(Aus dem physiologischen Institut der Universität Leipzig.)

Weitere Untersuchungen über die Aktionsströme des Nervus phrenicus bei natürlicher Innervation.

Von

Dr. med. **Rudolf Dittler**,
Privatdozent und Assistent am physiologischen Institut.

(Hierzu Tafel XVII und XVIII.)

In einer früheren Mitteilung¹⁾ habe ich gezeigt, dass die Aktionsströme des Nervus phrenicus bei Innervation vom Zentralnervensystem aus oszillatorisch verlaufen und dass die Periode ihrer Oszillationen zum mindesten innerhalb sehr enger Grenzen übereinstimmt mit der Periode der Aktionsströme der bis jetzt in willkürlicher Kontraktion untersuchten Skelettmuskeln des Menschen und der höheren Säugetiere²⁾. Aus diesem Befunde konnte der Schluss gezogen werden, dass die willkürliche (tonische) Kontraktion unserer Skelettmuskulatur ihrer Genese nach dem durch (nicht zu frequente) periodische Reizung vom Nerven aus künstlich hervorgerufenen Muskeltetanus gleich zu setzen ist, indem der Muskel in seinen Aktionsströmen hier wie dort die Periode der ihm vom Nerven aus zufließenden Impulse, wie es scheint, getreu wiedergibt.

Wenngleich die erwähnten tatsächlichen Feststellungen durch eine ganze Reihe schlagender Kontrollversuche meines Ermessens als gesichert zu betrachten waren, so wurde die Beweiskraft meiner Versuche doch vielleicht dadurch einigermaßen beeinträchtigt, dass mir der Nachweis der oszillatorischen Phrenicusaktionsströme aus damals nicht zu ermittelnden Gründen bei den letzten von mir untersuchten Tieren nicht mehr gelang. Bezüglich

1) Dittler, Pflüger's Arch. Bd. 131 S. 581. 1910.

2) Von den anderslautenden Angaben Garten's (Zeitschr. f. Biol. Bd. 52 S. 534. 1909) soll hier abgesehen werden.

der theoretischen Verwertbarkeit meiner Ergebnisse blieb infolge des vorzeitigen unfreiwilligen Abschlusses der Untersuchung zugleich eine störende Lücke in der Kette der Beweisführung insofern bestehen, als der unmittelbare Vergleich zwischen Muskel- und Nervenperiode, wie er bei bestehender natürlicher Innervation an Kaninchen und Katze durch Ableitung vom Zwerchfell und vom Phrenicus desselben Tieres möglich ist, zur Zeit meiner ersten Publikation noch nicht in systematischer Weise durchgeführt worden war.

Ich habe die Versuche darum von neuem aufgenommen und habe sie, nachdem sich herausgestellt hatte, dass nicht eine fehlerhafte oder unzuweckmässige Behandlung des untersuchten Objektes, sondern ein Defekt an dem zum Nachweis der Aktionsströme verwendeten grossen Saitengalvanometer für das Fehlschlagen meiner früheren Versuche verantwortlich zu machen war, vor allem auch in der genannten Richtung weitergeführt. Die seinerzeit von mir mitgeteilten Ergebnisse wurden dabei in allen wesentlichen Punkten bestätigt gefunden. Zur Ergänzung der zum Teil an sich nicht sehr gelungenen, zum Teil ausserdem in der Reproduktion nicht gut herausgekommenen Kurvenbeispiele meiner ersten Mitteilung können jetzt Phrenicuskurven von Kaninchen und Katze in besserer Ausführung beigebracht werden.

Methodisch verfuhr ich sowohl beim Nachweis der Muskel- als der Nervenaktionsströme wieder genau in der früher von mir geübten Weise. Bei Nervenableitung wurden vor allem die zum Schutz vor Erschütterungen und Zerrungen des Nerven seinerzeit getroffenen Vorsichtsmassregeln niemals ausser Acht gelassen. Auch wurde regelmässig durch geeignete Kontrollversuche (s. S. 585 f. der früheren Arbeit) festgestellt, dass die zur Beobachtung gelangenden oszillatorischen Ausschläge der Saite in der Tat auf Nervenaktionsströme zu beziehen waren. Die Ableitung vom Nerven erfolgte immer von Längs- und Querschnitt¹⁾. Bei Ableitung der Zwerchfellaktionsströme zog ich es dagegen in den meisten Fällen vor, doppelphasische Aktionsströme zu registrieren, da sich die einzelnen Oszillationen hierbei schöner längs einer Abszisse aneinanderreihen als bei Verzeichnung der negativen Schwankung.

Die Präparation des Katzenzwerchfelles lässt sich von der Bauchhöhle aus in ganz ähnlicher Weise ausführen, wie ich es an anderer

1) Die Länge der Ableitungsstrecke am Nerven betrug zwischen 1 und 2 cm.

Stelle¹⁾ für das Kaninchenzwerchfell eingehend beschrieben habe. Dass sich die Herstellung eines Pneumothorax aus anatomischen Gründen bei der Katze allerdings nicht immer vermeiden lässt, sei nur beiläufig erwähnt. Es spielt in unserem Zusammenhang keine Rolle, da der natürliche Charakter der Atmung der Versuchstiere nicht gewahrt zu werden brauchte.

Es wurden drei Serien von Versuchen ausgeführt:

1. Die gesonderte Feststellung der Periode der Phrenicusaktionsströme bei Kaninchen und Katze (im ganzen 17 Versuche, von denen 13 sicher auszählbare Kurven lieferten);
2. die bisher noch ausstehende Bestimmung der Zwerchfellperiode bei der Katze (6 Versuche, alle mit gutem Ergebnis);
3. die eigentlichen Vergleichsversuche, bei denen an demselben Tiere unter möglichst gleichartigen Bedingungen sowohl vom Muskel wie vom Nerven abgeleitet wurde (7 Versuche, darunter 5 mit verwertbarem Resultat).

Alle diese Versuche wurden bei natürlicher Innervation vorgenommen. Zur Narkose wurde bei Kaninchen reiner Äther, bei Katzen Billroth'sche Mischung verwendet. Der besonders durch die passive Ventilation bedingte allmähliche Abfall der Körpertemperatur wurde im Rectum verfolgt. Phrenicus und Zwerchfell waren nach der Präparation wegen ihrer relativ grossen Oberfläche sicher immer noch entsprechend niedriger temperiert. Zum eigentlichen Versuch musste die künstliche Atmung natürlich vorübergehend unterbrochen werden.

Wurden bei einem Versuchstier sowohl Zwerchfell- als Phrenicusaktionsströme abgeleitet, so geschah dies immer möglichst im unmittelbaren Anschluss aneinander. Dabei wurden entweder (2 Versuche) der Zwerchfellschenkel der einen und der (zuvor schon fertig präparierte und den Ableitungselektroden aufgelegte) Phrenicus der anderen Seite oder (5 Versuche) Zwerchfellschenkel und Phrenicus derselben Seite zum Versuche benutzt. Im ersteren Falle wurde die Versuchsanordnung so getroffen, dass durch das Umlegen einer Wippe ohne Kreuz bald der Muskel, bald der Nerv mit der registrierenden Saite in Verbindung gebracht werden konnte. Im zweiten Falle wurden, in der Regel bei schon eröffnetem Thorax, zunächst die Muskelaktionsströme abgeleitet, sodann der Nerv so

1) Dittler, Pflüger's Arch. Bd. 130 S. 404. 1909.

schnell wie möglich durchschnitten und präpariert und seinerseits über die Elektroden gebrückt. Darüber vergingen zwar immer einige Minuten, die äusseren Bedingungen für das Versuchstier, speziell auch für die Funktionsweise seines Zentralnervensystems dürften sich inzwischen jedoch kaum wesentlich geändert haben. Wenigstens zeigte die Rektaltemperatur während dieser Zeit keine bemerkenswerten Grade der Abnahme; letztere betrug höchstens wenige Zehntel Grad.

Beim Übergang von der Ableitung des Muskels zu der des Nerven musste die Empfindlichkeitseinstellung der Saite (Spannung der Saite und Stärke des magnetischen Feldes) natürlich jedesmal in geeigneter Weise verändert werden, was empirisch geschah. Zugleich zeigte sich meist die Einführung eines schwachen Kompensationsstromes erforderlich. Die für den Nachweis der Nervenaktionsströme nach meinen Erfahrungen geeignetste Empfindlichkeit der Saite ist aus der Aichungskurve Tafel XVII, Fig. 1 zu ersehen, die bei einem Elektromagnetenstrom von 5,5 Ampère durch Einschaltung einer E. M. K. von $\frac{8}{1000}$ Daniell in den Ableitungskreis, wie er beim Versuche bestand, gewonnen wurde. Für den Nachweis der Muskelaktionsströme konnte die Saite bei geringerer magnetischer Feldstärke (höchstens 3 Ampère) bedeutend stärker gespannt werden und reagierte dementsprechend rascher.

Wie aus allen bis jetzt vorliegenden Untersuchungen über den Aktionsstromverlauf im tonisch kontrahierten Skelettmuskel vorauszusehen war, erwachsen bei der Durchführung eines Vergleiches zwischen der Periode der Aktionsströme des Muskels und seines motorischen Nerven der Deutung der Ergebnisse daraus erhebliche Schwierigkeiten, dass die Periode vor allem der Muskelaktionsströme schwer mit absoluter Sicherheit aus den Kurven ersehen werden kann. Von den Nervenaktionsströmen gilt, nach meinen Erfahrungen freilich in geringerem Masse, das gleiche. Offenbar verlaufen, wenigstens beim Phrenicus, die Erregungswellen der einzelnen Nervenfasern oft enger zu einem Schwarm zusammengehalten (Brücke) über den Nervenstamm hin, als dies beim zugehörigen Muskel der Fall zu sein pflegt, so dass die abzuleitenden Kurven sich nicht selten aus einer langen Reihe auffallend gleichartiger Wellen (event. mit vereinzelt kleinen, als solchen aber leicht erkennbaren superponierten Nebenzacken) zusammensetzen. Gleichwohl bekommt man auch vom Nerven häufig Aktionsstromkurven von streckenweise ganz unregel-

mässigem Verlauf mit Wellen der verschiedensten Länge und Amplitude zu Gesicht, bei denen man zunächst im Zweifel sein kann, welche Wellenform man als die elementare, d. h. als die der Erregung der Einzelfaser entsprechende betrachten soll. Eine solche Kurve ist beispielsweise in den Figuren 2 der Tafel XVII wiedergegeben.

Bei der Auswertung derartiger Kurven, und zwar der Muskel- wie auch der Nervenkurven, bin ich ebenso wie früher im entsprechenden Falle von dem Grundsatz ausgegangen, der Auszählung nur solche Kurvenstellen zu unterziehen, an welchen mindestens sechs aufeinander folgende glatte Aktionsstromwellen sowohl einen nahezu gleichen zeitlichen Verlauf als etwa gleiche und gegenüber den übrigen Zacken der Kurve verhältnismässig grosse Amplituden aufweisen. Hält man sich an diesen Grundsatz, so wird man meiner Ansicht nach immer mit ziemlicher Sicherheit richtige Periodenwerte ermitteln, soweit dies auf Grund unserer heutigen Vorstellungen vom Erregungsablauf im Muskel und Nerven überhaupt beurteilt werden kann. Der glatte Verlauf der Zacken an den ausgewählten Kurvenstellen spricht an sich schon dafür, dass ein Interferieren der einzelnen Faserströme mit ungleichen Phasen, wodurch ein falscher Rhythmus vorgetäuscht werden könnte, hier nicht vorliegt, sondern dass die Einzelströme für diese Strecke offenbar auf Phasengleichheit eingestellt sind. Im selben Sinne spricht auch die Grösse der Schwankungsamplituden der betreffenden Aktionsstromwellen. Wo phasengleiches Interferieren der Einzelwellen stattfindet, muss es zu einer vollen Addition derselben, also zu einem Anwachsen der Schwankungsamplituden auf der fraglichen Strecke kommen.

Nun finden sich in unregelmässig verlaufenden Kurven häufig auch im Bereich kürzerer Wellen Reihen unter sich mehr oder weniger gleichlanger Aktionsstromschwankungen, die man auf den ersten Blick ebensogut als Elementarwellen zu betrachten geneigt sein könnte wie die soeben von mir charakterisierten grossen glatten Wellen. Wo aber in ein und derselben Kurve, was sehr häufig eintritt, dieser Wellentypus neben einer längeren Reihe der grossen glatten Wellen vertreten ist (vgl. Fig. 2), wäre es meines Erachtens nicht ratsam, die kurzen Wellen zur Grundlage der Periodenbestimmung zu machen. Denn um aus ihnen die Entstehung der langen Wellen durch algebraische Summation abzuleiten, müsste man sehr gekünstelte Hilfsannahmen machen. Gewiss sind, wenigstens im Tierversuch, worauf schon wiederholt hingewiesen wurde,

die verschiedenen Muskel- bzw. Nervenfasern, je nachdem sie an der Oberfläche oder mehr in der Tiefe liegen, der Schädigung durch äussere Einflüsse in verschiedenem Masse ausgesetzt. Ihre Reaktionsweise ist, vor allem was die Leitungsgeschwindigkeit, das Dekrement der Erregung und ihre Persistenz an jeder Querschnittsstelle anlangt, also keineswegs als gleich zu betrachten. Der zu beobachtende unregelmässige Verlauf der meisten Kurven zwingt sogar zur Annahme, dass schon die Periode der Einzelfaser keine ganz konstanten Werte besitzt, und dass die Periode der verschiedenen Fasern nicht vollkommen miteinander übereinstimmt; es müsste sonst die Dauer und die Form der einzelnen Kurvenwelle in der resultierenden Kurve auf viel längere Strecken hin dieselbe bleiben. Bei diesem Sachverhalt kann unter bestimmten Voraussetzungen die Möglichkeit der Entstehung einzelner Wellen von längerer Periode, als sie (unter der jetzt gemachten Annahme) die elementaren Wellen besässen, also nicht in Abrede gestellt werden. Wollte man aus ihnen aber ganze Reihen unter sich fast vollkommen gleicher Wellen von doppelter bis drei- und vierfacher Länge aufbauen, so müsste man ein so eigenartig geordnetes Zusammenwirken gerade jener für die gewöhnliche Regellosigkeit der Kurven in Betracht gezogenen Faktoren annehmen, wie es kaum auch nur ausnahmsweise einmal erwartet werden dürfte. Nun sind derartige Wellenzüge aber bei fast allen untersuchten Tieren wenigstens auf einem Teil der aufgenommenen Platten zu finden, und zwar, worauf das Hauptgewicht zu legen ist, mit einer bemerkenswerten Konstanz ihrer Periode, die sich bei der Katze auf 50—60, beim Kaninchen auf 60—70 beläuft. Diese von mir der Auszählung zugrunde gelegte Wellenform dürfte also schwerlich nur durch Interferenzwirkung in die Ableitungskurve gelangt sein.

Nach alledem möchte ich auch dem Umstand keine weitere Bedeutung beimessen, dass ich gelegentlich Kurven erhielt, welche die von mir als die elementare angenommene Wellenform überhaupt nicht zeigen, sondern sich durchgehends aus kürzeren Wellen zusammensetzen, die einander unter Umständen auch einmal auf grössere Strecken hin sehr ähnlich sind. Mit dieser Erscheinung war bei der Fülle verschiedener Superpositionsmöglichkeiten der Einzelströme ja von vornherein zu rechnen. Würde man derartige Kurven, ohne auf die überwiegende Mehrzahl anderslautender Befunde Rücksicht zu nehmen, aus sich selbst heraus beurteilen, so würden

sich natürlich bedeutend höhere Werte für die Oszillationsfrequenz ergeben, die, wie ich ausdrücklich hinzufügen möchte, in den verschiedenen Fällen aber sehr wesentlich voneinander abwichen. Nach meinen bisherigen Erfahrungen gelangte man bei dieser Art des Vorgehens zu Perioden, die ausser den genannten auch alle zwischen 60 und 180 und darüber liegenden Werte aufweisen könnten. Dieses scheinbar gänzliche Fehlen jeglicher Gesetzmässigkeit, das höchstens unter der Annahme sehr weitgehender fortgesetzter Frequenzänderungen in der zentralen Innervation verständlich wäre, hat mich, abgesehen von den schon erwähnten Gründen, dazu bestimmt, bei der Entstehung der fraglichen Kurven phasenungleiches Interferieren der einzelnen Faserströme anzunehmen.

Unter diesen für die Deutung der Kurven gemachten Voraussetzungen ergaben auch meine diesmaligen Versuche fast eindeutig, dass im natürlich innervierten Phrenicus des Kaninchens bei einer der normalen Körpertemperatur sehr nahe kommenden Versuchstemperatur, wie gesagt, 60—70 Einzelerregungen pro Sek. ablaufen, in jenem der Katze unter entsprechenden Verhältnissen 50—60. In 11 von den 13 überhaupt erfolgreichen Versuchen habe ich vorwiegend Kurven erhalten, die längere Reihen von Wellen der genannten Perioden aufweisen, wenn auch nicht immer gerade in so reiner Form, wie sie die beigegebenen Tafelfiguren zeigen. Bei den zwei anderen Versuchen wurden ausschliesslich kürzere Wellen gefunden, die auf eine höhere Frequenz deuten könnten. Ich habe das Ergebnis dieser beiden Fälle gegenüber der grossen Zahl der anderslautenden vernachlässigt. Die Figg. 5 und 6 der Taf. XVII geben als Beleg Kurven vom Kaninchen, die Figg. 2 und 3 solche von der Katze wieder. Erstere sind bei eben präparierten Tieren mit einer Analtemperatur von 37° und $37,2^{\circ}$ gewonnen und zeigen eine Periode von ca. 56 bzw. ca. 60 pro Sek. Kurve 2 mit einer Periode von ca. 60 stammt von einem ganz frisch präparierten Phrenicus der Katze (Rectaltemperatur $37,4^{\circ}$). Bei Fig. 3 (ebenfalls Katze) war das Versuchstier, wohl infolge einer stärkeren Blutung bei der Thoraxeröffnung, durch die künstliche Atmung etwas stärker durchkühlt als gewöhnlich. Die Temperatur im Rectum betrug $36,7^{\circ}$. Dem entspricht die etwas geringere Oszillationsfrequenz von ca. 45 pro Sek. Ob der Abfall der Temperatur sich dabei schon in der Reaktionsweise des Zentralnervensystems oder erst im peripheren

Nerven äussert, muss dahingestellt bleiben. Auf Grund noch nicht abgeschlossener neuer Versuche ist mir aber letzteres wahrscheinlicher. Beispiele von Kurven mit der besagten scheinbar deutlich kürzeren Oszillationsperiode zeigen die Figg. 4 und 7, von denen die eine (Katze) ca. 90, die andere (Kaninchen) ca. 125 Aktionsstromschwankungen pro Sek. ergeben würde (vgl. dazu S. 539). Die nahezu streng horizontale Aneinanderreihung der einzelnen Teilzacken auf Fig. 4 scheint mir für nicht ganz saubere (Längs-)Querschnittableitung zu sprechen. Es liegt bis jetzt kein Grund vor, bezüglich der Demarkation beim markhaltigen Warmblüternerven ähnliche Verhältnisse anzunehmen, wie sie G a r t e n ¹⁾ am Hechtolfactorius gefunden hat ²⁾.

Für die Periode der Phrenicusaktionsströme des Kaninchens ergaben sich somit Werte, die mit den früher aus einem sehr grossen Tiermaterial unter genau entsprechenden Versuchsbedingungen für die Zwerchfellperiode ermittelten Werten vollkommen übereinstimmen. Wenn die normale Körpertemperatur in meinen Versuchen auch nicht in idealer, für den Warmblüter wohl wünschenswerter Weise gewahrt blieb, so lagen in den beiden Versuchsreihen doch durchaus vergleichbare Verhältnisse vor. Ihre Ergebnisse dürfen einander also sehr wohl gegenübergestellt werden. Wie oben schon erwähnt wurde, habe ich, um für die Katze ein ähnliches Vergleichsmaterial zu schaffen, in einer besonderen Versuchsreihe an sechs Tieren die Oszillationsfrequenz der Zwerchfellaktionsströme festgestellt. Es ergab sich dabei eine Periode, die hinter jener des Kaninchenzwerchfelles durchschnittlich um denselben Betrag zurückbleibt, wie es für die Phrenicusaktionsströme gefunden wurde. Die Werte bewegen sich bei frisch präparierten Tieren wenig über und unter 55. Also auch hier ergab sich volle Übereinstimmung der Muskel- und der Nervenperiode. Ich begnüge mich mit der Wiedergabe einer einzigen der einschlägigen Muskelkurven (Fig. 10 auf Taf. XVIII), die überdies eine unverhältnismässig langsame Aufeinanderfolge der Einzelerregungen aufweist. Sie wurde deshalb ausgewählt, weil sie unmittelbar als Parallele zu der Phrenicuskurve Fig. 3 dienen kann. Sie zeigt, dass bei Herabsetzung

1) Garten, Beiträge zur Physiologie der marklosen Nerven S. 23 ff. Jena 1903.

2) Die Phrenicusströme des Hundes besitzen, wie beiläufig bemerkt sei, unter entsprechenden Bedingungen ebenfalls eine Oszillationsfrequenz von durchschnittlich 60 pro Sekunde. Auch solche Kurven im Bilde vorzuführen, muss ich mir wegen Platzmangels versagen.

der Temperatur auch der Erregungsablauf im Katzenzwerchfell ganz wesentlich verzögert wird (T_p im Rectum = $36,2^\circ$). Ein Beispiel für etwas kürzere (normale) Periode wird weiter unten in anderem Zusammenhang noch beigebracht.

Das Ergebnis dieser gewissermassen statistischen Feststellungen wollte ich um so weniger unerwähnt lassen, als ein auf diesem Wege gewonnenes Urteil bei der oft sehr schweren Deutbarkeit der Kurven in der fraglichen Sache fast schwerer wiegt als die auf einen unmittelbaren Vergleich zwischen Muskel- und Nervenperiode desselben Tieres hinielenden Einzelversuche und ihre Resultate. Opfert man nämlich bei derartigen Versuchen nicht in jedem Falle eine sehr grosse Zahl photographischer Platten, so kann durch die Ungunst der Verhältnisse sehr leicht der Fall eintreten, dass man, sei es vom Muskel oder vom Nerven, keine Kurven mit elementaren Wellen erhält. Trotzdem aber darf meines Ermessens dieses Experimentum crucis im Rahmen meiner Untersuchung gefordert werden, zumal da wohl niemals in jeder Beziehung so vollkommen übereinstimmende Bedingungen für eine vergleichende Untersuchung von Muskel und Nerv hergestellt werden können, als beim Experimentieren am gleichen Tier, wo vor allem auch Störungen durch individuelle Verschiedenheiten ausgeschlossen sind.

Fünf von den sieben (an drei Katzen und vier Kaninchen) angestellten derartigen Versuchen haben brauchbare Kurven ergeben, aus denen wohl mit Sicherheit entnommen werden kann, dass die Periode der Erregung im natürlich innervierten quergestreiften Warmblütermuskel und seinem motorischen Nerven die gleiche ist.

Von diesen Kurven sind auf der Taf. XVIII drei Paare wiedergegeben. Die Figg. 8 a und b stammen vom Kaninchen und wurden bei Ableitung vom Zwerchfell und Phrenicus derselben Seite gewonnen. Die Aktionsstromperiode an den abgebildeten Kurvenstellen beträgt für den Muskel ca. 62, für den Nerven ca. 55. Die Rectaltemperatur sank während der Isolierung des Nerven von $37,6$ auf $37,1^\circ$. Fig. 8 c, die etwas später vom Nerven desselben Tieres gewonnen wurde, zeigt entsprechend einer weiteren Temperaturabnahme auf $36,8^\circ$ C. eine noch etwas geringere Oszillationsfrequenz. Ebenfalls vom Kaninchen stammen die Kurven 9 a und b. Hier wurde vom Zwerchfellschenkel der einen und dem Phrenicus der anderen Seite abgeleitet. Die Übereinstimmung der Periode ist auch hierbei höchst

befriedigend; die Muskelaktionsströme besitzen eine Oszillationsfrequenz von ca. 60, jene des Nerven nahezu die gleiche. Die entsprechenden Verhältnisse bei der Katze sind aus den Figg. 11 a und b zu ersehen. Muskel und Nerv derselben Seite zeigen auch hier bei ungefähr gleicher Temperatur (37,7 °) nahezu die gleiche Zahl von ca. 55 Einzelerregungen pro Sek.

Bei der Auswahl der Kurvenstellen, die dem Vergleich zu unterworfen wären, wurde hierbei nach der oben geschilderten Methode verfahren. Von der Brauchbarkeit dieser Methode ist es also abhängig, bis zu welchem Grade mein Ergebnis als zuverlässig anerkannt zu werden verdient. Aus dem oben Gesagten ist einerseits klar, dass man in zusammengehörigen Muskel- und Nervenkurven unter Umständen wiederum Wellenzüge finden könnte, welche für die beiden Gebilde zwar dieselbe, aber eine höhere Oszillationsfrequenz der Aktionsströme ergeben würden (vgl. S. 539). Andererseits liessen sich in jedem Falle natürlich auch Stellen ausfindig machen, welche (allerdings unter Preisgabe jeglicher Konsequenz in der Kurvendeutung) zum Ausgangspunkt einer Beweisführung fürs Gegenteil gemacht werden könnten. Soweit dagegen unter Beachtung gewisser von selbst sich ergebenden Regeln auf dem beschrittenen Wege überhaupt eine Lösung des vorliegenden Problems möglich war, dürfte sie durch die beschriebenen Versuche erbracht sein.

Es scheint mir demnach berechtigt, die Ergebnisse dieser Untersuchung dahin zusammenzufassen, dass der natürlich innervierte quergestreifte Warmblütermuskel bei seinen tonischen Kontraktionen prinzipiell unter denselben Bedingungen arbeitet, wie bei (nicht zu frequenter) periodischer Reizung vom Nerven aus, d. h. dass er pro Zeiteinheit eine bestimmte Zahl einzelner Impulse vom Nerven aus empfängt, von denen er jeden mit einer gesonderten Erregung beantwortet. Die im willkürlich innervierten Muskel nachweisbare Periode der Erregung darf also, da sie auch der Nerv schon zeigt, nicht ohne weiteres als gleichbedeutend mit der Eigenperiode des Muskels betrachtet werden, wie dies schon Piper¹⁾ auf Grund anderer Erfahrungen per exclusionem wahrscheinlich fand. Damit soll aber nicht gesagt sein,

1) Piper, Zeitschr. f. Biol. Bd. 53 S. 140. 1910.

dass die Muskelperiode, wo sie unter entsprechenden Versuchsbedingungen in reiner Form hervortritt, notwendig andere Werte aufweisen müsste.

Tafelerklärung.

Alle abgebildeten Kurven sind von links nach rechts zu lesen. Von Fig. 1 abgesehen ist auf sämtlichen Figuren durch ein Paar vertikaler Linien die Stelle in den Kurven bezeichnet, welche der Auszählung unterworfen wurde. Die Zeitmarken entsprechen auf allen Platten Sechzigstelsekunden.

Fig. 1. Eichungskurve. Einschaltung einer elektromotorischen Kraft von $\frac{8}{1000}$ Daniell in den Galvanometerkreis mit sofortiger Wiederausschaltung (abgeleitete Nervenstrecke von 1,2 mm Länge im Kreis). Stromstärke im Elektromagneten des Galvanometers 5,5 Ampère. Spannung der Saite wie bei Ableitung der Nervenströme.

Fig. 2. Versuch vom 2. August 1910. Katze. Aktionsstrom des Phrenicus während eines ganzen Atemzuges. Richtung der negativen Schwankung des Längsquerschnittstromes nach oben. Temperatur im Rectum $37,4^{\circ}$ C. Periode der Aktionsstromoszillationen ca. 60 pro Sekunde.

Fig. 3. Versuch vom 27. April 1909. Aktionsstrom des Katzenphrenicus, zu Beginn eines terminalen Inspirationskrampfes aufgenommen. Negative Schwankung nach oben. Rectaltemperatur $36,7^{\circ}$ C. Periode der Oszillationen ca. 45 pro Sekunde.

Fig. 4. Versuch vom 12. August 1910. Aktionsstrom des Katzenphrenicus. Kurze Inspiration. Negative Schwankung nach oben. Temperatur im Rectum 37° C. Periode der Aktionsstromschwankungen ca. 90 pro Sekunde.

Fig. 5. Versuch vom 31. August 1910. Kaninchen. Aktionsstrom des Phrenicus während eines kurzen Atemzuges. Negative Schwankung nach oben. Temperatur im Rectum 37° C. Periode der Oszillationen ca. 56 pro Sekunde.

Fig. 6. Versuch vom 23. August 1910. Aktionsstrom des Kaninchenphrenicus während eines heftigen Inspirationskrampfes (Dyspnöe). Negative Schwankung nach oben. Rectaltemperatur $37,2^{\circ}$ C. Periode der Oszillationen ca. 60 pro Sekunde.

Fig. 7. Versuch vom 3. September 1910. Aktionsstrom des Kaninchenphrenicus. Kurze Atmung. Negative Schwankung nach oben. Rectaltemperatur $37,2^{\circ}$ C. Periode der Oszillationen ca. 120 pro Sekunde.

Fig. 8. Versuch vom 2. September 1910. Kaninchen.

Fig. 8a. Zweiphasischer Aktionsstrom des rechten Zwerchfellschenkels. Kurze Inspiration bei eröffnetem Thorax. Negativität der zentralen Ableitungsstelle ergibt Saitenausschlag nach oben. Temperatur im Rectum $37,6^{\circ}$ C. Periode der Aktionsstromschwankungen ca. 62 pro Sekunde.

Fig. 8b. Aktionsstrom des rechten Phrenicus desselben Tieres. Kurze, aber kräftige Inspiration. Negative Schwankung des Längsquer-

schnittstromes nach oben. Temperatur im Rectum $37,1^{\circ}$ C. Periode der Oszillationen ca. 55 pro Sekunde.

Zwischen der Aufnahme von a und b vergingen 12 Minuten.

Fig. 8c. Aktionsstrom des rechten Phrenicus desselben Tieres. Negative Schwankung nach oben. Temperatur im Rectum $36,8^{\circ}$ C. Periode der Oszillationen ca. 50 pro Sekunde.

Zwischen b und c weitere 10 Minuten Pause.

Fig. 9. Versuch vom 25. August 1910. Kaninchen.

Fig. 9a. Zweiphasischer Aktionsstrom des rechten Zwerchfellschenkels. Kurzer Atemzug bei eröffnetem Thorax. Negativität der zentralen Ableitungsstelle ergibt Saitenausschlag nach oben. Rectaltemperatur $37,3^{\circ}$ C. Periode der Aktionsstromoszillationen ca. 60 pro Sekunde.

Fig. 9b. Aktionsstrom des linken Phrenicus desselben Tieres. Forcierter kurzer Atemzug. Negative Schwankung nach oben. Rectaltemperatur $37,3^{\circ}$ C. Periode der Oszillationen ca. 60 pro Sekunde.

Fig. 9b wurde ca. 1 Minute nach Fig. 9a aufgenommen.

Fig. 10. Versuch vom 30. August 1910. Aktionsstrom des Katzenzwerchfelles am Ende einer längeren Inspiration. Negativität der zentralgelegenen Elektrode macht Saitenablenkung nach oben. Rectaltemperatur $36,2^{\circ}$ C. Periode der Oszillationen ca. 30 pro Sekunde.

Fig. 11. Versuch vom 26. August 1910. Katze.

Fig. 11a. Zweiphasischer Aktionsstrom des Katzenzwerchfelles. Beginn einer Inspiration. Thorax eröffnet. Negativität der zentralen Ableitungselektrode gibt Saitenausschlag nach oben. Temperatur im Rectum $37,7^{\circ}$ C. Periode der Oszillationen ca. 53 pro Sekunde.

Fig. 11b (4 Minuten nach 11a aufgenommen). Aktionsstrom des gleichseitigen (rechten) Phrenicus desselben Tieres. Ende einer langen forcierten Inspiration. Negative Schwankung nach oben. Rectaltemperatur $37,3^{\circ}$ C. Periode der Aktionsstromoszillationen ca. 57 pro Sekunde.