

## **Universitäts- und Landesbibliothek Tirol**

### **Allgemeine Physiologie der Muskeln und Nerven**

**Rosenthal, Isidor**

**Leipzig, 1899**

Zwölftes Kapitel

werden nach dem über den Bau Gesagten leicht verständlich sein. Vor allen Dingen ist zu beachten, dass bei Verbindung des obern und untern Endes dieses Muskels ein starker Strom entstehen muss, welcher im Bogen von dem obern nach dem untern Ende gerichtet ist. Das obere Ende muss stark positiv sein, denn es stellt die Mitte des Längsschnitts dar; das untere Ende muss stark negativ sein, denn es ist die spitze Ecke eines schrägen Querschnitts. Untereinander gleichartige Punkte, deren Verbindung keinen Strom gibt, kommen nur wenige vor. Der Bogen 4 in unserer Figur zeigt einen solchen Fall. Ebenso selten sind Punkte, deren Verbindung einen (im Bogen) von unten nach oben gerichteten Strom gibt. Solche Fälle zeigen Bogen 5 und Bogen 11.

---

## ZWÖLFTES KAPITEL.

1. Negative Schwankung des Muskelstromes; 2. Secundäre Zuckung und secundärer Tetanus; 3. Untersuchung der Schwankung bei Einzelzuckungen; 4. Das Rheotom; 5. Die Drüsen und ihre Ströme; 6. Bedeutung der elektromotorischen Erscheinungen an Muskeln.

1. Der kräftige Strom, welchen ein unversehrter Gastroknemius liefert, setzt uns in den Stand, eine wichtige Frage zu stellen und zu beantworten: wie verhalten sich die elektrischen Erscheinungen der Muskeln während der Zusammenziehung? Wir haben nur nöthig, den Wadenmuskel mit seinem Nerven zu präpariren, den Muskel zwischen die Bäusche der uns bekannten Ableitungsgefäße einzuschalten, den Nerven auf zwei Drähte zu legen, damit er durch Inductionsströme gereizt werden kann — dann muss es sich zei-

gen, ob die Thätigkeit des Muskels auf seine elektrische Wirksamkeit einen Einfluss hat oder nicht.

Ist der Wadenmuskel, wie Fig. 62 zeigt, zwischen die Bäusche der Ableitungsgefäße gebracht, so werden die Bäusche etwas genähert, sodass die Anlagerungsstellen des Muskels, wenn sich dieser verkürzt, keine Verschiebung erleiden. Der mit dem Muskel herauspräparierte Nerv wird über zwei Drähte gelegt, die mit der secundären Spirale des Inductoriums verbunden sind. Ein zwischen der Spirale und dem Nerven eingeschalteter Schlüssel blendet die Inductionsströme ab, sodass der

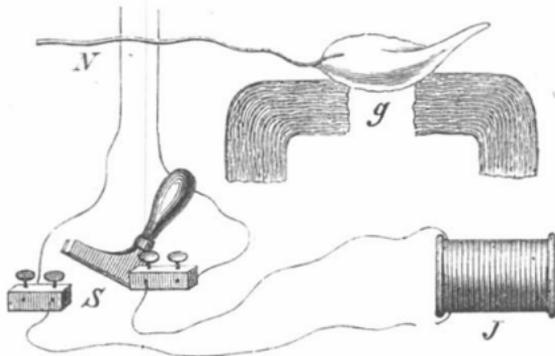


Fig. 62. Muskelstrom bei der Zusammenziehung.

Nerv nicht erregt wird. Nachdem alles geordnet, und der Multiplicator eine feste Ablenkung angenommen hat, welche je nach der Stärke des Muskelstromes grösser oder geringer ausfällt, wird der Schlüssel *S* geöffnet. Die Inductionsströme gehen durch den Nerven, der Muskel verkürzt sich. Unmittelbar darauf sehen wir die Ablenkung des Multiplicators kleiner werden. Hören wir auf, den Nerven zu reizen, so wird die Multiplicatorablenkung wieder grösser, reizen wir von neuem, so wird sie wieder kleiner, und so fort, solange der Muskel noch kräftige Zusammenziehungen zeigt.

Aus diesem Versuch geht hervor, dass der Strom des Wadenmuskels während der Zusammenziehung

schwächer wird. Durch eine Abänderung des Versuchs können wir zeigen, dass dies nicht etwa durch eine Veränderung des Widerstandes oder einen sonstigen mit der Thätigkeit verbundenen Nebenumstand veranlasst wird, sondern dass wirklich die zwischen den auf den Bäuschen aufliegenden, also mit dem Multiplicator verbundenen Punkten bestehende Spannungsdifferenz kleiner wird. Nachdem der Muskel aufgelegt und eine Ablenkung des Multiplicators erfolgt ist, compensiren wir den Muskelstrom in der oben Kap. X, §. 7 angegebenen Weise. Durch den Multiplicator gehen also jetzt zwei gleiche, aber entgegengesetzt gerichtete Ströme, die einander aufheben, der Strom des Muskels und der Strom vom Compensator. Solange diese beiden Ströme gleich bleiben, kann keine Ablenkung des Multiplicators erfolgen. Wenn wir jetzt den Nerven reizen und der Muskel sich zusammenzieht, wird sein Strom schwächer; der vom Compensator gelieferte Strom erlangt dadurch das Uebergewicht und bewirkt eine Ablenkung, welche natürlich gerade die entgegengesetzte Richtung hat, wie die ursprünglich vom Muskel bewirkte.

Es lässt sich ferner beweisen, dass diese Aenderung in der Stärke des Muskelstromes untrennbar mit dem Act der Thätigkeit des Muskels zusammenhängt. Es ist gleichgültig, durch welche Art von Reizung die Thätigkeit herbeigeführt wird. Statt der elektrischen Reizung können wir chemische, thermische oder sonstige Reize auf den Nerven wirken lassen, wir können den Muskel noch im Zusammenhang mit dem ganzen Nervensystem untersuchen und die Zusammenziehung durch Einwirkungen, welche vom Rückenmark und Gehirn ausgehen, bewirken, stets ist der Erfolg derselbe. Aber auch wenn die Verkürzung des Muskels durch äussere Hindernisse ganz unmöglich gemacht wird, zeigt der gereizte Muskel ohne alle Gestaltveränderung doch diese Abnahme seiner elektrischen Wirksamkeit, sobald in ihm durch die Reizung der Zustand der Thätigkeit entsteht. Wenn wir z. B.

durch Einspannen des Muskels in eine passende Klemme dafür Sorge tragen, dass die Form des Muskels unverändert bleiben muss, und den eingespannten Muskel zur Thätigkeit reizen, tritt jene Stromabnahme ebenso ein wie bei der erst beschriebenen Anordnung des Versuchs.

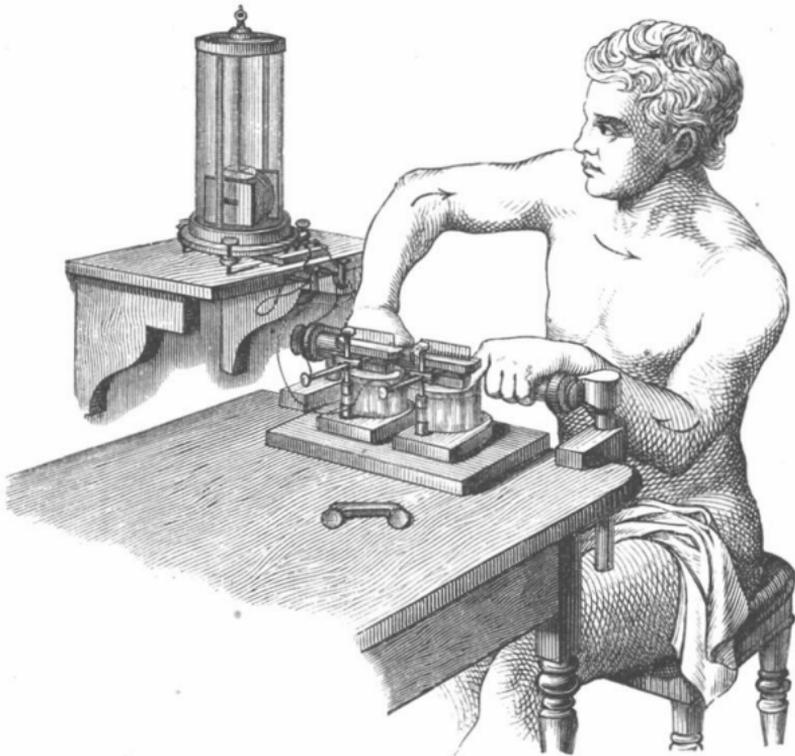


Fig. 63. Ablenkung der Magnetnadel durch den Willen.

Wir nennen diese Erscheinung, weil dabei der Muskelstrom schwächer wird, die negative Schwankung.

E. Du Bois-Reymond hat zuerst versucht, dieselbe bei der Thätigkeit auch an den Muskeln des lebenden unversehrten Menschen nachzuweisen.\* Er verband die

---

\* Ob sich an unversehrten, in ihrer natürlichen Lage belassenen Muskeln lebender Thiere im Ruhezustande überhaupt Ströme nachweisen lassen, wird später erörtert werden.

Enden des Multiplicatordrahts mit zwei mit Flüssigkeit gefüllten Gefässen und tauchte die Zeigefinger der beiden Hände in diese Gefässe, wie Fig. 63 zeigt. Ein vor den Gefässen aufgestellter Stab diente zur sichern und ruhigen Haltung der Hände. Man erhält in diesem Falle in der Regel schwache und unregelmässige Ablenkungen der Magnetnadel, sei es, dass die von den Muskeln erzeugten Ströme trotz ihrer symmetrischen Anordnung in den Armen und der Brust sich gegenseitig nicht vollkommen aufheben, sei es aus andern Ursachen, z. B. Ungleichheiten der eingetauchten Hautstellen u. dgl. Die vorhandenen schwachen Ströme kann man compensiren, sodass die Magnetnadel in ihrer Ruhestellung verharret. Als er dann die Muskeln des einen Arms kräftig zusammenzog, erfolgte eine Ablenkung des Multiplicators, welche einen in dem zusammengezogenen Arm von der Hand zur Schulter aufsteigenden Strom anzeigte. Wurden die Muskeln des andern Arms zusammengezogen, so erfolgte die Ablenkung nach der entgegengesetzten Richtung. Wir sehen also, dass wir durch unsern Willen einen elektrischen Strom erzeugen und die Magnetnadel in Bewegung zu setzen im Stande sind. Gegen Du Bois-Reymond's Deutung dieses Versuchs als Beweis für die Abnahme der natürlichen Muskelströme bei der Thätigkeit sind aber Bedenken erhoben worden, auf welche wir an einer spätern Stelle zurückkommen werden. Durch künstliche Reizung der Armmuskeln vom Nerven aus hat Hermann die Stromschwankung am lebenden Menschen erzeugt.

2. Es ist nicht nöthig, den Muskel zu tetanisiren, um die Veränderung seiner elektrischen Wirksamkeit bei der Thätigkeit nachzuweisen. Bei hinlänglich empfindlichen Multiplicatoren genügt dazu eine einzelne Zuckung. Leichter aber lässt sich diese Veränderung mit Hülfe des stromprüfenden Schenkels oder des Capillarelektrometers untersuchen.

Auf einen, mit seinem Nerven präparirten Gastroknemius (Fig. 64), oder auch auf einen ganzen Schenkel *B* (Fig. 65), legt man den Nerven eines zweiten Gastroknemius oder Schenkels *A* so, dass ein Theil des Nerven die Sehne und ein anderer Theil die Muskelfaserfläche berührt. Der Nerv stellt dann einen Bogen dar, welcher Stellen von verschiedenem Spannungswerth verbindet; ein Strom, welcher dem Spannungsunterschied der berührten Stellen entspricht, geht deshalb durch den Nerven.\* Wenn

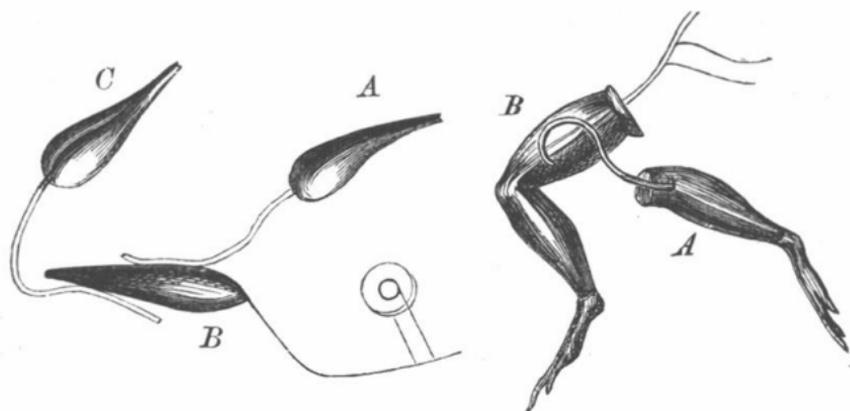


Fig. 64 und 65. Secundäre Zuckung.

man dann den Nerven des Muskels *B* reizt, sei es durch Schliessung oder Oeffnung eines Stromes, durch einen Inductionsschlag, durch Schnitt, Quetschung oder sonst-

\* Dieser Strom kann bei seinem Entstehen, das heisst beim plötzlichen Anlegen des Nerven, reizend auf den Nerven wirken und eine Zuckung des Muskels hervorrufen. Nerv und Muskel können auch demselben Präparat angehören. Biegt man den Nerven eines Gastroknemius um und lässt ihn auf die Gegend der Achillessehne fallen, so geht ein Theil des Muskelstroms durch den Nerven und dieser kann den Nerven erregen. Der Muskel wird also durch seinen eigenen Strom erregt. Es ist dies die durch Volta, Humboldt u. A. berühmt gewordene „Zuckung ohne Metalle“, aus welcher zuerst geschlossen wurde, dass selbständige elektrische Wirkungen von thierischen Geweben ausgeübt werden können.

wie, so sieht man den Muskel *A* auch zucken. Man nennt dies die „secundäre Zuckung“. Ihre Erklärung ergibt sich aus dem, was wir am Multiplicator gesehen haben. Der Muskelstrom von *B* hat während seiner Zuckung eine Veränderung oder Schwankung erlitten. Diese Schwankung erfolgte auch in dem Stromantheil, welcher durch den angelegten Nerven ging, und da jeder Nerv durch plötzliche Veränderungen in der Stromstärke gereizt wird, so erfolgte die secundäre Zuckung.

Legt man auf einen Muskel den Nerven eines andern so, dass kein merklicher Stromantheil durch ihn gehen kann (wie der Nerv des Muskels *C* in Fig. 58 zeigt), dann erfolgt in diesem Muskel auch keine secundäre Zuckung.

Reizt man den Nerven des ersten Muskels nicht bloss einmal, sondern so, dass der Muskel *B* in Tetanus verfällt, so geräth der Muskel *A* in secundären Tetanus. Dieser wichtige Versuch lehrt, dass in dem tetanisirten Muskel schnell aufeinanderfolgende Schwankungen der elektrischen Wirksamkeit stattfinden. Denn nur durch solche, nicht aber durch eine einfache Abnahme der Stromstärke kann im zweiten Nerven eine anhaltende, tetanisirende Reizung zu Stande kommen. Aus dem Muskelgeräusch haben wir früher die Folgerung gezogen, dass der Tetanus des Muskels trotz der vollkommenen Gleichmässigkeit in der äussern Form kein Zustand der Ruhe sei, sondern dass innerhalb des Muskels während des Tetanus fortwährend Bewegungen stattfinden müssen. In gleicher Weise können wir aus der Erscheinung des secundären Tetanus schliessen, dass dabei fortwährende Schwankungen in dem elektrischen Verhalten stattfinden. Daraus würde dann folgen, dass zwischen den elektrischen Schwankungen und den innern Bewegungen, welche die Zusammenziehung bedingen, ein Zusammenhang bestehen muss.

Das Auftreten der secundären Zuckung lehrt, dass

schon bei einer einzelnen Zuckung eine plötzliche und vorübergehende Veränderung in dem elektrischen Verhalten des Muskels eintritt, und das Auftreten des secundären Tetanus beweist, dass den einzelnen schwingungsartigen Bewegungen, welche während des Tetanus im Innern des Muskels vor sich gehen, ebensolche schnell wechselnde elektrische Veränderungen entsprechen. Dagegen können wir aus diesen Erscheinungen nichts über den Sinn der Veränderungen erfahren, da der Nerv ebenso gut durch Zunahme wie durch Abnahme des ursprünglichen Muskelstroms erregt werden könnte. Halten wir aber das, was wir aus der Erscheinung des secun-

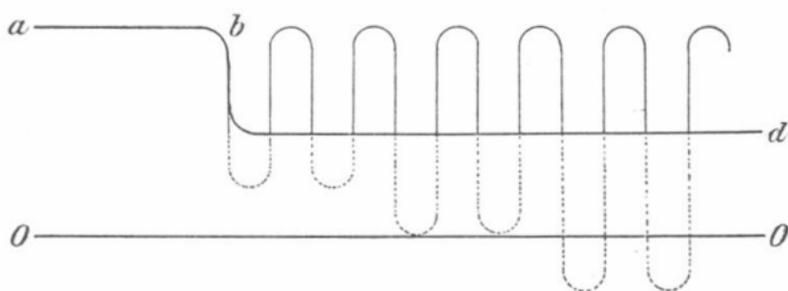


Fig. 66. Stromabnahme beim Tetanus.

dären Tetanus erfahren haben, mit der Erscheinung der negativen Schwankung am Multipliator zusammen, so werden wir nicht zweifeln können, dass jeder Zuckung sowol als auch jeder der vielen Einzelzuckungen, aus deren Verschmelzung der sogenannte Tetanus zu Stande kommt, eine Abnahme oder negative Schwankung des Muskelstroms entspricht. Solche schnelle Schwankungen kann die Magnetnadel wegen ihrer Trägheit nicht anzeigen. Sie wird sich, wenn die Ströme schnell in ihrer Stärke wechseln, in einer Mittelstellung halten, welche dem Durchschnittswerth der Stromstärke entspricht. Wenn also, wie in Fig. 66, die scheinbare Abnahme des Muskelstroms beim Tetanus durch die ausgezogene Curve *abd* dargestellt ist, so wird das wirkliche Verhalten der

kammförmig gezackten punktirten Curve entsprechen. Nur wissen wir nicht, ob die untern Spitzen dieser gezackten Curve so, wie es im Anfangstheil gezeichnet ist, liegen, oder ob sie bis an die Nulllinie heranreichen, oder noch unter dieselbe hinuntergehen, wie es die folgenden Abschnitte der Zeichnung darstellen. Die erste Annahme würde besagen, dass der Strom schwächer wird, aber noch seine ursprüngliche Richtung behält; die zweite, dass er gerade Null wird; die dritte endlich, dass er seine Richtung umkehrt. Alle diese drei Möglichkeiten sind nur dem Grade nach, nicht principiell verschieden. Denn alle besagen nur, dass während der Zuckung eine

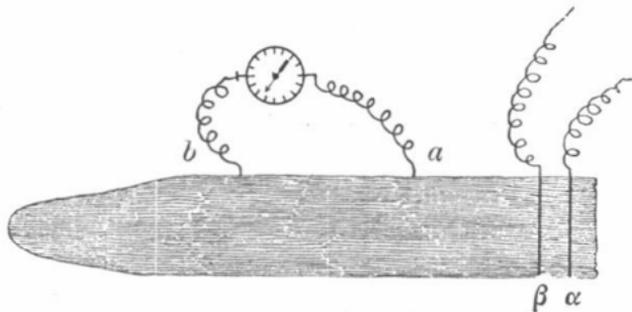


Fig. 67. Reizung eines langfaserigen Muskels an seinem einen Ende bei Ableitung zweier symmetrischer Punkte des Längsschnitts.

elektrische Wirkung auftritt von entgegengesetzter Richtung wie diejenige, welche beim ruhenden Muskelstrom zwischen Längsschnitt und Querschnitt besteht, und dass diese Wirkung, je nach ihrer Stärke und der Stärke des bestehenden Muskelstroms, den letztern schwächt, aufhebt oder umgekehrt.

3. Genauern Einblick in diese Vorgänge erhalten wir durch Untersuchung der elektrischen Vorgänge bei einer einzelnen Zuckung. Zu diesem Versuch wollen wir statt des Gastrocnemius einen der langen parallelfaserigen Muskeln des Oberschenkels benutzen und die Verbindung mit dem Multiplicator in der Weise herstellen, dass gar kein

Muskelstrom zur Erscheinung kommt. Das gelingt leicht, wenn wir den Muskel unverletzt, also mit natürlichen Querschnitten präparieren und etwa so, wie es Fig. 67 zeigt, von zwei Punkten des Längsschnitts,  $a$  und  $b$ , ableiten. Sollte doch ein schwacher Strom vorhanden sein, so können wir ihn compensiren. Reizen wir einen solchen Muskel nicht von seinem Nerven aus, sondern indem wir einen Inductionsstrom durch zwei an seinem einen Ende angelegte Drähte  $\alpha$  und  $\beta$  schicken, so entsteht, wie wir in Kapitel 6, §. 5 gesehen haben, an dieser Stelle eine Contraction, welche sich in den Muskelfasern mit einer Geschwindigkeit von etwa 3—4 m in der Secunde fortpflanzt. Nach einer kurzen Zeit wird diese Welle in  $a$  angelangt sein, wird dann über  $a$  weg-

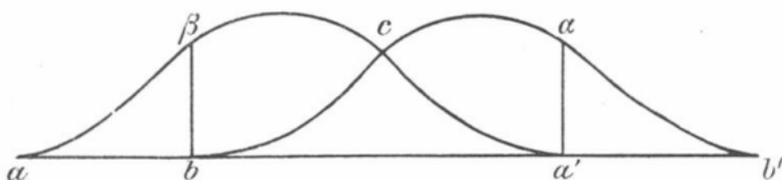


Fig. 68. Stromschwankungen an zwei Punkten eines langfaserigen Muskels

schreiten und etwas später in  $b$  anlangen. Die Zeit, welche zu diesem Fortschreiten von  $a$  bis  $b$  erforderlich ist, hängt von der Länge der Strecke  $ab$  ab. Da der Contractionszustand eine gewisse Zeit andauert, so kann er natürlich in  $b$  schon beginnen, ehe er in  $a$  beendet ist. Jedenfalls aber wird  $a$  sich schon im Contractionszustand befinden zu einer Zeit, wo  $b$  noch in Ruhe ist, und andererseits wird  $b$  noch im Contractionszustand sein zu einer Zeit, wo  $a$  schon wieder in Ruhe ist.

Wir wollen annehmen, mit dem Contractionszustand sei eine elektrische Veränderung verbunden (welcher Art, lassen wir vorläufig noch dahingestellt), welche allmählich beginnt, einen Höhepunkt erreicht und dann langsam wieder verschwindet, etwa so wie es die Curven  $a\beta ca'$  und  $bc\alpha b'$  der Fig. 68 darstellen. Für den Punkt  $b$

beginnt und verläuft dieser Vorgang um einen geringen Bruchtheil einer Secunde später als für den Punkt  $a$ . Dies ist in Fig. 68 dadurch angedeutet, dass die Curve  $bc\alpha b'$  gegen die andere Curve nach rechts hin verschoben ist. Wenn  $a$  und  $b$  ursprünglich gleiche Spannung hatten, so wird eine Ungleichheit der Spannung auftreten, sobald der Contractionszustand in  $a$  beginnt. Diese wird zunehmen bis zur Grösse  $b\beta$ , wird bei dem Punkte  $c$  gleich Null sein, bei  $\alpha a'$  ein Maximum im entgegengesetzten Sinne zeigen und endlich bei  $b'$ , wenn die Contraktionen an beiden Punkten vollkommen aufgehört haben, ihr Ende erreichen.

4. Ist in den ableitenden Bogen der Fig. 67 ein Galvanometer eingeschaltet, so sieht man zuerst einen kurzen Ausschlag in der einen und dann in der entgegengesetzten Richtung, welche anzeigen, dass zuerst vorübergehend der Punkt  $a$  negativ gegen  $b$  geworden ist, dann aber  $b$  negativ gegen  $a$ . Bessern Aufschluss aber noch gewährt die Untersuchung mit dem von J. Bernstein zu diesem Zwecke benutzten Rheotom, welches Fig. 69 in schematischer Zeichnung darstellt. An zwei diametral einander gegenüberstehenden Stellen eines schweren, um eine verticale Achse drehbaren Rades sind schräg nach unten gerichtete Metallspitzen angebracht, an der einen Seite zwei,  $p_1$  und  $p_2$ , an der andern Seite eine,  $p$ . Unterhalb des Rades sind an einer Stelle zwei mit Quecksilber gefüllte kleine Tröge  $q_1$  und  $q_2$  so angebracht, dass die Spitzen  $p_1$  und  $p_2$  bei jeder Umdrehung für kurze Zeit in das Quecksilber eintauchen. Ausserdem ist ein horizontaler Platindraht  $d$  so ausgespannt, dass die Spitze  $p$  denselben bei jeder Umdrehung einmal berührt. Die Stellung dieses Drahtes kann verändert werden. Das Rad wird durch einen geeigneten Motor in gleichförmige Drehung mit einer Geschwindigkeit von etwa 5 Umdrehungen in der Secunde versetzt.

Die Spitze  $p$  und der Draht  $d$  werden so mit einer Kette  $K$  und der primären Rolle eines Inductoriums  $J_1$

verbunden, dass der elektrische Strom bei jeder Umdrehung einmal durch die Rolle fließt. Dadurch entsteht in der secundären Rolle  $J_2$  ein Inductionsstrom, durch welchen der Muskel  $M$  gereizt werden kann. Die beiden Quecksilbertröge sind mit den Ableitungsröhren  $r_1$  und  $r_2$  unter Einschaltung eines Galvanometers  $g$  verbunden.

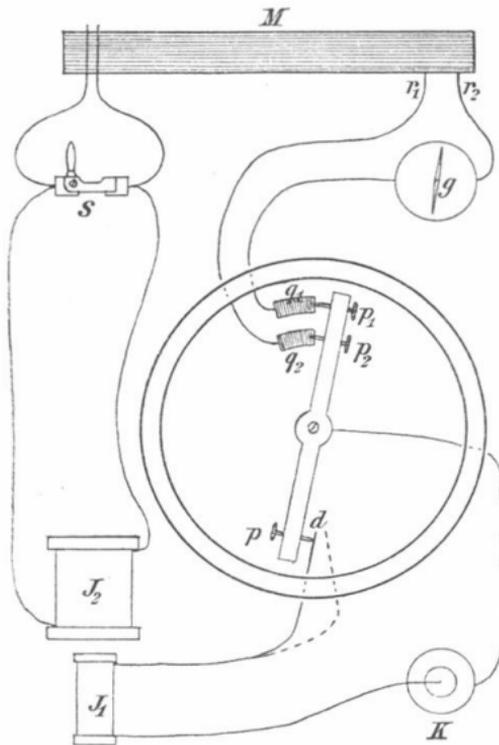


Fig. 69. Differentialrheotom.

Stellen wir uns zunächst vor, der bei  $S$  angedeutete Schlüssel sei geschlossen, so können die Inductionsströme nicht auf den Muskel wirken; derselbe bleibt in Ruhe. Der Multiplicatorkreis wird bei jeder Umdrehung des Rades auf kurze Zeit geschlossen, weil die beiden Spitzen  $p_1$  und  $p_2$ , solange sie in das Quecksilber tauchen, eine leitende Verbindung zwischen  $r_1$  und  $r_2$  herstellen und so den ableitenden Bogen vervollständigen. Die an den

Punkten  $a$  und  $b$  bestehende Spannungsdifferenz macht, dass die Galvanometernadel durch die kurzdauernden aber sich regelmässig wiederholenden Stromschliessungen eine Ablenkung erfährt. Bei der gewählten Anordnung wird diese nur sehr klein sein und kann leicht durch passende Einschaltung eines Compensationsstroms aufgehoben werden.

Öffnet man jetzt den Schlüssel  $S$ , so wird der Muskel 5 mal in der Secunde gereizt. Jede Reizung erzeugt eine örtliche Contraction, welche sich in den Muskelfasern fortpflanzt, nach Verlauf einer kleinen Zeit in  $a$  und etwas später in  $b$  anlangt. In dem Augenblick, wo dieser Reiz erfolgt (wenn die Spitze  $p$  den Draht  $d$  be-

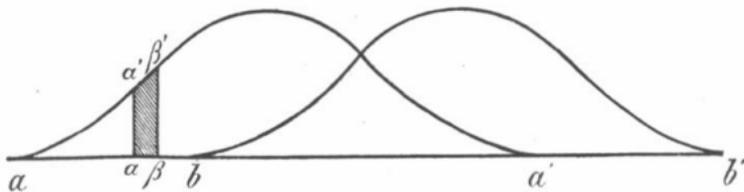


Fig. 70. Beobachtung der Stromschwankungen eines langfaserigen Muskels mittels des Rheotoms.

rührt), ist der Galvanometerkreis nicht geschlossen, da die Spitzen  $p_1$  und  $p_2$  die Quecksilbertröge eben verlassen haben. Ehe die Schliessung wieder eintritt, was etwas vor dem Ablauf einer Radumdrehung erfolgt in dem Augenblick, in welchem die Spitzen die Anfänge der länglichen Quecksilberkuppen eben berühren (also nach etwas weniger als  $\frac{1}{5}$  Secunde), ist die Contractionswelle schon längst abgelaufen. Schiebt man aber den Draht  $d$  in die durch Punktirung angedeutete Stellung, so wird der Galvanometerkreis noch geschlossen sein, wenn die Reizung erfolgt. Schiebt man  $d$  noch weiter hinaus, so wird die Schliessung des Galvanometerkreises erst einige Zeit nach der Reizung beginnen. Diese Zeit kann aus dem Winkel, um welchen  $d$  verschoben worden ist, berechnet werden.

Wir wollen nun wieder (Fig. 70) die elektrischen Veränderungen, welche in den Punkten  $a$  und  $b$  (Fig. 67) ablaufen, durch die Curven  $aa'$  und  $bb'$  darstellen. Der Draht  $d$  des Rheotoms sei so weit nach rechts verschoben worden, dass die Schliessung des Galvanometerkreises bei  $\alpha$  beginnt und bei  $\beta$  aufhört.\* Aus der durch die Curve  $aa'$  dargestellten elektrischen Wirkung der Stelle  $a$  wird also sozusagen das schraffierte Stück  $\alpha\alpha'\beta\beta'$  herausgeschnitten, welches auf die Multiplicatornadel wirken kann. Diese Wirkung wird nur schwach sein; da sie sich aber fünfmal in der Secunde immer in gleicher Weise wiederholt, kann sie doch eine merkliche Ablenkung der Nadel bewirken.

Je weniger der Draht  $d$  nach rechts verschoben worden war, desto näher liegt das aus der Curve  $aa'$  herausgeschnittene Stück dem Anfang der Curve und schneidet bei geringer Verschiebung die Curve nur eben an, sodass die Wirkung auf die Magnetonadel ganz schwach ist. Indem man die hierzu erforderliche Stellung aufsucht, findet man also die Zeit, die nothwendig ist, damit die Contractionswelle und die mit der Contraction verbundene elektrische Veränderung in  $a$  anlangt. Schiebt man dagegen den Draht  $d$  weiter nach rechts, so wird die Wirkung auf die Magnetonadel stärker, da das ausgeschnittene Stück  $\alpha\alpha'\beta\beta'$  dann in eine Zeit fällt, in welcher die elektrische Veränderung an der Stelle  $a$  schon stärker entwickelt ist. Bei weiterer Verschiebung wird sie wieder schwächer, da sich auch die in entgegengesetzter Richtung wirksame Veränderung der Stelle  $b$  geltend zu machen beginnt. Letztere wird bei weiterer Verschiebung von  $d$  immer stärker. Wenn das schraffierte Stück soweit verschoben ist, dass es auf die Stelle fällt, wo sich die Curven  $aa'$  und  $bb'$  schneiden, wird gar keine

---

\* Die Zeit  $\alpha\beta$  hängt von der Länge der Quecksilberkuppen ab, bleibt also bei allen Versuchen constant.

Wirkung am Multiplicator eintreten. Wird der Draht  $d$  noch weiter nach rechts verschoben, so wird sich nur die Veränderung der Stelle  $b$  bemerklich machen.

Der Veränderung von  $a$  entspricht ein Strom, welcher im Galvanometer von  $b$  nach  $a$  fließt; der Veränderung von  $b$  ein Strom von entgegengesetzter Richtung. Die Versuche lehren also, dass jede Stelle der Muskelfaser während des Contractionszustandes *negative* Spannung im Vergleich zu ruhenden Theilen der Muskelfaser annimmt, dass diese Veränderung allmählich entsteht, ein Maximum erreicht und wieder abnimmt. Die Fortpflanzung dieser Veränderung von einer gereizten Stelle aus erfolgt mit derselben Geschwindigkeit wie die Contraction selbst (bei frischen Muskeln etwa 3—4 m in der Secunde).

Wenn man die Versuche so anstellt, dass die Stelle  $b$  am künstlichen Querschnitt anliegt, so besteht ein Ruhestrom, da der Querschnitt negativ ist. Sowie die Reizwelle an  $a$  anlangt, wobei  $a$  auch negativ wird, wird der Ruhestrom schwächer. Wir haben also das, was wir früher als negative Schwankung des Ruhestroms kennen gelernt haben. Der Grad der Abschwächung hängt von der Stärke des Reizes ab; der Strom kann gleich Null werden, kehrt aber niemals seine Richtung um, was, wie wir gesehen haben, bei der Beobachtung ohne Rheotom nicht entschieden werden konnte.

Statt des Galvanometers kann man zu diesen Versuchen auch das Capillarelektrometer anwenden. Da die Ausschläge desselben nicht wie die einer Multiplicatornadel durch die Trägheit beeinflusst werden, kann man dabei das Rheotom entbehren.

5. Den Muskeln stehen in physiologischer Hinsicht die Drüsen sehr nahe. Wie beim Muskel, kennen wir auch bei der Drüse zwei Zustände, den der Ruhe und den der Thätigkeit, und wie bei den Muskeln wird auch bei den Drüsen der Uebergang von dem Zustand der Ruhe in

den der Thätigkeit durch Einwirkung der Nerven herbeigeführt.

Die wirksamen Elemente der Drüsen sind Zellen, denen die Fähigkeit zukommt, aus der Umgebung Stoffe aufzunehmen und dieselben chemisch zu verändern. Die veränderten Stoffe (Secrete) werden aus den Zellen nach aussen entleert. Drüsenzellen kommen zuweilen einzeln vor und liegen dann an der Oberfläche von Häuten, welche Hohlräume auskleiden, oder bei manchen Thieren auch in der Haut der Körperoberfläche. Oder sie sind zu mehreren zu einem Organ vereinigt; dann liegen sie im Innern eines von einer eigenen Membran gebildeten Hohlraumes, welcher durch einen längern oder kürzern Ausführungsgang an der Oberfläche der Schleimhaut oder Oberhaut, unter welcher die Drüse liegt, mündet. Der Hohlraum kann halbkugelig, flaschenförmig oder röhrenartig sein; im letztern Fall ist die Röhre zuweilen sehr lang und entweder knäuelartig aufgewickelt oder gewunden und am geschlossenen Ende zuweilen kolbig aufgetrieben. Alle diese Drüsen sind einfache. Zusammengesetzte Drüsen entstehen, wenn mehrere röhren- oder kolbenartige Drüsen in einen gemeinschaftlichen Ausführungsgang münden.

Bei der Aehnlichkeit, welche zwischen Drüsen und Muskeln in ihren Beziehungen zu den Nerven besteht, scheint es nicht ohne Bedeutung zu sein, dass auch die Drüsen in bestimmter Weise elektromotorisch wirksam sind. Freilich lässt sich das nicht bei allen Drüsen in gleicher Weise feststellen. Nur bei den einfachern Formen, den einzelligen Drüsen und den einfachen mehrzelligen, z. B. den sogenannten flaschenförmigen oder Balgdrüsen, sind die Drüsenelemente in grösserer Zahl nebeneinander so regelmässig angeordnet, dass alle in gleicher Richtung elektromotorisch wirken können. Bei diesen findet man, dass die dem Drüsengrunde entsprechende Fläche positiv, die dem Drüsenausführungsgange entsprechende Fläche negativ elektrisch ist. Am

leichtesten kann man das an der drüsenreichen Haut der nackten Amphibien sowie an der Schleimhaut des Mundes, Magens und Darmkanals verschiedener Thiere sehen. Hier stehen alle Drüsen in regelmässiger Anordnung nebeneinander und wirken deshalb in gleicher Richtung elektrisch. Bei den zusammengesetzten Drüsen dagegen stehen die einzelnen Drüsenelemente in allen möglichen Richtungen; ihre Wirkungen sind daher unregelmässig und unberechenbar.

An den Hautdrüsen des Frosches, wie an den Drüsen der Magen- und Darmschleimhaut lässt sich nachweisen, dass die elektrischen Kräfte wirklich in den Drüsen ihren Sitz haben. Zerstört man die Zellen der Drüsen durch concentrirte Salzlösungen oder schabt man die Drüsen-schicht mit dem Messer ab, so hören die elektrischen Wirkungen auf. Gifte, welche die Drüsenthätigkeit schwächen, vermindern auch die elektrischen Wirkungen, während andere Gifte, welche die Thätigkeit der Drüsen anregen, ähnlich wirken wie Reizung.

Reizt man nämlich die Nerven der Drüsen oder diese selbst, sodass die Drüsen zur Thätigkeit angeregt werden, so nimmt der Drüsenstrom an Stärke ab, zeigt eine negative Schwankung, gerade wie der Muskelstrom abnimmt, wenn der Muskel zur Thätigkeit veranlasst wird. Dieser negativen Schwankung folgt häufig eine positive, d. h. der ursprüngliche Strom wird verstärkt. Vielleicht hat dies seinen Grund darin, dass die abgesonderten Secrete durch ihre Ansammlung an der Oberfläche der Häute und in den Ausführungsgängen zur Entwicklung von Strömen Anlass geben. Hierfür spricht, dass die Drüsenströme nach wiederholten Reizungen oft für längere Zeit verändert bleiben. Da auch die Schweissdrüsen des Menschen durch Nerveneinwirkung in Thätigkeit gerathen, was zur Entwicklung von Strömen in der Haut Anlass geben kann, so wird dadurch die Deutung des in §. 1 erwähnten Versuches am lebenden Menschen unsicher. Es ist möglich, aber nicht erwiesen, dass bei der will-

kürlichen Anstrengung der Armmuskeln gleichzeitig eine Innervation der Hautdrüsen eintritt und dass diese einen Strom in dem beobachteten Sinne veranlasst.

6. Kehren wir nach dieser Abschweifung zu den Muskeln zurück. Wir haben unsere Beobachtungen vorzugsweise an ausgeschnittenen Muskeln gemacht. Nur nebenbei haben wir darauf hingewiesen, wie schwer es sei, zu entscheiden, ob auch die unversehrten Muskeln im lebenden Organismus in der gleichen Weise elektromotorisch wirksam sind. Dies ist natürlich wichtig für die physiologische Bedeutung, die wir den elektromotorischen Erscheinungen an Muskeln beimessen können. Ehe wir auf die Erörterung dieser Bedeutung eingehen, wollen wir jedoch das thatsächliche Material noch etwas ergänzen.

Zuvörderst ist zu bemerken, dass die elektrische Wirksamkeit der Muskeln an ihre physiologische Leistungsfähigkeit oder, wie wir auch sagen können, an ihren Lebenszustand gebunden ist. Wenn die Muskeln absterben, werden auch die elektrischen Erscheinungen schwächer und hören zuletzt, wenn die Todtenstarre eintritt, ganz auf. Muskeln, welche durch sehr starke Reize nicht mehr zu Zuckungen veranlasst werden, können wol noch Spuren elektrischer Wirkungen zeigen, aber diese verschwinden auch bald. Und die einmal verschwundene elektrische Wirksamkeit eines todtenstarr gewordenen Muskels kehrt unter keinen Umständen wieder.

Zweitens ist zu erwähnen, dass ausgeschnittene, aber unversehrte Muskeln häufig sehr schwach elektrisch wirken; ja zuweilen beobachtet man an ihnen einen Strom von umgekehrter Richtung, d. h. der natürliche Querschnitt ist, statt negativ, positiv gegen den Längsschnitt. Besonders häufig findet man dieses Verhalten bei Muskeln von Fröschen, welche während des Lebens in niedern Temperaturen längere Zeit aufbewahrt wurden. In den meisten dieser Fälle genügt es, den von der Sehne bekleideten natürlichen Querschnitt durch irgendein Mittel

zu entfernen, um sofort die gewöhnliche starke Wirkung hervorzurufen. Zuweilen ist es jedoch bei parallelfaserigen Muskeln nöthig, eine kurze Strecke von 1—2 mm Länge vom Ende der Muskelfasern abzutragen, ehe man auf einen künstlichen Querschnitt stösst, der in der gewöhnlichen Weise wirksam ist. Diese Erscheinung ist von E. Du Bois-Reymond als Parelektronomie bezeichnet worden, d. h. als eine von den gewöhnlichen elektrischen Wirkungen der Muskeln abweichende.

Viele Physiologen sind der Ansicht, dass dieser Zustand der eigentlich normale sei, dass der vollkommen unversehrte Muskel an allen Punkten seiner Oberfläche gleiche Spannung besitze und dass eine negative Spannung des Querschnitts stets als Beweis einer, wenn auch nicht sichtbaren chemischen Veränderung desselben anzusehen sei. Sehr oft tritt aber der Spannungsunterschied zwischen Längsschnitt und Querschnitt hervor an Muskeln, welche mit der grössten Vorsicht und Schonung präparirt wurden und an deren Querschnitt eine wirklich eingetretene Veränderung gar nicht nachgewiesen werden kann.

Wie dem auch sei, für die physiologische Auffassung der elektrischen Wirksamkeit der Muskeln und ihrer Beziehungen zu den übrigen Lebenseigenschaften ist die Frage ohne Bedeutung. Ob die einzelnen Theile der Oberfläche eines Muskels gleiche oder ungleiche Spannung haben, ist an sich unwesentlich. Wesentlich ist nur, ob wir Gründe haben anzunehmen, dass die elektromotorischen Kräfte, deren Wirkungen wir beobachtet haben, schon im unversehrten Muskel existiren und in welcher Beziehung sie zu den physiologischen Leistungen des Muskels stehen. Ehe wir jedoch zur Erörterung dieser Frage schreiten, wollen wir uns mit den elektrischen Erscheinungen an den Nerven bekannt machen.

---