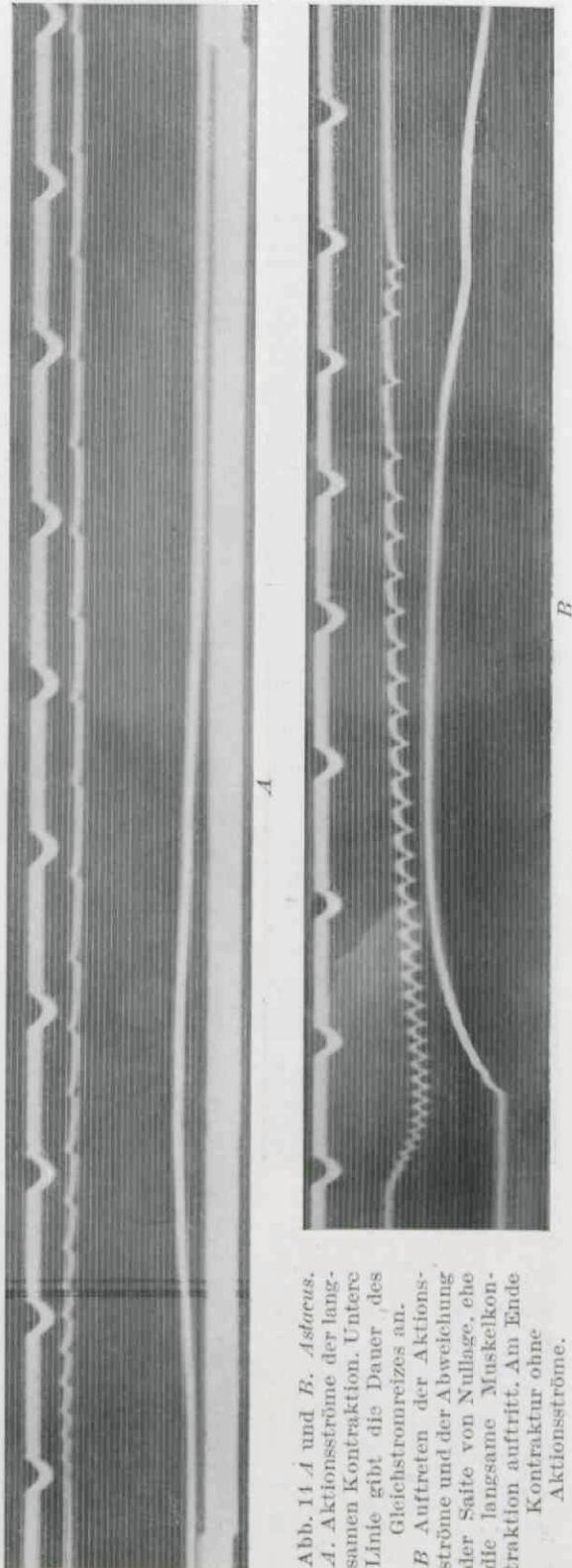


Abb. 14 A und B. *Astacus*.
 A. Aktionsströme der langsamen Kontraktion. Untere Linie gibt die Dauer des Gleichstromreizes an.
 B. Auftreten der Aktionsströme und der Abweichung der Saite von Nulllage, ehe die langsame Muskelkontraktion auftritt. Am Ende Kontraktur ohne Aktionsströme.

Abb. 14 A und B.

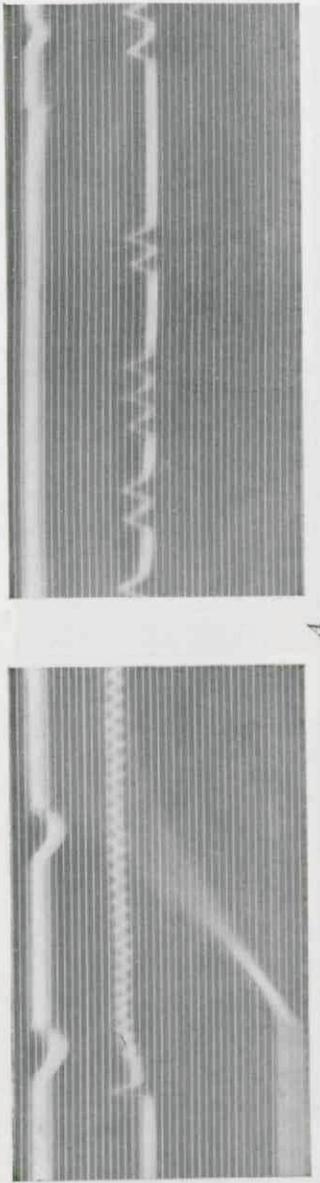


Abb. 15 A und B. *Astacus*. A. Aktionsströme der gemischten (vegetativartigen) Kontraktion. Anfang und Ende einer Aufnahme. Gruppenförmiges Auftreten der Aktionsströme am Ende. Gleichstromreiz von langer (1,5 Sek.) Dauer. B. Dasselbe Präparat, Reaktion auf schnell wiederholte Reizung. Schneller größer werden der langsamen Aktionsströme, bei kleinerer Frequenz. Die mechanische Reaktion der schnellen Zuckung ist nicht zu sehen.

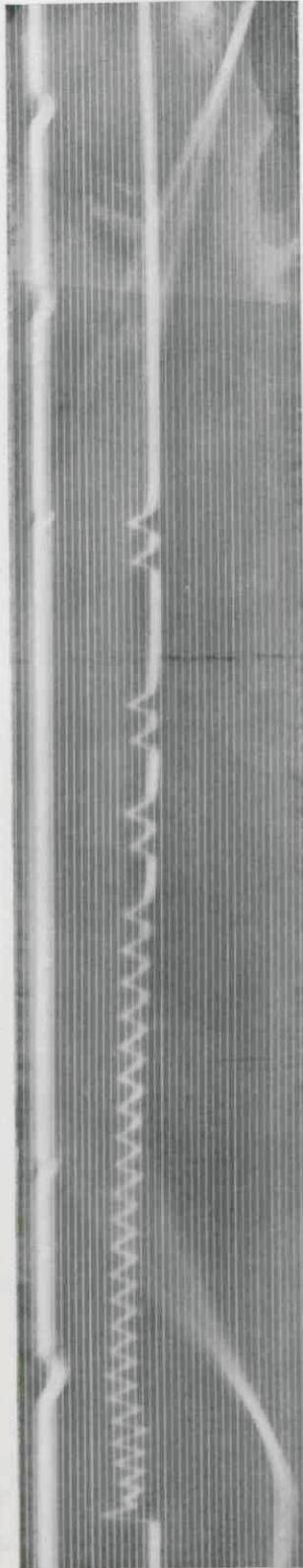


Abb. 15 A und B.

Frequenz der Aktionsströme im Anfang am höchsten und nimmt allmählich ab. Mit der Stärke der Aktionsströme verhält es sich gerade umgekehrt: Diese ist am Anfang immer sehr klein und wird stets größer. Im allgemeinen kehrt die Galvanometer-
saite bei diesen schwachen Kontraktionen in der Zeit, welche zwischen zwei Ausschlägen verläuft wieder zur Nullage zurück, doch wurde in einigen Fällen auch beobachtet, daß die Saite zwischen den einzelnen Ausschlägen die Nullage nicht erreichte. Die einzelnen Ausschläge waren dann also auf eine langsame Welle superponiert (Abbildung 14b). Dieser langsame Ausschlag trat schon auf, ehe die Muskelkontraktion sichtbar wurde, und kann also nicht auf mechanischen Verschiebungen der Elektroden beruhen. Bei länger dauernden Reizen kehrt die Saite wieder zu der Nullage zurück, ehe die Muskelkontrak-

tion oder die Aktionsströme aufhören. Bei größeren Reizstärken geht der Aktionsstrom der schnellen Zuckung den kleinen Oszillationen voran. Letztere fangen schon an, ehe die Saite von dem ersten Ausschlag zur Nullage zurückgekehrt ist. Auch jetzt sind sie aber im Anfang sehr klein und nehmen wieder allmählich an Stärke zu; in diesem Falle jedoch schneller als bei den oben beschriebenen Versuchen. Zuerst nimmt dabei auch der totale Ausschlag der Saite von der Nulllinie wieder zu. Das kann so weit gehen, daß der Ausschlag größer wird als der Aktionsstrom der schnellen Zuckung. Während die Frequenz der Oszillationen dann abnimmt, kehrt auch die Saite in den Zeiten zwischen zwei Ausschlägen immer mehr zur Nullage zurück. Die einzelnen Ausschläge der Oszillationen werden inzwischen immer noch größer, aber nie wurde wahrgenommen, daß sie stärker wurden als der zugehörige Aktionsstrom der schnellen Zuckung, obwohl der Unterschied in verschiedenen Fällen nur gering war (Abb. 15a).

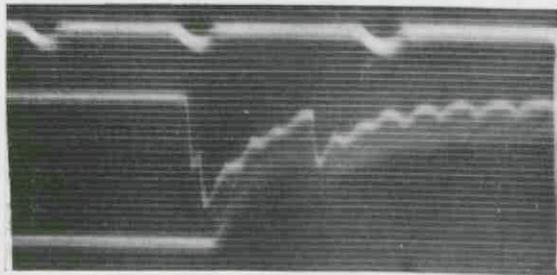


Abb. 16. *Astacus*. Aktionsströme von einer Kontraktion, wobei die schnelle Zuckung nicht nur im Anfang auftritt.

Bei sehr starken Reizen, welche, wenn sie von kurzer Dauer sind, schnelle Kontraktionen mit höheren Chronaxiewerten und mehrgipflige Aktionsströme hervorrufen, gibt es bei längerer Reizdauer meistens doch einen deutlichen Unterschied zwischen den zu dem schnellen und den zu dem langsamen Teil gehörenden Aktionsströmen. Man bekommt dann einige große Schwankungen der Saite, welche durch eine Senkung von den periodischen Oszillationen geschieden sind. In einigen Fällen war es aber schwer zu entscheiden, welche Aktionsströme zum schnellen und welche zum langsamen Teil der Kontraktion gehörten, denn es kam vor, daß im Anfang des langsamen Teils plötzlich wieder größere Schwankungen auftraten (Abb. 16).

Im allgemeinen ist das Elektrogramm ein zuverlässiger Indikator dafür, ob ein Muskel schnell oder langsam kontrahiert, auch wenn die schnelle Kontraktion im Mechanogramm schwer wahrzunehmen ist. Die Frequenz der Oszillationen der langsamen Kontraktion ist sehr von der Reizstärke abhängig. Bei schwächeren Reizen ist diese Frequenz schon im Anfang niedrig und es treten im ganzen nur einige kleine Oszillationen auf, bei starken Reizen wurden dagegen Frequenzen von 150 pro Sekunde beobachtet. Die Frequenz nimmt aber schnell ab, und sinkt am Ende bis zu 5—10 pro Sekunde. Dabei kam es öfters zu merkwürdigen Gruppenbildungen von zwei oder drei Aktionsströmen, die durch längere Intervalle geschieden waren (Abb. 15a). Wenn ein gleich starker Reiz bald wiederholt

wurde, wurden die Oszillationen der langsamen Kontraktion viel schneller wieder groß. Die Frequenz war auf den zweiten Reiz hin schon im Anfang niedriger als die Frequenz, welche als Folge des ersten Reizes auftrat, und wurde auch später nicht höher. Auch die Latenzzeit, nach deren Verlauf die Oszillationen auftraten, war verkürzt. Es gibt also eine Remanenz der Nachwirkung (Abb. 15*b*).

Abchnitt V.

Indirekte Reizung mit einzelnen Induktionsschlägen und faradisch.

Von den meisten Untersuchern wurden für ihre Untersuchungen von diesem Objekt besonders Einzelreize und faradische Reizung benutzt. RICHET (29) beobachtete in dieser Weise, wie gesagt, die Erscheinung, welche er die „*addition latente*“ nannte. Es zeigte sich nun, daß diese Erscheinung in zwei verschiedenen Formen auftreten kann, welche er wohl beschrieben, aber nicht voneinander unterschieden hat.

1. Wenn direkte Reizung mit Induktionsschlägen stattfindet, so tritt bei frischen Präparaten die Erscheinung auf, daß jede folgende Kontraktion etwas stärker ist als die vorangehende, und zwar ist aus seinen Abbildungen ersichtlich, daß dies eine Reaktion der schnellen Zuckung ist. Aus meinen eigenen Versuchen ging hervor, daß diese latente Addition auch bei indirekter Reizung, sowohl mit Induktionsschlägen als auch mit kurzdauernden Gleichströmen auftritt, wenn die Reize einander ziemlich schnell folgen (z. B. ein Reiz pro Sekunde). Wir haben hier eine Erscheinung, welche gegen die bis jetzt gültig gefundene Alles-oder-Nichts-Relation der schnellen Zuckung zu sprechen scheint. Wie eine Erklärung zu denken ist, wird im nächsten Abschnitt besprochen werden.

2. Die andere Form der latenten Addition, welche RICHET fand, ist auch ganz in Übereinstimmung mit meinen Ergebnissen. Er beobachtete, daß faradische Reizung öfters nur nach längerer Latenzzeit wirksam wurde. Aus den Abbildungen geht nun hervor, daß die so erhaltenen Kontraktionen von langsamer Art waren. Auch bei indirekter Reizung ist dieser Versuch leicht zu reproduzieren. Diese Erscheinung ist nun dieselbe, welche bei schwacher Reizung mit lang dauernden Gleichströmen auftritt, in beiden Fällen treten mehrere aufeinander folgende Impulse auf. Selbstverständlich muß auch die faradische Reizung schwach sein, da sonst sofort schnelle Zuckungen auftreten.

Daß starke Induktionsschläge Kontraktionen, welche den TIEGLSchen ähnlich sind, zur Folge haben, auch wenn die Reizung indirekt ist, wurde ebenfalls schon von RICHET (29) bemerkt. Diese Erscheinung wurde aber erst von TEN CATE (12) als zwei verschiedene in dem Muskel auftretende Kontraktionen aufgefaßt. Aus Versuchen mit faradischer Reizung hat dieser Forscher weitere Beweise dafür erbracht.

Bei Registrierung der Aktionsströme mit dem Saitengalvanometer gelang es mir nun festzustellen, daß einzelne Induktionsschläge wirklich

beide Systeme in Aktion bringen, und Induktionsschläge also genau wie lang dauernde Gleichströme als mehrfacher Reiz auftreten können. Hieraus läßt sich auch erklären, warum HOFFMANN (21) mit dieser Art der Reizung keine Bestätigung der Alles-oder-Nichts-Relation fand. Andererseits ist es bei vorsichtiger Reizeinstellung wenigstens bei *Astacus* und *Leptodactylus* sehr gut möglich, die gleichen Resultate wie bei Reizung mit Gleichströmen zu erhalten. Dazu ist es erwünscht, die Reizstärke mit Hilfe eines Potentiometers im primären Stromkreis zu regulieren. Auf diese Weise gelingt es leicht, mit verschiedenen Reizstärken genau gleiche schnelle Zuckungen zu erhalten. Wenn man die Reizstärke nicht zu groß nimmt, bleiben die Präparate auch für diese Reizart längere Zeit empfindlich (s. LUCAS, 23). Die angebliche große Ermüdbarkeit (HOFFMANN, 21; BLASCHKO und Mitarbeiter, 7) beruht auf zu großer Reizstärke.

Bei *Astacus* wurde untersucht, ob ein Induktionsschlag genau dieselbe Kontraktion hervorrief, wie ein Gleichstromreiz. Dazu wurde erst eine Chronaxiebestimmung ausgeführt, und die Höhe der Kontraktion mit $1,2 \sigma$ als Chronaxie festgestellt. Nun wurde mit einzelnen Induktionsschlägen gereizt, und es zeigte sich dann, daß innerhalb eines ziemlich weiten Bereichs (Rollenabstand 11—7 cm) eine genau gleiche Kontraktion auftrat. Die Reizung wurde jetzt faradisch gemacht um zu prüfen, ob schwächere Reize imstande waren, eine langsame Kontraktion zu erzeugen. LUCAS hat nämlich angegeben, daß er aus den Reizzeit-Spannungskurven meinte schließen zu können, daß die Kurven für die schnelle Zuckung und die langsame Kontraktion einander bei kurzen Zeiten schnitten, und sehr kurze Reize also nur eine schnelle Zuckung geben könnten. Es zeigte sich aber, daß diese Erscheinung hier nicht auftrat. Sogar bei einem Rollenabstand von 19 cm entstand noch eine langsame Kontraktion, welche sehr schwach war und eine sehr lange Latenzzeit hatte. Bei diesem Versuch ist es aber nicht ausgeschlossen, daß die Reize zu einer lokalen Summierung unter den Elektroden führten, und also genau wie ein schwacher, lang dauernder Gleichstrom wirksam waren.

Aktionsstromableitungen während Reizung mit einzelnen Induktionsschlägen ergaben keine bemerkenswerten Ergebnisse. Der Aktionsstrom kann hier ebenfalls einfach oder mehrgipflig anfangen; dies ist abhängig von der benutzten Reizstärke, und, wie gesagt, kann auch die langsame Kontraktion mit ihren Aktionsströmen als Folge eines Einzelreizes auftreten. Wird ein gleicher Reiz wiederholt gegeben, so kann sich der Aktionsstrom ändern. Infolgedessen können nach einiger Zeit z. B. anstatt eines, mehrere Gipfel auftreten.

BIEDERMANN (4) hat angegeben, daß man öfters scheinbare Ausnahmen von dem PFLÜGERSchen Gesetz findet. Durch das Durchschneiden des Nerven zwischen den Reizelektroden gelang es ihm aber zu zeigen, daß unter diesen Umständen das Gesetz immer gültig ist. BIEDERMANN meint, daß die physiologische Reizstelle nicht mit der Lage der Elektroden übereinzustimmen braucht. Im allgemeinen

findet man bei diesen Präparaten oft solche Ausnahmen von allgemeinen Regeln. So kommt es öfters vor, daß der Schließungsinduktionsschlag kräftiger wirksam ist als der Öffnungsschlag, ein Verhältnis, das sich meistens während des Versuches wieder umkehrt. Mit einem auf Stromrichtung geeichten Induktorium konnte ich nachweisen, daß auch dieses Ergebnis (daß der Schließungsschlag stärker wirkt) nur scheinbar ist. Bei gleicher Stromrichtung war nämlich der Öffnungsschlag immer der stärkere. So wurden z. B. folgende Zahlen gefunden:

Öffnungsschlag	(aufsteigend)	R. A. 12
Schließungsschlag	(aufsteigend)	R. A. 11
Schließungsschlag	(absteigend)	R. A. 13,5
Öffnungsschlag	(absteigend)	R. A. 15,5

Da nun der absteigende Schließungsschlag und der aufsteigende Öffnungsschlag immer nacheinander gegeben werden, wenn die Elektroden nicht gewechselt werden, so liegt hier scheinbar eine Ausnahme von der allgemeinen Regel vor.

Es sei hier noch ein merkwürdiger Versuch erwähnt, welcher die Bedeutung der langen „Afterdischarge“ die nach Induktionsschlägen auftreten kann, gut illustriert und auch in anderer Hinsicht interessant ist. Mit einem automatischen Kontaktunterbrecher wurde jede 4. Sek. ein einzelner Öffnungsinduktionsschlag gegeben, während die Schließungsschläge abgeblendet wurden. Das Präparat hatte vor dem Anfang des Versuches etwas an Erregbarkeit eingebüßt, so daß ziemlich starke Reize, einzeln gegeben, ohne Erfolg blieben. Bei der Wiederholung traten aber deutlich langsame Kontraktionen auf, welche immer stärker wurden. Plötzlich entstand auch die schnelle Zuckung. Bei den folgenden Reizen änderte sich diese schnelle Kontraktion nicht, wohl aber wurden die langsamen Kontraktionen immer höher und länger, um zuletzt mehr als 4 Sek. zu dauern, so daß der nächste Reiz den Muskel noch in partieller Kontraktion traf. Es trat eine Verschmelzung ein, welche zum Schluß zu einer Kontraktur führte. Nach Ablauf der Reizung dauerte diese Kontraktur fort und verschwand nur sehr allmählich.

Abschnitt VI.

Theoretische Betrachtungen über die Schließmuskelkontraktion.

Aus Gründen der Übersichtlichkeit wollen wir zunächst eine Hypothese erörtern, welche auf der Annahme von nur einer Art von erregenden Nervenfasern des Schließers beruht, während nachher die Einwände, welche sich gegen diese Ansicht erheben, besprochen werden. Es sei schon hier bemerkt, daß diese Hypothese nur dazu dienen soll, die Besprechung der Ergebnisse zu erleichtern. Bei weiteren Untersuchungen kann sie als Arbeitshypothese dienen, sie ist jedoch nicht genügend begründet um als Theorie mit anderen Theorien auf dem Gebiete der Nerven-Muskelphysiologie verglichen zu werden.

Die Grundannahme der Hypothese lautet: Jede Muskelkontraktion der Crustaceen beruht auf latenter Addition von gleichartigen Nervenimpulsen. In Abhängigkeit von der Frequenz kommt entweder eine schnelle Zuckung oder eine langsame Kontraktion zustande. Ein einziger

Nervenimpuls bleibt unbeantwortet, es tritt keine Kontraktion oder Aktionsstrom des Muskels auf (Abb. 17, I). Wenn zwei Impulse einander schnell folgen, so erfolgt der Aktionsstrom der schnellen Zuckung mit Chronaxie 1,4 und die dazu gehörige Kontraktion (Abb. 17, II). Weitere, dabei aber in größerem Zeitabstand folgende Impulse können zu einer langsamen Nachkontraktion führen.

Wenn mehrere Impulse schnell aufeinanderfolgen, so entsteht ein mehrgipfliger schneller Aktionsstrom, und eine kräftigere schnelle Zuckung mit einem größeren Chronaxiewert (Abb. 17, III).

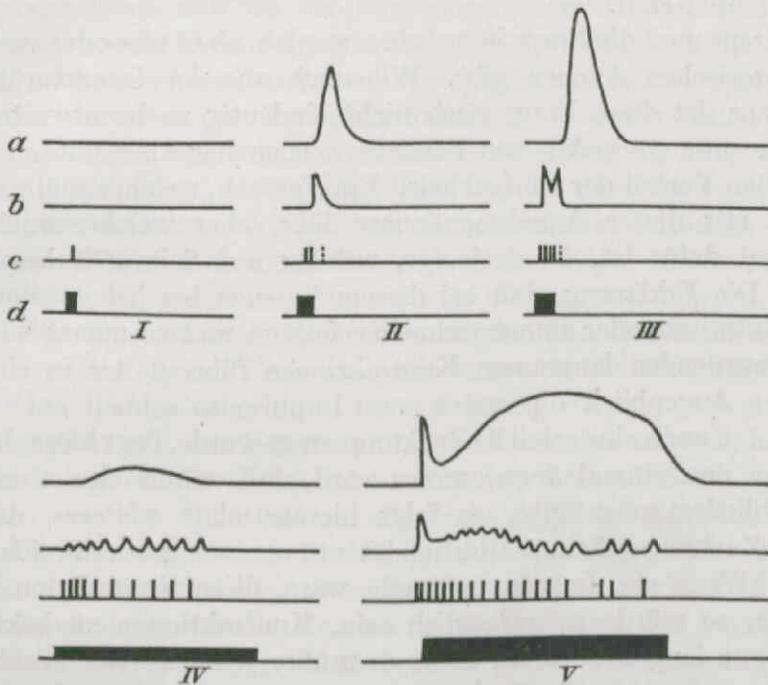


Abb. 17 I-V. Schematische Darstellung der Verhältnisse bei den Kontraktionen des Schließmuskels von *Astacus*. a Muskelkontraktion (Mechanogramm); b Aktionsstrom des Muskels; c hypothetische Nervenimpulse; d Dauer und Stärke des Reizes.

Wenn aber die Nervenimpulse von Anfang an nur relativ langsam aufeinanderfolgen, so tritt nur eine langsame Kontraktion auf, nachdem erst die Aktionsströme durch eine latente Addition sichtbar geworden sind (Abb. 17, IV).

Bei starken und lang dauernden Reizen folgen die Nervenimpulse einander im Anfang so schnell, daß eine schnelle Zuckung entsteht. Dann sinkt die Frequenz unter den Schwellenwert für diese Kontraktion und verursacht eine langsame Kontraktion (Abb. 17, V).

Nach dieser Auseinandersetzung über die Weise, wie sich die verschiedenen Kontraktionsformen, welche sich beobachten lassen, mit Hilfe der obengenannten Hypothese erklären lassen, müssen wir zu einer genaueren Betrachtung der angenommenen Vorstellungen übergehen.

Erstens sei bemerkt, daß angenommen wird, daß die Nervenimpulse, wie diejenigen von Vertebraten, der Alles-oder-Nichts-Relation folgen, oder wenigstens, daß wirklich getrennte und in Größe ziemlich übereinstimmende Impulse vorliegen. Aus den von mir ausgeführten Versuchen kann über diese Frage kein Aufschluß gewonnen werden. Wie aber aus der weiter unten folgenden Literaturübersicht ersichtlich ist, ist dieser Schluß wohl berechtigt. Es wurde schon früher gezeigt, daß die motorischen Axonen bei den angewandten Reizmethoden immer zu gleicher Zeit tätig sind, und also für theoretische Zwecke wie ein einziger zu betrachten sind.

Zweitens muß die Frage besprochen werden, ob es eine oder zwei Arten von motorischen Axonen gibt. Wie auch aus der Literaturübersicht hervorgeht, ist diese Frage noch nicht eindeutig zu beantworten. Die Annahme nur einer Art von Schließeraxonen hat aber unter anderem den großen Vorteil der Einfachheit. Ein Versuch, welcher sich z. B. sehr bequem mit dieser Annahme deuten läßt, aber welcher auch nicht beweisend dafür ist, ist derjenige, welcher auf Seite 370 beschrieben wurde. Die Erklärung, daß bei diesem Versuch bei jedem neuen Reiz die Impulse einander immer schneller folgten und so zuerst zu immer größer werdenden langsamen Kontraktionen führten, bis in einem bestimmten Augenblick die ersten zwei Impulse so schnell aufeinanderfolgten, daß auch eine schnelle Zuckung erregt wurde, liegt hier sehr nahe!

Wenn nun einmal angenommen wird, daß es nur eine einzige Art von Schließeraxonen gibt, so folgt hieraus ohne weiteres, daß jede schnelle Zuckung auf einer Addition latente von wenigstens zwei Impulsen beruht. Wenn ein Impuls imstande wäre, diese Kontraktion zu verursachen, so würde es unmöglich sein, Kontraktionen zu bekommen, welche nur langsam wären, denn es müßte jeder solcher Kontraktion wenigstens eine schnelle Zuckung vorangehen. (Die folgenden könnten durch WEDENSKY-Hemmung unterdrückt werden.) Nun läßt es sich auch wirklich wahrscheinlich machen, daß die schnelle Kontraktion nur nach mehreren Nervenimpulsen auftritt. Schon die relativ große Chronaxie deutet auf solch ein Verhältnis. Aus den Versuchen von MONNIER und DUBUISSON (26, s. unten) geht nun hervor, daß die Chronaxie des Nerven wirklich viel kürzer ist, als die für die schnelle Zuckung gefundenen Werte.

Wenn die schnelle Zuckung immer auf einer latenten Addition von Nervenimpulsen beruht, so folgt daraus, daß die von LUCAS (23) und mir ausgeführten Chronaxiebestimmungen keinen Aufschluß geben über den wirklichen Wert der Chronaxie der schnellen Zuckung. Denn wenn der Nerv und der Muskel also nicht isochron sind, so kann man den wirklichen Chronaxiewert des Muskels nicht durch indirekte Reizung bestimmen. Aus den gefundenen Werten lassen sich dann nur zwei Aussagen über den Chronaxiewert der Muskelkontraktionen machen: die Chronaxie des

Nerven ist kürzer als die der Muskelkontraktionen und die Chronaxie der schnellen Zuckung ist kürzer als die der langsamen Kontraktion, wobei die Rheobase aber höher ist. Letzterer Schluß geht aus der folgenden Betrachtung hervor: Es sind mehr Impulse für die langsame als für die schnelle Kontraktion nötig, aber für die schnelle Zuckung müssen sie einander schneller folgen. Da man nun annehmen muß, daß die durch einen Nervenimpuls im erregungsleitenden System des Muskels verursachte Veränderung wieder allmählich zurückgeht, so bedeuten die Reaktionen, welche nach mehreren Impulsen auftreten, nichts anderes, als daß für die langsame Kontraktion eine schwache, aber lang dauernde Veränderung erforderlich ist, während die schnelle Zuckung nach einer kurz dauernden, aber größeren Veränderung auftritt. Betrachten wir jetzt die Muskelkontraktionen und die Aktionsströme näher, und fangen wir mit der normalen schnellen Zuckung an. Die Frage ergibt sich dann, wie es zu erklären ist, daß diese Zuckung, welche doch auf einer latenten Addition von wenigstens zwei Impulsen beruhen soll, dennoch der Alles-oder-Nichts-Relation folgt. Das plötzliche Auftreten des Aktionsstromes deutet nun darauf, daß hier ein Prozeß vorliegt, der selbst an diese Relation gebunden ist. Das heißt also, daß zwei aufeinanderfolgende Nervenimpulse entweder das erregungsleitende System dieser kontraktiven Substanz vollständig erregen, oder gar nicht, in Abhängigkeit von dem Zeitabstand, in welchem sie aufeinanderfolgen.

Merkwürdig ist die Tatsache, daß selbst bei stärkeren schnellen Kontraktionen, die Relation im allgemeinen gültig gefunden wurde, obwohl sich hier der Aktionsstrom mehrfach wiederholt. Hier liegt also eine richtige Summation vor, wobei der Zeitabstand von Einfluß auf die Kontraktionshöhe sein muß. Man würde nun erwarten, daß bei stärkeren Reizen dieser Abstand kürzer sei als bei schwachen, und zu einer größeren Muskelkontraktion führt. In der Tat wurde dieses Verhältnis bisweilen wirklich beobachtet, aber dann immer nur bei sehr starkem Reize. Es gibt nun zwei Umstände, welche zur Erklärung dienen können. Erstens die Art der Reizung. Wenn der Gleichstromreiz stärker gemacht wird, werden sich die Nervenimpulse zwar schneller folgen, aber durch die refraktäre Periode des Nerven wird eine Grenze gebildet, wodurch der Unterschied nicht so groß zu sein braucht, als man denken sollte. Zweitens wird auch die erste Erregung des Muskels eine refraktäre Periode haben, welche in gleicher Weise regulierend funktionieren kann. Vielleicht sind beide Faktoren wirksam. Eine Möglichkeit zur Erklärung der Zunahme an Stärke von aufeinanderfolgenden schnellen Zuckungen ist dann, daß bei Wiederholung des Reizes die Dauer der refraktären Periode abnimmt und die Aktionsströme also schneller aufeinanderfolgen, wodurch eine größere Kontraktion auftreten wird. Wenn man die langsame Kontraktion mit anderen in der Form übereinstimmenden Erscheinungen bei Vertebraten vergleicht, so fällt sofort der Unterschied

in den Aktionsströmen auf. Die Veratrinkontraktur hat nur im Anfang einige kleine Wellen, welche im Gegensatz zu den Aktionsströmen der langsamen Kontraktion bei Crustaceen immer kleiner werden. Andere Kontrakturen sind ganz frei von Oszillationen und nur von einem lang dauernden völlig glatten Ausschlag begleitet (s. HOFFMANN, 19; DE BOER, 8; QUERIDO, 27; VERZÁR und PETER, 34; BISHOP und KENDALL, 6; teils zitiert nach GASSER, 18). Auch BREMER (11) gibt an, daß die von ihm auf unten zu beschreibende Weise erhaltenen TIEGELSchen Kontraktionen von einem lang dauernden glatten Aktionsstrom begleitet sind. In dieser Hinsicht sei speziell auf den letzten Teil der lang dauernden, langsamen Kontraktionen der Krebse aufmerksam gemacht. Wir haben gesehen, daß die Saite dann in den Intervallen zwischen zwei Ausschlägen wieder zur Nullage zurückkehrt, und die Kontraktion deshalb nicht von einem Dauerausschlag, auf den sich die Aktionsströme superponieren, begleitet ist. Vielmehr ist die Abweichung der Saite als eine Summation der Oszillationen aufzufassen. Die langsame Kontraktion ist also keine Kontraktur, sondern eine Art von Tetanus. Die Unterschiede der Aktionsströme und der Reizbarkeit machen es wahrscheinlich, daß die langsame Kontraktion eine eigene kontraktile Substanz in den Muskelfasern hat.

Daß die Nerven einen Dauerreiz mit mehreren Impulsen beantworten, beruht auf einer, verglichen mit Vertebratennerven, sehr langsamen Adaptation. Sie stimmen hingegen mit Säugetiernerven unter ungünstigen Bedingungen überein, wie das von ADRIAN (1) beschrieben worden ist. Auch die merkwürdigen Gruppenbildungen der langsamen Aktionsströme am Ende eines lang dauernden Reizes lassen sich durch diese Adaptation erklären, wie MATTHEWS (25) es für einen anderen Fall gezeigt hat.

Wie verhält sich nun die oben entwickelte Hypothese zu den Betrachtungen anderer Forscher? Aus neueren Versuchen von TEN CATE (13), WACHHOLDER und LEDEBUR (35) und anderen geht hervor, daß auch bei den Skelettmuskeln von *Rana* neben dem schnellen, ein tonischer Teil der Kontraktion zu unterscheiden ist. BREMER (10) ist es gelungen, durch zwei oder mehrere aufeinanderfolgende indirekte Reize typische TIEGELSche Kontraktionen zu bekommen, welche einen deutlichen zweiten Kontraktionsgipfel zeigen, und in der Form ganz mit den beschriebenen Kontraktionen von *Astacus* übereinstimmen. Die Erklärung, welche BREMER dafür gibt, ist, daß es zwei verschiedene kontraktile Substanzen in dem Muskel gibt, von denen die eine eine viel längere Chronaxie hat als die andere, und daß die erstere nicht durch einen einzelnen Nervenimpuls zur Kontraktion gebracht wird. Werden aber zwei oder mehrere Reize kurz nacheinander gegeben, so bleibt ein Rest von dem ersten Nervenimpuls übrig, zu dem sich die folgenden addieren, und es wird auch die tonische Substanz zur Kontraktion gebracht. Er nennt diese Erscheinung, welche also auf einer latenten Addition beruht, „la summation d'influx“. Diese Erklärung stimmt also sehr mit derjenigen, welche für Crustaceen gegeben wurde, überein. Es wurde schon auf zwei Unterschiede aufmerksam gemacht: Erstens beruhen *beide* Kontraktionen bei den Crustaceen auf einer „summation d'influx“ und zweitens ist die langsame Kontraktion *nicht tonisch*, sondern *tetanisch*.

Wir wollen jetzt zu einer Besprechung der Literatur über die Kontraktionen des Schließers und seine Innervation übergehen. Erstens wollen wir die Ansichten über die Natur der Nervenimpulse besprechen.

Nach v. UEXKÜLL (32, 33) sind diese nicht denjenigen von Vertebraten gleichzustellen. Dieser Forscher nimmt die Interaktion peripherer Ganglienzellen an. Wenn dies richtig wäre, so sind die peripheren Nerven von Crustaceen als intrazentrale Bahnen aufzufassen. Das heißt, daß ein Impuls in dieser Bahn zur Folge haben könnte, daß der Aktivitätszustand einer Ganglienzelle verändert werden würde, und diese sich nun z. B. entlädt und mehrere Impulse an die Peripherie abgibt. Nun sind aber gegen diese Auffassung durch HOFFMANN (20) histologische Bedenken erhoben worden, die wohl gut begründet sind. Es gibt keine peripheren Ganglienzellen (s. auch SEGGAAR, 31). Folgen nun die Nervenimpulse auch wirklich dem Alles-oder-Nichts-Gesetz? BARNES (2) hat die Aktionsströme von dem motorischen Faserbündel des Schließers von *Cancer* abgeleitet. Er fand, daß während der Dauerkontraktion, die auf das Abschneiden des Beines folgt, in diesen Fasern Aktionsströme auftreten, welche alle gleich sind und eine ziemlich hohe Frequenz haben. Nun sind diese Dauerkontraktionen mit großer Wahrscheinlichkeit als langsame Kontraktionen aufzufassen. So bekommt meine Annahme, daß die langsame Kontraktion auf einer „addition latente“ von gleichartigen Nervenimpulsen beruht, eine größere Wahrscheinlichkeit. Es sei hier nicht weiter diskutiert, ob man aus der Gleichheit von Nervenaktionsströmen auch wirklich schließen darf, daß die Impulse gleich sind (BOUMAN, 9).

Gibt es zwei oder nur eine Art von motorischen Nervenfasern, welche den Schließer innervieren? Über diese Frage liegen drei Arbeiten vor. Nach LUCAS (23) soll es zwei Systeme geben. Der Grund zu dieser Auffassung liegt, wie schon gesagt, in dem Unterschied zwischen den Reizezeit-Spannungskurven, welche er bei *Astacus* bestimmt hat. Wir haben aber gesehen, daß die Methode, mit welcher die Chronaxie der langsamen Kontraktion bestimmt wurde, nicht zuverlässig ist, und eine andere Methode zu ganz anderen, viel höheren Werten führt. Er nimmt an, daß Nerv und Muskel stets isochron sind, was wie z. B. aus den Versuchen von BREMER hervorgeht, nicht der Fall zu sein braucht.

Von MONNIER und DUBUISSON (26) wurden an verschiedenen Crustaceen Chronaxiebestimmungen des Nerven ausgeführt mit Hilfe von einem Kathodenstrahlen-Oszillographen. Sie benutzten dazu leider den ganzen Nerven, also mit allen sensorischen, motorischen und hemmenden Fasern. Der zuerst auftretende Aktionsstrom des Nerven hatte immer eine kurze Chronaxie und war relativ kräftig. Auch die Fortpflanzungsgeschwindigkeit war groß. Für *Homarus americanus* fanden sie eine Chronaxie von $0,35 \sigma$, mit einer Geschwindigkeit von $9,2 \text{ m pro Sekunde}$, für *Callinectes sapidus* (eine Krabbe) eine Chronaxie von $0,70 \sigma$ und eine Geschwindigkeit von 5 m . Sie sind der Meinung, daß diese Impulse zu der schnellen Zuckung gehören, und schließen, in Übereinstimmung mit der oben entwickelten Hypothese, daß ein einziger Nervenimpuls nicht imstande ist, eine schnelle Zuckung zu verursachen. Bei stärkeren Reizen trat eine zweite Welle auf, die eine längere Chronaxie hatte (*Homarus* $1,70 \sigma$, *Callinectes* $2,15 \sigma$) und langsamer fortgepflanzt wurde. (*Homarus* $1,85 \text{ m}$, *Callinectes* $1,50 \text{ m pro Sekunde}$.) Auch wurden öfters weitere Wellen beobachtet, welche die Verfasser aber immer für parasitische Wellen hielten. Es scheint aber zweifelhaft, ob dies wirklich der Fall war, da wir gesehen haben, daß Reize, wie die von ihnen benutzten, sehr wohl imstande sind, Muskelkontraktionen zu veranlassen, und so, auch nach ihrer Meinung, mehrere Nervenimpulse verursachen müßten. Man könnte denken, daß schon der zweite Aktionsstrom, welchen sie als Aktionsstrom von langsamen Nervenfasern auffassen, ein zweiter Impuls in den gleichen Fasern war, die den ersten Impuls leiteten. Der Unterschied in der Chronaxie läßt sich sofort erklären, aber nicht der Unterschied in der Fortpflanzungsgeschwindigkeit. Da die zweite Welle aber nie selbständig

beobachtet wurde, sondern immer nach der schnellen auftrat, bleibt die Möglichkeit offen, ob nicht durch diese erste Welle der Zustand im Nerven so geändert ist, daß die Fortpflanzungsgeschwindigkeit abgenommen hat. Dies ist auch bei Vertebraten in der relativ refraktären Periode der Fall (s. z. B. MATTHEWS, 25). Aber auch wenn wirklich andere Nerven vorliegen, so ist durchaus noch nicht bewiesen, daß auch motorische Schließeraxonen dazu gehören. Aus histologischen Untersuchungen von HOFFMANN geht doch hervor, daß die wenigen Schließeraxonen alle sehr dick sind, und daß es keine beträchtlichen Unterschiede zwischen ihnen gibt. Da nun nach GASSER und ERLANGER (17) die Chronaxie und die Fortpflanzungsgeschwindigkeit Funktionen dieser Durchmesser sind, so läßt sich viel eher annehmen, daß der dünne Teil der sensiblen Axonen und vielleicht auch die hemmenden Fasern für diese zweite Welle in Betracht kommen.

Im Gegensatz zu den vorher genannten Verfassern sind BLASCHKO, McKEEN CATTELL und KAHN (7) zu der Auffassung gekommen, daß es nur eine Art von Nervenfasern gibt. Mit schwacher faradischer Reizung wurden die Muskeln von verschiedenen marinen Crustaceen zu schwacher Kontraktion gebracht. Dann wurde der Nerv an einer anderen Stelle mit einem Induktionsschlag, welcher an sich keine Kontraktion hervorrief, gereizt. Oft, aber nicht immer trat dann eine schnelle Zuckung auf. Sie schlossen daraus, daß Reize, welche ziemlich langsam wiederholt wurden, nur schwache Kontraktionen geben könnten, während zwei schnell nacheinander gegebene Reize eine schnelle Zuckung hervorriefen. Die beiden Impulse würden dann also durch die gleichen Nervenfasern geleitet werden müssen. Leider ist dieser Schluß nicht zwingend, da wir gesehen haben, daß die erste schnelle Zuckung bei den marinen Crustaceenarten nur einen verschwindend kleinen mechanischen Effekt hat. Es ist also nicht ausgeschlossen, daß die geringe Kontraktion, welche die Autoren durch die faradische Reizung hervorriefen, wenigstens teilweise auf der Wirksamkeit dieser Zuckung beruhte. Dann ist es aber ohne weiteres deutlich, wie die großen Kontraktionen zustande kamen, da zwei derartige Impulse nacheinander eine schnelle Zuckung mit höherem Chronaxiewert geben.

Wir kommen also zu dem schon erwähnten Schluß, daß die Frage, ob es zwei oder nur eine Art von motorischen Fasern gibt, noch nicht mit Sicherheit zu beantworten ist. Histologisch ist bis jetzt nur eine Art von motorischen Fasern gefunden worden, da die sog. hemmende Faser, wie oben gezeigt wurde, keinen motorischen Effekt erzeugt, und sicher nicht die langsame Kontraktion auslöst.

Abschnitt VII.

Aktionsströme ohne Muskelkontraktion.

Die Ansichten über die Art des Zusammenhanges zwischen Aktionsstrom und Muskelkontraktion sind sehr geteilt. Es sei hier nur oberflächlich auf die umfangreiche Literatur eingegangen. Einerseits wird der Aktionsstrom als Zeichen einer Erregungswelle, welche der Kontraktion vorangeht, angesehen, andererseits werden Aktionsstrom und Kontraktion wie zwei Erscheinungen eines und desselben Prozesses aufgefaßt. Andere Untersucher nehmen einen vermittelnden Standpunkt ein und fassen nur die zweite Hälfte des Aktionsstroms als Ausdruck von Kontraktionsprozessen auf. Vertreter dieser Meinungen sind BERTOFF (3), der keinen Zusammenhang annimmt, FULTON (16) und EINTHOVEN (14), welche die zwei Vorgänge auf einen einzigen Prozeß zurückführen, und BISHOP und GILSON (5), die den Mittelweg gehen.

Bei den Untersuchungen über den Aktionsstrom der ersten schnellen Zuckung von *Astacus* fiel es mir nun auf, daß einige Präparate, welche weder isometrisch noch isotonisch eine Kontraktion mit dem Chronaxiewert von $1,4 \sigma$ aufwiesen (Abb. 18), doch einen ganz normalen Aktionsstrom mit der gleichen Reizzeit-Spannungskurve, wie sie dieser Kontraktion entspricht, lieferten. Da Stromüberlauf ausgeschlossen war, konnte sofort der Schluß gezogen werden, daß hier Aktionsströme ohne Muskelkontraktion vorlagen. Es war nun erwünscht, zu untersuchen, ob diese Ströme genau denen gleich waren, welche von einer Kontraktion begleitet werden. Dazu wurden Präparate gewählt, die eine deutliche Kontraktion gaben. Diese wurden durch wiederholte kurz dauernde Gleichströme oder durch Induktionsschläge so lange gereizt, bis die Kontraktion verschwunden war. Nach jedem 25. Reiz wurde eine Aufnahme des Aktionsstromes gemacht. Die Reizfrequenz war 1 pro 15 Sek.; die Stärke betrug etwas mehr als den Schwellenwert. Die Methodik war im übrigen so wie bei den anderen Versuchen mit Saitengalvanometerableitung.

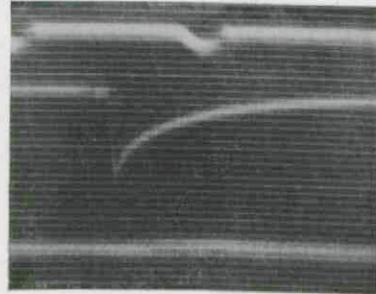


Abb. 18. Aktionsstrom ohne Kontraktion eines frischen Muskels. Stromüberlauf vor dem Anfang des Aktionsstromes in der entgegengesetzten Richtung zu sehen. Isometrisch. Keine Anfangsspannung. Zeit $\frac{1}{5}$ Sek.

Das Verschwinden der Kontraktion trat bei verschiedenen Präparaten nach sehr verschiedenen Zeiten auf. Speziell Präparate von *Leptodactylus* ermüdeten erst nach vielen Reizen. Es zeigte sich deutlich, daß der Aktionsstrom nicht merkbar an Stärke oder Zeitdauer abnahm, während die Kontraktion immer kleiner wurde. Meistens wurde die Reizung auch nach dem Verschwinden der Kontraktion längere Zeit weitergeführt, doch ergab sich auch dann keine merkliche Änderung des Aktionsstromes. Wurde aber der Reiz so stark gemacht, daß die Schwelle der Kontraktion mit 6σ als Chronaxiewert überschritten wurde, so trat diese im allgemeinen noch sehr deutlich auf. Nur wenn die Reizung zu lange fortgesetzt wurde, war auch diese Kontraktion schwach. Der zugehörige Aktionsstrom war natürlich zweigipflig. Der Muskel war also noch sehr gut imstande, Kontraktionen auszuführen. Dies führt zu dem Schluß, daß das Unterbleiben der Kontraktion nicht auf einer richtigen Ermüdung, d. h. einem Defizit an chemischen Stoffen, beruht, sondern einem „Block“ in dem Übergang zwischen den Vorgängen, welche zum Aktionsstrom gehören und denjenigen, welche zur Kontraktion gehören, zuzuschreiben ist.

Die Versuche von BERITOFF (3) sind ganz in Übereinstimmung mit diesen Befunden. Er hat Ischiadicus-Gastrocnemiuspräparate von *Rana* benutzt. Er ermüdete diese während verschiedener Stunden mit Einzel-Induktionsschlägen bis die Kontraktion abnahm.

Es zeigte sich, daß das Elektrogramm weniger beeinflußt wurde als das Mechano-gramm, und daß das letztere ganz verschwunden war, während das Elektrogramm erst zur Hälfte reduziert war. Auch fand er, daß unter diesen Umständen zwei schnell aufeinanderfolgende Reize noch recht wohl imstande sind eine Muskelkontraktion hervorzurufen. Auch hier bestand also ein „Block“ zwischen dem Aktionsstrom und der Kontraktion, aber weniger deutlich als bei *Astacus*, da bei *Rana* auch an einer anderen Stelle ein „Block“ auftritt, und zwar zwischen dem Impuls des Nerven und dem Erregungsprozeß in dem Muskel, wodurch auch der Aktionsstrom des Muskels schwächer wird.

Beim Krebs läßt sich nun auf die Verringerung eines „Blocks“ zwischen dem Aktionsstrom und der Kontraktion die Zunahme der Höhe der Aktionsströme der langsamen Kontraktion zurückführen.

Eine Erklärung für die latente Addition der schnellen Zuckung, welche bei Wiederholung eines bestimmten Reizes in ziemlich kurzem Zeitabstand erfolgt, wäre vielleicht auch, abgesehen von der schon auf Seite 373 gegebenen Möglichkeit, wie folgt, zu denken. Wie wir gesehen haben, kann der Block zwischen dem Aktionsstrom und der schnellen Muskelkontraktion so groß werden, daß letztere ganz fortfällt. Wenn nun mehrere Aktionsströme in Zeitabständen von mehreren Sekunden aufeinander folgen, so könnte dieser Block abnehmen, und die Muskelkontraktion wieder auftreten oder größer werden.

Die Tatsache, daß ganz frische Präparate öfters Aktionsströme ohne Muskelkontraktion ergeben, macht es wahrscheinlich, daß auch unter natürlichen Bedingungen diese Erscheinung auftreten kann.

Abschnitt VIII.

Die Kontraktionen des Öffners.

Untersuchungen über die Kontraktionen dieses Muskels liegen kaum vor. HOFFMAN (21) hat mit einem trägen Galvanometer Aktionsströme abgeleitet, und fand, daß die Aktionsströme verschiedene Größen hatten, obgleich der Muskel nur durch ein einziges erregendes Axon innerviert wird. Auch stellte er fest, daß sehr starke Reize zu Dauererregungen Anlaß gaben. Über die Ungültigkeit der Alles-oder-Nichts-Relation läßt er sich nur unter Vorbehalt aus und wohl mit Recht, denn diese Relation besagt ja nur, daß ein Nervenimpuls oder eine Muskelkontraktion unabhängig von der Reizstärke ist. Wenn aber mehrere Impulse schnell nacheinander auftreten, so sind diese sicherlich nicht immer gleich, wie aus den Versuchen hervorgeht, bei der ein zweiter Impuls in die relativ refraktäre Periode eines vorangehenden fällt, und daher kleiner ist. Umgekehrt ist jede Summation von Muskelkontraktionen ein Beispiel für die Verstärkung des Effektes von einzelnen Impulsen. Wenn Systeme vorliegen, wie das langsame System des Schließmuskels, so hängt es nur von der Interpretation des Versuchsergebnisses ab, ob man die Relation für gültig erklärt oder nicht. So spricht vieles dafür, daß die einzelnen Nervenimpulse der Relation folgen. Dasselbe kann man auch für den

Berichtigung zu Seite 378, 2. Alinea.

Man lese anstatt:

Beim Krebs läßt sich nun auf die Verringerung eines „Blocks“ zwischen dem Aktionsstrom und der Kontraktion die Zunahme der Höhe der Aktionsströme der langsamen Kontraktion zurückführen.

wie folgt:

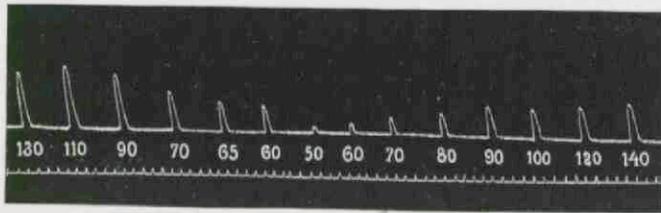
Beim Krebs läßt sich nun auf die Verringerung eines „Blocks“ zwischen dem Nervenimpuls und der Muskelerregung die Zunahme der Höhe der Aktionsströme der langsamen Kontraktion zurückführen.

schnellen Öffnungszuckung zu bestimmen.

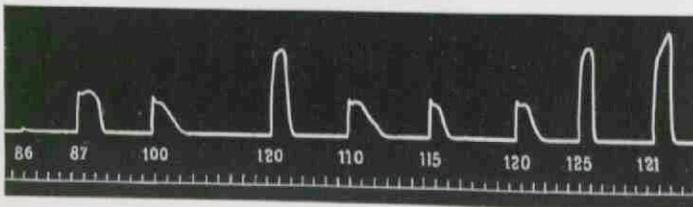
ersten nicht wahrnehmbaren Effekt auf den Muskel annehmen und dann das Auftreten der Aktionsströme und der Kontraktion der Summation zuschreiben. Andererseits läßt sich behaupten, daß das langsame System der Relation nicht folgt. Die Kontraktionen des Öffners gleichen nun meist den langsamen Kontraktionen des Schließers.

Die Versuche wurden mit *Homarus* ausgeführt. Bei diesem Objekt läßt sich der dünne Nerv am besten präparieren. Die Kontraktionen wurden isotonisch registriert. Die Methodik war übrigens genau so wie bei den Versuchen mit dem Schließer.

Es gelang nicht, eine Reizzeit-Spannungskurve zu bestimmen. Ein Chronaxiewert ist also auch nicht anzugeben. Die gefundenen Reizzeiten



A



B

Abb. 19A und B. *Homarus*. A. Öffnerkontraktionen. Keine Alles-oder-Nichts-Relation. Dicker Nerv durchschnitten. Schließersehne durchschnitten. Isotonisch. Zeit 3 Sek. B. Öffnerkontraktionen mit veratrin Form. Auftreten einer Alles-oder-Nichts-Relation. Dicker Nerv und Schließersehne durchschnitten. Belastung 5 g. Zeit 3 Sek.

waren sehr variabel, aber immer relativ lang. Auch bei geringer Verlängerung oder Verstärkung des Reizes nimmt die Kontraktion schon an Stärke zu (Abb. 19A); nur einzelne Präparate zeigten in diesem Falle eine Neigung zur Stufenbildung (Abb. 19B). In letzterem Falle hatten die Kontraktionen aber immer die Veratrinform. Es trat hier also auch eine schnelle Zuckung auf, während die Kontraktionen des Öffners im allgemeinen nur langsam sind. Die schnelle Zuckung scheint auch hier der Alles-oder-Nicht-Relation zu folgen und stufenartig zuzunehmen, wenn die Reizdauer verlängert wird.

Da der Öffner nur durch *einen* motorischen Axon innerviert wird, so steht es fest, daß dieser Axon imstande ist, beide Kontraktionsarten auszulösen. Diese Tatsache ist aber eine kräftige Stütze für die Auffassung, daß auch der Schließer nur durch eine Art von motorischen Axonen innerviert wird. Leider ist es nicht gelungen, die Chronaxiewerte dieser schnellen Öffnungszuckung zu bestimmen.

In Übereinstimmung mit der Tatsache, daß der Öffner biologisch viel langsamer reagiert als der Schließer, tritt bei dem Öffner das langsame System viel mehr in den Vordergrund als bei dem Schließer.

Auch mit einzelnen Induktionsschlägen gelang es mir, Öffnerkontraktionen zu bekommen, welche aber immer sehr variabel waren. Die große Schwierigkeit bei diesen Versuchen liegt in der Tatsache, daß der Öffner sehr leicht spontan kontrahiert, was sich auch in den lang dauernden Kontraktionen nach dem Abschneiden der Schere äußert. Eine Ursache für die Unregelmäßigkeit der Resultate ist sicher, daß öfters Versuche mit Präparaten, welche noch spontane Impulse gaben, ausgeführt worden sind, und der Reiz also den Nerven in verschiedenen Zuständen traf. Eine Eigentümlichkeit, welche öfters beobachtet wurde, war die, daß bei Gleichströmen nicht der Stromschluß, sondern die Stromöffnung wirksam war. Natürlich war dies nur bei Reizung mit lang dauernden Strömen ersichtlich. Dabei zeigte es sich, daß, je länger der Strom geschlossen war, desto kräftiger die Kontraktion auf Öffnung ausfiel.

Abschnitt IX.

Die Hemmung.

Für die ältere Literatur über diese Erscheinung sei, insofern sie nicht in der Einleitung besprochen worden ist, auf die Arbeit von SEGGAAR (30) verwiesen. Dieser Forscher selbst hat sich aber mehr im Besonderen mit den Hemmungserscheinungen befaßt, welche man bei Reizung des zentralen Nervensystems erhält und kam so zu der Auffassung, daß die Fasern, welche von den anderen Autoren als hemmend beschrieben wurden, unter Umständen auch erregend sein können und durch die erregenden Fasern Hemmung zu erzielen sei. Daher spricht er auch nicht von den hemmenden und den erregenden Fasern des Schließers oder des Öffners, sondern von dem Schließer- oder Öffneraxon II (hemmend) und Schließer- oder Öffneraxon I (erregend). Da ich aber seine Auffassung nicht teile, werde ich die alte Nomenklatur gebrauchen, die ich hier in Klammern setzte. Eine neuere Arbeit über Hemmung von KNOWLTON und CABELL (22) bringt wenig Neues. Merkwürdig ist, daß sie die Arbeit von HOFFMAN (20) nicht kennen, und zum zweiten Male die hemmende Wirkung des dicken Nerven auf den durch Reizung des dünnen Nerven zur Kontraktion gebrachten Öffner entdecken. Auch sie schließen daraus auf das Bestehen von hemmenden Axonen. Bei Reizung des ganzen Nervenbündels fanden sie, daß niedere Reizfrequenzen Schließung erzeugten, höhere Frequenzen Öffnung, während dazwischen eine kritische Zone eingeschaltet war. Hierbei ließen sich verschiedene eigenartige Erscheinungen, wie lange Latenzzeit, „REBOUND“-Kontraktionen und plötzliches Abbrechen von Kontraktionen beobachten. Hemmungen des Schließers waren schwer zu erhalten, was die Autoren

auf den geringen Tonus der gebrauchten Arten (*Homarus*, *Callinectes* und *Libinia*) zurückführen.

Auch die folgenden Versuche, die ich ausführte, wurden an marinen Arten vorgenommen.

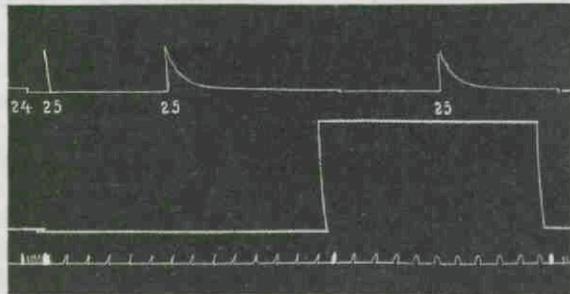
Die Benutzung dieser Arten bietet den Vorteil, daß sich immer die zwei Nervenbündel isolieren lassen, dagegen den Nachteil, daß die Schließerkontraktionen nur wenig „tonisch“ sind. Es wurden verschiedene Arten von Krebsen und Krabben benutzt. Bei den letzteren war es immer notwendig, den Nerv in verschiedene Teile zu zerlegen und dann die Bündel aufzufinden, welche die Schließer und die Öffneraxonen enthielten. Es zeigte sich nun, daß das Bündel, welches die Schließeraxonen enthielt, auch immer Öffnerhemmung hervorrief. Die anatomischen Verhältnisse sind also, mit Ausnahme der Tatsache, daß die zwei Nerven hier zusammen verlaufen, wahrscheinlich die gleichen wie bei den eigentlichen Krebsen (*Macruren*). Gewöhnlich wurden die zwei Sehnen der Muskeln gesondert mit zwei Schreibhebeln verbunden. Dazu war es notwendig beide Scherenspitzen abzuschneiden und noch einen kleinen Teil des Panzers zu entfernen, da sonst keine mechanische Unabhängigkeit erzielt werden konnte. Die Reizung der Nerven fand durch zwei Induktorien statt, deren Spulen in einem rechten Winkel zueinander standen.

Auf diese Weise ließen sich sehr leicht Öffnerhemmungen beobachten, aber nur in einigen Fällen konnte eine Schließerhemmung nachgewiesen werden. Da die Erscheinung der Hemmung eine große Bedeutung hat, wurde untersucht, ob sie ganz einwandfrei festzustellen war. Es schien nicht ganz unmöglich, daß die Hemmung durch eine mechanische Einwirkung des sehr kräftigen Schließmuskels auf den schwachen Öffner vorgetäuscht wurde. Um diese Möglichkeit auszuschließen, wurde der Schließmuskel mit einem sehr starken isometrischen Hebel verbunden, während der Öffner an einem sehr leichten isotonischen Hebel befestigt war. Aber auch unter diesen Umständen ließen sich die Öffnerhemmungen sehr schön beobachten. Die Versuche wurden in jeder denkbaren Weise variiert, was das Aufeinanderfolgen der Reizungen betrifft. Immer waren die Öffnerhemmungen sehr deutlich, während der Schließer im allgemeinen keine Spur einer Hemmung zeigte. Versuchstiere waren *Homarus*, *Maja*, *Cancer*, *Eupagurus* und *Portunus*. Nur bei *Homarus* und *Cancer* wurden einige Male Schließerhemmungen beobachtet, welche aber nur am Anfang des Versuches auftraten und offenbar Hemmungen eines noch bestehenden schwachen Tonus waren.

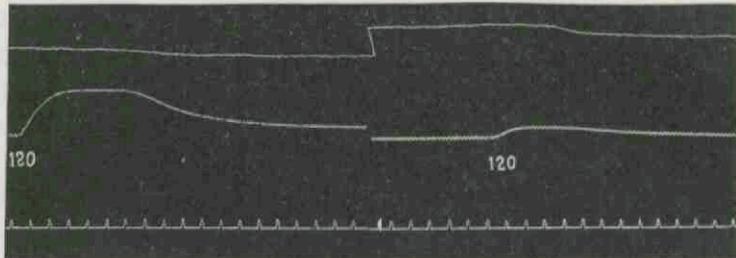
Es gelang nie, den hemmenden Axon des Öffners von den erregenden Axonen des Schließers zu trennen¹.

¹ Nachdem dieses Manuskript beendet war, erschien die Arbeit von H. FRAENKEL CONRAT (Z. vergl. Physiol. 19). Dieser Forscher ist mit FRÖHLICH [Z. Allg. Physiol. 7 (1907)] der Meinung, daß es keine peripheren Hemmungsnerven gibt. Die Hemmung soll immer auf Stromschleifen und dadurch entstehender WEDENSKY-Hemmung beruhen. Ohne weitere Argumente gegen diese Ansicht einzuwenden, will ich hier bloß auf die Tatsache aufmerksam machen, daß ich bei meinen Versuchen mit marinen Arten nur Hemmung bekommen konnte, wenn lediglich die motorischen Fasern des Schließmuskels mitgereizt wurden. Alle anderen Teile des dicken Nerven gaben bei Reizung bestimmt keine Hemmung. Es ist schwer einzusehen, daß nur gerade das Bündel, das die motorischen Fasern enthält, Stromschleifen verursachen sollte.

Bisweilen wurde eine Hemmung beobachtet, die aber von ganz anderer Natur war. Bei einigen Präparaten kam entweder der Schließer oder der Öffner spontan zur Kontraktion; wurden die *erregenden* Fasern dann gereizt, so erfolgte ebenfalls eine Hemmung. Dieses ist offenbar eine Art von WEDENSKY-Hemmung, und ist vielleicht eine Stütze für die Auffassung, daß die Nervenimpulse der Alles-oder-Nichts-Relation folgen.



A



B

Abb. 20 A und B. *Homarus*. A. Obere Kurve Kontraktionen des Schließers. Isotonisch. Gleichstromreizung des dicken Nerven. Mittlere Kurve, Öffnerkontraktion. Isotonisch. Faradische Reizung des dünnen Nerven. Untere Kurve Zeit in $\frac{1}{4}$ Sek. Keine Hemmung einer Schwellenwertkontraktion des Schließers. B. Partielle Hemmung einer Öffnerkontraktion durch faradische Reizung des dicken Nerven. Öffner isotonisch. Gleichstromreizung des dünnen Nerven. Schließer isotonisch. Faradische Reizung des dicken Nerven. Zeit $\frac{1}{4}$ Sek.

Bei einem solchen Präparat waren auch die Erscheinungen bei Reizung mit lang dauernden Gleichströmen merkwürdig. Unmittelbar nach dem Stromschluß trat eine Hemmung auf, der eine verstärkte Erregung folgte.

In einer zweiten Versuchsreihe wurde einer der zwei Nerven mit Gleichströmen gereizt, und die Kontraktionen, welche während der faradischen Reizung des anderen entstanden, verglichen mit solchen, bei denen der Hemmer nicht gereizt wurde. Der Nerv, welcher mit Gleichstrom gereizt wurde, blieb in dem Meropodit eingeschlossen; der andere wurde freipräpariert und auf die Elektroden gelegt. Beide Muskelkontraktionen wurden registriert. Diese Versuche eröffneten keine neue Einsicht. Untersucht wurde, ob die Schwellenwerte der schnellen Zuckungen von *Homarus* geändert waren, wenn zu gleicher Zeit der dünne Nerv faradisch erregt wurde. Dazu wurden Schwellenwerte von verschiedenen Kontraktionen bestimmt. Es zeigte sich aber, daß keinerlei

Einfluß der Reizung des hemmenden Nerven auftrat, obgleich der Öffner eine deutliche Kontraktion zu sehen gab, und auch der hemmende Nerv also sehr wahrscheinlich Impulse abgab (Abb. 20A). Im Gegenteil, es konnten in dem kontrahierenden Öffner durch diese kurz dauernden Reize sogar kleine Hemmungen verursacht werden. Reize, welche für die Kontraktion des Schließers mit dem Chronaxiewert von 12σ überschwellig waren, ergaben schon wahrnehmbare Hemmungen des Öffners.

Der umgekehrte Versuch lieferte auch immer sehr gleichförmige Resultate, da die auf kurzdauernde Reizung auftretenden Öffnerkontraktionen durch gleichzeitige faradische Reizung des dicken Nerven meistens völlig gehemmt wurden. Bisweilen gelang es, die Kontraktionen durch schwächere Reizung nur niedriger zu machen (Abb. 20B). Leider konnte infolge der geringen Neigung der marinen Arten zu langsamen Kontraktionen des Schließers, nicht nachgegangen werden, ob sich diese im Gegensatz zu den schnellen Kontraktionen wohl hemmen lassen. Die Tatsachen sind also noch unzureichend, um feststellen zu können, wie die Hemmung zustande kommt. Die Hypothese liegt aber nahe, daß diese Erscheinung beruht auf einer Hemmung der Zunahme der „langsamen“ Aktionsströme, und nicht auf einer Hemmung des Überganges zwischen Erregungsprozeß und Kontraktion oder einer Hemmung eines der Teilvorgänge der schnellen Zuckung. Die schnelle Zuckung scheint gar nicht gehemmt werden zu können, was auch aus biologischen Überlegungen begreiflich ist, da diese Kontraktion die schnelle Reaktion bildet, welche auftritt, wenn ein Körper in Berührung mit der Innenseite der Schere kommt, oder wenn durch das Sehen der Beute Schließung der Schere nötig ist, um die Beute zu fangen.

Zusammenfassung.

Mit kurz dauernden Gleichströmen wurde bei indirekter Reizung eine „schnelle Kontraktion“ erzielt, die eine sehr eigentümliche Alles-oder-Nichts-Relation zu erkennen gibt. Die Reizzeitwerte wurden bestimmt nach Maßgabe ihrer Lage auf der Reizspannungskurve. Zu einer bestimmten Reihe von Werten (d. h. Strecke dieser Kurve) gehört jeweils eine einzige Zuckungshöhe. Überschreitet man die Grenze dieser Werte, so tritt ganz plötzlich eine höhere Kontraktion auf, die wiederum einer ganzen Zone von Reizwerten entspricht und innerhalb dieser Zone konstant bleibt. Es ließen sich auf diese Weise mehrere Stufen nachweisen. Wenn wir die Kontraktionen als Tetani also als Folge einer Summation auffassen, dann sehen wir, daß diese Summation einer ganz bestimmten Quantengesetzmäßigkeit der Reizintensitäten gehorcht.

Neben der schnellen Zuckung mit ihren Stufen wurde die langsame Kontraktion untersucht. Sie tritt auf bei lang dauernden Gleichströmen. Es handelt sich um Kurven, wie sie beim Wirbeltiere nach Veratrinvergiftung vorkommen: steiler Anstieg, dann Senkung, darauf ein zweiter

flacher Gipfel. Man kann auch die langsame Kontraktion allein erhalten, wenn man unter der Rheobase der schnellen Zuckung reizt [lange Latenzzeit, Kontraktion, die mit Stromstärke und Reizzeit an Höhe kontinuierlich (also nicht in Stufen) zunimmt.]

Von diesen Kontraktionen wurden die Aktionsströme registriert. Bei den Elektrogrammen der schnellen Zuckung ergab sich die gleiche Alles-oder-Nichts-Relation wie bei den Mechanogrammen: die gleichen Stufen, zwar in Abhängigkeit von der Zone der Reizstärke, aber innerhalb der Zone von dieser unabhängig. Höhere Zonen der Reizintensität haben keine höheren Ausschläge zur Folge, wohl aber einen zweiten Gipfel (Chronaxie 6σ). Die Gipfel haben den Charakter einer Afterdischarge (zentrale Eigenschaften peripherer Nerven wirbelloser Tiere). Der zweite Gipfel tritt bei Überschreiten der Zonengrenze absolut plötzlich auf.

Die langsame Kontraktion ergibt rhythmische (phasische) Ausschläge der Saite, auch wenn das Ganze die Form einer Veratrinkurve hat. Die Einzelausschläge dieses Rhythmus zeigen zu Anfang die größte Frequenz, sie nimmt mit der Zeit ab, während zugleich die Höhe der Ausschläge zunimmt. Die Frequenz der Ausschläge der langsamen Kontraktion ist abhängig von der Reizstärke (bis zu 150 pro Sekunde). Wenn man einer Reizung eine zweite in kurzem Intervall folgen läßt, so treten die späteren Phasen des Bildes (geringere Frequenz, höhere Ausschläge) viel schneller auf, die Latenz ist verkürzt (Nachwirkung).

Es wurde ferner die Wirkung summierbarer Einzelreize bei indirekter Reizung untersucht. Es zeigte sich sehr ausgesprochene „addition latente“. Wenn man unterschwellige Reize wiederholt, so werden sie wirksam. Bei einem solchen unterschweligen Reiz bleibt aber nicht nur jeder mechanische, sondern auch jeder elektrische Effekt des Muskels aus.

Es ergaben sich Fälle von Aktionsströmen ohne Muskelkontraktion (Block zwischen Ort der Aktionsströme und des Kontraktions).

Die Kontraktionen des Öffners gleichen hauptsächlich den langsamen Kontraktionen des Schließers (biologische Bedeutung). Zuweilen aber nehmen die Kurven „Veratrinform“ an, mit schneller Anfangszuckung, ein Beweis, daß ein einziger Axon beide Kontraktionsarten hervorrufen kann.

Die Hemmung wurde untersucht. Öffnerhemmung gelang leicht, diejenige des Schließers nur ganz selten. Die Hemmung wird durch den als solche bekannten Hemmungssaxon übertragen. Es wird vermutet, daß die Hemmung nicht die eigentliche Kontraktionserzeugung im Muskel betrifft, sondern den Zwischenprozeß, der sich durch Entstehen des Aktionsstromes zu erkennen gibt und zwar wird bei diesem die Bahnung (Zunahme der Seitenausschläge) unterdrückt. Die schnelle Zuckung scheint nicht gehemmt werden zu können (biologische Bedeutung). Eine Theorie aller dieser Erscheinungen wird versucht.

Zum Schluß möchte ich meinen Dank aussprechen für die Gastfreundschaft, welche ich in dem Marine biological Laboratory in Plymouth gefunden habe. Besonders möchte ich den Herrn Dr. E. D. ALLEN und Dr. C. YONGE für ihr freundlichstes Entgegenkommen danken. Weiter bin ich den Kuratoren des „Dondersfonds“ zu großem Dank verpflichtet für das Stipendium, welches mir den Aufenthalt in England möglich machte. Die Versuche wurden in den Jahren 1930—1931 ausgeführt.

Literaturverzeichnis.

1. Adrian, E. D.: Proc. roy. Soc. B 106, 596 (1930). — 2. Barnes, T. C.: J. of Physiol. 70, Proc. XXIV (1930). — 3. Beritoff, J.: Z. Biol. 82, 119 (1924). — 4. Biedermann, W.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. III 93, 94, 96, 97 (1887 u. 1888). — 5. Bishop, G. H. and A. S. Gilson: Amer. J. Physiol. 82, 478 (1927). — 6. Bishop, G. H. and A. I. Kendall: Amer. J. Physiol. 88, 77 (1929). — 7. Blaschko, H., McKeen Cattell and J. L. Kahn: J. of Physiol. 73, 25 (1931). — 8. Boer, S. de: Z. Biol. 61, 143 (1913). — 9. Bouman, H. D.: Arch. neerl. Physiol. 16 u. 17 (1931 u. 1932). — 10. Bremer, F.: Arch. internat. Pharmacodynamie 38, 300 (1931). — 11. Bremer, F.: C. r. Soc. Biol. Paris 105, 474 (1930). — 12. Cate, J. ten: Arch. neerl. Physiol. 9 (1927). — 13. Cate, J. ten: Arch. neerl. Physiol. 13 (1928). — 14. Einthoven, W.: The Harvey Lectures, 1924—1925. — 15. Ewald, W. F.: Arch. Anat. u. Physiol. Jahrg. 1911. 181 (1911). — 16. Fulton, J. F.: Muscular Contraction. Baltimore 1926. — 17. Gasser, H. S. and J. Erlanger: Amer. J. Physiol. 80, 522 (1927). — 18. Gasser, H. S.: Physiologic. Rev. 10, 35 (1930). — 19. Hoffmann, P.: Z. Biol. 58, 56 (1912). — 20. Hoffmann, P.: Z. Biol. 63 (N. F. 45) 411 (1914). — 21. Hoffmann, P.: Z. Biol. 64, 247 (1914). — 22. Knowlton, F. P. and C. J. Campbell: Amer. J. Physiol. 91, 19 (1930). — 23. Lucas, K.: J. of Physiol. 51, 1 (1917). — 24. Mangold, E.: Z. allg. Physiol. 5, 135 (1905). — 25. Matthews, B. H. C.: J. of Physiol. 71, 64 (1931). — 26. Monnier, A. et M. Dubuisson: Arch. internat. de Physiol. 34, 25 (1931). — 27. Querido, A.: Proefschrift Amsterdam, 1926. — 28. Reitsma, J. u. H. G. Du Buy: Tijdschr. nederl. dierkd. Ver.igg 3, Sec. 1 (1928). — 29. Riche, Ch.: Arch. Physiol. norm. et path. 6, 262, 522 (1879). — 30. Riche, Ch.: Physiologie des muscles et des nerfs. Paris 1882. — 31. Segaar, J.: Z. vergl. Physiol. 10, 120 (1929). — 32. Uexküll, J. v. u. F. Groß: Z. Biol. 60, 334 (1913). — 33. Uexküll, J. v. u. L. G. Tiralá: Z. Biol. 65, 25 (1915). — 34. Verzár, F. u. F. Peter: Pflügers Arch. 204, 515 (1924). — 35. Wachholder, K. u. J. Freiherr von Ledebur: Pflügers Arch. 228, 183 (1931); 231, 77 (1932).

STELLINGEN.

1. De snelle en de langzame contractie's van Crustaceëen-spiereu worden beiden door dezelfde zenuwvezels opgewekt; het rythme van de zenuwimpulsen bepaalt de aard van de contractie.
2. Bij de Crustaceëen komen efferente zenuwvezels voor, die de spiercontractie uitsluitend remmen.
3. De prikkelgeleiding en de contractie van spieren zijn als twee gescheiden processen te beschouwen.
4. Wil men het begrip chronaxie als physiologische grootheid benutten, dan behoort het beperkt te worden tot die gevallen, waarin één prikkel slechts een enkel effect en niet een rhythmische ontlading veroorzaakt.
5. Op grond van de beschouwingen van Van Niel en Muller is het aannemelijk, dat mierenzuur als eerste product bij de koolzuurassimilatie optreedt.

C. B. van Niel and F. M. Muller, Rec. Trav. Bot. Neerl. 28, 245, 1931.

6. Groeistof kan behalve als phytohormoon ook als voedingsstof optreden.
 7. In tegenstelling met de actiestroomeu afgeleid van gevoelige planten zijn degenen bij *Nitella* door Umrath gevonden, niet als zoodanig te beschouwen.
- K. Umrath, Planta 5, 274, 1928, Protoplasma 17, 258, 1932.

8. De oermond van de Amphibieën en de primitiefstreep van de vogels zijn met elkaar vergelijkbaar op grond van de bij hun gelijkaflopende kinetische processen der chorda-mesodermvorming.

R. W e t z e l, Erg. Anat. u. Entw. Mech. 29, 1, 1932.

9. Bij vogels en zoogdieren komt in de longalveolen geen respiratorisch epitheel voor.

G. S e e m a n n, Histobiologie der Lungenalveole, 1931.

10. De gonade van *Dinophylus* is niet als een coeloomafdeeling te beschouwen.

11. Het is ongewenscht, dat academisch gevormden betrekkingen bekleeden, welke met het oog op hun opleiding als slecht betaald moeten worden beschouwd. Maatregelen hiertegen zijn aan te bevelen.

P. I d e n b u r g, Groene Amsterdammer, 22-4-1933.

