Den Ausdruck »krampfhafte Streckbewegungen« hatten wir gewählt, weil das Endresultat der Bewegung eine Streckung hier wie bei vielen ähnlich wirkenden Giften ist.

Dass die Ursache des Lähmungs-Stadiums ausser in der Uebermüdung der Muskeln auch vielleicht noch in einer schliesslich erfolgenden Herabsetzung der Reizbarkeit des Rückenmarks zu suchen ist, will ich Putzeys und Swaen nach ihren Versuchen nicht bestreiten.

Ebenso habe ich mich durch neuere Versuche von der Richtigkeit der von diesen Autoren angegebenen Wirkung auf die Pupille des Frosches überzeugt.

Die Einwirkung des Guanidins auf die musculomotorischen Centren des Herzens ist bereits von Harnack und Wittkowsky (Archiv für experimentelle Pathologie und Pharmakologie, Bd. 5, S. 430) festgestellt.

(Aus dem physiologischen Institut des Herrn Prof. Goltz in Strassburg.)

Vom Einfluss des Reizortes am Nerven auf die Zuckungshöhe des Muskels.

Von

E. Tiegel.

Die systematischen Untersuchungen über die Wirkung der Inductionsschläge auf Nerv und Muskel, welche ich seit einigen Jahren verfolge, mussten mich auch dazu führen, den Einfluss der Veränderung des Reizortes am Nerven zu untersuchen. Hierbei bin ich zu wesentlich anderen Resultaten gekommen als frühere Autoren¹⁾ und will ich darum meine Versuche hier mittheilen.

1) Der neueste derselben, Fleischl, kommt zu folgendem Resultat (Ueber die Lehre vom Anschwellen der Reize im Nerven. Wiener Sitzungsberichte Bd. 72. III. Abtheilung, December 1875): »Für electriche Reize sind die Nerven an hochgelegenen Stellen empfindlicher als an tiefgelegenen, wenn

Zu meinen Versuchen bediente ich mich des schon früher beschriebenen Froschbrettes mit den leichten registirenden Hebeln. Die Thiere waren in gewöhnlicher Weise hergerichtet und aufgespannt. Für das Wesentliche der Versuche ist es gleichgültig, ob man Salzfrösche oder gut präparirte Thiere mit erhaltenem Kreislauf nimmt. Die Elektroden sind dieselben, die ich im Ludwig'schen Laboratorium kennen und anwenden lernte. Zwei ganz genau gleiche Paare mit Platindrähten wurden das eine am Sacralplexus der einen Seite, das andere an den Ischiadicus in der Mitte des Oberschenkels angelegt und schrieb der zugehörige Gastrocnemius auf dem berussten Papier der Kymographiontrommel. Die Einrichtung der Capillarcontacte, ihre Verbindung mit Schlitteninductorium, Präparat und Windflügeln des Kymographion ist schon oft beschrieben. Eine besondere Vorsicht wird durch den Umstand geboten, dass der Nerv an den beiden Stellen, an welchen er gereizt werden soll, nicht gleich dick ist, und, wie ich früher gezeigt habe, zwei verschiedenen Widerständen im Schliessungskreise der secundären Spirale, auch wenn beide sehr gross sind, sehr verschiedene Zuckungshöhen zukommen können. Von einer direkten Prüfung der Widerstände, wie es Fleischl gemacht hat, musste ich aus Mangel an Platz zum gesicherten Aufstellen der nöthigen Apparate absehen. Ich suchte mir so zu helfen, dass ich ein viereckiges Stück feinen und gleichmässig dicken Filtrirpapiers zu einer Rolle zusammendrehte, die wenigstens 3 Mm. im Durchmesser hatte. Aus dieser Rolle schnitt ich zwei gleich lange Stücke heraus, die ich in die hackenförmigen Krümmungen der beiden Elektrodenpaare legte, welche bereits den auf Pergamentpapier liegenden Nerven aufgenommen hatten. Wie schon früher beschrieben,

die reizenden Ströme in ihnen eine absteigende Richtung haben; sie sind aber an tiefgelegenen Stellen empfindlicher, als an hochgelegenen, wenn die Ströme in ihnen eine aufsteigende Richtung haben.“ — Ein Punkt, in dem ich mit Fleischl vollkommen einverstanden bin, betrifft die Nothwendigkeit der Reizung am undurchschnittenen Nerven. Alle meine früheren und jetzigen Versuche über elektrische Reizung des motorischen Nerven sind ausschliesslich an solchen angestellt. Es ist möglich, dass ich in meinen früheren Mittheilungen diesen Umstand zu wenig hervorgehoben habe. Die Vergiftung mit Chloralhydrat finde ich überflüssig, denn Reflexbewegungen am schreibenden Gastrocnemius habe ich nie gesehen, wenn der Nervenstamm des Ischiadicus direkt elektrisch gereizt und der Frosch, wenn er einmal aufgespannt war, nicht mehr berührt wurde.

wurden dann die Verschlussstücke eingelegt und angeschraubt, die Elektroden so fest gestellt, dass weder Nerv noch Blutgefässe gezerrt wurden und die Wunden sorgfältig vernäht. An beiden Stellen des Nerven war so die Nebenschliessung zu diesem eine verhältnissmässig so gute, dass seine verschiedene Dicke nicht in Betracht kommen konnte. Zur Abstufung des Reizes bediente ich mich sowohl der Verschiebung der secundären Spirale, als auch der Einführung von Widerständen in deren Schliessungskreis. Vom Abblendecontact führte die Leitung zu einem Ruhmkorff'schen Stromwender und von da zu einer Pohl'schen Wippe mit herausgenommenem Kreuz. Je nach Einstellung gelangten von dieser die Inductionsschläge nach dem oberen oder nach dem unteren Elektrodenpaar, die natürlich, je nach Einstellung des Stromwenders, beide den Strom entweder aufsteigend oder absteigend durch ihre Nervenstrecken leiteten. — Oeffnungs- und Schliessungsschläge verhielten sich merklich verschieden; ich will zunächst die bei ersteren gewonnenen Resultate mittheilen. Das Tempo der Reizung wurde von Versuch zu Versuch in üblicher Weise variirt, es ist innerhalb der Grenzen von 30 bis 12 Reizen in der Minute von keinem wesentlichen Einfluss. Das Präparat soll von vornherein mit Oeffnungsschlägen bei einem grossen Rollenabstand, z. B. bei 30—40 Cm. gereizt werden. Aus gleich zu erklärenden Gründen ist es nöthig, die Reizung immer an den oberen Elektroden beginnen zu lassen. Der Strom habe eine beliebige aber bestimmte Richtung, er sei z. B. aufsteigend. Bevor wir mit den beabsichtigten Variationen anfangen, lassen wir nun zunächst beim Blutmuskel 100—150 Zuckungen aufschreiben; beim Kochsalzmuskel, der von vornherein in geradlinigem Abfall zuckt, ist dieses nicht nöthig. Dann lassen wir 10 Zuckungen aufschreiben, die, wenn Alles in Ordnung, bis auf 0,2 Mm. genau gleich hoch ausfallen müssen. Nun legen wir die Wippe um, so dass der Strom durch das untere Elektrodenpaar durchgeht und lassen hier wiederum 10 Zuckungen aufschreiben. Sie sind merklich — meistens mehr als die Hälfte — niedriger als die vorhergehenden. Wenn wir die Wippe jetzt wieder auf das obere Elektrodenpaar einstellen, so erhalten wir eine Gruppe von Zuckungen, die merklich identisch ist mit der ersten Gruppe, und so können wir bis zur nahezu vollständigen Ermüdung des Präparates für diesen grossen Rollenabstand Gruppen von hohen Zuckungen durch Reizen der am Nerven höher gelegenen Stelle ausgelöst abwechseln lassen mit Gruppen niedrigerer Zuckun-

gen, welche der Reizung der tiefer gelegenen Nervenstelle entsprechen. Es ist natürlich keineswegs wesentlich, dass jede Gruppe gerade 10 Zuckungen umfasse, sie kann ebenso gut aus nur einer oder aus 20 oder 30 Zuckungen bestehen. Es existirt jedoch eine Grenze, auf die wir gleich zu sprechen kommen werden, über die wir mit der Anzahl der Reize, welche die untere Nervenstelle unmittelbar hinter einander treffen, nicht hinausgehen dürfen, wenn nicht ganz andere Erscheinungen auftreten sollen. Man erinnert sich, dass immer, wenn am direkt gereizten Muskel eine hohe und eine niedrige Sorte von Zuckungen mit einander abwechseln, der niedrigeren der steilere Ermüdungsabfall zukommt. In unserem Falle, wo vom Muskel nicht durch direkte Reizung, sondern durch Reizung zweier verschiedener Stellen seines Nerven zwei Sorten von Zuckungen mit einander abwechselnd erhalten werden, verhält sich die Sache gerade umgekehrt: die niedere Sorte fällt merklich langsamer ab als die hohe, die Differenzen zwischen beiden werden immer kleiner und kleiner, und schliesslich sind die von der unteren Nervenstrecke ausgelösten Zuckungen merklich höher als die von der oberen gewonnenen. Wir werden gleich den Beweis dafür beizubringen haben, dass wir es hier mit nur durch den Nerven bedingten Erscheinungen zu thun haben und durchaus nicht etwa der Schluss gezogen werden darf, dass das Verhalten der Ermüdungsabfälle beim direkt gereizten Muskel ein anderes sei, als beim indirekt gereizten. Genau Alles was wir bis jetzt vom aufsteigenden Strome gesagt haben, gilt aber auch vom absteigenden. Es ist keineswegs nöthig, dass man sich hiervon an zwei verschiedenen Präparaten überzeuge, sondern es empfiehlt sich folgender schlagende Versuch. Bei einem, wie angegeben, vorbereiteten Präparat und einem möglichst grossen Rollenabstand oder Rheostatwiderstand lasse man in ununterbrochenem Tempo je 10 Zuckungen aufzeichnen bei folgenden Combinationen: 1) Aufst. oben, 2) Aufst. unten, 3) Aufst. oben, 4) Absteig. oben, 5) Absteig. unten, 6) Absteig. oben, 7) wie 1) u. s. w. Ausnahmslos sind die zwischen je zwei zugehörigen Gruppen von Zuckungen der höheren Nervenstelle liegenden Gruppen der tieferen Nervenstelle die kleineren. Für das nicht ermüdete Präparat und für grosse Rollenabstände gilt also die Pflüger'sche Lehre vom lawinenartigen Anschwellen der Erregung vollkommen und ausnahmslos. Meine weiteren Mittheilungen mögen zeigen, wie die mannigfachen Widersprüche gegen sie zu Stande kommen konnten.

Warten wir bei einem grossen Rollenabstande die Ermüdung des Präparates für diesen nicht ab, sondern verkleinern die Entfernung der Rollen oder den Widerstand, so werden die von beiden Reizorten am Nerven ausgelösten Zuckungen merklich gleich hoch, welches auch die Stromesrichtung sei. Wenn wir unter diesen Umständen systematisch je eine Gruppe von Zuckungen von der oberen und eine solche von der unteren Reizstelle gewinnen, so tritt in der Regel beim fünften oder sechsten Wechsel eine höchst überraschende Erscheinung auf. Beim Uebergang von der unteren Reizstelle zur oberen setzen die Zuckungen nämlich plötzlich sehr viel niedriger ein als sie in der letzten entsprechenden Gruppe waren und wachsen im Laufe der nächsten 20—30 Reize langsam und unregelmässig zu ihrer früheren Höhe an, auf der sie dann mit grosser Regelmässigkeit verbleiben. Es genügt aber jetzt einen einzigen Inductionsschlag durch die tiefer gelegene Nervenstelle gehen zu lassen, um die ganze Erscheinung sehr viel stärker wieder zu bekommen. Es ist jetzt die Regel, dass nach einer einzigen Zuckung, von der tieferen Nervenstelle ausgelöst, der Muskel die nächsten 3—4 Reize, welche die höher gelegene Nervenstelle treffen, überhaupt nicht beantwortet. Erst später erscheinen wieder Zuckungen, die mehr oder minder rasch und gewöhnlich unregelmässig zu einer bleibenden Höhe anwachsen, die jedoch merklich niedriger ist als die bleibende Höhe der eben vorhergegangenen entsprechenden Gruppe. Wiederholt man den Versuch bei derselben oder bei der anderen Stromesrichtung öfters, oder lässt man durch die tiefer gelegene Nervenstelle mehr als einen Schlag, z. B. 3 oder 4 hinter einander gehen, so sind Ruhepausen bis zu einer halben Stunde nöthig, um überhaupt wieder Zuckungen von der höher gelegenen Nervenstelle aus erhalten zu können, während die Erregbarkeit der tiefer gelegenen Nervenstelle in keiner Weise alterirt ist. Lässt man durch letztere noch mehr Reize gehen, so kann man überhaupt nie wieder Zuckungen vom oberen Reizorte auslösen. Inductionsströme alteriren also nicht die Erregbarkeit, wohl aber die Leitungsfähigkeit des motorischen Nerven für Erregung. Diese Erscheinung ist von der Richtung der Ströme vollkommen unabhängig, sie tritt nicht nur bei jeder Stromesrichtung für den Wechsel zweier Reizstellen ein, sondern auch dann, wenn man durch die beiden Reizstellen die Ströme in verschiedener Richtung gehen lässt; immer zeigt sich die Leitungsfähigkeit der unteren Nervenstelle durch mittelstarke Inductionsschläge erst vermindert,

dann für einige Zeit und schliesslich für immer aufgehoben. Wir werden das Bild dieser Erscheinungen vollständig gezeichnet haben, wenn wir noch anführen, dass dasjenige, was beim mässig ermüdeten Präparat für mittelstarke Reize eintritt, beim ganz frischen Präparat sofort mit starken Reizen erhalten werden kann. Lässt man durch die untere Reizstelle eines frischen Präparates 20—30 Inductionsschläge bei übereinander geschobenen Rollen gehen, so können von der oberen Stelle überhaupt keine Zuckungen gewonnen werden.

Ich brauche kaum noch anzuführen, dass diese Thatsachen das Räthsel vollkommen lösen, warum bei meiner Versuchsanordnung keine Reflexbewegungen zu fürchten sind und auf jeden Fall ein sehr einfaches und wirksames Mittel an die Hand geben, um dieselben auszuschliessen.

In gewisser Beziehung ist so eine merkwürdige Aehnlichkeit zwischen den Muskeln im Zustande der Contractur und einem normalen Nervenstück vorhanden. Bei beiden wird durch starke Inductionsschläge nicht die Erregbarkeit für electriche Ströme, wohl aber diejenige für ihren normalen Reiz vernichtet, so dass beim Nerven die Erregung nicht mehr fortgeleitet und beim Muskel durch keine Contraction mehr beantwortet werden kann. — Es ist natürlich, diese Erscheinung, soweit sie die Muskeln betrifft, so erklären zu wollen, dass in ihnen die Nervenendigungen eine ähnliche Veränderung durch die electriche Ströme erfahren, wie in den oben mitgetheilten Versuchen die tiefer gelegene Nervenstrecke. Längnen kann ich die Richtigkeit einer solchen Erklärungsweise nicht, ich kann sie aber auch nicht beweisen, denn bei Versuchen, wo ich abwechselnd die reizenden Ströme durch den normalen Muskel direkt und durch eine Nervenstrecke gehen liess, zeigte sich die Erregbarkeit der Muskeln, nachdem sie viele directe Reize empfangen hatten, nicht wesentlich alterirt für die Erregung von Nerven aus. Nur bei mittelstarken und starken Reizen konnte so unmittelbar demonstrirt werden, was ich früher schon aus anderen Gründen schloss, nämlich dass der Muskel durch Erregung seines Nerven mit Inductionsströmen niemals zu maximalen Zuckungen veranlasst werden kann.

Um wieder zu den Versuchen zurückzukehren, bei denen abwechselnd eine höher und eine niedriger gelegene Stelle des Nerven gereizt wurde, so spielt bei diesen Versuchen das »Intervall« oder

die »Lücke« eine sehr bedeutende Rolle. Jene Reize, welche ich als mittelstarke bezeichnet habe, sind es gerade, die sich in der Gegend des Intervalles befinden. Dieses ist aber für zwei Strecken eines und desselben Nerven im Allgemeinen ein verschiedenes und ebenso für die beiden Stromesrichtungen bei einer und derselben Nervenstrecke. Es ist so sehr wohl möglich, eine Stellung der secundären Spirale oder des Rheostaten zu finden, für welche ein Gesetz, wie es Fleischl ausgesprochen hat, bei raschem Wechsel der einzelnen Combinationen wenigstens für 20—30 Zuckungen zu gelten scheint. Verschiebungen um wenige Centimeter der Rolle oder des Rheostaten genügen aber, um ein ganz anderes Verhalten des Präparates, zuweilen das direkt umgekehrte zu finden. Schliesslich kommt auch bei noch so häufigem Wechsel immer jener merkwürdige Zustand der unteren Nervenstrecke, in dem sie für einige Zeit oder für immer ihre Leitungsfähigkeit eingebüsst hat. Ist dieser Zustand noch nicht weit gediehen, so kann man ausnahmslos folgendes Experiment machen, das unwiderleglich die Unmöglichkeit eines Gesetzes, wie es Fleischl aufgestellt hat, beweist. Man mache zunächst eine Pause von 5 Minuten und reize dann in gleichen Intervallen von 2, 3, 4 oder 5 Secunden oben, dann unten, dann wieder oben. Die erste Zuckung ist dann die höchste und jede folgende niedriger, die dritte erscheint vielleicht überhaupt nicht. Nun mache man wieder eine Pause und reize dann in gleichen Intervallen zuerst unten, dann oben, dann wieder unten. Die erste und dritte Zuckung sind gleich hoch, die zweite, kleiner als die anderen, erscheint vielleicht gar nicht. Nach einer weiteren Pause kann man das erste Experiment mit demselben Erfolge wiederholen u. s. w. Indem wir so der, wie ich denke, schon sehr alten Regel genügen, dass bei Reizversuchen jede Zuckung, aus der man etwas folgern will, zwischen zwei Controllzuckungen zu stehen habe, schützen wir uns vor groben Täuschungen.

Ich habe noch einige Worte zu sagen über das besondere Verhalten der Schliessungsinductionsschläge. Schon wiederholt hatte ich zu constatiren, dass Nebenwirkungen, welche Inductionsströme neben der Erregung setzen, Schliessungsschlägen bei gleich starker erregender Kraft weniger zukommen als Oeffnungsschlägen. Auch hier gilt dieses wieder vollkommen. Schliessungsschläge aller Sorten verhalten sich wie mittelstarke und schwache Oeffnungsschläge. Das lawinenartige Anschwellen schwacher Erregungen lässt sich bei

Schliessungsschlägen noch viel schöner und längere Zeit hindurch zeigen als bei Oeffnungsschlägen und ebenso lassen sich die durch das Intervall bewirkten sehr manigfaltigen Erscheinungen bei einer mittleren Schlittenstellung oder einem geeigneten Rheostatwiderstand viel länger studiren. Stärkste Schliessungsschläge endlich müssen viel öfter durch die untern Nervenstrecken gegangen sein als die entsprechenden Oeffnungsschläge, ehe diese die Leitungsfähigkeit der Erregung eingeüsst hat. Das allmähliche Entstehen und die theilweise Restitution dieser Erscheinung mit der Zeit lässt sich so in ausserordentlich feiner Abstufung verfolgen.

Diese hier mitgetheilten Beobachtungen sind für mich ein schlagender Beweis dafür, dass eine Reihe von Vorsichtsmassregeln, die ich früher schon im Laufe meiner Versuche kennen und befolgen lernte, schlechterdings nicht vernachlässigt werden dürfen, da wo es sich darum handelt endlich einmal in einer allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie feste Resultate zu gewinnen. Die an direkt gereizten Kochsalzmuskeln gefundenen Gesetze können sich in der Genauigkeit ihres Beweises mit jedem physikalischen Gesetze messen und müssen uns darum beweisen, dass in diesem Gebiete der Physiologie im Sortiren von gelungenen und nicht gelungenen Versuchen absolut unzulässig ist. Ein einziger Versuch, der in eine aufgestellte Regel nicht einschlägt, da wo er es der Versuchsanordnung nach thun sollte, widerlegt diese Regel unbedingt. Die wesentlichen Bedingungen, unter denen aber absolut gültige Regeln erhalten werden können, sind erst in zweiter Linie der Umstand, ob die Frösche im Sommer oder im Winter gefangen wurden und niemals „Zustände“ und „Stimmungen“ der Nerven, die eben immer nur in unserer Versuchsanordnung begründet sind, hingegen ist — um anderweitig schon Gesagtes hier nochmals zusammen zu stellen — zu berücksichtigen 1) der Blutgehalt des Muskels. Wenn direkt gereizt zuckt regelmässig nur der Kochsalzmuskel oder derjenige mit möglichst ungestörter Circulation. Unberechenbar unregelmässig verhält sich der ohne Weiteres vom Körper des Frosches getrennte Muskel. 2) Anlagen von unpolarisirbaren Elektroden zum Reizen involviren durch die nicht zu vermeidenden Widerstandsänderungen viel mehr Unregelmässigkeiten, als durch Umgehen der Polarisirung ausgeschlossen werden. Es sollte sich vor Allem darum handeln, jene schweren »chocähnlichen« Veränderungen zu vermeiden, die offenbar durch tiefgreifende molekulare Störungen verursacht werden und

darum mit einer inneren Palarisation verbunden sein können. 3) Ermüdung und Erholung von Nerv und Muskel, Entstehen und Vergehen von Veränderungen, welche der Strom gesetzt hat, sind so wichtige Functionen der Zeit, dass diese vor Allem als unabhängige Variable muss eingeführt werden. Nur durch Reizen in gleichen zeitlichen Intervallen und durch Aufschreiben des Reizungsresultates in gleichen räumlichen Intervallen können bestimmte Aufschlüsse gewonnen werden. Diese Forderung namentlich ist es, die gut construirte Apparate verlangt. 4) Obgleich es bequemer und einfacher sein mag, den zu reizenden Nerven vollkommen bloß zu legen und zu seinem Schutze feuchte Kammern irgend welcher Construction anzuwenden, so habe ich doch bei wiederholten Versuchen gefunden, dass auch hierdurch Unregelmässigkeiten bedingt werden, die eben keine Regel in hinreichender Weise erkennen lassen. Da auch diese Sorte von Unregelmässigkeiten wegfällt, wenn man so viel wie möglich den Nerven in seiner natürlichen Umgebung lässt, so wird man dies, wenn irgend wie thunlich, einem Bloßlegen des Nerven vorziehen müssen. 5) Ein anderer sehr wesentlicher Punkt betrifft ferner die Unregelmässigkeiten, welche durch Oeffnen und Schliessen des primären Stromes mit einem gewöhnlichen Quecksilberschlüssel oder noch mehr mit einem Fallhammer bedingt werden. Diese Unregelmässigkeiten werden vollkommen ausgeschaltet durch Anwendung von mit geeigneten Apparaten getriebenen Capillarcontacten. Die Contacte, welche zu vorliegenden Versuchen benutzt wurden, haben sich — einmal mit einer als rein bezeichneten Sorte käuflichen Quecksilbers gefüllt — trotz sehr häufiger Benutzung seit mehr als einem Jahre untadelhaft gehalten.