

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Kiel.)

Über den willkürlichen Muskeltetanus.

Von

Dr. med. **H. Piper**,
Privatdozent für Physiologie.

(Hierzu Tafel V.)

I. Stand der Frage.

Die zahlreichen Bemühungen, den willkürlichen Muskeltetanus in ähnlicher Weise zu analysieren, wie es mit den durch elektrische Reizung hervorgerufenen tetanischen Kontraktionen geschehen ist, haben zu dem sicheren, wenn auch früher wiederholt in Zweifel gezogenen Ergebnis geführt, dass jeder willkürlichen, dem mechanischen Verhalten nach stetigen Verkürzung, ja wahrscheinlich auch jeder willkürlichen, wenn auch ganz kurzen Kontraktionsbewegung eines quergestreiften Muskels, die sich bei oberflächlicher Betrachtung wie eine einfache Zuckung zu verhalten scheint, stets ein in mehreren Oszillationen schwingender Prozess, niemals eine einfache einsinnige Veränderung in der kontraktilen Substanz zugrunde liegt. Die Vermutung, dass trotz des mechanisch stetigen Effektes der willkürliche oder reflektorische Tetanus durch Schwingungen der Muskelsubstanz von vorläufig zweifelhafter Frequenz bedingt sein muss, drängte sich von selbst auf, wenn man nur annahm, dass zwischen der Art des Zustandekommens eines künstlich durch elektrische Nervenreizung erzeugten Tetanus und den vom Zentralnervensystem innervierten Muskelkontraktionen wenigstens in den Grundzügen irgend eine Analogie bestehe.

Für die diskontinuierlich oszillatorische Natur des durch elektrische Reizung erzeugten Tetanus sind, kurz zusammengefasst, folgende Beweise, deren Gültigkeitsbereich man dann auf die natürliche Muskelkontraktion auszudehnen versucht hat, im Laufe der letzten 50 Jahre geliefert worden: Zunächst war festgestellt worden, dass ein Muskel im allgemeinen nur dann durch direkte oder auf den

Nerven einwirkende elektrische (oder mechanische) Reizung in mechanisch stetigen Tetanus gebracht werden kann, wenn eine Folge gegebener Stromstösse oder Intensitätsoszillationen eines Stromes von bestimmter Minimalfrequenz pro Zeiteinheit, nur unter gewissen Bedingungen aber wenn ein konstanter Strom zur Einwirkung gelangt. Dass bei Darstellung eines solchen künstlichen Tetanus nicht nur die Reizung mit frequentem Wechsel vor sich geht, sondern dass auch der im Muskel der Kontraktion zugrunde liegende Prozess sich in Form von Schwingungen abspielt, deren Periode von der Reizfrequenz abhängig ist, liess sich mit Sicherheit aus dem oszillatorischen Ablauf der Aktionsströme erschliessen, welche als elektrische Begleiterscheinung der tetanischen Verkürzung im Muskel auftreten und zum Telephon abgeleitet, hörbar gemacht oder durch ihre Wirkung auf den stromprüfenden Froschschenkel erschlossen oder endlich durch direkte Registrierung der Reaktion geeigneter Messinstrumente aufgezeichnet werden können.

Auch der durch die Schwingungen in der kontraktilen Substanz erzeugte Muskelton ist ein zwingender Beweis für die Diskontinuität des Tetanus, und die Bestimmung seiner Höhe und der Abhängigkeit der Tonhöhe von der Reizfrequenz liess Schlüsse über die Zahl der entsprechenden Schwingungen in der Muskelsubstanz und über die Grenzen der Beweglichkeit ihrer Teilchen ziehen. Bei diesen Versuchen hatte sich ergeben, dass die Zahl der Oszillationen, welche im Muskel pro Zeiteinheit vor sich gehen, in weitgehendem Maasse durch die Zahl der einwirkenden Reize in direkter Weise bestimmt wird. Helmholtz¹⁾ fand, dass durch die in bestimmten und regelmässigen Zeitintervallen aufeinanderfolgenden Stromstösse eines gewöhnlichen Induktionsapparates die Muskelsubstanz in so regelmässige Vibrationen versetzt wurde, dass der resultierende Muskelton ohne Schwierigkeit durch Auskultation nach Höhe und Intensität bestimmt werden konnte. Lovén²⁾ stellte dann fest, dass die Beinmuskeln des Kaninchens bei Reizung des Ischiadicus Muskelöne geben, welche unter Umständen bis zu 704 Schwingungen pro Sekunde mit dem erzeugenden Reizstrom unison bleiben. Bernstein³⁾ hörte bei Reizfrequenzen von 933 Schwingungen in der Sekunde noch den Muskelton in gleicher Höhe. Bei Froschmuskeln scheint

1) Helmholtz, Wissenschaftl. Abhandl. Bd. 2 S. 929.

2) Lovén, Arch. f. Physiologie 1883 S. 363.

3) Bernstein, Pflüger's Arch. Bd. 11 S. 191.

die Beweglichkeit der kontraktilen Substanz nicht so gross zu sein. Wedenski¹⁾ leitete von Kaninchen- und Froschmuskeln die Oszillationen, welchen die jeden Tetanus begleitenden Aktionsströme unterliegen, zum Telephon ab und fand bei Bestimmung der Höhe der so erzeugten Töne, dass diese bei Froschmuskeln bis zu einer Schwingungsfrequenz von etwa 200, bei Warmblütermuskeln bis höchstens 1000 pro Sekunde, mit der Zahl der erregenden Reize parallel gehen. Miss Buchanan²⁾ registrierte die Schwankungen der Aktionsströme elektrisch-tetanisierter Froschmuskeln direkt mit Hilfe des Kapillarelektrometers und sah dieselben den Reizen bis zu einer Frequenz von 270 pro Sekunde folgen. Jenseits der so festgestellten, für Warm- und Kaltblüter verschiedenen Grenzwerte der Reizzahl sind die Oszillationen im Muskel nicht mehr in einfacher, sondern in komplizierter Weise von der Reizfrequenz abhängig. Es ist nur jeder zweite oder dritte Reiz wirksam, und die entsprechenden Muskelöne kommen zu Gehör. Bei sehr hohen Reizzahlen, wie auch bei Verstärkung der Reize wird der Muskel in unregelmässige Schwingungen versetzt, so dass nicht auf Tonhöhe analysierbare Muskelgeräusche eintreten [Stern³⁾].

Man wird durch diese Versuchsergebnisse zu dem Schluss geführt, dass die Kontraktilität der quergestreiften Muskeln an eine unserer Kenntnis bisher unzugängliche chemische Substanz gebunden ist, deren grosse Beweglichkeit sich in der Fähigkeit zu sehr schnellen Schwingungen äussert, und welche bei der tetanischen Kontraktion einer Reihe sehr schnell umkehrbarer Reaktionen unterworfen ist. Man wird ferner annehmen müssen, dass dieser reversible Prozess sich, nach der in den Aktionsströmen freiwerdenden elektrischen Energie zu urteilen, mit Wahrscheinlichkeit an Elektrolyten abspielt, vielleicht als elektrolytischer Dissoziationsvorgang und dessen Umkehrung zu betrachten ist.

Wenn man nach diesen Erfahrungen versuchen wollte, diese zunächst nur für den elektrisch erzeugten Tetanus gültigen Vorstellungen auf die Physiologie der natürlichen Muskelkontraktion auszudehnen, so galt es, möglichst an der Hand der gleichen Beweismittel die Oszillationen und deren Rhythmik im Muskel bei willkürlichem Tetanus aufzufinden. Sind diese nachgewiesen, so liegt

1) Wedenski, Arch. f. Physiologie 1883 S. 317 und Archives de Phys. 1891.

2) Buchanan, Journal of Physiologie vol. 27. 1901.

3) Stern, Pflüger's Arch. Bd. 82 S. 34.

es im Hinblick auf die Versuchsergebnisse bei elektrischer Tetanisierung nahe, dass man sich die Zahl und die Art des Aufeinanderfolgens der Oszillationen bei der natürlichen Kontraktion ganz analog dem künstlichen Tetanus direkt von der Zahl und den Eigenschaften derjenigen Nervenreize abhängig denkt, welche vom Zentralnervensystem ausgehen müssen, deren direkte Untersuchung aber vorläufig grossen Schwierigkeiten begegnet. Diese Analogieschlüsse vom elektrischen auf den natürlichen Tetanus, die in jedem Falle natürlich des besonderen Beweises bedürfen, insbesondere die Rückschlüsse von den Eigenschaften und der Frequenz der Muskeloszillationen auf die Art der Tätigkeit des zentralen Innervationsmechanismus, beherrschen in der Tat fast vollständig die Bahnen, in welchen sich die Erörterungen über den physiologischen Tetanus bewegen; ob in jeder Beziehung mit hinreichender Begründung, das darf freilich, wie unten zu besprechen sein wird, im Hinblick auf neuere Befunde, namentlich von Burdon-Sanderson¹⁾, Miss Buchanan²⁾ und Garten³⁾ zweifelhaft erscheinen.

Die Bestimmung der Oszillationsrhythmik im willkürlich tetanisch kontrahierten Muskel ist auf sehr verschiedenen Wegen versucht worden. Zunächst hat man mit Recht das auch bei der willkürlichen Kontraktion im Muskel auftretende Geräusch als Beweis für die Periodizität der Vorgänge in der kontraktilen Substanz angeführt und versucht, aus Tonhöhenbestimmungen die Zahl der Oszillationen zu erschliessen. Indessen so sicher das Muskelgeräusch die oszillatorische Natur des willkürlichen Tetanus beweist, so wenig hat es sich als Mittel bewährt, die Frequenz der im Muskel ablaufenden Schwingungen zu enthüllen. Wollaston⁴⁾, der den Muskelton zuerst beschrieb, schätzt ihn auf höchstens 36, im Minimum auf 14—15 Schwingungen pro Sekunde und findet ihn zwischen diesen Werten schwankend. Helmholtz⁵⁾ gab zuerst 35—40 Schwingungen an, fand aber später, dass dies gerade der Resonanzton des Ohres sei

1) Burdon-Sanderson, *Journal of Physiology* vol. 18 p. 117. 1895, und vol. 23 p. 325. 1898. — Ferner in Schäfer, *Textbook of Physiology* Part. II p. 425.

2) Buchanan, *Journal of Physiology* vol. 27. 1901.

3) Garten, *Abhandl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch., math.-phys. Klasse* Bd. 26 Nr. 5 S. 330.

4) Wollaston, *Gilbert's Annalen* Bd. 40. 1812.

5) Helmholtz, *Wissenschaftl. Abhandl.* Bd. 2 S. 924 u. 929.

und deshalb subjektiv verstärkt gehört werde. Er glaubt diesen Ton für den ersten Oberton des dem richtigen Muskelrhythmus entsprechenden Tones erklären zu müssen, setzt also letzteren auf 18—20 Schwingungen an und findet, dass dieser Grundton, der z. B. bei Kontraktion der Kaumuskeln hörbar ist, bei Vermehrung der Muskelspannung sich nicht in seiner Höhe ändert, dass aber das beigemischte Brausen höher und stärker wird. Mehr war aus dem Muskelton nicht zu schliessen, und wahrscheinlich gehen auch diese mit aller Vorsicht geäusserten Wahrnehmungen Helmholtz' schon über die Grenzen des Möglichen hinaus; denn die Unterscheidung von Tonhöhen im Bereich so geringer Schwingungsfrequenzen sind selbst bei Beobachtern mit so geschärften Sinnen wie Helmholtz¹⁾, problematisch, zumal die Resonanzverhältnisse des Ohres die Bestimmung unsicher machen. Aus Helmholtz' Angaben war vielleicht zu schliessen, dass der Grundton einigermaßen regelmässig schwingt, dass aber unregelmässige Oszillationen anderer und wechselnder Frequenz beigemischt sind und die begleitenden Geräusche verursachen. Weiter ist man auch bei späteren Untersuchungen über die Muskelgeräusche nicht gekommen.

Diese unbestimmten Ergebnisse, welche die akustische Untersuchung der Muskeln lieferte, hat man durch die mechanische Analyse der während des willkürlichen Tetanus auftretenden, oszillierenden Formveränderungen des Muskels zu ergänzen gesucht. Helmholtz¹⁾ legte verschieden abgestimmte Federn auf die kontrahierten Armmuskeln und suchte diejenigen ausfindig zu machen, welche am leichtesten in Mitschwingung versetzt wurden. Er fand hierzu die Federn am besten geeignet, welche auf 18—20 Schwingungen abgestimmt waren, und schloss wie erwähnt, dass dies der Schwingungsfrequenz der kontraktile Substanz im Muskel entsprechen müsse, dass mithin der Ton von 35—40 Schwingungen, welchen er am deutlichsten hören konnte, der durch die Resonanzverhältnisse des Ohres verstärkte erste Oberton des muskulären Grundtones gewesen sei. Indessen liess die allem Anschein nach unregelmässige Rhythmik der Schwingungen im Muskel die Auffindung der gleichgestimmten Feder nicht mit befriedigender Sicherheit bewerkstelligen. Auch v. Kries²⁾, der diese Versuche Helmholtz' wiederholte, betont die grosse Unsicherheit der Ergebnisse.

1) Helmholtz, l. c. S. 929.

2) v. Kries, Arch. f. Physiologie 1886, Supplement.

Stanley Hall und Kronecker¹⁾ versuchten dann durch direkte mechanische Registrierung der Dickenschwankungen des tetanisch kontrahierten Muskels dessen Schwingungsfrequenz festzustellen. Nach Durchschneidung des Hirnstammes wurden bei Kaninchen dicht neben der Medulla oblongata Reizelektroden angebracht, durch welche schwache Induktionsströme zugeleitet wurden. Es ergaben sich tetanische Verkürzungen des Biceps femoris, mit welchen Dickenschwankungen des Muskels einhergingen, die unabhängig von der Frequenz der Reizströme eine Oszillationszahl von 20 pro Sekunde beibehielten.

Zu anderen Ergebnissen kamen Horsley und Schäfer²⁾, welche bei Reizung der Hirnrinde, des Hirnstammes oder des Rückenmarkes, wie auch bei willkürlicher Innervation zehn Muskelvibrationen pro Sekunde im Mittel fanden. Auch Canney und Tunstall³⁾ registrierten diesen Rhythmus in Versuchen an menschlichen Muskeln. v. Kries⁴⁾ fand dann bei Aufzeichnung der Dickenschwankungen, welche menschliche Muskeln bei willkürlicher Kontraktion zeigen, dass der Rhythmus der physiologischen Innervationsimpulse in weiten Grenzen variabel sei und zwischen 8—40 pro Sekunde schwanke. Für die Flexoren des Armes ergaben sich bei angestrenzter langsamer Kontraktion 11,8, für die Fussbeuger nur 7,7 Dickenschwankungen pro Sekunde; bei sehr schnellen kurzen Bewegungen wurden bis zu 40 Oszillationen pro Sekunde gezählt. Die Erklärung, für die auch von Lovén⁵⁾ nach anderer Methode erschlossene Vorstellung, dass acht Impulse pro Sekunde glatten Tetanus erzeugen können, sieht v. Kries wie schon Lovén⁵⁾ in der Annahme, dass die vom Zentralnervensystem ausgehenden Reize nicht momentan wie der Öffnungsschlag des Induktoriums, ansteigen und wieder verschwinden, sondern langsam an- und abschwollen, dass sie also nach v. Kries Bezeichnung nicht „Momentreize“, sondern „Zeitreize“ sind. Als v. Kries die Form der zeitlichen Schwankung dieser supponierten physiologischen Reize künstlich nachahmte, indem er elektrische Reize von zeitlich gedehntem Gefälle auf Muskel oder Nerv applizierte, fand er in der Tat, dass die Zuckungskurve gedehnter ver-

1) Stanley Hall und Kronecker Arch. f. Physiologie 1879.

2) Horsley u. Schäfer, Journal of Physiology vol. 7 p. 96.

3) Canney und Tunstall, Journal of Physiology vol. 6.

4) v. Kries, l. c.

5) Lovén, Med. Zentralblatt 1881 Nr. 7.

lief als bei Einwirkung von Momentreizen und dass dementsprechend auch erheblich weniger solcher Zeitreize von geringem Gefälle im Gegensatz zu den Momentreizen genügten, um glatten Tetanus im Froschmuskel zu erzeugen. Er sieht in diesen Zeitreizen, was die Steilheit des Verlaufes betrifft, Übergangsformen zwischen den elektrischen Momentreizen und den Impulsen, welche vom Rückenmark bei Innervierung willkürlicher oder reflektorischer Dauerkontraktionen ausgehen. Im übrigen nimmt er an, dass je nach der Geschwindigkeit und der Kraft einer zu innervierenden Muskelaktion der Rhythmus der Impulse und deren zeitliche Schwankungsform in ziemlich weiten Grenzen variabel sei. Bei kurzen Bewegungen sollen Innervationsstösse von steiler Schwankungsform und grosser Frequenz, bei Dauerkontraktionen dagegen zeitlich gedehnte Impulse von um so geringerer Zahl pro Zeiteinheit eintreffen, je kräftiger der zu erzielende Tetanus ist.

Nimmt man an, dass die physiologischen Tetani mit der im Minimum gerade notwendigen Zahl von Impulsen bewerkstelligt werden, so würden deren um so weniger benötigt, je gedehnter die Zuckungskurve des betreffenden Muskels abläuft. Die roten Fasern würden also durch wenige, die weissen durch erheblich mehr Reize von gegebener Schwankungsform physiologisch tetanisiert. Nach Untersuchungen Rollett's¹⁾ verläuft z. B. die Zuckung des *Musculus abductor digiti minimi* des Menschen sehr langsam; der Muskel erreicht erst in 0,071 Sekunden das Maximum der Verkürzung (den Gipfelpunkt der Zuckungskurve). Darnach zu urteilen würde ein willkürlicher Tetanus dieses Muskels mit sehr geringer Frequenz der Innervationsimpulse erzielt werden können. Ob er freilich im Tetanus tatsächlich mit der gerade ausreichenden Frequenz oszilliert, ist nicht erwiesen.

Überblickt man alle diese Deduktionen, welche vom Studium der Formveränderungen der Muskeln bei der Kontraktion und der Bedeutung von Rhythmus und Form der Reize zur Entwicklung bestimmter Vorstellungen über den physiologischen Tetanus führen sollten, so wird man gestehen müssen, dass zwar allerlei Möglichkeiten durchgeprüft worden sind, dass aber ein bestimmter Modus der physiologischen Tetanisierung nicht wahrscheinlich hat gemacht werden können. Gewiss ist nicht zu bestreiten, dass die Schwingungen,

1) Rollett, Pflüger's Arch. Bd. 71 S. 209. 1898.

welche in den Versuchen von Helmholtz, Kronecker und Hall, v. Kries u. a. gefunden sind, in irgendeiner Weise von der Art der Muskelinnervation abhängig sind. Es ist aber ebensowohl möglich, dass hier Schwankungen in der Intensität der Innervationsimpulse wie in der Zahl maassgebend sind. Dass diese Versuche tatsächlich über die Frequenz der muskulären Oszillationen keinen Aufschluss gegeben haben, und dass die bezüglichen Schlussfolgerungen irrig waren, wird in dieser Untersuchung nachgewiesen werden.

Nach den zweifelhaften Ergebnissen, welche die akustische Untersuchung und die mechanische Registrierung der rhythmischen Formveränderungen des Muskels gebracht hat, ist mit etwas besserem Erfolg versucht worden, mit Hilfe der Aktionsströme die Vorgänge im Muskel während der tetanischen Kontraktion zu analysieren. Man ist dabei nach dreierlei verschiedenen Methoden vorgegangen. Bei den älteren Untersuchungen diente der stromprüfende Froschschenkel als elektro-physiologisches Reagens auf die muskulären Stromschwankungen. Später sind die im Muskel auftretenden Stromoszillationen zum Telephon abgeleitet worden und der hier auftretende Ton nach Höhe, Klangfarbe und auf beigemischte Geräusche geprüft worden. Endlich sind elektrische Messapparate, welche schnelle Stromschwankungen zu beobachten gestatten, namentlich das Rheotom und das Kapillarelektrometer mit Erfolg verwendet worden.

Grundlage für die Wege der Untersuchung und für die theoretische Auffassung der elektrischen Erscheinungen beim Reflaxtetanus bilden wiederum die Feststellungen über den Ablauf und die Oszillationsfrequenz der Aktionsströme im künstlich tetanisirten Muskel. Nach den Feststellungen über den Ablauf des Muskelstromes bei Einzelzuckung und nach den Erfahrungen über die weitgehende Abhängigkeit der Oszillationsfrequenz der Aktionsströme von der Zahl der tetanisierenden Reize [(Wedenski¹), Miss Buchanan²)] lag es nahe, sich das Zustandekommen der Aktionsströme bei natürlichen Kontraktionen ganz analog den Vorgängen bei künstlicher Reizung zu denken und rückschliessend zu versuchen, ausgehend von den Feststellungen über die Frequenz und den Charakter der Stromoszillationen, welche beim willkürlichen Tetanus auftreten, zu begründeten Vorstellungen über die Frequenz und die Eigenschaften der auslösenden Reize, also über den Innervationsmechanismus zu kommen.

1) Wedenski, l. c.

2) Buchanan, l. c.

Was zunächst die Versuche betrifft, im stromprüfenden Froschschenkel sekundären Tetanus zu erzeugen, so geht man hier ja von der Tatsache aus, dass ein Tetanus sich im allgemeinen nur durch Reizreihen von bestimmter Minimalfrequenz erzeugen lässt. Da bei elektrischer Tetanisierung eines Muskels vom Nerven aus ein zweites Nerv-Muskelpräparat gleichfalls in Tetanus gerät, wenn sein Nerv auf den ersten Muskel aufgelegt wird, so müssen oszillierende Aktionsströme im ersten Muskel als Begleiterscheinungen des Tetanus entstehen und als Reizströme von tetanisierendem Erfolg in den Nerv des zweiten Präparates einbrechen. Indessen der Versuch, auf diesem Wege den diskontinuierlichen Ablauf der Aktionsströme beim willkürlichen Tetanus zu zeigen, versagte vollständig.

Du Bois-Reymond¹⁾, welcher zuerst Versuche dieser Art an willkürlich kontrahierten und in Strychnintetanus versetzten Muskeln machte, zweifelte trotzdem nicht an der oszillatorischen Natur des physiologisch-innervierten Tetanus; er suchte vielmehr die Eigenart der Stromschwankungen, wie er sie im willkürlich kontrahierten Muskel annahm, für das Ausbleiben des sekundären Tetanus verantwortlich zu machen. Ihm fiel eine eigentümliche Unstetigkeit der Reflexetani auf, und diese Erscheinung stützte seine Annahme, dass die einzelnen Faserbündel ungleichzeitig und in verschiedener Stärke ihre Impulse vom Zentralnervensystem erhalten. Zu der gleichen Vorstellung gelangten auf Grund der gleichen Tatsachen auch Hering und Friedrich²⁾ und ebenso Brücke³⁾, der in einem bekannten Vergleich die Art, wie die Innervationsimpulse bei den einzelnen Muskelfasern nach elektrischer Reizung des Nerven eintreffen, als „salvenmässig“ charakterisierte und sie der natürlichen „pelotonfeuer-mässigen“ Innervierung gegenüberstellte, bei welchen die Impulse in unregelmässigen Zeitintervallen vom Rückenmark her durch die verschiedenen Nervenfasern geschickt werden. Dazu kommt, dass in vielen Muskeln nach Untersuchungen Kühne's⁴⁾ die Nervenendstellen über weit voneinander liegende Querschnitte verteilt liegen, so dass

1) Du Bois-Reymond, Untersuchungen über tierische Elektrizität Bd. 2 S. 305.

2) Hering und Friedrich, Sitzungsber. d. Akad. der Wissenschaften zu Wien Bd. 72 Abt. III S. 413. 1875.

3) Brücke, ebenda Bd. 76 S. 237. 1877.

4) Kühne, Untersuchungen aus dem physiolog. Laboratorium der Universität Heidelberg Bd. 3 S. 68.

die Kontraktionswellen in den einzelnen Muskelfasern von verschiedenen Querschnitten des ganzen Muskels ihren Ursprung nehmen. Wenn infolge solcher anatomischer Verhältnisse oder infolge ungleichzeitigen Eintreffens der Innervationsimpulse die Kontraktionswellen der einzelnen Fasern nicht schwarmartig zusammengehalten durch den Muskel hingehen, sondern in jedem gegebenen Zeiteilchen über die ganze Länge des Muskels mehr oder weniger zerstreut liegen, so müssen die Aktionsströme der einzelnen Fasern zum grossen Teil mit entgegengesetzten Phasen miteinander interferieren und sich aufheben. Der resultierende ableitbare Strom wird geringe Intensität haben und unregelmässig oszillieren. Hat der Ableitungsstrom tatsächlich diese Eigenschaften, so ist es erklärlich, dass er zur Erzeugung eines sekundären Tetanus nicht fähig ist. Harless¹⁾ freilich, dem beim Frosch weder ReflEXTetanus noch Tetani, welche durch elektrische Reizung des Halsmarkes erzeugt wurden, sekundären Tetanus gaben, kam zu dem Schluss, dass die natürliche Dauerkontraktion nicht nur dem mechanischen Effekte, sondern auch dem Wesen nach ein stetiger Vorgang sei und nicht mit der elektrischen Tetanisierung vergleichbar sei.

Zusammenfassend ist über die Ergebnisse der Versuche, in denen der stromprüfende Froschschenkel als elektro-physiologisches Reagens diente, zu sagen, dass die Erklärung der sekundären Unwirksamkeit des natürlichen Tetanus im wesentlichen in der Annahme gesucht worden ist, dass den Aktionsströmen, welche den willkürlichen Tetanus begleiten, vergleichsweise mit dem elektrisch erzeugten Tetanus geringere Intensitäten, andere Frequenzen und Störungen in der Regelmässigkeit des Rhythmus zugeschrieben worden sind.

Auch der Versuch, die Muskelströme zum Telephon abzuleiten und aus den Eigenschaften des auftretenden Tones auf Rhythmus und Charakter der Stromoszillationen Schlüsse zu gewinnen, hat bei der Untersuchung des natürlichen Tetanus zu sehr bestreitbaren Folgerungen geführt. Wie bei der direkten Auskultation des Muskeltones zeigte sich, dass im Gegensatz zu dem deutlich musikalischen und der Höhe nach wohl definierbaren Tone, welche der Muskel bei regelmässiger elektrischer Reizung gibt, bei der Ableitung vom willkürlich kontrahierten Muskel ein Geräusch von kaum angebbarer

1) Harless, Zeitschrift für rationelle Medizin von Henle u. Pfeuffer Bd. 14 S. 97.

Tonhöhe vom Telephon zu Gehör kommt. Wedenski¹⁾, dem wir diese Untersuchungen hauptsächlich verdanken, beschreibt dies Geräusch für den Triceps femoris des Frosches als ein Hauchen, für den durch eingestochene Nadeln abgeleiteten menschlichen Biceps bei mässiger Kontraktion als Rollen, bei kräftiger Anspannung als einen frequenter schwingenden Ton von etwa 36—40 Vibrationen pro Sekunde.

Beim Versuch, die Art der elektrischen Reizung ausfindig zu machen, welche die künstliche Darstellung dieses Geräusches ermöglicht, fand Wedenski zunächst, dass die Frequenz der muskulären Stromoszillationen mit der Reizzahl nur innerhalb bestimmter Grenzen der Frequenz, bis etwa 200 beim Frosch, bis höchstens 1000 beim Warmblüter, unison ist, dass aber bei hohen Frequenzen (2500—5000) und geringen Intensitäten der Reize die Zahl der Aktionsstromoszillationen, dem Telephonton nach zu urteilen, unabhängig von der Zahl der Reize ist. Unter solchen Reizbedingungen bot nun das Telephon ein Geräusch, welches dem bei willkürlicher Innervation gehörten völlig gleich. Niemals dagegen liess sich dasselbe hören, wenn in dem sonst angenommenen Innervationsrhythmus von 20 Reizen oder mit Reizzahlen bis zu 200 beim Frosch, etwa 1000 pro Sekunde beim Warmblüter gereizt wurde. Auch bei chemischer Reizung des Nerven, dann auch bei Reizung der Hirnrinde mit Induktionsströmen kam das natürliche Muskelgeräusch heraus, nahm mit Intensität und Dauer der Reizung an Stärke zu, war aber in seiner Schwingungszahl völlig unabhängig von der Reizfrequenz. Wedenski schliesst aus seinen Ergebnissen, dass bei hohen Reizfrequenzen der natürliche Innervationsrhythmus nachgeahmt sei. Da die resultierenden Stromoszillationen im Muskel eine erheblich kleinere Schwingungszahl haben, so wird nach Wedenski der sehr frequente Innervationsrhythmus im Endorgane in den langsameren muskulären Eigenrhythmus umgewandelt. Demnach ist im allgemeinen der direkte Schluss von der Schwingungsfrequenz der kontraktiven Muskelsubstanz auf den Innervationsrhythmus unzulässig; hier tritt also bereits der später von Burdon-Sanderson und Garten weiterbegründete Gedanke hervor, dass ein muskulärer, vom Zentralnervensystem unabhängiger Eigenrhythmus existiert.

1) Wedenski, Arch. f. Physiologie 1883 S. 316, und Arch. de Physiol. normale et pathol. t. 3. 1891.

Versuche, die elektromotorischen Vorgänge im Muskel bei willkürlichem oder ReflEXTETANUS durch das Kapillarelektrometer zu analysieren, liegen nicht vor. Mehrfach ist nur der bei Strychninvergiftung eintretende ReflEXTETANUS nach dieser Methode untersucht worden. Lovén¹⁾ hatte bereits 1881 festgestellt, dass während des Strychninkrampfes von Gastrocnemien des Frosches 5—8 Aktionsstromschwankungen abzuleiten sind. Er fand ferner, dass der natürliche ReflEXTETANUS bei Kröten 6 Stromschwankungen in der Sekunde erzeugte. Diese Beobachtungen am strychninvergifteten Tier sind von v. Kries²⁾ Delsaux³⁾ u. a. bestätigt worden. Dass der Strychnintetanus so wenig, wie der reflektorische zur Erzeugung eines sekundären Tetanus fähig ist, sondern nur eine oder mehrer Einzelzuckungen im Rheoskop auslöst, hatten bereits du Bois-Reymond⁴⁾ Harless⁵⁾, später Friedrich und Martius festgestellt.

Martius⁶⁾ freilich hielt, wie auch Friedrich und Hering⁷⁾ den Strychninkrampf nicht für einen dem physiologischen gleichzustellenden ReflEXTETANUS, sondern für eine Folge unregelmässiger Einzelzuckungen, welche teilweise miteinander verschmelzen, also für einen mehr klonischen Krampf. Lovén aber glaubte, in seinen Versuchen die Zahl der vom Zentralnervensystem ausgehenden Innervationsimpulse und die Rhythmik der Schwingungen in der Muskelsubstanz gefunden zu haben. Da nun eine Frequenz von acht der gewöhnlich benutzten elektrischen „Momentreize“ in der Sekunde nicht genügt, um einen Tetanus zu erzeugen, so äusserte er die später von v. Kries experimentell verfolgte Vermutung, dass die vom Rückenmark ausgehenden Impulse mehr zeitlich gedehnt seien als die bei künstlicher Reizung einwirkenden Stromstösse, dass es sich also um „Zeitreize“ (v. Kries) handle.

Diese Vorstellungen wurden auf Grund der oben bereits zitierten Versuche, wie nach kapillarelektrometrischen Beobachtungen von v. Kries

1) Lovén, l. c.

2) v. Kries, l. c. 1884.

3) Delsaux, Travaux du Labor. de L. Fredericq t. 4. 1892.

4) Du Bois-Reymond, Untersuchungen über tierische Elektrizität Bd. 2 Abt. I S. 515, und Abt. I S. 304.

5) Harless, l. c.

6) Martius, Arch. f. Physiologie 1883 S. 542.

7) Hering und Friedrich, l. c.

weiterentwickelt. Er fand, dass nach Einwirkung von Zeitreizen der die Zuckung begleitende Aktionsstrom des Muskels einen weniger steilen Verlauf hat als bei Zuckungen, die durch Momentreize erzeugt werden, eine Tatsache, die bereits aus dem zeitlich gedehnten Verlauf der Zuckungskurve, welche bei Zeitreizung erhalten wurde, zu vermuten war. Zugleich fand sich, dass ein durch Stromschwankungen von endlicher Steilheit (Zeitreizen) in Kontraktion versetzter Muskel kaum fähig war, das physiologische Rheoskop zu sekundärem Tetanus zu erregen. v. Kries¹⁾ nimmt demnach an, dass die Vermutung Lovén's zutreffend sei, es handle sich bei den vom Rückenmark ausgehenden Impulsen nicht um Momentreize, sondern um zeitlich gedehnte. Hiernach läge die Unfähigkeit des Reflaxtetanus zur Erzeugung eines sekundären nicht so sehr an den Eigentümlichkeiten der Intensität und Frequenz seiner Aktionsströme, als vielmehr an den Eigentümlichkeiten der zeitlichen Schwankung jeder einzelnen Stromoszillation. Die besonders von du Bois-Reymond²⁾, Brücke³⁾, Hering⁴⁾ und Kühne⁵⁾ angegebene Erklärung der sekundären Unwirksamkeit der natürlichen Tetani durch die Hypothese von den Phasendifferenzen und der resultierenden gegenseitigen Vernichtung der Aktionsströme hält v. Kries für unwahrscheinlich und überflüssig; wenn die einzelnen Fasern ihre Impulse nicht gleichzeitig, also salvenmässig erhielten, so wären nach v. Kries weder das Vorhandensein von negativen Schwankungen noch die oben erwähnten rhythmischen Dickenschwankungen des Muskels zu verstehen.

Überblickt man die besprochenen Untersuchungen, so treten einerseits die Bemühungen hervor, alle charakteristischen Merkmale, insbesondere alle diejenigen Eigenschaften des natürlichen Tetanus festzustellen, welche ihn gegenüber dem durch gewöhnliche faradische Reizung erzeugten Tetanus auszeichnen. So wurden die Besonderheiten des Muskelgeräusches bei natürlicher Kontraktion, die Unfähigkeit, sekundären Tetanus zu erzeugen und andere Eigenarten

1) v. Kries, Arch. f. Physiologie 1884 S. 337, und 1886 Suppl. S. 1.

2) Du Bois-Reymond, l. c.

3) Hering und Friedrich, l. c.

4) Brücke, l. c.

5) Kühne, l. c.

des mechanischen und elektromotorischen Verhaltens festgestellt. Andererseits aber hat man sich auf das angelegentlichste bemüht, die Bedingungen für eine vollständige künstliche Nachahmung des Reflex-tetanus mit allen angeführten Merkmalen aufzufinden und damit die Entstehungsweise der natürlichen Muskelkontraktion dem Verständnis zu erschliessen. Zu letzterem Zweck hat man Frequenz, Intensität und Schwankungsform der elektrischen Reize in jeder möglichen Weise variiert und den Einfluss der einzelnen Varianten auf die mechanischen, akustischen und elektromotorischen Eigenschaften des tetanisch kontrahierten Muskels studiert. Die Versuche auf diesem Wege zu einer Synthese des natürlichen Tetanus zu gelangen, haben zu diametral entgegengesetzten Theorien über die im willkürlich kontrahierten Muskel ablaufenden Vorgänge und über die Innervation des Tetanus geführt. v. Kries, welcher die mechanischen Besonderheiten und gewisse Eigentümlichkeiten des elektromotorischen Verhaltens, besonders die Unfähigkeit zu sekundär tetanischer Erregung in den Vordergrund des Interesses stellt, hält die Reizung durch Zeitreize von geringer Frequenz für die beste Annäherung an die Eigenschaften der natürlichen Muskelinnervation. Wedenski kam bei seinem Bestreben, die telephonisch festgestellten Eigenschaften der Stromoszillationen im Muskel künstlich darzustellen, zu dem umgekehrten Schluss, dass nämlich sehr frequente Impulse in der Zeiteinheit zum Muskel gelangen.

Ob eine von diesen Möglichkeiten bei der Erzeugung des natürlichen Tetanus verwirklicht ist, kann nach dem vorliegenden Versuchsmaterial wohl unmöglich entschieden werden. Die meisten Physiologen neigen ja gegenwärtig dazu, sich den Annahmen von v. Kries anzuschliessen. Indessen v. Kries hat doch nur auf Grund seiner Versuche die Möglichkeit, dass der physiologische Tetanus durch Zeitreize geringer Frequenz vom Zentralnervensystem innerviert werde, eingehend ventilirt. Aber die physiologische Realisierung eines solchen Innervationsmodus ist m. E. nicht erwiesen, vielleicht nicht einmal viel wahrscheinlicher als andere Möglichkeiten gemacht worden. Diese Überzeugung hoffe ich durch die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung zu rechtfertigen.

Es muss aber ferner schon auf Grund der Überlegungen Wedenski's¹⁾, mehr aber noch nach neueren Untersuchungen von Burdon-

1) Wedenski, l. c.

Sanderson¹⁾ und Garten²⁾ die Frage aufgeworfen werden, ob überhaupt die Voraussetzung fast aller oben angeführten Erörterungen als gesichert richtig gelten darf, dass nämlich durch die Feststellung der Oszillationsfrequenz des Muskels die Zahl der Innervationsimpulse als bestimmende Variable direkt erschlossen werden kann. Nach weitaus den meisten der bis vor kurzem bekannten Tatsachen über die Muskelreizung lag es allerdings nahe, sich die Zahl der Schwingungen im willkürlich kontrahierten Muskel ebenso direkt von der Zahl der Innervationsimpulse abhängig zu denken, wie sich die Rhythmik des künstlichen Tetanus von der Reizfrequenz bis zu ziemlich hoch liegenden Grenzen abhängig erwiesen hatte. Neueren Erfahrungen zufolge wird man aber die Frage nach der Zahl der Nervenimpulse wohl von der nach der Schwingungsfrequenz des Muskels auseinanderhalten müssen. Es scheint nämlich, dass die kontraktile Substanz tatsächlich einen, wenn auch nicht sehr fest aufgeprägten Eigenrhythmus hat, welcher zwar nach Ausweis der elektrischen Reizversuche nicht völlig, nach neueren Befunden aber doch bis zu einem hohen Grade unabhängig von der Rhythmik der Reizung aufrecht erhalten werden kann. Bei elektrischer Reizung hätten wir es nach dieser Vorstellung mit erzwungenen Schwingungen, nicht mit dem Eigenrhythmus der Muskelsubstanz zu tun. Die bisher bekannt gewordenen Tatsachen, welche eine gewisse Abstimmung der kontraktilen Substanz auf bestimmte Eigenschwingungen vermuten lassen, sind folgende: Zunächst machte schon Wedenski, wie oben erwähnt, auf Grund seiner telephonischen Untersuchungen der Muskelströme, darauf aufmerksam, dass bei hohen Reizfrequenzen die Muskelrhythmik offenbar nicht der Reizzahl folgt, sondern vermutlich in selbstbestimmtem Rhythmus schwingt. Da der hierbei beobachtete Telephonton dem bei willkürlicher Kontraktion konstatierten völlig gleicht und auch bei anderen Reizarten, welche die Muskelrhythmik nicht zu bestimmter Frequenz zwingen, auftritt, so schloss Wedenski, dass er Eigenschwingungen der Muskelsubstanz vor sich habe.

Miss Buchanan³⁾ fand nun bei Ableitung der Muskelströme

1) Burdon-Sanderson in Schäfer, Textbook of Physiology Part. II p. 425.

2) Garten, Abhandl. d. Sächs. Gesellsch. der Wissensch., math.-phys. Klasse Bd. 26 S. 330.

3) Buchanan, l. c.

zum Kapillarelektrometer, dass nach Reizung mit hochfrequenten Wechselströmen, ferner beim Ritter'schen Öffnungstetanus und nach Strychninvergiftung der Aktionsstrom im konstanten Rhythmus von etwa 100 Oszillationen pro Sekunde zur Ableitung kam. Burdon-Sanderson¹⁾, unter dessen Leitung die Untersuchung durchgeführt wurde, hatte bereits früher gleichartige Wellen der Muskelströme beim Schliessungstetanus und beim Strychnintetanus festgestellt und erklärte diesen von der Reizfrequenz und der Reizart unabhängigen Rhythmus von etwa 100 Schwingungen in der Sekunde für die Eigenschwingungen der kontraktile Muskelsubstanz. Beim Strychnintetanus waren die frequenten kleinen Stromoszillationen den groben aus den Untersuchungen von Lovén²⁾, Delsaux³⁾ und v. Kries⁴⁾ bekannten Stromschwankungen superponiert.

Endlich hat Garten⁵⁾ wichtige Argumente für die Existenz eines von der Innervationsrhythmik unabhängigen Eigenrhythmus der Muskelschwingungen gleichfalls auf Grund von Untersuchungen über die Oszillationen der Muskelströme beigebracht. Er fand, dass bei verschiedenen Arten der Muskelreizung Aktionsströme im Muskel auftreten, deren Rhythmus von etwa 0,009 Sekunden Periodendauer unabhängig von der Reizart festgehalten wird. Diese Stromoszillationen traten bei Anlegung eines künstlichen Querschnittes auf, gingen von der Schnittstelle aus und liefen mit der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Kontraktionswelle über den Muskel hin. Dieselben Schwingungen traten beim Ritter'schen Öffnungstetanus auf. Auch zeigten sie sich bei der Reaktion des Muskels auf Schliessung des konstanten Stromes, er mochte den Muskel selbst durchströmen oder beim Kaltfrosch vom Nerven aus mehr oder weniger vollständigen Schliessungstetanus erzeugen. Kälte verlangsamte die Schwingungsperiode und Äthernarkose lähmte die Fähigkeit zur Erzeugung oszillierender Ströme vollständig. „Da trotz der Verschiedenartigkeit der Reizmittel doch dieselbe rhythmische Folge der elektrischen Vorgänge im Muskel auftrat, so war schon hierdurch die Wahrscheinlichkeit gross, dass der erregbaren Substanz des Muskels selbst jene Fähigkeit innewohne, mit periodischen Reihen von Erregungen zu antworten“.

1) Burdon-Sanderson, l. c.

2) Lovén, l. c.

3) Delsaux, l. c.

4) v. Kries, l. c. 1884.

5) Garten, l. c.

Garten betont, dass der von ihm beschriebene Stromrhythmus von ganz anderer Grössenordnung sei als die mechanisch aufgezeichneten rhythmischen Formveränderungen des Muskels, welche Biedermann¹⁾ mit einer Frequenz von 5—15 pro Sekunde bei chemischer Reizung oder konstanter Durchströmung des Muskels auftreten sah. Vermutlich umfassen diese mechanischen Perioden jedesmal eine ganze Reihe der Garten'schen Rhythmen, und sind vielleicht durch das zeitlich oszillierende Zusammentreffen von Maxima und Minima der einzelnen frequenteren Erregungswellen in den verschiedenen Muskelfasern bedingt. Dieselbe Argumentation liesse sich auf die Rhythmen von v. Kries, Hall und Kronecker, Lovèn u. a. anwenden.

Nach diesen Feststellungen ist also mit der Möglichkeit zu rechnen, dass einerseits der Innervationsrhythmus, andererseits die Antwortschwingungen des Muskels mit selbständiger Eigenperiode vor sich gehen. Nach Wedenski's Ansicht würden die Nervenimpulse schneller als die muskulären Oszillationen aufeinander folgen. Umgekehrt könnte die Sachlage sein, wenn der Muskel in der frequenten, von Burdon-Sanderson und Garten gefundenen Periode bei natürlich innervierten Kontraktionen schwingen sollte. Möglich bleibt aber auch, dass physiologisch beide Rhythmen, der nervöse und der muskuläre, unbeschadet ihrer Selbständigkeit gleich sind, dass also eine Art Abstimmung beider Apparate aufeinander vorliegt.

II. Methodik.

Um der Beantwortung der Frage nach dem Rhythmus der muskulären Oszillationen und nach seiner Abhängigkeit von der Beschaffenheit und der Frequenz der vom Zentralnervensystem ausgehenden Innervationspulse näher zu kommen, habe ich es unternommen, die Aktionsströme einer zur Untersuchung besonders geeigneten Muskelgruppe, der Flexoren des Unterarmes, aber auch anderer Muskeln während der willkürlichen Kontraktion abzuleiten und objektiv zu registrieren. Als Reagens auf die sehr schnellen Stromschwankungen diene in diesen Versuchen das kleine, in den Werkstätten von Professor Edelm ann, München, hergestellte Saitengalvanometer. Was das Prinzip dieses schnellen Stromoszillationen ausgezeichnet folgenden Instrumentes betrifft, so muss hier auf die

1) Biedermann, Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wissensch. Bd. 82 Abt. III und Bd. 87 Abt. III.

Arbeiten Einthoven's¹⁾ über Konstruktion und Theorie des Saiten-galvanometers verwiesen werden; das von mir benutzte Modell ist von Dr. Edelmann jun. eingehend in einer besonderen Mitteilung aus den Münchener Werkstätten beschrieben worden. Hier sei nur hervorgehoben, dass der versilberte Quarzfaden des Galvanometers für alle unten zu beschreibenden Versuche konstant und so stark gespannt blieb, dass eine möglichst getreue Registrierung der durchgeleiteten Oszillationen der Muskelströme gewährleistet war. Die Genauigkeit, mit welcher das Instrument den zeitlichen Veränderungen der elektromotorischen Kraft folgte, wurde dadurch kontrolliert, dass das menschliche Elektrokardiogramm sowie das des freigelegten Froschherzens registriert und in allen Einzelheiten ebenso gefunden wurde, wie es sich nach den Arbeiten Einthoven's darstellt.

Um die Schwingungen der Saite photographisch registrieren zu können, wurde ein Bild derselben durch ein Seibert'sches mikro-photographisches Objektiv von 12,5 mm Brennweite auf einen Abstand von 2 m, also in 160facher Vergrößerung entworfen. Dabei war auf die Saite durch Beleuchtungslinsen das Licht einer 16 amperigen Bogenlampe konzentriert. In 2 m Entfernung war dem Objektiv gegenüber eine Kymographiontrommel mit horizontalliegender Umdrehungsachse aufgestellt. Diese in den Edelmann'schen Werkstätten angefertigte und von Dr. Edelmann jun. in der oben genannten Mitteilung beschriebene Trommel dreht sich in einer sie lichtdicht und eng umgebenden Hülse, in deren Frontwand ein horizontaler, durch eine Klappe verschliessbarer, enger Spalt freigelassen ist. Der Apparat, dessen Trommel mit hochempfindlichem Bromsilberpapier bespannt wurde und durch einen Motor in Rotation von geeigneter Geschwindigkeit gebracht werden konnte, wurde dem bilderzeugenden Objektiv gegenüber so aufgestellt, dass sich das vertikale Bild des Galvanometerfadens mit dem horizontalen Spalt der Trommelhülse kreuzte. Somit kam nur ein Punkt aus der Mittelstrecke des Fadenbildes bei Öffnung der Verschlussklappe auf dem photographischen Papier der Kymographiontrommel zur Abbildung. Rotiert die Trommel, so zeichnen sich die bei Stromdurchleitungen einsetzenden transversalen Schwingungen des Fadenbildes als Kurven auf dem photographischen Papier ab.

1) Einthoven, Pflüger's Arch. Bd. 99 S. 472. Annalen der Physik 4. Folge Bd. 21 S. 483.

Um die zeitlichen Verhältnisse dieser Schwingungen ausmessen zu können, wurde zugleich mit der Registrierung der Fadenschwingungen die Zeit geschrieben; ein Pfeil'sches Signal wurde so vor die Trommel gestellt, dass der vom Projektionslicht erzeugte Schatten des vertikal gestellten Schreibhebels quer über den horizontalen Spalt der Kymographiontrommel fiel. Der Hebel wurde alle Sekunden oder jede halbe Sekunde zum Ausschlagen gebracht, indem der Stromkreis des Signals durch ein mit Kontaktvorrichtung versehenes Metronom in entsprechenden Zeiten einmal geöffnet und geschlossen wurde. Die Ausschläge des Hebelschattens registrierten sich dann photographisch in der aus den Tafelfiguren ersichtlichen Form.

Bei den Nervenreizungen mit Induktionsströmen musste die Reizfrequenz mitregistriert werden. Zu diesem Zwecke wurde der Wagner'sche Hammer des Induktionsapparates mit einem vertikalen Aluminiumzeiger versehen und so aufgestellt, dass der Schatten des Zeigers neben dem Fadenbild des Galvanometers und der Zeitschreibung den Spalt der Trommelhülse kreuzte. Die Reizfrequenz registrierte sich dann durch die Schwingungen des vom Hammer mitgenommenen Zeigers so, wie die Tafelfigur 2 es zeigt.

Sollte eine Aufnahme gemacht werden, so wurde zunächst die Haut über dem zu untersuchenden Muskel zur Erhöhung der Leitfähigkeit gut durchfeuchtet; dann wurden an geeigneten Stellen unpolarisierbare Elektroden angesetzt, durch welche die Ströme zum Galvanometer abgeleitet wurden. Die Kymographiontrommel und die Zeitschreibung wurden nun in Gang gesetzt. War alles in Ordnung, so wurde der Spaltverschluss geöffnet und für die Dauer einer Trommelumdrehung offen gehalten. Währenddessen wurden die zu untersuchenden Muskelbewegungen ausgeführt, so dass die dabei entstehenden Stromoszillationen durch die Saite des Galvanometers geleitet wurden, deren Schwingungen sich vergrößert projiziert auf dem photographischen Papier des Kymographion registrierten.

Die Muskeln, an welchen ich die bestgelungenen und theoretisch übersichtlichsten Versuche machte, waren die Flexoren des Unterarmes. Deshalb sollen die an diesen Muskeln gewonnenen Feststellungen als Grundlage für die folgenden Erörterungen dienen. Auf die an anderen Muskelgruppen des Menschen, Extensoren des Unterarmes und Masseter, angestellten Versuche sowie auf analoge Ver-

suche an den Gastrocnemien vom Kaninchen soll mehr gelegentlich an geeignetem Orte eingegangen werden.

Die Gründe, welche die Flexorengruppe des Unterarmes zu elektrophysiologischen Beobachtungen besonders geeignet erscheinen lassen, sind aus einer bereits im Jahre 1878 veröffentlichten Untersuchung Hermann's¹⁾ zu entnehmen und in dem Erfolg der dort beschriebenen Versuche gegeben. Hermann zeigte, dass der doppelphasische Aktionsstrom, welcher sich bei Einzelzuckung mit dem Ablauf der Kontraktionswelle bildet, an den Flexoren des Unterarmes in der typischen Form des Ablaufes sicher darzustellen ist. Er registrierte die Stromschwankung mit Hilfe des Bernstein'schen Rheotoms und fand, dass die Kurve in allen wesentlichen Merkmalen mit der des zuckenden Froschmuskels übereinstimmte. In diesen Versuchen waren in Zinksulfat getränkte Seilelektroden etwas oberhalb des Handgelenkes und etwas oberhalb der Mitte des Unterarmes um den Arm gelegt; die letztere Elektrode lag annähernd im nervösen Äquator, d. h. in „demjenigen Muskelquerschnitt, in den der gemeinsame Schwerpunkt aller Nerveneintrittsstellen fallen würde, wenn letztere ein gewisses, überall gleiches Gewicht hätten“. Die Reizung erfolgte durch die Haut hindurch vermittelt Reizelektroden, welche in der Axelhöhle dem Plexus brachialis angelegt waren.

Die in diesen Versuchen zum Ausdruck kommende Einfachheit der anatomischen Innervationsverhältnisse, welche es erlauben, die Angriffspunkte der Nervenwirkung auf alle Fasern in einen physiologischen Schwerpunkt zu verlegen, dessen Ort ohne Schwierigkeit durch das Experiment ganz ebenso wie bei jedem Froschmuskel auf einen bestimmten Muskelquerschnitt, den nervösen Äquator, angesetzt werden kann, dann die Tatsache, dass bei Erzeugung einer Zuckung durch Einzelreiz die typische und theoretisch geklärte doppelphasische Stromschwankung in den Flexoren des Unterarmes zur Beobachtung gelangt, — das sind die Vorbedingungen, ohne die eine erfolgreiche und begründete Analyse der bei willkürlichen Kontraktionen auftretenden Ströme nicht möglich erscheint; denn nur der Vergleich mit den experimentell beherrschten Ergebnissen der künstlichen Muskelreizung kann das Verständnis der natürlichen Kontraktion fördern. Dabei aber müssen die Ergebnisse der künstlichen Reizung selbst einfach und theoretisch durchsichtig sein, wie das bei den Flexoren des Unterarmes der Fall ist.

1) Hermann, Pflüger's Arch. Bd. 16 S. 410.

III. Versuche.

1. Die Muskelströme bei elektrischer Reizung des Nervus medianus.

Bevor die Oszillationen der Aktionsströme, welche bei willkürlicher Kontraktion im Muskel auftreten, beschrieben und analysiert werden, sollen hier die Versuche ihre Darstellung finden, in welchen das elektromotorische Verhalten der Flexoren bei Erzeugung von Zuckungen und Tetanisierung durch elektrische Nervenreizung Gegenstand der Untersuchung war. Bei diesen wie bei nahezu allen Versuchen an den Flexoren wurde die eine zur Ableitung dienende, unpolarisierbare Elektrode eben unterhalb des Ellenbogengelenkes auf die ulnare Armfläche, die andere etwas mehr wie handbreit oberhalb des Handgelenkes auf die Haut der Beugeseite des Unterarmes gesetzt. Als Elektroden dienten hierbei gläserne Trichter, in welche bis nahe zum Rande Zinksulfatton, dann bis zum Rande eine Schicht Kochsalzton gefüllt wurde. Durch den Rohransatz der Trichter wurden die amalgamierten Zinkstäbe eingeführt, welche die Zuleitungen zum Galvanometer trugen. Die 3 cm im Durchmesser betragenden Trichteröffnungen wurden der Haut angelegt.

Zur Reizung des Nerven wurden die für klinische Zwecke bei unipolaren Stromapplikationen gebräuchlichen Elektroden benutzt. Die eine plattenförmige 24×12 cm grosse Elektrode wurde gut angefeuchtet am Nacken angelegt, die andere, knopfförmige, an der medialen Fläche des Oberarmes zwischen mittlerem und unterem Drittel am Nervus medianus angesetzt.

Reizte man auf diese Weise den Medianus mit einzelnen Induktionsschlägen, so erfolgten bei jeder Öffnung und Schliessung des primären Stromkreises Zuckungen der Flexoren, und gleichzeitig mit jeder Zuckung war ein schnell ablaufender Ausschlag am Saitengalvanometer zu konstatieren; beim Öffnungsschlag war die Zuckung wie ihr elektromotorisches Äquivalent etwas grösser als beim Schliessungsschlag. Setzte man die Elektroden dicht neben dem Nerven an, so blieben Zuckung und Galvanometerausschlag aus; gegen Einbrechen von Schleifen des Reizstromes in den Galvanometerkreis war man also gesichert.

Die photographische Registrierung der Ausschläge ergab Kurven von dem in Figur 1 dargestellten Verlauf. Man erkennt sofort den typischen doppelphasischen Aktionsstrom des Muskels, der hier, direkt

registriert, annähernd den Verlauf zeigt, welchen Hermann¹⁾ konstruktiv nach Rheotomversuchen darstellte. Zuerst tritt eine kräftige, kurzdauernde Ablenkung der Galvanometersaite aus der Ruhelage ein. Diese erste Phase des Aktionsstromes gibt die elektromotorische Wirkung der Kontraktionswelle in dem Momente wieder, in welchem sie unter der oberen Elektrode, also durch den dicken oberen Teil der Flexoren hinläuft. Dann folgt eine zweite kleinere, in entgegengesetzter Richtung ablaufende Saitenschwingung, welche dem Verlauf der Kontraktionswelle durch den dünneren, in die Sehnen übergehenden unteren Teil der Muskeln entspricht, dem die zweite Elektrode anliegt.

In gleicher Weise wurde das elektromotorische Verhalten der Flexoren untersucht, während durch Reizung des Nervus medianus mit den Wechselströmen des Schlitteninduktoriums künstlicher Tetanus erzeugt wurde. Es ergab sich, wie Fig. 2 zeigt, dass bei 54 Schwingungen des Wagner'schen Hammers pro Sekunde in den kräftig und gleichmässig tetanisch kontrahierten Muskeln auch 54 Stromwellen abliefen und dass diese abwechselnd in positiver und negativer Richtung um denjenigen Stromwert hin und her oszillierten, auf welchen sich die Galvanometersaite bei Muskelruhe eingestellt hatte. Da jeder Schwingung des Wagner'schen Hammers eine Schliessung und eine Öffnung des primären Stromkreises entspricht, so hätte man 108 Stromwellen im Muskel erwarten können. Indessen bei der Stromunterbrechung mit dem Wagner'schen Hammer folgt dem Stromschluss die Öffnung so unmittelbar, dass immer je ein Öffnungs- und ein Schliessungsinduktionsschlag paarweise zusammengehörig wohl nur einen physiologischen Reiz bilden. Für die vorliegende Untersuchung beweisen dann also die Kurven, dass die Frequenz der Stromoszillationen im Muskel bei den hier zur Einwirkung gebrachten Reizfrequenzen direkt durch die Zahl der physiologischen Reize bestimmt ist. Man sieht leicht, dass jede doppelphasische Periode des Aktionsstromes, welche bei tetanisierender Reizung zur Ableitung kam, identisch ist mit dem doppelphasischen Strom, welcher bei Einzelzuckungen registriert wurde.

2. Die Muskelströme bei willkürlicher Kontraktion.

Bei der Registrierung der Aktionsströme, welche im willkürlich innervierten Muskel auftreten, erfolgte die Ableitung vom Unterarm

1) Hermann, l. c.

in genau der gleichen Weise wie bei den Reizversuchen. Während der photographischen Aufnahmen wurden die Flexoren des Unterarmes in kräftige willkürliche Kontraktion versetzt. In einer ersten Reihe von Versuchen geschah dies, indem die Zugkraft von $7\frac{1}{2}$ kg Gewicht gegen die Plantarflexion des Handgelenkes zur Wirkung gebracht wurde. Das Gewicht wurde in einigen Versuchen bei hängendem Arm in die plantarflektierte Hand gelegt, in anderen hing es an einer über eine Rolle geleiteten Schnur von der Tischkante nieder und war durch Plantarflexion im Handgelenk zu heben, während der Unterarm auf der Tischplatte aufruhete. Bei dieser Leistung war im wesentlichen der Flexor carpi radialis beteiligt. Aber auch die Flexores digitorum kamen mit zur Kontraktion. Auch die Mitarbeit des vom Nervus ulnaris innervierten Flexor carpi ulnaris war nicht auszuschliessen; indessen kamen die Aktionsströme dieses Muskels wohl nicht merklich mit zur Ableitung, da die Elektroden nicht über demselben angesetzt waren.

Auf diese Weise wurde der in Fig. 3 dargestellte Kurvenzug erhalten. Was zunächst die Zahl der pro Sekunde abgeleiteten Stromoszillationen betrifft, so stellt sich diese mit überraschender Konstanz auf Werte zwischen 47 und 50, und diese hat sich in vielfach wiederholten und, wie noch zu zeigen sein wird, auch vielfach variierten Versuchen immer wieder ergeben. Auf die Bedeutung dieser Tatsache wird bei der theoretischen Erörterung der Ergebnisse dieser Untersuchung zurückzukommen sein.

Die Grösse der Stromschwankungen ist beträchtlich und besonders auffallend, wenn man sie mit den Stromwerten vergleicht, welche vom elektrisch tetanisierten Muskel registriert wurden. Die Art der Ableitung war in beiden Fällen ganz gleich; die Ordinaten der Kurven sind also ohne grossen Fehler vergleichbar. Dabei stand der Tetanus, welcher bei elektrischer Reizung des Nervus medianus eintrat, an Energie wohl kaum hinter der Kontraktion des mit grosser Kraft willkürlich innervierten Muskels zurück, wenigstens nicht nach dem Spannungsgefühl zu urteilen und nach der Unmöglichkeit den elektrisch erzielten Kontraktionseffekt durch willkürliche Anspannung der Antagonisten zu überwinden. Auffallend ist die grosse Amplitude der bei natürlichem Tetanus auftretenden Stromoszillationen besonders deshalb, weil man in Anbetracht der Unfähigkeit zur Erzeugung eines sekundären Tetanus sehr geringe Stromwerte wohl hätte erwarten können.

Aus dem gleichen Grunde überrascht die Einfachheit der Form der einzelnen Wellen. Bei ungleichzeitiger Innervation verschiedener Faserbündel, welche ja von du Bois-Reymond u. a. als Grund für die sekundäre Unwirksamkeit angenommen wurde, müssten die Kontraktionswellen der einzelnen Fasern ungleichzeitig unter dem Orte der ableitenden Elektroden hinlaufen. Die Aktionsströme der einzelnen Fasern müssten in bezug auf den Ableitungsort mit Phasenunterschieden interferieren, und dies sollte im Ablauf des resultierenden Ableitungsstromes dadurch zum Ausdruck kommen, dass die Kurve unregelmässige Schwankungen, gröbere Wellen und superponierte kleine Zacken zeigen müsste. Das ist im allgemeinen nicht der Fall; vielmehr sind die meisten Stromschwankungen, soweit die Leistungsfähigkeit des benutzten Saitengalvanometers dies kurvenmässig darzustellen gestattet, von einfachem Ablauf, und nur relativ wenige Saitenausschläge bilden eine Ausnahme, indem hier die eigentlich typisch erwarteten Erscheinungen der Interferenz phasendifferenzierter Ströme auftreten.

Die Regelmässigkeit des Rhythmus der Stromoszillationen ist von der Variationsbreite abhängig, in welcher der zeitliche Ablauf und die Distanz der Einzelwellen wechselt. Die Wellenlänge wie die Amplitude wechseln indessen bei konstanter Kraft der Muskelanspannung nur innerhalb bescheidener Grenzen; der Kurvenzug setzt sich aus einander ähnlichen Wellen zusammen, so dass sich wenigstens streckenweise das Bild einer ziemlich gleichmässigen Oszillationsrhythmik bietet (Fig. 3 u. 4). Gewiss ist nicht, wie bei den durch elektrische Tetanisierung erzeugten Muskelströmen, eine Welle allen anderen kongruent; aber der Strom oszilliert doch über Erwarten regelmässig, wenn man sich vergegenwärtigt, dass nach den früheren Anschauungen über die Art der Innervation willkürlicher Kontraktionen entweder ganz unregelmässige und komplizierte Wellenformen oder eine sehr geringe Zahl sehr gedehnt verlaufender Wellen anzunehmen war. Die tatsächlich vorhandenen Unregelmässigkeiten der Kurve sind von nicht sehr erheblichem Betrage, und durch die Schwankungen in der Amplitude, der Wellenlänge und der Wellenform wird die Gleichmässigkeit des Kurvenzuges nicht allzusehr beeinträchtigt.

Die Konstanz der Schwingungszahl war ein so auffallendes Phänomen, dass sich von selbst die Notwendigkeit aufdrängte, zu sehen, ob sie durch Variierung einzelner Versuchsbedingungen durchbrochen werden kann. Zu diesem Zwecke wurden zunächst einige

Versuche angestellt, in denen die Ausdehnung der Kontaktfläche der Ableitungselektroden abgeändert wurde, und zwar wurde eine engere Lokalisierung der Ableitung über bestimmten Muskelteilen dadurch erstrebt, dass trichterförmige Elektroden, deren Öffnung nur 1 cm Durchmesser hatte, über den Flexoren angesetzt wurden. Wie zu erwarten, ergab sich, dass entsprechend der geringeren Zahl von Stromschleifen, welche die kleinen Elektroden schnitten, die Amplituden der abgeleiteten Stromwellen erheblich geringer waren als die, welche bei Ableitung mit grosser Kontaktfläche der Elektroden erhalten wurden. Aber die Zahl der Wellen pro Zeiteinheit und ihr Rhythmus blieb ebenso, wie er sich in den früheren Versuchen ergab und beschrieben wurde. Man darf nach diesem Verhalten wohl vermuten, dass in jedem Muskelteil dieselbe Periodizität der Oszillationen vorhanden ist wie im ganzen.

Eine Frage von wesentlichem Interesse war nun die, welchen Einfluss die Grösse der Muskelanspannung, die Kraft der Kontraktion, auf Zahl, Grösse und Rhythmus der Aktionsströme hatte. Um dies zu untersuchen, wurde in einigen Vorversuchen das Gewicht abgeändert, gegen dessen Zug die Flexoren des Handgelenkes anzuarbeiten hatten. Es wurden die Ströme verglichen, welche die Kontraktion der Flexoren bei Überwindung des Zuges von 2,5, dann von 5 und endlich von 10 kg schweren Gewichten begleiteten. Schon diese Versuche ergaben auf das klarste, dass nicht die Zahl der Wellen, sondern nur ihre Amplitude mit dem Maasse der Muskelanspannung zunimmt und abnimmt. Indessen die Versuche liessen sich bequemer und durchsichtiger anordnen, wenn wesentlich die Fingerbeuger zur Untersuchung benutzt wurden. Die Kraft des Händedruckes bei Beugung der Finger lässt sich ja sehr leicht willkürlich variieren. Ich übergehe also die Versuche, in denen hauptsächlich die Beuger des Handgelenkes untersucht wurden, und welche gegenüber den Experimenten an den Flexores digitorum nichts Eigen- oder Andersartiges bieten, und gehe sogleich zur Besprechung der letzteren Versuche über, welche die in Erörterung stehenden Erscheinungen sicherer und eleganter demonstrieren lassen.

Die Versuchsperson nahm in diesen Experimenten ein Dynamometer in die Hand, den bekannten, bei der Krankenuntersuchung gebräuchlichen federnden Stahlring, welcher durch zunehmenden Händedruck in eine mehr und mehr flach-elliptische Form gepresst werden kann. Das Maass des jeweiligen Druckes kann an dem In-

strument in beliebigen Einheiten abgelesen und während der Ausübung des Druckes dauernd kontrolliert werden.

Fig. 5 zeigt die Kurve der Stromwellen, welche abgeleitet wurden, wenn während der Aufnahme der Flexorendruck allmählich bis zu sehr kräftiger Kontraktion gesteigert und dann langsam wieder nachgelassen wurde. Bei der in Fig. 7 wiedergegebenen Aufnahme wurde in drei Absätzen der Druck plötzlich variiert: zuerst wurde das Dynamometer auf den Skalenteil 40, dann auf 75 und zuletzt bis auf 140 zusammengedrückt. Über die Form und den Rhythmus der registrierten Stromoszillationen ist auf Grund dieser Aufnahmen dem früher Gesagten nichts Wesentliches hinzuzufügen. Was aber diese Kurven auf das deutlichste zeigen, das ist die Tatsache, dass bei Abänderung des Kraftaufwandes bei der Kontraktion nur die Grössen der Stromschwankungen, die Amplituden der Wellen variieren, dass aber die Zahl derselben pro Zeiteinheit konstant bleibt und zwischen den Werten 47 und 50 liegt.

Zuletzt habe ich eine wenn auch nur cursorische Orientierung über die Natur kürzester willkürlicher Bewegungen durch Darstellung der begleitenden Aktionsströme zu gewinnen gesucht. Es wurde eine möglichst kurze, schlagartig zuckende Flexion der Finger ausgeführt, während die Ströme vom Unterarm abgeleitet und registriert wurden. In Übereinstimmung mit den Angaben von v. Kries u. a. ergab sich, wie Fig. 8 zeigt, dass auch solche scheinbar zuckenden Bewegungen durch ganz kurz dauernde tetanische Muskelkontraktion bewirkt werden. Bei solchem kürzesten Tetanus wurden 7—10 Stromwellen abgeleitet, die in solchen Zeitabständen aufeinander folgen, dass wiederum eine Schwingungsfrequenz von etwa 50 pro Sekunde zu berechnen ist. Die Kurven scheinen zu zeigen, dass in der Regel eine dieser Wellen, die erste oder zweite, von überragender Amplitude ist; indessen wage ich nicht, das als sicher hinzustellen, weil bei diesen zuckenden Fingerschlägen mechanische Erschütterungen und minimale Dislokationen der Elektroden nicht auszuschliessen waren und somit scheinbare Unregelmässigkeiten der Stromoszillationen durch nicht-physiologische Momente vorgetäuscht werden konnten.

IV. Zur Theorie des willkürlichen Tetanus.

Die eingehenden litterarischen Erörterungen auf den einleitenden Seiten dieses Aufsatzes hatten den Zweck, eine umfassende Über-

sicht über die theoretisch möglichen Varianten der natürlichen Muskelninnervation zu gewinnen. Die Ansichten über die Frage, welche von diesen Möglichkeiten physiologisch verwirklicht ist, gingen ja weit auseinander, und entscheidende Versuche für den einen oder den anderen bestimmten Modus haben die von den einzelnen Autoren angeführten Gründe nicht in allseitig und klar überzeugender oder beweisender Weise erbringen können. Ich glaube nun, dass die vorstehend mitgeteilten Versuchsergebnisse in eindeutiger Weise die meisten der strittigen Punkte entscheiden, und zu einer bestimmten Vorstellung vom Innervationsmechanismus des willkürlichen Muskeltetanus führen dürften.

Zuerst ist die Frage aufzuwerfen, ob überhaupt der Rhythmus der muskulären Oszillationen direkt und einfach von dem Rhythmus der Innervationsimpulse abhängig gedacht werden darf, oder ob angenommen werden muss, dass die Impulse des Zentralnervensystems in bestimmter Ordnung und Frequenz zum Muskel gelangen, dass dieser aber die Reize beantwortet, indem er sie in einen anderen, nämlich den Eigenrhythmus seiner kontraktilen Substanz übersetzt.

Für die unabhängige Existenz eines vom muskulären abweichenden nervösen Eigenrhythmus lässt sich anführen, dass die von Kronecker und Hall¹⁾ auf 20 angesetzten, von v. Kries²⁾ auf 10 gezählten Dickenschwankungen des Muskels in anderer Frequenz ablaufen als die auf zirka 50 anzusetzenden muskulären Stromoszillationen. Auch das Zittern bei erheblicher Muskelanspannung geht in viel langsamere Periode als die elektrischen Oszillationen vor sich. Es müssten also durch jeden Innervationsimpuls mehrere, etwa 4—5 Muskelwellen, ausgelöst werden. Indessen schon ohne Rücksicht auf die hier mitgeteilten Versuchsergebnisse lassen sich die genannten Befunde mit derselben Wahrscheinlichkeit durch die Annahme von Intensitätsschwankungen der Innervationsimpulse oder Erregbarkeitsschwankungen der Muskelsubstanz erklären, wie sie als direkte Zeichen der Innervationsperiode betrachtet werden können. Auch die Schlagfrequenz des bei maximaler Muskelanspannung auftretenden Zitterns lässt keine begründeten Schlüsse über den Innervationsrhythmus zu und dürfte auf Schwankungen in der Grösse der Muskelkontraktion, die sich in Amplitudenwechseln der muskulären

1) Kronecker und Hall, l. c.

2) v. Kries, l. c. 1886.

Stromwellen ausprägen könnten, oder auf einer labilen Ausbalancierung der Wirkungen von Flexoren und der gleichzeitig kontrahierten Antagonisten beruhen.

Für die Selbständigkeit eines muskulären Eigenrhythmus sprechen ferner die Versuche von Burdon-Sanderson¹⁾, Miss Buchanan²⁾ und von Garten³⁾, welche bei den auf Einzelreize eintretenden Kontraktionseffekten unter gewissen, den natürlichen Verhältnissen wohl ferner liegenden Bedingungen oszillatorische Prozesse von konstanter Periode im Muskel feststellten. Hiernach läge die Möglichkeit vor, dass der Muskel auf jeden Impuls mit mehreren Oszillationen antwortet, dass also die Innervationsimpulse zum Muskel in einer Frequenz gelangen, die geringer ist als die der muskulären Reaktionsschwingungen. Gegen die Zulässigkeit dieser Vorstellung lässt sich anführen, dass sich der Innervationsrhythmus durch Ausbildung gleichfrequenter Perioden in dem Kurvenzug der Muskelwellen kenntlich machen müsste, dass also jede dieser Perioden 4—5 Stromwellen umfassen und Erscheinungen des Abklingens der Einzelschwingungen bieten müsste. Dies alles ist nicht der Fall.

Entscheidend fällt aber m. E. gegen eine solche Vorstellung die Tatsache ins Gewicht, dass bei Innehaltung physiologischer Verhältnisse auf Einzelreiz stets nur eine Kontraktionswelle, niemals rhythmische Oszillationen — nach den Aktionsströmen zu urteilen — über den Muskel hinauslaufen, und dass bei elektrischer Tetanisierung innerhalb der Reizfrequenzen, welche für die physiologische Innervation in Frage kommen, ein vollkommener Parallelismus zwischen Reizzahl und Zahl der Kontraktionswellen erwiesen ist. Da hier eine direkte Abhängigkeit der Zahl muskulärer Zustandsänderungen von der Zahl der Reize sicher vorhanden ist, wird man diese Vorstellung auch für die physiologische Muskelinnervation festhalten. Freilich sprechen die Versuche von Garten und Burdon-Sanderson dafür, dass dem Muskel die Tendenz innewohnt, in bestimmtem Rhythmus zu oszillieren; aber vielleicht ist ihm diese Tendenz durch den physiologischen Innervationsrhythmus imprägniert worden, so dass eine Anpassung des muskulären Eigen-

1) Burdon-Sanderson, l. c.

2) Buchanan, l. c.

3) Garten, l. c.

rhythmus an den ja konstanten Innervationsrhythmus vorliegt. Jedenfalls aber ist der muskuläre Eigenrhythmus, wenn vorhanden, sehr locker. Bei elektrischen Reizversuchen unter normalen Verhältnissen verrät er sich kaum, und die „Eigenschwingungen“ lassen sich ohne weiteres durch Abänderung der Reizfrequenz in „erzwungene“ überführen.

Die Gründe, welche Wedenski¹⁾ seinen telephonischen Untersuchungen über die Aktionsströme des Muskels für die Ansicht entnehmen zu müssen glaubt, dass ein hochfrequenter Innervationsrhythmus in einem muskulären Eigenrhythmus geringer Frequenz übersetzt werde, scheinen mir so unsicherer Art zu sein, dass eine Diskussion sich erübrigt. Wenn man die Kurven der Muskelströme betrachtet, liegt es doch wohl viel näher, für den geräuschartigen Charakter der Telephonreaktion die unregelmässigen Schwankungen der Steilheit, der Intensität und der Aufeinanderfolge der Impulse verantwortlich zu machen, als den Wedenski'schen Innervationsmodus anzunehmen.

Bei Abwägung der einzelnen verschiedene Annahmen zulassenden Gründe, welche die verschiedenen Versuchsergebnisse an die Hand geben, fallen m. E. die Tatsachen, welche bei elektrischer Reizung des Muskels vom Nerven aus festgestellt sind, als entscheidender Beweis für die Ansicht in die Wagschale, dass der Rhythmus, in welchem die Kontraktionswellen im Muskel aufeinander folgen, vom Rhythmus der Innervationsimpulse direkt bestimmt ist.

Lehnt man nun den Gedanken ab, dass der Rhythmus der einer gegebenen Muskelfaser zufließenden Impulse ein anderer ist, als der der muskulären Oszillationen, so sind bei der speziellen Erwägung der Verhältnisse, wie sie bei direkter und einfacher Abhängigkeit der muskulären Oszillationsfrequenz von der Zahl der Nervenreize liegen, wiederum verschiedene Möglichkeiten ins Auge zu fassen. Es handelt sich um die Entscheidung in der Alternative, welcher Brücke²⁾ durch die Gegenüberstellung der Möglichkeit einer salvenmässigen und einer pelotonfeueremässigen Innervation der Muskelfasern prägnanten Ausdruck gegeben hat.

Ehe die Beantwortung dieser Frage versucht wird, dürfte es zweckmässig sein, eine Orientierung über das Zustandekommen der

1) Wedenski, l. c.

2) Brücke, l. c.

vom Muskel abgeleiteten Aktionsströme zu suchen. Die theoretischen Folgerungen aus den faktischen Versuchsergebnissen sind dann klarer und sicherer zu ziehen.

Was man zum Galvanometer ableitet, sind die elektrischen Potentiale und deren Schwankungen, welche an dem die Elektroden tragenden Orte zur Entwicklung gelangen. Diese Potentiale sind aber die auf den Ableitungsort bezogenen Resultanten aller der Einzelströme, welche mit dem Ablauf der Kontraktionswellen in jeder einzelnen Muskelfaser entstehen. Natürlich gehen die Ströme der einzelnen Fasern je nach ihrer Entfernung vom Ort der Ableitungselektroden mit sehr verschiedenen Werten in das dort erzeugte elektrische Potential ein, interferieren miteinander und üben durch Grösse und Vorzeichen in derselben Weise auf die Resultante, den abgeleiteten Strom, ihren Einfluss aus, wie dies etwa für die Superposition interferierender Schallwellenzüge bekannt ist.

Gehen die Kontraktionswellen aller Einzelfasern des Muskels gleichzeitig unter dem Ort der einen, dann gleichzeitig unter dem Orte der zweiten Elektrode hin, passieren sie also sämtlich *a tempo* jeden gegebenen Querschnitt, so sind in einem Moment alle Fasern unter dem Orte der einen Ableitungselektrode, dann kurze Zeit später unter der anderen, nämlich im Moment des Passierens der Kontraktionswelle, elektronegativ. Die zur Ableitung kommenden doppelphasischen Aktionsströme aller Einzelfasern interferieren unter diesen Umständen also in bezug auf die Ableitungsorte ohne Phasendifferenz, d. h. die elektromotorischen Kräfte der Einzelfibrillen addieren sich; der resultierende Ableitungsstrom wird durch diese Summation kräftig; er zeigt sich in seinem zeitlichen Verlauf, in den Ordinatenverhältnissen seiner Schwankungskurve identisch mit der in jeder Faser abgelaufenen Stromoszillation, die Zahl der abgeleiteten Stromwellen gibt also die Zahl der in jeder Fibrille pro Zeiteinheit abgelaufenen Kontraktionswellen an.

Ganz anders würden die Verhältnisse liegen, wenn die Kontraktionswellen der einzelnen Muskelfasern zu ungleichen Zeiten durch einen gegebenen Muskelquerschnitt bzw. unter den Ableitungselektroden hinlaufen. Dann interferieren ihre Aktionsströme mit Phasendifferenzen. Sind in jedem gegebenen Moment die Kontraktionswellen aller Einzelfibrillen so über den ganzen Muskel verteilt, dass in jedem Muskelquerschnitt gleich viele und in gleichmässiger Ver-

teilung im Durchgang begriffen sind, so interferieren unter jeder Elektrode gleich viele positive wie negative Stromwellenphasen; die Ströme heben sich gegenseitig auf; es entsteht keine Potentialdifferenz zwischen beiden Ableitungsstellen und von allen den einzelnen Fibrillen entsprechenden Aktionsströmen kommt nichts zur Ableitung.

Ist keine derartige Ordnung in der Verteilung der Kontraktionswellen im Muskel innegehalten, so interferieren die doppelphasischen Aktionsströme aller Einzelfasern derart, dass der resultierende Ableitungsstrom in mannigfachen unregelmässigen Schwankungen von geringer Amplitude verlaufen müsste. Die Zahl der Stromwellen würde im allgemeinen kaum auf die Periode ihrer Komponenten, der Fibrillenströme, Schlüsse zulassen. Dies wäre nur möglich, wenn eine periodische Wiederkehr desselben Kurvenbildes zu beobachten wäre, d. h. wenn nur relativ wenige Phasendifferenzen zwischen den Einzelströmen vorkämen und zwischen diesen eine zeitliche Verschiebung ausgeschlossen wäre. Ursache eines solchen Verhaltens der Ströme müsste eine Gruppenbildung unter den ablaufenden Kontraktionswellen sein.

Setzen wir, was ja wohl anzunehmen ist, voraus, dass die Kontraktionswellen sich in allen Fibrillen eines Muskels und zu jeder Zeit mit derselben Geschwindigkeit fortpflanzen, so können zeitliche Abstände ihrer Querschnittsdurchgänge durch zwei Faktoren bedingt sein; einmal dadurch, dass die Wellen zwar gleichzeitig, aber von verschiedenen Muskelquerschnitten aus ihren Ursprung nehmen, und zweitens dadurch, dass sie von einem bestimmten Querschnitt zu verschiedenen Zeiten ausgehen. Natürlich können beide Momente kombiniert Geltung haben. Die Kontraktionswellen würden in sehr verschiedenen Querschnitten ihren Ursprung nehmen, wenn die Nervenendstellen der einzelnen Muskelfasern nicht annähernd in einem Querschnitt, dem nervösen Äquator, sondern über den ganzen Muskel hin verteilt lägen. Sie würden mit Zeitabständen vom gleichen Querschnitt ausgehen, wenn die Nervenendstellen zwar im Äquator liegen, wenn aber die Erregung bei den einzelnen Endapparaten ungleichzeitig einträte, wenn also Brücke's Pelotonfeuerhypothese der Muskelinnervation zu Recht bestände.

Bei der Tätigkeit der Flexoren des Unterarmes kommt der erste Faktor, die örtlich differente Lage der Nervenendstellen, in verschiedenen Muskelquerschnitten wohl nicht merklich in Betracht. Ein solcher Tatbestand müsste sich, wenn vorliegend, offenbar auch

bei elektrischer Reizung des Nerven mit Einzelschlägen in phasenverschiedenen Interferenzen der abgeleiteten Aktionsströme des zuckenden Muskels verraten. Der Aktionsstrom zeigt aber den einfachst möglichen Ablauf eines Muskelstromes, die bekannte doppelphasische Schwankung. Da nun in diesem Versuche die Innervationsimpulse gleichzeitig bei allen Nervenendstellen eintreffen, und da nach Ausweis des Muskelstromes die Kontraktionswellen aller Fasern annähernd gleichzeitig durch jeden gegebenen Muskelquerschnitt hindurchgehen, so müssen die Ursprungsorte dieser Wellen sämtlich im gleichen Querschnitt liegen, d. h. die Nervenendplatten liegen im nervösen Äquator. Ohne den Versuch der elektrischen Reizung vom Nervus medianus aus wäre die Frage nicht zu entscheiden gewesen. Hätte der hierbei abgeleitete Strom superponierte Zacken an der Kurve¹⁾ erkennen lassen, so wäre die Deutung aller später zu besprechenden Befunde erheblich kompliziert und wahrscheinlich ziellos geworden. Die Ausführung elektrischer Reizversuche und die Wahl solcher Muskeln zur Untersuchung, welche hierbei klare und einfache Resultate ergeben, ist also Vorbedingung für die theoretische Deutbarkeit der Willkürversuche und unumgänglich notwendig.

Es braucht kaum gesagt zu werden, dass die Lokalisierung der

1) Ein solches Verhalten findet man z. B. bei Ableitung von den Extensoren des Unterarmes und Reizung des Nervus radialis mit Einzelschlägen. Dem aufsteigenden Schenkel der ersten Phase des Aktionsstromes ist in diesem Falle eine kleine Zacke aufgesetzt, welche durch die später beginnende und gesondert ablaufende Kontraktionswelle des Extensor pollicis brevis und des Abductor pollicis longus verursacht sein dürfte. Diese beiden Muskeln und ihre Nervenendplatten liegen ja erheblich näher am Handgelenk, als dies für die Hauptmasse der Extensoren der Fall ist. Bei willkürlichen Kontraktionen der Extensoren, ergab sich übrigens dieselbe Frequenz der Stromoszillationen wie bei den Flexoren. Dabei wurden Kontraktionen der beiden genannten Muskeln des Daumens vermieden.

Auch bei reflektorischer Kontraktion des freigelegten Gastrocnemius beim Kaninchen wurde dieselbe Zahl der Stromschwankungen abgeleitet.

Bei Ableitung der Ströme des menschlichen Masseter habe ich sehr unregelmässige, in der Mehrzahl kleine Stromwellen registriert und keine Konstanz der Schwingungszahl feststellen können, sondern Schwankungen zwischen 60 und 80 pro Sekunde gefunden. Ich glaube die Ursache für ein solches Verhalten in der Annahme suchen zu müssen, dass die Nervenendstellen über die ganze Länge des sehr kurzen Muskels hin verteilt liegen, so dass die Kontraktionswellen der einzelnen Fasern von sehr verschiedenen Muskelquerschnitten ausgehen und die Ströme mit unregelmässigen Phasendifferenzen interferieren.

Nervenendstellen in einem Muskelquerschnitt nicht im Sinne mathematischer Genauigkeit gemeint ist. Es soll nur damit angedeutet sein, dass die grosse Mehrzahl der Nervenendstellen in einer relativ kurzen Muskelstrecke konzentriert beisammenliegen, so dass die Kontraktionswellen bei gleichzeitiger Innervierung aller Fasern schwarmartig zusammengehalten von ihrem Ursprungsorte abgehen und durch den Muskel hinlaufen.

Werden nun die einzelnen Muskelfasern tatsächlich gleichzeitig innerviert? Sprechen die Ergebnisse der objektiven Registrierung der Aktionsstromoszillationen für die Ansicht, dass die Kontraktionswellen der einzelnen Fasern *a tempo* vom nervösen Äquator abgehen, dass also die Innervationsanstösse in allen Fibrillen gleichzeitig, „salvenmässig“ auftreten, oder lassen die Kurven das Gegenteil schliessen, dass nämlich die einzelnen Kontraktionswellen ungleichzeitig vom nervösen Äquator abgehen, dass sie also ihre Impulse vom Zentralnervensystem mit Zeitabständen „pelotonfeuer-mässig“ erhalten?

Ich bin überzeugt, dass die Versuchsergebnisse das erste beweisen. Um dies zu begründen, ist zu zeigen, dass die abgeleiteten Stromschwankungen alle Merkmale bieten, welche phasengleiche Superposition der Fibrillenströme erwarten lässt, und dass ihre Frequenz gleich der der Fibrillenströme ist, dass also die natürliche Oszillationsfrequenz des willkürlich kontrahierten Muskels auf 47—50 pro Sekunde angesetzt werden muss.

Als erstes Argument, welches dies wahrscheinlich macht, sei hier angeführt, dass die Form der einzelnen Stromwellen keineswegs eine solche ist, wie sie bei phasendifferenzierter Interferenz der Einzelströme zu erwarten wäre. Weitaus die meisten Stromschwankungen, besonders bei kräftigen Kontraktionen, oszillieren völlig glatt um die Ruhelage auf und nieder, und den grossen Kurvenwellen sind in der Regel keine kleineren superponiert. Nur hier und da ist eine Welle dazwischen, welche aufgesetzte kleine Zacken zeigt; in solchem Falle ist anzunehmen, dass die Impulse wohl nicht mit vollständiger Präzision gleichzeitig im Muskel eingetroffen sind, dass also die Kontraktionswellen der einzelnen Fibrillen mit Zeitabständen vom nervösen Äquator abgegangen sind, und dass phasendifferenzente Interferenz der Aktionsströme eingetreten ist. Aber das daraus sich ergebende Verhalten der abgeleiteten Stromwellen ist nur selten zu finden im Vergleich zu der weit überwiegenden Zahl glatt auf- und

niedergehender Stromoszillationen. Die Unregelmässigkeiten in dem ganzen Wellenzug bestehen in Unterschieden der Grösse und der zeitlichen Ausdehnung der einzelnen Wellen und sind nur in geringem Grade durch Komplikationen in dem im allgemeinen glatten Ablauf der Wellen bedingt.

Ein weiterer Grund, der für eine „salvenmässige“ Innervation der Flexoren spricht, ist aus den Grössenverhältnissen der Stromoszillationen zu entnehmen. Wie ein Vergleich der bezüglichen Kurven lehrt, sind die bei kräftiger willkürlicher Muskelkontraktion abgeleiteten Aktionsströme keineswegs kleiner als die bei elektrischer Reizung, also bei sicher salvenmässiger Innervation, gefundenen Stromwerte. Interferierten die Einzelströme der Muskelfasern mit verschiedenen Phasen, so müssten vielfach Potentiale von entgegengesetztem Vorzeichen in jedem gegebenen Zeitmoment am Ableitungsort zusammenkommen und sich gegenseitig aufheben. Man hätte also erheblich kleinere Ströme zu erwarten als in dem Falle, wo phasendifferente Interferenz der Einzelströme ausgeschlossen ist, also als bei elektrischer Reizung des Muskels vom Nerven aus. Die tatsächliche Konstatierung gleichwertiger Ströme bei willkürlicher und elektrischer Tetanusbildung spricht entschieden für eine in beiden Fällen gleichartige Interferenz der einzelnen Faserströme, d. h. für eine Interferenz mit gleichen Phasen, wie sie bei elektrischer Reizung nachweislich vorhanden ist. Ohne eine solche additive Zusammenfügung der Einzelströme wären so erhebliche Amplituden der Stromwellen nicht möglich.

Mehr noch als die nähere Betrachtung der Grösse und der Form der einzelnen Stromwellen sprechen zwingend die Verhältnisse der Oszillationsrhythmik dafür, dass die Kontraktionswellen aller Fasern gleichzeitig vom nervösen Äquator abgehen. Die konstante und von der Kontraktionsgrösse unabhängige Frequenz der Stromschwankungen könnte bei phasendifferenzter Interferenz unmöglich aufrecht erhalten werden; es wäre vielmehr eine wahrscheinlich grosse und inkonstante Zahl unregelmässig verlaufender kleiner Stromschwankungen zu erwarten gewesen, es sei denn, dass sich alle Fasern in gleicher Reihenfolge und fixierten Zeitabständen vom nervösen Äquator aus zu kontrahieren beginnen, eine Form des Zusammenarbeitens, die gewiss so unwahrscheinlich ist, dass es nicht der Mühe wert ist, darüber Worte zu verlieren. Nimmt man dagegen salvenmässige Innervation und

gleichzeitigen Abgang der Kontraktionswellen vom Querschnitt ihres Ursprunges an, so erklärt sich die Konstanz der Oszillationsfrequenz ohne weiteres.

Auch die Tatsache, dass bei Verkleinerung der Kontaktfläche der ableitenden Elektroden nur die Amplitude, aber nicht die Zahl der Stromwellen abnimmt, spricht dafür, dass die Ströme in jeder Fibrille in derselben Frequenz wie im ganzen Muskel sich bilden und ohne Phasendifferenz interferieren. Das heisst aber wieder, dass die Kontraktionswellen in allen Fibrillen gleichzeitig vom nervösen Äquator abgehen. Ist dies so, so ergibt sich, dass die Kontraktionswellen der Fibrillen sich zu der grossen Kontraktionswelle des ganzen Muskels auch bei der physiologischen Innervierung in derselben Weise zusammensetzen wie beim elektrischen Reizversuch. Die Pelotonfeuerhypothese der Innervation ist damit aber unvereinbar.

Wenn dem so ist, so bieten die in den Stromkurven niedergelegten Versuchsergebnisse auch das Material, um zu entscheiden, ob die Innervationsimpulse im Sinne von v. Kries¹⁾ als Zeitreize oder Momentreize betrachtet werden müssen. Zunächst ist klar, dass der Grund, welcher hauptsächlich die Annahme von Zeitreizen erforderlich zu machen schien, in Anbetracht der in der Untersuchung mitgeteilten Ergebnisse in Wegfall kommt. Die Einwirkung zeitlich gedehnter Impulse wurde ja angenommen, weil man für erwiesen hielt, dass der natürliche Tetanus eine Schwingungsfrequenz von etwa 10 pro Sekunde habe. Durch eine so langsame Periode von Momentreizen ist ein glatter Tetanus aber überhaupt nicht zu erzielen; da die Zeitreize dies leisten, wurden diese als Nachahmung der zeitlichen Verhältnisse der physiologischen Impulse supponiert. Die Voraussetzung, dass der physiologische Tetanus eine Oszillationsfrequenz von 10 pro Sekunde hat, ist aber nach dem oben Dargelegten unzutreffend. Setzt man aber, wie jetzt nachgewiesen, die Zahl der Innervationsimpulse auf 47—50 pro Sekunde an, so leisten Momentreize ganz dasselbe wie Zeitreize, nämlich glatten Tetanus.

Nun ist trotzdem wohl nicht anzunehmen, dass die physiologischen Innervationsimpulse eine so steile Schwankungsform haben wie die Induktionsschläge. Zwar sind die Schwankungen der Aktionsströme ziemlich steil verlaufend, aber doch nicht so wie bei elektri-

1) v. Kries, l. c.

scher Tetanisierung. Eine gewisse Annäherung an die Form des Zeitreizes ist demnach sehr wohl möglich, und auf diese Eigenschaft der physiologischen Impulse wie auch auf die Unregelmässigkeit ihrer Grösse, die in entsprechenden Amplitudenunterschieden der muskulären Aktionsstromwellen zum Ausdruck kommt, ist mit Wahrscheinlichkeit die Unfähigkeit des in willkürlichen Tetanus gebrachten Muskels zurückzuführen, ein Nervmuskelpräparat in sekundären Tetanus zu bringen.

V. Ergebnisse.

Die vorliegende Untersuchung, welche die Analyse der willkürlichen Kontraktionen der Beuger des Unterarmes zum Gegenstand hatte, wurde so weit ausgedehnt, wie die Leistungsfähigkeit des benutzten Messinstrumentes gestattete, und hat kurz zusammengefasst folgendes ergeben:

1. Die Zahl der Aktionsströme, welche bei willkürlichem Tetanus vom Muskel ableitbar sind, ist konstant und beträgt 47—50 pro Sekunde. Die speziellen Verhältnisse der Form, der Grösse und des Rhythmus dieser Stromwellen lassen schliessen, dass ihre Zahl identisch ist mit der Frequenz der in jeder Muskelfaser ablaufenden Kontraktionswellen.

2. Bei Veränderung der Kraft der Muskelkontraktion variiert nicht die Frequenz der abgeleiteten Aktionstromoszillationen, sondern nur die Amplitude. Ob hierbei die Zahl der sich kontrahierenden Muskelfasern oder die Intensität der Kontraktion jeder Einzelfaser sich ändert, können die Versuche nicht entscheiden, wenn mir auch das letztere wahrscheinlicher erscheint; die Versuche beweisen aber, dass die Zahl der pro Zeiteinheit über die Faser hinlaufenden Kontraktionswellen von dem Grade der Muskelanspannung unabhängig ist.

3. Es ist wahrscheinlich, dass der Rhythmus der beim willkürlichen Tetanus über den Muskel laufenden Kontraktionswellen direkt bestimmt ist durch den Rhythmus der vom Zentralnervensystem zum Muskel gelangenden Impulse. Diese treffen also auf jede Faser in einer konstanten Frequenz von 47—50 pro Sekunde auf. Ich möchte vorläufig annehmen, dass diese Impulse bei der Innervierung verschieden starker Muskelkontraktionen nur in ihrer Intensität variieren. Die Existenz eines Rhythmus, der unabhängig von der Frequenz der Nervenimpulse der kontraktilen Muskelsubstanz eigen wäre, trat in den vorliegenden Versuchen nicht hervor, der

Muskel erwies sich hier vielmehr als vollkommen passives Organ, in welchem allem Anscheine nach der Ablauf der Bewegungsvorgänge in allen Einzelheiten durch die Art der Innervation bestimmt sein dürfte.

4. Die Innervationsimpulse treffen gleichzeitig (salvenmässig) in den Nervenendorganen aller Fasern der Unterarmflexoren ein.

5. Alle Nervenendorgane der Flexoren des Unterarmes liegen annähernd in einem bestimmten Muskelquerschnitt, dem nervösen Äquator; von hier nehmen nach jeder Innervationssalve die Kontraktionswellen aller Fasern gleichzeitig ihren Abgang und laufen, wie ein Schwarm zusammengehalten, mit gleicher konstanter Geschwindigkeit über den Muskel hin. Die Kontraktionswellen aller Einzelfasern bilden bei Einzelzuckungen auf diese Weise die bekannte grosse Kontraktionswelle des Gesamtmuskels. Bei dem vom Zentralnervensystem innervierten Tetanus laufen 47—50 solcher Wellen in jeder Sekunde über den Muskel hin.

6. Auch kürzeste Willkürkontraktionen sind Tetani. Die Frequenz der Oszillationen pro Zeiteinheit ist dieselbe wie bei Dauerkontraktionen.

7. Da die Frequenz der Innervationsimpulse und der in jeder Faser ablaufenden Kontraktionswellen bei willkürlichem Tetanus 47 bis 50 pro Sekunde beträgt, so fallen die Gründe, welche die Annahme notwendig zu machen schienen, es handle sich bei den physiologischen Innervationsimpulsen um zeitlich gedehnte Reize. Trotzdem mögen sie bis zu einem gewissen Grade „Zeitreize“ sein; die Registrierung der Stromoszillationen im Muskel gibt über den zeitlichen Ablauf des Einzelimpulses keinen bestimmten Aufschluss.

Erklärung der Tafelfiguren.

- Fig. 1. Doppelphasischer Aktionsstrom der Flexoren des Vorderarmes bei Reizung des Nervus medianus mit Einzelschlägen.
- Fig. 2. Obere Kurve. Oszillationen der Muskelströme bei tetanisierender Reizung des Nervus medianus mit Induktionsströmen.
Mitte: Reizfrequenz.
Unten: Zeitschreibung.
- Fig. 3. Kurve der Stromoszillationen bei willkürlicher Kontraktion der Beuger des Handgelenkes. In Fig. 1, 2, 3 und 5 sind Perioden von 2 Sekunden Dauer durch gleiche Streckenwerte der Zeitschreibung dargestellt.

- Fig. 4. Willkürliche Kontraktion der Fingerbeuger. In Fig. 4 sowie in den Fig. 6—8 sind Perioden von je 1 Sekunde Dauer durch gleiche Streckenwerte der Zeitschreibung dargestellt.
- Fig. 5. Willkürliche Kontraktion der Fingerbeuger, allmählich an Kraft zu- und wieder abnehmend.
- Fig. 6. Willkürliche Kontraktion der Fingerbeuger, in der ersten Hälfte schwach, in der zweiten kräftig.
- Fig. 7. Dasselbe, im ersten Drittel schwache, im zweiten mittelstarke, im dritten kräftige Kontraktion.
- Fig. 8. Oszillationen der Muskelströme bei kürzesten Willkürkontraktionen der Fingerbeuger.
-



Fig. 1.



Fig. 2.

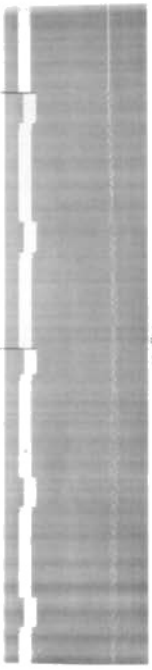


Fig. 3.



Fig. 5.

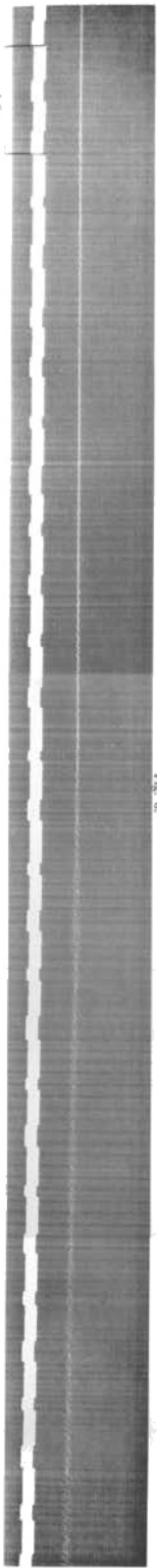


Fig. 6.

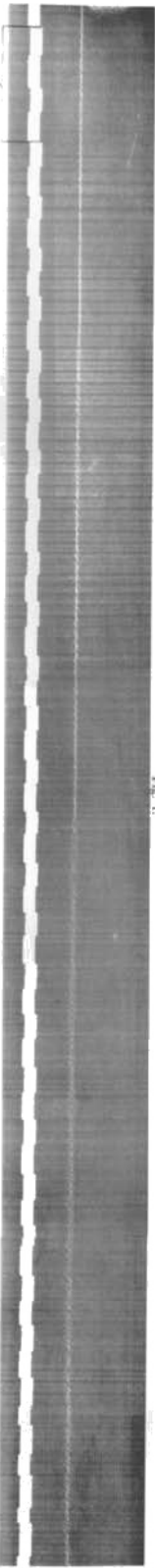


Fig. 7.

