(Aus dem physiologischen Institut der Universität Göttingen.)

Wirkung allseitiger Kompression auf den Froschmuskel.

Von

U. Ebbecke.

(Mit 2 Textfiguren.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	79
I. Teil. Befunde.	
A. Wirkung niederer Drucke.	80
B. Methodik zur Anwendung hoher Drucke	83
1. Druckapparat.	83
2. Registriervorrichtungen	84
C. Versuchstabellen	88
D. Resultate	93
1. Erregung.	93
2. Erregbarkeitsänderung und Schädigung	98
3. Dauerverkürzung	101
a) Reversible.	101
b) Irreversible	105
II. Theoretischer Teil.	
A. Physikalisch-chemische Veränderung des Muskels durch hohen Druck	106
B. Vergleich der verschiedenen Formen von Dauerverkürzung in ihrer Beziehung zu Muskelzuckung und Muskelstarre.	111
Zusammenfassung	115

Einleitung.

Bei Untersuchungen über Erregung und Erregbarkeit, bei denen die elektrische Reizung mit ihrer bequemen, genau abstufbaren und nicht schädigenden Anwendung die grössten Vorzüge hat, ist es doch immer wieder nötig, andere Reizarten heranzuziehen, damit durch Vergleich der auf verschiedene Weise gewonnenen Reizerfolge ausgeschaltet werden kann, was der Art des äusseren Anstosses zuzu-

schreiben ist, und übrigbleibt, was nur in der Natur des Erregungsvorganges selbst begründet liegt. Die folgende Arbeit beschäftigt sich mit der Wirkung mechanischen Drucks auf das Nervenmuskelpräparat, der gegenüber anderen mechanischen Reizen wie Stoss, Schlag, Erschütterung bisher aus dem Grunde weniger in Betracht gezogen wurde, weil er unter den gewöhnlichen Verhältnissen ein sehr unvollkommener Reiz ist, vorwiegend schädigt und nur ganz inkonstant und unregelmässig Zuckungen gibt. So sagt z. B. v. Uexküll¹⁾, der zuletzt die verschiedenen Möglichkeiten der mechanischen Reizung eingehend durchprobierte, geradezu: „Die Kompression ist kein Reiz, denn mit der nötigen Vorsicht lässt sich jeder Nerv so langsam durchquetschen, dass kein Effekt eintritt.“ Sicherlich nimmt die Kompression insofern eine Sonderstellung ein, als hier allerlei Nebenumstände den Ausschlag geben, so dass bei gleicher Präparatempfindlichkeit die Übertragung einer und derselben Energiemenge einmal einen Reiz bedeutet, ein andermal nicht, was auch auf die Schwierigkeit einer zulänglichen Definition des Reizbegriffs hinweist. Es liegt nahe, von diesen Nebenumständen den zeitlichen Verlauf der Druckeinwirkung als einen Hauptfaktor anzusehen und die Unwirksamkeit eines langsamen Druckes mit dem von der elektrischen Reizung her bekannten „Einschleichen“ in Beziehung zu setzen. Eine andere Vermutung ist, dass es einen wesentlichen Unterschied ausmache, je nachdem ein Druck mit oder ohne Deformation der reizbaren Unterlage einhergehe. Es kommt also darauf an, die Bedingungen der Deformation und des Zeitverlaufs unabhängig voneinander und von der Druckstärke zu variieren, um deren Bedeutung für den Reizerfolg bemessen zu können. Diese Überlegungen gaben auf Anregung Prof. Jensen's, dem ich für seine freundliche Anteilnahme und Ratschläge zu bestem Dank verpflichtet bin, den ersten Ausgangspunkt für die folgenden Versuche.

I. Teil. Befunde.

A. Wirkung niederer Drucke.

Eine Reihe von Versuchen, die ich mit verschiedenen Methoden anstellte, können kurz übergangen werden, da sie zunächst nur die

---

1) v. Uexküll, Zur Methodik der mechanischen Nervenreizung. Zeitschr. f. Biol. 1895 S. 153; siehe auch v. Uexküll, Der Neurokinat. Zeitschr. f. Biol. 1899.

unverhältnismässig grössere Wirksamkeit eines plötzlichen Erschütterungsreizes gegenüber dem langsamer ansteigenden Druck und das Vorkommen einer Entlastungszuckung bestätigten und im übrigen zeigten, wie wenig die mit verschiedener mechanischer Reizung erzielten Resultate sich direkt miteinander vergleichen lassen. Während irgendein schwacher Stoss, etwa einfach ein herabfallender Tropfen oder Strohhebel, eine kräftige Zuckung hervorruft, wobei, wie der Neurokinet demonstriert, die Erschütterung, die Zertrennung kleinster Teilchen, das wesentliche ist, und solcher Reiz auch häufig hintereinander wiederholt werden kann, ohne an Wirkung zu verlieren, also sozusagen einen physiologischen Reiz darstellt, wechselt der Erfolg einer Belastung, die Erschütterung vermeidet, in anscheinend unkontrollierbarer Weise wohl dadurch, dass auch bei gleichmässiger Belastung einzelne Fasern innerhalb des Nerven hier und dort sich ruckweise gegeneinander verschieben. So gelingt auch der Versuch, den Nerven zu durchquetschen, ohne ihn zu erregen, durchaus nicht immer und wohl nur dann mit Sicherheit, wenn die noch nicht erregende Belastung so lange andauert, bis sie die Reizschwelle durch Schädigung gesteigert hat, und erst danach durch eine etwas stärkere und die Schwelle wiederum etwas heraufsetzende Belastung ersetzt wird. Die Arbeiten auf diesem Gebiet von Grützner, Efron, Grünhagen, Tigerstedt, Bethe und Ducceschi beschäftigen sich vorwiegend mit dem Einfluss langsamen Drucks auf Erregbarkeit und Leitfähigkeit, wobei Reizwirkungen nur als Nebenfunde ungenau angegeben werden und die Drucke nicht auf die Flächeneinheit berechnet sind. Da auch aus meinen Versuchen keine deutliche Gesetzmässigkeit hervorging, erwähne ich nur einen Apparat als den, der die am besten in sich übereinstimmenden Resultate lieferte und bei dem die Kompression in ähnlicher Weise wie bei den später zu besprechenden Versuchen mittels Luft- oder hydraulischer Pumpe bewirkt wurde. Es wurde ein $1\frac{1}{2}$ cm langer dünnwandiger Schlauch, der innerhalb einer mit der Druckzuleitung verbundenen Messingkapsel verlief und dessen Lumen wenig grösser war als der Umfang eines Froschischiadicus, durch eine Druckerhöhung von aussen her zusammengepresst, so dass die ihn durchziehende Nervenstrecke unter einem gleichmässigen, in Form eines Kompressionsringes wirkenden Drucke stand. Bei einem Druckanstieg mit der Geschwindigkeit von ca. 1 Sekunde war dann die Reihe der Druckstärken, die eben eine Muskelzuckung auslösten, in Atmosphären ausgedrückt, beispielsweise

5, 4, 6, 7, 7, 8, 12, 14; danach war die Nervenstrecke schon unerregbar geworden. Die Zuckungen waren äusserst niedrig, häufig doppelt oder unregelmässig kombiniert; besonders die späteren Quetschreize waren von einer Serie „spontaner“ Zuckungen gefolgt, die den Reiz längere Zeit überdauerten und sich erst allmählich beruhigten. Diese Wirkungen lokalen Nervendrucks seien hier angeführt zum Vergleich mit der Reizwirkung allgemeiner Kompression, der wir uns nun zuwenden wollen.

Es wurde das Nervemuskelpräparat (Ischiadicus—Gastrocnemius) in toto einem allseitigen Druck ausgesetzt. Im wesentlichen bestand der Versuch darin, das Präparat in einem genügend festen starkwandigen, mit Flüssigkeit gefüllten Gefäss aufzuhängen, in welchem mittels einer Druckpumpe die Flüssigkeit zusammengepresst wurde. Bei der minimalen Komprimierbarkeit von Flüssigkeiten¹⁾ und ebenso von Nerven- und Muskelgewebe genügt schon das Einpumpen einer geringen Flüssigkeitsmenge, um den Druck innerhalb des Gefässes rasch zu steigern, welcher Druck nach den hydrostatischen Gesetzen auf alle Teile der Wandung und des Muskels gleichmässig wirkt und durch ein Manometer gemessen werden kann. Eine Oberflächenveränderung des Präparates kommt dabei kaum zustande, da dessen Volumabnahme minimal und an allen Stellen der Peripherie gleichmässig ist, so dass bei dieser Druckart der Einfluss der Deformation so gut wie ganz ausgeschaltet wird. Mit Hilfe dieser Versuchsanordnung, deren technische Einzelheiten das nächste Kapitel beschreibt, ergab sich ein völlig negativer Befund bei Drucken, die die vorher erwähnten wirksamen Drucke mittels Nervenschlauchrings vielfach übertrafen. Selbst Druckstösse von 200 Atmosphären blieben gänzlich wirkungslos, womit der wesentliche Einfluss der Deformation bei der gewöhnlichen Druckreizung sicher bewiesen ist.

Es stellt sich also eine gewisse Parallele heraus zu den Erfahrungen über die Druckempfindlichkeit des Hautsinns, für die namentlich v. Frey betont, dass der Druck nur indirekt und vielleicht chemisch durch lokale Flüssigkeitsverdrängung infolge Deformation der gedrückten Stelle wirke. So ist bekannt, dass der Druck der umgebenden Atmosphäre nicht empfunden wird, obwohl

---

1) Sie beträgt für Wasser, nach Ostwald, Allgem. Chemie, für den Druck einer Atmosphäre 0,0000429 in Bruchteilen des Anfangsvolums.

er den Körper — die Körperoberfläche als rund 1,5 qm angenommen; eine Atmosphäre = 76 cm Hg oder 10 m Wasser oder 1 kg auf 1 qcm — mit insgesamt 15000 kg belastet und durch Witterung und Höhenänderung unter Umständen ziemlich rasch variieren kann. In ähnlicher Weise lässt sich erklären, warum ein in Quecksilber von Hauttemperatur eingetauchtes Glied nur an der Grenze von Quecksilber und Luft eine Druckempfindung hat.

Mit dem hier geführten Nachweis der Reizlosigkeit hoher, aber allseitiger Drucke war die Deformation als unerlässliche Bedingung für die erregende Wirkung mechanischer Reizung auf Nerv und Muskel klargestellt und damit das anfangs gestellte Thema erledigt. Doch veranlassten mich einige wenige, zunächst als abnorm oder unsicher erscheinende Befunde an Sartorien, die Versuche mit noch höheren Drucken fortzusetzen.

Der Umstand, dass solche Drucke auch die dicksten Glaswände sprengen und so eine direkte Beobachtung nicht möglich ist, komplizierte die Versuchsanordnung erheblich. Da anderseits die Befunde nur bei Kenntnis der technischen Bedingungen kontrolliert und beurteilt werden können, so muss im nächsten Abschnitt auf die Einzelheiten der Versuchsanordnung etwas genauer eingegangen werden.

B. Methodik zur Anwendung hoher Drucke.

1. Druckapparat.

Als Druckpumpe benutzte ich die Cailletet'sche Presse, für deren Entleihung sowie für manchen guten Rat ich Herrn Prof. Tammann besten Dank ausspreche. Es ist ein Apparat, wie er ursprünglich zur Verflüssigung von Gasen benutzt wurde und wie ihn Regnard¹⁾ zuerst für ähnliche Zwecke verwendete, als er die schädigende Wirkung allgemeinen Drucks auf allerlei marine Lebewesen untersuchte, ohne dabei auf Reizwirkungen zu achten.

Von der Pumpe, die, auf einem besonderen Tische stehend, in stabilem Eisen aufgebaut ist und mit destilliertem Wasser gespeist wird, führt die durch Ventile regulierte Druckzuleitung mittelst eines sich verzweigenden Kapillarrohrs zum Manometer einerseits und zu

---

1) P. Regnard, Les conditions physiques de la vie dans les eaux. Paris 1891. Kap. VI. Influence de la pression sur la vie aquatique. Mit 2 Abbildungen.

der Druckbombe, einem Stahlzylinder, anderseits¹⁾. Diese beiden können, untereinander verbunden, durch Zuschrauben eines Zwischenstücks von der Maschine abgesperrt werden. Der Stahlzylinder, den ich benutzte, maass 21 cm in der Länge und 6 cm im Durchmesser und hatte eine innere Bohrung von 10 cm Länge und 14 mm Durchmesser. Er wird oben und unten durch konisch zugehende, in entsprechende Hohlkegel hineinpassende Eisenkerne verschlossen, die durch festes Anziehen kräftiger Schrauben in die Hohlform eingepresst werden und so die Bombe abdichten. Durch den unteren Konus führt die Zuleitung der drückenden Flüssigkeit. Die Bombe wird aufrecht in einen Schraubstock eingespannt; zum Zu- und Aufschrauben sind schwere Schlüssel nötig, die durch Verlängerung des Hebelarms (Ansetzen eines $1\frac{1}{2}$ m langen Gasrohrs) die genügende Gewalt ausüben gestatten. Der Druckanstieg kann langsam durch Drehen eines Schraubrades und schnell durch Niederdrücken eines Hebels, der als Pumpenschwengel wirkt, geschehen; bei den Versuchen wurde der Druck meist auf die zweite Weise kurz innerhalb einer oder einiger weniger Sekunden auf die gewünschte Höhe gebracht; der Druckabstieg erfolgt durch Abfließen der Druckflüssigkeit, das durch Drehen einer Schraube plötzlich oder allmählich herbeigeführt werden kann.

2. Registriervorrichtungen.

(Registrierung durch Amperemeterauschlag.)

Es musste nun eine Einrichtung getroffen werden, die gestattete, den Muskel im Innern der Bohrung aufzuhängen und Längenänderungen, die direkt zu beobachten nicht möglich war, auf einem Umweg sichtbar zu machen, wozu die Unterbrechung oder Herstellung eines elektrischen Kontakts gewählt wurde. Die elektrische Leitung ging von einem Trockenelement von 2 Volt durch ein Milliampere-meter zur Stahlwand der Bombe als dem einen Pol und durch einen Rheostat zu einer isoliert in das Innere der Bombe führenden Drahtzuleitung als dem anderen Pol (s. d_1 der Figur 1). Für die Drahtzuleitung musste die obere Verschraubung und der Eisenkonus (ek) durchbohrt werden; die Isolierung gegen die Schraube geschah durch

---

1) Maschine und Manometer waren aus der Fabrik von Ducretet & Lejeune, Paris; zeitweilig verwandte ich auch zwei Manometer der Firma Schäffer & Budenberg, Magdeburg.

Gummischlauch, gegen den Konus durch einen umgekehrt konisch eingepressten, druckdicht abschliessenden Hartgummimantel (*hk*). Am Ende des kleinen Hartgummikonus wurde zum Festklemmen eines weiteren in die Höhlung hineintauchenden Drahtes (*d₂*) ein Schraubchen (*s*) angebracht, das für manche Zwecke gegen ein einfaches Muskelhäkchen ausgetauscht werden konnte. Nun war der Strom geschlossen, wenn *d₂* in Quecksilber (*q*) tauchte, das auf dem Boden der Höhlung eingegossen war und dessen Abfließen durch ein 5 mm aus der Mündung der Druckkapillare emporragendes und fest eingekittetes Porzellanröhrchen (*p*) verhindert wurde. Durch Verschieben am Rheostaten wurde der Zeiger des Milliamperemeters bei den Versuchen jedesmal auf 1 eingestellt. Amperemeter und Manometer wurden so dicht nebeneinandergelegt, dass sie mit einem Blick gleichzeitig beobachtet werden konnten. Es kam dann nur noch darauf an, den Muskel selbst so zwischenzuschalten, dass er, ohne vom Strom durchflossen zu werden, den Stromkreis bei der Zuckung öffnen und schliessen konnte und so am Amperemeterzeiger einen entsprechenden Ausschlag hervorrief. Von den verschiedenen kleinen Vorrichtungen, die hierzu probiert wurden, führe ich die beiden an, die sich schliesslich als die einfachsten und zuverlässigsten herausbildeten.

Apparat A mit Messingklemme (vgl. Fig. 1).

Der Apparat A, der den an einem Messingstativ (*st*) aufgehängten Muskel durch Hartgummiplättchen (*pl I* und *pl II*) oben und unten isoliert, war der erste, der eine kräftige Muskelzuckung einwandfrei zu registrieren gestattete. Wesentlich sind die beiden Messingfedern (*mm*), von denen die eine Platte 5 mm, die andere 3 mm breit ist, damit sie beim Einschieben leichter zurückgebogen werden können, und die das am unteren Ende des Muskels hängende Hartgummiplättchen (*pl II*) so fest einklemmen, dass ein Herausgleiten auch bei starker Erschütterung ausgeschlossen ist. Wie fest der Muskel gehalten wird, sieht man, wenn man das Stativ für sich umgekehrt frei in der Hand hält und an das Häkchen von *pl II* verschiedene Gewichte anhängt; dann ist erst bei 81 g die Grenze, bis zu der die Gewichte getragen werden können. In der Lage, die die Zeichnung angibt, ist der Stromkreis unterbrochen; wird *pl II* herausgezogen — wobei die Strecke, die es zwischen die Klemmen hineinreicht, durch Auswechseln von *pl I*, bequemer durch Verschieben des oberen

Stativendes variiert werden kann —, so wird der Strom geschlossen, und der Zeiger des Milliampereometers stellt sich auf 1 ein. Der

Fig. 1. Innere Bohrung des Stahlzylinders mit Apparat A. *ek* Eisenkonus; *hk* Hartgummikonus; *s* Schrauben; *d₁* Draht zur Zuleitung des elektrischen Stromes; *d₂* dünner Draht im Innern der Höhlung; *st* Messingstativ; *mm* Messingfedern; *d₃* Platindraht, der in Quecksilber *q* taucht; *p* Porzellanröhrchen; *sch* Hartgummischeibe; *pl I* und *pl II* oberes und unteres Hartgummiplättchen mit Haken; *M.g.* Musculus gastrocnemius.

Fig. 2. Innere Bohrung des Stahlzylinders mit Apparat B. *ek* Eisenkonus; *hk* Hartgummikonus; *s* Schrauben; *d₁* Zuleitungsdraht; *d₂* dünner umspinnener Draht, umgewickelt um *sk* amalgamiertes Kupferstäbchen mit Skala; *d₃* Platindraht, der in die Glaswand eingeschmolzen ist und *q₁*, Quecksilber im Glasröhrchen *gl*, mit *q₂*, Quecksilber am Boden der Höhlung, verbindet; *p* Porzellanröhrchen; *kr* Hartgummikreuz mit Haken; *is* Bleigewicht mit isoliertem Haken *is*. *M.g.* Musculus gastrocnemius.

Apparat hatte den Vorteil, mit Sicherheit eine etwa eintretende Kontraktion anzuzeigen, da durch irgendwelche unbeabsichtigte Erschütterungen die Stromleitung nicht unterbrochen wurde; Nachteile

waren das etwas umständliche Operieren mit dem wegen Raum-mangels aufs kleinste beschränkten Haken und Plättchen und der Umstand, dass sich der Muskel nicht wieder einstellt, sondern dass jedesmal aufgeschraubt, herausgenommen, eingestellt, versenkt und wieder zugeschraubt werden muss, was bei der Schwierigkeit des Dichtschaubens für 400 Atmosphären und mehr viel Zeit und Kraft beansprucht. Als Füllflüssigkeit in der Bombe wurde anfangs physiologische Kochsalzlösung genommen, später meist Knochenöl. Denn in der Salzlösung bildet sich sehr schnell Rost, der die Flüssigkeit verunreinigt, Röhrchen und Ventile verstopft und, am Boden der Bombe abgesetzt, unberechenbare Kontaktstörungen gibt; auch kann bei der Leitfähigkeit des Elektrolyten nicht ganz ausgeschlossen werden, dass ein wenn auch schwacher Strom durch den Muskel selbst geht. Hängt der Muskel nicht unmittelbar in der Höhlung, sondern in einem Glasgefäß wie bei dem zweiten Apparat, so lässt sich das Gläschen mit Kochsalzlösung füllen und die übrige Höhlung der Bombe mit Öl, wobei die Flüssigkeit sauber bleibt und wegen der grösseren spezifischen Schwere des Wassers eine Mischung durch Druck nicht eintritt; ist dagegen innen Öl und aussen Wasser, so bewirkt der Druck sofort Mischung und Trübung.

Der zweite Apparat (vgl. Fig. 2), der die Nachteile des Apparates A vermeidet und mit dem die meisten Versuche angestellt wurden, besteht im wesentlichen aus einem Glasröhrchen (*gl*) mit Boden, einem Hartgummikreuz (*kr*) mit Haken und einem Gewicht (*gew*) mit isoliertem Haken (*is*) und amalgamiertem, mit einer Millimeter-skala versehenen Kupferplättchen (*sk*). Auch hier ist der Muskel oben und unten isoliert; bei einer Kontraktion hebt er das Kupferplättchen (*sk*) aus dem Quecksilber (*q₁*) und unterbricht den in der Ruhelage geschlossenen Kontakt. Das 6 g schwere Bleigewicht hat den Zweck, die Ausdehnung zu begünstigen und ein Festkleben des Muskels an der Glaswand zu überwinden, zugleich aber auch, seitliche Exkursionen, die bei Erschütterung eintreten und Kontaktstörungen bewirken könnten, zu verhindern. Es hat an seiner Peripherie zwei tiefe breite Einkerbungen, die einen ungestörten Druckausgleich ermöglichen. Aus demselben Grunde ist auch das den Muskelhaken tragende Hartgummi, das eng in das Glasröhrchen hineinpasst und, da es an den Seiten den glatt abgeschliffenen Glasrand etwas überragt, auch nicht tiefer hineingedrückt werden kann, kein massiver Pfropf, sondern besteht aus vier Speichen, so dass dem Flüssigkeits-

durchtritt kein Widerstand entgegensteht. Die Bedeutung des Glasröhrchens wurde schon erwähnt; es wird, nachdem der Muskel aufgehängt ist, zugleich mit dem Konus, an dem es durch einen Faden befestigt ist, in die Bombe versenkt und kann ebenso herausgezogen werden. Es ist $7\frac{1}{4}$ cm lang und 11 mm im Durchmesser, so dass es bis auf einen schmalen Zwischenraum die Höhlung ausfüllt. In seinem Boden ist seitlich ein Platindraht (d_3) eingeschmolzen, der den durch den möglichst dünnen umsponnenen Kupferdraht (d_2) zum Kupferstäbchen geleiteten elektrischen Strom aus q_1 nach q_2 und damit zur Stahlwand der Bombe weiterführt. Durch verschieden hohes Auffüllen des Quecksilbers am Boden des Gläschens kann die Zuckungshöhe ermittelt werden. Damit die Vorrichtung gut funktioniert, ist darauf zu achten, dass d_2 recht dünn und leicht gewunden ist, da sonst das Gewicht schief hängt, und dass das Quecksilber genügend benetzt, was durch Amalgamierung und Sauberkeit des Metalls befördert wird, da sonst Kontaktunregelmässigkeiten vorkommen.

C. Versuchstabellen.

Mit Hilfe dieser Vorrichtungen wurden zahlreiche Versuche ausgeführt, aus denen ich als Beispiele einige typische Versuchstabellen auswähle und anführe, um sie danach im Zusammenhang zu besprechen. Die Zahlenreihen bedeuten die Druckhöhen, die hintereinander angewandt werden mussten, um jeweils eine Zuckung auszulösen, also die Schwellenreize in Atmosphären. Die Geschwindigkeit des Druckanstiegs schwankte hierbei zwischen 1—3 Sekunden im Durchschnitt. Die beiden ersten Tabellen wurden mit Apparat A gewonnen (Kontakt durch Muskelkontraktion hergestellt), die folgenden mit Apparat B (Kontakt durch Kontraktion unterbrochen, durch Expansion wiederhergestellt).

Tabelle I.

20. Oktober 1912. Apparat A. Gastrocnemius in Öl. [Die eingeklammerten ( ) Zahlen bedeuten überschwellige Reize.]

Schwellenreiz in Atmosphären	Schwellenreiz in Atmosphären
300	240
270	300
Kontraktur (450)	350
150	dreimal zwischen 400 und 450
220	550
230	600
(300)	Muskel an Gestalt und Farbe gleich
240	einem totenstarren Muskel
250	

Tabelle II.

25. Oktober 1912. Apparat A. Gastrocnemius in Öl. Das Hartgummiplättchen ist 4 mm tief zwischen den Messingfaden eingeklemmt. Anfangslänge des Muskels 2,7 cm, in Dehnung durch Gewicht 3 cm.

Schwellenreiz in Atmosphären	Muskellänge in Zentimetern
350	2,7
330	2,7
(400, 400)	2,2!
	der Muskel wird durch langsames Ziehen innerhalb 10 Minuten auf seine frühere Länge gedehnt.
280	2,7
290	2,6
290	2,6
300	2,6
300	2,7
310	2,7
360	2,7
	in Dehnung durch Gewicht 2,8 cm.
350 (?)	2,6
380	2,6
400	2,6
420	2,6
420	2,6
420	2,6

Tabelle III.

14. Dezember 1912. Apparat B. Gastrocnemius in Knochenöl. Muskelkontakt taucht 3 mm tief in Quecksilber. Anfang des Versuchs 3 Uhr 50 Min., Ende des Versuchs 5¼ Uhr.

Schwellenreiz in Atmosphären	Schwellenreiz in Atmosphären
410	dreimal 440
400	dreimal 450
zweimal 380	dreimal 460
zweimal 390	zweimal 470
dreimal 380	zweimal 460
fünfmal 400	470
410	zehnmal 450
420	zweimal 460
410	viermal 470
dreimal 430	dreimal 480
zweimal 440	dreimal 470
zweimal 450	sechsmal 480
460	fünfmal 490
450	viermal 500
440	der Muskel zeigt wiederholte Einstellungsschwankungen. Der Kontakt berührt eben noch das Quecksilber.
zweimal 450	
440	
450	

Schwellenreiz in Atmosphären	Im ganzen 95 Kontraktionen. Muskel
Während 20 Minuten 450 Atmosphären	um $5\frac{1}{2}$ mm verkürzt, gelblich-weiss,
Druck. Neueinstellung.	trübe.
800	
750	
850	

Tabelle IV.

17. Dezember 1912. Apparat B. Gastrocnemius in physiologischer NaCl-Lösung. Muskelkontakt 2 mm tief. Anfang des Versuchs $5\frac{1}{4}$ Uhr, Ende des Versuchs $6\frac{1}{2}$ Uhr.

Schwellenreiz in Atmosphären		Schwellenreiz in Atmosphären	
400	} Erschlaffung immer erst nach $\frac{1}{2}$ Minute.	zweimal 400	
zweimal 340		420	
" 350		400	unregelmässige, nicht
370		420	prompte Einstellung mit
350		430	wiederholten spontanen
370		zweimal 450	Schwankungen.
Neueinfüllung von Quecksilber, da		dreimal 460	Erschlaffung prompt.
Muskel um 2 mm verkürzt.		" 470	" "
420 Einstellung sofort.		480	" "
420 " "		" 470	" "
400 " "		zweimal 480	" "
32 mal bei oder dicht bei 400, Einstellung		" 500	" "
sofort.		490	" "
350 Einstellung sofort.		17 mal 500	" "
350 " "		530	
390 " "		540	
410 " "		520	
400 " "		560	
420 " "		530	
360 " "		Versuch wird abgebrochen.	
410		Im ganzen 107 Kontraktionen.	

Tabelle V.

10. Dezember 1912. Apparat B. Gastrocnemius in Knochenöl. Muskelkontakt 3 mm tief. Anfang des Versuchs 5 Uhr 20 Min., Ende des Versuchs 5 Uhr 45 Min.

Schwellenreiz in Atmosphären		Schwellenreiz in Atmosphären	
300		dreimal 460	
zweimal 280		Erschlaffung während langsamen Druck-	
260		sinkens bei 340.	
270		480	
" 320		Druck wird auf 400 Atmosphären ge-	
350		halten. Muskel bleibt kontrahiert, er-	
" 370		schlafft nach $1\frac{1}{2}$ Minuten trotz weiter-	
" 380		bestehendem Druck.	
390		Während 3 Minuten 530 Atmosphären	
400		Druck. Muskel auch nach Absinken	
450		des Druckes dauernd verkürzt. Seine	
Erschlaffung während langsamen Druck-		Länge beträgt 1,8 cm gegenüber der	
sinkens bei 300.		Anfangslänge von 2,3 cm.	

Tabelle VI.

10. Dezember 1912. Apparat B. Gastrocnemius vom andern Schenkel desselben Frosches wie in Tabelle V in Knochenöl. Muskelkontakt 2 mm tief. Die eingeklammerten ( ) Zahlen geben die Druckhöhe an, bei der der Muskel erschlafft. Anfang des Versuchs 6 Uhr 10 Min., Ende des Versuchs 7 Uhr 20 Min.

Schwellenreiz in Atmosphären	Schwellenreiz in Atmosphären
460	620
440 (320)	610
dreimal 440	Druck von 600 Atmosphären gibt an-
430 (320)	fangs keine Kontraktion; Kontraktion
400 Atmosphären, ein Druck, der keine	nach 5 Sekunden.
Zuckung hervorruft, wird 5 Minuten lang	620
gehalten. Darauf:	630
530	640
520 (360)	620
dreimal 520	Druck von 600 Atmosphären keine Kon-
" 510	traktion; Kontraktion nach 3 Sekunden.
" 500	630
Druck wird auf 490 Atmosphären ge-	640
halten, anfangs keine Kontraktion; Kon-	630
traktion nach 30 Sekunden.	Druck von 600 Atmosphären keine Kon-
550	traktion; Kontraktion nach 6 Sekunden.
560	Der Druck wird auf 600 Atmosphären
550	fixiert. Nach $\frac{1}{2}$ Stunde ist er infolge
540	leichter Undichtigkeit auf 540 Atmo-
550	sphären zurückgegangen und der Muskel
Druck $1\frac{1}{2}$ Minute auf 500 Atmosphären,	wieder erschlafft. Die Druckschwelle liegt
keine Kontraktion.	jetzt jenseits 700 Atmosphären.
600	Achtmal zwischen 700 und 750 (350).
dreimal 590	Versuch wird beendet. Muskellänge
600 (400)	2,1 cm gegenüber der Anfangslänge von
600	2,3 cm.
viermal 610	

Tabelle VII.

8. Januar 1913. Curaresierter Gastrocnemius, für Nervenreiz unerregbar, in Öl. Muskelkontakt 2 mm tief. Anfang des Versuchs 6 Uhr 10 Min., Ende des Versuchs 8 Uhr.

Schwellenreiz in Atmosphären	Schwellenreiz in Atmosphären
420	dreimal 450
400	fünfmal 460
390 (330)	siebenmal 470
390	460
410	470
420	zweimal 480
430	490
420	500 (300)
elfmal 430	500
dreimal 440 (400)	500 (380)

Schwellenreiz in Atmosphären	Schwellenreiz in Atmosphären
510	dreimal 620
zweimal 520	Druck sinkt innerhalb 5 Minuten von
530	600 auf 540 Atmosphären, dabei anfangs
530 (400)	keine Kontraktion, dagegen zwischen
viermal 540	580 und 560 und bei 550 Atmosphären
Druck während 3 Minuten auf 450 At-	je eine Zuckung.
mosphären, keine Kontraktion, danach:	700 (430)
600	660 (450)
580	670 (350)
600 (400)	680 (350)
Druck während 2 Minuten 600 Atmo-	680 (410)
sphären; der Muskel bleibt während-	700
dessen verkürzt, stellt sich aber bei	Druck sinkt innerhalb 10 Minuten auf
Sinken des Druckes unter 300 Atmo-	550 Atmosphären. Muskel bleibt dauernd
sphären sofort wieder ein.	verkürzt.

Tabelle VIII a.

14. Januar 1913. Gastrocnemius bei verschiedener Temperatur, in Öl. (Der Stahlzylinder wurde mit einem weiten Glasgefäß umgeben, das mit verschieden temperiertem Wasser gefüllt war. Nach dem Eingiessen des Wassers wurde 5—10 Minuten gewartet, bis die Temperaturdifferenzen ausgeglichen waren und die Temperatur konstant blieb.)

Schwellenreiz in Atmosphären	Schwellenreiz in Atmosphären
1. Temp. 18° C. 420	5. Temp. 28° C. 360
400	350
380	370
zweimal 350	viermal 380
360	400
380	380
viermal 340	400
2. Temp. 6° C. dreimal 350	410
3. Temp. 4° C. 360	420
340	zweimal 430
350	" 420
340	achtmal 430
4. Temp. 22° C. 370	Versuch abgebrochen.
zweimal 350	

Tabelle VIII b.

15. Januar 1913. Gastrocnemius bei verschiedener Temperatur, in Öl.

Schwellenreiz in Atmosphären	Schwellenreiz in Atmosphären
1. Temp. 14° C. 420	2. Temp. 30° C. 350
440	zweimal 340
420	320
400	290
380	310
dreimal 370	320

Schwellenreiz in Atmosphären	Schwellenreiz in Atmosphären
300	360
340	370
300	dreimal 380
330	390
360	380
3. Temp. 7° C. sechsmal 350	400
zweimal 360	390
zweimal 370	400
380	Versuch abgebrochen.

D. Resultate.

Beim Überblick über die Tabellen zeigen sich als Hauptpunkte, dass allgemeine Kompression bei genügend hohen Druckwerten ein geeigneter Reiz ist, um eine Muskelzuckung auszulösen, wobei ein eigenartiges Verhalten der auf die Kontraktion folgenden Expansion auffällt, ferner, dass im Verlauf wiederholter Druckreizungen die Erregbarkeit des Präparats sich ändert und der Muskel rasch zum Absterben gebracht werden kann, dass aber auch ohne nachweisbare Schädigung der Muskel unter Umständen in einen Zustand von „Kontraktur“ oder, wie es einfacher und ohne eine bestimmte Deutung vorwegzunehmen bezeichnet werden kann, von „Dauerverkürzung“ verfällt. Nach diesen Gesichtspunkten sollen als Wirkungen allgemeiner Kompression: 1. die Erregung nach ihren Bedingungen und ihrem Verlauf, und als weitere Befunde 2. die Erregbarkeitsänderung und Schädigung und 3. die Dauerverkürzung (Kontraktur) in den folgenden Abschnitten behandelt werden.

1. Erregung.

Der Kompressionswert, der genügt, um einen frischen Froschmuskel (Gastrocnemius) zur Kontraktion zu bringen, beträgt durchschnittlich bei einer Geschwindigkeit des Druckanstiegs zwischen $\frac{1}{2}$ Sekunde und 1 Minute **300—400 Atmosphären** (gegenüber dem hundertfach kleineren Reizwert lokalen Nervendrucks), wobei die Schwellenwerte aufeinanderfolgender Druckreize im ganzen eine befriedigende Konstanz zeigen und die Reizung durch kurzdauernde Druckstöße häufig, über hundertmal, wiederholt werden kann (ebenefalls im Gegensatz zu dem schon nach wenigen Wiederholungen unwirksam werdenden lokalen Druck).

Das Medium — physiologische Kochsalzlösung oder Knochenöl —, in dem sich der Muskel befindet und mittelst dessen er ge-

drückt wird, macht keinen Unterschied (vgl. Tab. III und IV)¹⁾. Auch die Temperatur des Mediums hat keinen merklichen Einfluss auf die Kompressionswirkung (s. Tab. VIII a und b), was unter anderm gegen den Einwand spricht, als wäre die mit der plötzlichen Drucksteigerung verbundene Temperaturerhöhung ein Reizfaktor.

Die allgemeine Kompression ist ein stark wirksamer Reiz. Dies wird dadurch bewiesen, dass ein durch vielstündiges (30 Stunden) Liegen geschädigter Muskel, der erst auf stärkste elektrische Reize reagiert (Öffnungsinduktionsstrom von 140 mm hinterem Rollenabstand bei der hier wirksameren direkten Reizung gegenüber dem normalen Durchschnitt von 350—400 mm hinterem Rollenabstand), eine Druckreizschwelle von 480—500 Atmosphären hat, dass ein kräftiger Muskel von 2,5—3 cm Länge infolge der Druckreizung einen 5 mm tief eintauchenden Kontakt aus dem Quecksilber heben kann und auch den Widerstand der das Hartgummiplättchen haltenden Messingklemme, der nach der früher geschilderten Bestimmung einer Kraft von 81 g entspricht, leicht überwindet.

Die allgemeine Kompression bewirkt eine direkte Muskelreizung, denn Muskeln mit oder ohne freipräpariertem Nerven verhalten sich gleich; besonders aber verhält sich ein curaresierter Muskel nicht anders als ein normaler (s. Tab. VII).

Auch Muskeln, die durch Narkose (Einlegen in 5 % Alkohol — Kochsalzlösung) oder durch Auslaugen mit 6 % iger Rohrzuckerlösung elektrisch unerregbar gemacht sind, geben noch Kompressionsverkürzung.

Die Kompressionsverkürzung erreicht oder übertrifft den Verkürzungsgrad des maximalen Tetanus, ist jedoch geringer als die Verkürzung bei Wärmestarre.

Die Geschwindigkeit des Druckanstiegs hat bei dieser Reizart insofern keinen Einfluss, als möglichst schnelle Drucksteigerungen innerhalb einer halben Sekunde nicht wirksamer sind als Drucke, die möglichst gleichmässig innerhalb einer Minute ansteigen. Spezifische Erschütterungsreize liessen sich bei dieser Druck-

---

1) Dass die Kontraktion in Öl anoxybiotisch vor sich geht, hat insofern keine weitere Bedeutung, als ja auch die gewöhnliche Zuckung des ausgeschnittenen Muskels schon annähernd anoxybiotisch ist. (Siehe Zuntz, Über die Quellen der Muskelkraft. Oppenheimer's Handb. d. Biochemie Bd. 4 S. 826.)

art nicht nachweisen¹⁾. Freilich ist im Vergleich mit der Plötzlichkeit von Schlag oder Erschütterung oder gar elektrischem Reiz eine halbe Sekunde noch eine lange Zeit, die sich aber bei den technischen Bedingungen (Herabdrücken eines Pumpenschwengels gegen Widerstand) nur schwer weiter reduzieren lässt. Erfolgt der Druckanstieg innerhalb mehrerer Minuten, so macht sich die später näher zu erörternde Schädigung bemerkbar, da schon Drücke, die den Muskel nicht zur Kontraktion bringen, ihn erheblich schädigen können, wenn sie lange Zeit andauern. Hierdurch wird die Reizschwelle heraufgesetzt, gleichgültig, ob der nun angewandte Reiz langsam oder plötzlich ist, so dass ein „Einschleichen“ im engeren Sinne nicht vorliegt.

Im Gegensatz zu der Beobachtung, dass eine Kompression die Erregbarkeit herabsetzt, ohne zu reizen, liess sich beliebig oft konstatieren, wie ein plötzlicher Druck eine etwas höhere Grenze erreichen musste, um wirksam zu sein, als ein benachbarter weniger plötzlicher Reiz; ausschlaggebend war die Dauer des Bestehens der Reizhöhe. Bei möglichst raschem Ablassen des Drucks konnte ein die gewöhnliche Reizschwelle erreichender Druck unwirksam sein. Ein um 10—20 Atmosphären unterhalb der Reizschwelle liegender Druck dagegen führte dann, wenn er einige Zeit auf seiner Höhe erhalten blieb, nach 3, 5, 6, ja 30 Sekunden zu einer durch Ampere-meterausschlag angegebenen Muskelverkürzung (vgl. Tab. VI). Es scheint also, dass hier bei relativ schwächeren Reizen der Muskel geraume Zeit braucht, bis er reagiert oder bis er sich langsam genügend weit verkürzt hat, um den Kontaktstift aus dem Quecksilber zu heben. Das Fehlen einer direkten Beobachtung wird hier empfindlich; doch würde die Annahme einer unter Umständen vorkommenden langsamen Kontraktion mit anderen späteren Befunden übereinstimmen.

Wenn im ganzen die Befunde über den Reizerfolg durch Kompression eine gute Konstanz und Übereinstimmung zeigten, so liegt das daran, dass Reizreaktionen vortäuschende oder mit ihnen kollidierende „spontane“ Zuckungen, wie sie als unbeabsichtigte Nachwirkungen lokalen Drucks so häufig sind, bei dieser Art Reizung

---

1) Es gab einige Fälle, in denen es den Anschein hatte und schon geringe Druckstöße von zehn Atmosphären den Kontakt unterbrachen; sie stellten sich aber jedesmal als Kontaktstörungen zwischen dem Quecksilber der Bombe und dem Platindraht des Glasröhrchens heraus, die nach Revidierung der Kontaktleitung verschwanden.

zu den seltenen Ausnahmen gehören, was mit der relativ geringeren Schädigung durch diese Druckart zusammenhängen mag¹⁾. Auch Entlastungszuckungen, wie sie v. Uexküll für Nervendruck fand, fehlen hier; ein durch rasches Aufdrehen des Abflusshahns bewirktes plötzliches Herunterschnellen des Drucks von beliebiger Höhe auf 0 bleibt ohne Reizwirkung. Im übrigen ist aber die Art des Druckabsinkens in seinem zeitlichen Verhalten von wesentlicher Bedeutung für den Verlauf der Muskel-erregung.

Denn wenn bisher nur die Kontraktionsphase der Zuckung erwähnt wurde, so muss hier die andere Phase der Expansion wegen überraschender, vom Normalen abweichender Eigenheiten besonders betrachtet werden. Bei den gewöhnlichen, möglichst kurzen Druckstößen, die ich als Reiz verwendete, folgt im allgemeinen Zusammenziehung und Erschlaffung unmittelbar aufeinander, d. h. der Zeiger des Milliampereometers, der auf 1 eingestellt war, macht einen plötzlichen Ausschlag nach 0 und kehrt sofort prompt wieder auf 1 zurück. Bei sehr empfindlichen Muskeln oder nach Reizen, die den Schwellenwert beträchtlich überschreiten, muss man auch nach Absinken des Druckes auf 0 einige Zeit, Sekunden oder Minuten, je nach dem Grad der Wirkung, warten, bis die Einstellung wieder erfolgt: es war, wie hier nur angedeutet werden soll, eine Dauerverkürzung eingetreten, die sich erst langsam wieder ausgleicht. Solche sehr

---

1) Während ein kurzer lokaler Nervendruck häufig schon von vornherein eine Doppelzuckung oder eine Reihe unregelmässig kombinierter Zuckungen auslöst und um so mehr, je stärker er geschädigt hatte, auch nach seinem Aufhören noch von wiederholten Zuckungen gefolgt wird, verhält sich hier der einmal erschlafte Muskel nach dem Absinken des Drucks im allgemeinen völlig ruhig, soweit dies aus der Registrierung geschlossen werden kann, die ja fibrilläre Zuckungen und motorisch wenig wirksame Formveränderungen zu konstatieren nicht gestattet. Aber auch der aus der Druckbombe herausgenommene Muskel zeigt keine Neigung zu spontanen Zuckungen. Nur dann, wenn der schon verkürzte Muskel sich sehr langsam wieder ausdehnte und ein kaum berührender Kontakt zustande kam, wurden häufiger eine oder mehrere „Einstellungsschwankungen“ beobachtet, die aber wahrscheinlich zum grossen Teil rein physikalisch durch das langsame Eintauchen des unvollständig benetzten Kupferstäbchens und die Niveauschwankungen der Quecksilberoberfläche entstehen. Wenigstens konnten in solchen Fällen durch Schlagen oder Rütteln, das die Bombe mässig erschütterte und den Quecksilberspiegel zum Schwanken brachte, ebensolche schnelle unregelmässige Ausschläge des Amperemeters hervorgerufen werden; es wurde dann meist aufgeschraubt und etwas Quecksilber nachgefüllt, um diese Störung auszuschliessen.

variablen und nicht genau vorher berechenbaren Einstellungsverzögerungen überlagern und verdecken eine andere Erscheinung, die nur unter den Umständen rein für sich beobachtet werden kann, wo der Muskel keine Neigung zu „spontaner“ Dauerverkürzung zeigt. Wird ein Muskel, der auf mehrere rasch ansteigende und gleich darauf rasch absinkende Schwellendrucke jedesmal prompt mit einer Zuckung (mit einem schnellen Hin und Her des Amperemeterzeigers) reagiert hat, bis zur Reizschwelle gedrückt und der eben wirksame Druck, durch rasches Dichtschauben des Bombe und Manometer abschliessenden Schaltstücks oder durch Ausbalancieren mit dem Pumpenhebel, fixiert, so bleibt der Muskel verkürzt, solange der Druck anhält — wofern die Dauer eine bestimmte Zeit nicht überschreitet —, und stellt, wenn nun der Druck langsam sinkt, bei einem gewissen, im Durchschnitt etwa hundert Atmosphären tiefer liegenden Druckwert den Kontakt prompt wieder her. Es liegt also in der Hand des Experimentators, den Muskel eine beliebige Zahl von Sekunden, ja über eine Minute lang verkürzt zu halten und dann erschlaffen zu lassen. Dieser Versuch kann am selben Muskel viele Male wiederholt werden; im Grunde vollzieht sich dieser Vorgang, nur zusammengedrängt, bei jeder Kompressionsreizung, so dass es von der Definition abhängt, ob von Zuckung im strengen Sinne gesprochen werden kann. Überschreitet die Dauer der Druckhöhe eine vom Zustand des Muskels abhängige bestimmte Zeit, so kann zweierlei geschehen: entweder erschlafft der Muskel, trotzdem der Druck bestehen bleibt, oder bleibt noch verkürzt, wenn der Druck schon auf 0 abgesunken ist; das erste ist das Verhalten eines bereits recht ermüdeten und abgestumpften Muskels, das andere ist die spontane Dauerverkürzung eines Muskels von noch verhältnismässig grosser Empfindlichkeit. Unterhalb dieses Zeitmaximums aber gelingt es, wie gesagt, die Dauer der Verkürzung beliebig zu variieren. Der durchschnittlich bei 320—370 liegende Druckwert, bei dem die Erschlaffung eintritt, ist, wie leicht verständlich, von denselben komplizierenden Einflüssen abhängig; ein Blick auf die in Klammern angemarkten Zahlen der Tabellen V—VII zeigt ungefähr den Bereich, innerhalb dessen er sich verschiebt.

Wie nun dieser zwischen Reizschwelle und „Erschlaffungsschwelle“ bestehende Muskelzustand aufzufassen ist, kann erst nach Erörterung des wahrscheinlich verwandten, auch nach völligem Absinken des Drucks mehr oder weniger lang anhaltenden Zustands der Dauer-

verkürzung beurteilt werden. Vorher soll nachgesehen werden, wie weit bei der Kompressionswirkung eine Schädigung mitspielt.

2. Erregbarkeitsänderung und Schädigung.

Über die schädigende Wirkung allgemeiner Kompression gibt es schon einige Untersuchungen, über die ich zunächst referiere. Regnard¹⁾, der beabsichtigte, die Lebensbedingungen in grossen Meerestiefen im Laboratorium nachzuahmen, so wie sein Lehrer Paul Bert die Einflüsse der Luftverdünnung bei Bergbesteigungen und Ballonaufstiegen experimentell analysiert hatte, und dem es daher darauf ankam, das Verhalten von Leistungs- und Lebensfähigkeit im Zustand hohen Drucks zu beobachten, liess die Objekte mehrere Minuten oder Stunden einem Druck von 400—600, einmal sogar 1000 Atmosphären ausgesetzt, was also, eine Atmosphäre gleich 1 kg pro Quadratcentimeter oder ungefähr 10 m Wassersäule gerechnet, den grössten Ozeantiefen entspricht. Er fand dann übereinstimmend für Hefepilze, Fäulnisbakterien, Colpodien, Paramäcien und Vorticellen, Actinien, für Würmer, Muscheln und kleine Krebse (Cyclopen), dass die Tiere hiernach wie in einen Schlaf versenkt scheinen, aus dem sie je nach Dauer und Intensität des Drucks in einiger Zeit wieder zum normalen Leben zurückkehren können. Beispielsweise bleibt eine Zuckerlösung mit Hefe in einem Glasröhrchen, das 1 Stunde in der Druckbombe unter 600 Atmosphären eingeschlossen war, klar, und die Hefe hat sich als Bodensatz niedergesenkt, während im gleichwarmen Kontrollröhrchen die Gärung schon abgelaufen ist. Dennoch ist die Hefe nicht tot, sondern nach einiger Zeit beginnt auch hier die Gärung und führt, nur in verzögertem Ablauf, zum normalen Ende. Tiere, die Bewegungen zeigen, werden durch den Druck regungslos, scheintot und nehmen innerhalb von Minuten oder Stunden nach Aufhören des Drucks ihre Bewegungen wieder auf. Über den Einfluss hoher Drucke auf Mikroorganismen haben weiterhin Chlopin und Tammann²⁾ eingehende Untersuchungen angestellt, die ergaben, dass selbst Drucke bis zu 3000 kg nach vierstündiger Einwirkung Bakterien, Schimmel- und Hefepilze noch nicht ganz getötet haben, dass Wachstum, Vermehrungsfähigkeit

---

1) P. Regnard, Sur les conditions de la vie dans les eaux, l. c.

2) Chlopin und Tammann, Zeitschr. f. Hygiene u. Infektionskrankheiten 1900.

und Virulenz durch solche Drucke verzögert oder dauernd hintangehalten werden bei erhaltener Eigenbewegung — unter Umständen fängt eine Bakterienkultur, die sonst in einem Tage Kolonien bildet, erst drei Wochen nach der Einwirkung des Drucks an, auszuwachsen —, und dass die lähmende Wirkung eines konstanten Drucks trotz mancher individuellen Abweichungen der verschiedenen Bakterienarten im allgemeinen proportional ist der Zeit der Druckeinwirkung und der Höhe des Drucks. Über den Einfluss auf höhere Organismen sind, soweit mir bekannt, die Regnard'schen Untersuchungen die einzigen geblieben. Er nahm Fische und Frösche, bei denen er Schwimmblasenhernien oder Luftembolien dadurch auszuschliessen suchte, dass er die Tiere vorher minutenlang in einen luftleer gepumpten Raum brachte, und konstatierte, dass wenige Minuten von nur 300 Atmosphären genügen, um einen Fisch zu töten — für den Frosch macht er keine bestimmte Angabe. Bei Froschmuskeln, die er 2 Minuten lang unter Druck liess — die kürzeste von ihm verwendete Druckwirkung —, fand er die Latenzzeit einer Zuckung für elektrischen Reiz vergrößert, die Zahl der für einen Tetanus erforderlichen Einzelstösse vermindert, die Zuckungskurve erniedrigt und weitgedehnt, also ein Verhalten wie bei einem stark ermüdeten Muskel. Seine Darstellung macht den Eindruck, als gäbe der gedrückte Muskel nach 2 Minuten langer Einwirkung von 400 Atmosphären überhaupt keine Zuckung mehr, obgleich keine Angaben über die Stärke des elektrischen Reizes gemacht werden. Regnard konstruierte auch eine Vorrichtung, bei der die Bombe ausser den Drahtzuführungen zur elektrischen Reizung zwei kleine Fenster aus dicken, möglichst homogen gefrorenen Eisscheiben hatte, die sich widerstandsfähiger erwiesen als Glas und Quarz und eine Schattenprojektion von Bewegungen ermöglichten. Mit diesem Apparat sah er, dass die Kontraktion eines in der Bombe aufgehängten Froschschenkels auf elektrische Reizung unter einem Druck von 100 Atmosphären kaum verändert, bei 200 Atmosphären viel schwächer, bei 300 Atmosphären nur eben noch merklich und bei 400 Atmosphären ganz verschwunden war; eine Angabe, die ich hier nur wiedergebe und die mit meinen Befunden im Widerspruch steht, die wohl zum Teil auf einer Täuschung durch gleichzeitige Kontraktur beruhen mag.

Meine Untersuchungen ergaben im allgemeinen eine etwas geringere Schädigung gleicher Druckwirkungen; besonders aber ist bei den von mir verwendeten, nur sekundenlangen Druckstössen eine

Schädigung sehr gering oder überhaupt nicht nachweisbar. Schon die Tabellen zeigen, dass in der Reihe der Druckreize die Schwelle anfangs regelmässig sinkt, um erst dann langsam und kontinuierlich anzusteigen. Der grösste Unterschied, der hierbei beobachtet wurde, war 500 als erster und 300 als 23. Schwellenreiz. Es kann also im Anfang eine beträchtliche Erregbarkeitssteigerung eintreten. Andererseits können die Fälle aus Tab. VI und VII als Beispiele herangezogen werden, wo ein als Kontraktionsreiz wirkungsloser Druck die Reizschwelle einmal (5 Minuten lang 400 Atmosphären) von 440 auf über 500, ein andermal ($1\frac{1}{2}$ Minute 500 Atmosphären) von 550 auf 600, ein drittes Mal (3 Minuten 450 Atmosphären) von 540 auf 600 heraufsetzt. Durch einen viertelstündigen Druck zwischen 600 und 500 Atmosphären kann ein nicht besonders widerstandsfähiger Muskel schon unerregbar werden, während im allgemeinen ein Druck von 5—10 Minuten 800 Atmosphären als letale Maximaldosis angesehen werden kann. Es resultiert aber die gleiche Schädigung, ob nun ein schwacher Druck (über 200 Atmosphären) sehr lange oder ein hoher Druck (von über 800 Atmosphären) kürzere Zeit einwirkt, wie es ja auch schon durch die von Chlopin und Tammann¹⁾ formulierte Beziehung ausgesprochen ist: „Die lähmende Wirkung eines konstanten Drucks auf die Mikroorganismen ist proportional der Zeit der Druckeinwirkung und der Höhe des Drucks.“

Genauer als durch Wiederholung der Druckreizung lässt sich die Erregbarkeitsänderung durch Prüfung mit dem elektrischen Reiz bestimmen²⁾. Dabei wurde z. B. an einem besonders grossen kräftigen Gastrocnemius von 2,9 cm Länge³⁾ (Versuchsprotokoll vom 23. November 1912) durch eine kurze Einwirkung von 800 Atmosphären (innerhalb 1 Sekunde 0 — 800 — 0) die Erregbarkeit vom

---

1) l. c.

2) Bei der elektrischen Prüfung wurde gewöhnlich der Muskel mit freipräpariertem Nerv auf eine Glasplatte gelegt, und es wurde beobachtet, bei welchem Rollenabstand des mit Dauerelement betriebenen Du Bois-Reymond'schen Schlitteninduktoriums die erste Zuckungsreaktion auf einen Induktionsstoss eintrat; zuweilen wurde der Muskel auch mit einem Signalhebel verbunden oder zur graphischen Registrierung in eine Cambridgekammer eingespannt.

3) Die Längenmessungen wurden mit dem sonst für Untersuchung des Ortsinnes der Haut benutzten Taster mit verschiebbaren Spitzen am frei hängenden Muskel vorgenommen.

Nerven aus für einen Induktionsstoss noch von 350—55 mm hinterer Rollenabstand auf 465—470 erhöht — ein Druck, der eine beträchtliche Dauerverkürzung zur Folge hatte. Ein zweiter gleicher Druck von 800 Atmosphären setzte die Erregbarkeit dieses Muskels unter weiterer Verkürzung wieder auf 380 mm hinterer Rollenabstand herab. Ähnliche Erregbarkeitssteigerungen wurden häufig beobachtet. Doch kommt es dabei auf die individuelle Empfindlichkeit und Widerstandsfähigkeit des Muskels an. So genügte z. B. bei einem Muskel von 2,7 cm Länge (3. November 1912) ein einmaliger kurzer Druck von 700 Atmosphären, um die anfänglich hohe Erregbarkeit von 455 mm hinterer Rollenabstand auf 245 mm zurück zu verschieben; nachdem der um 7,5 mm verkürzte Muskel sich $\frac{1}{2}$ Stunde in physiologischer Kochsalzlösung erholt hatte, war die Erregbarkeit wieder auf 290 mm gestiegen.

3. Dauerverkürzung.

Für die schon mehrfach erwähnte Dauerverkürzung finden sich analoge Beobachtungen bei Regnard, der mitteilt, dass bei Froschenkeln, auf die er 400—600 Atmosphären Druck 10 Minuten lang einwirken liess, die Glieder steif und geschwollen¹⁾ waren, so starr, „dass sie eher zerbrechen als sich in den Gelenken biegen lassen“; die Muskeln waren leichter zerreissbar geworden und befanden sich in einem Zustand, den Regnard meist als Regidität bezeichnet; einigemal gebraucht er dafür das Wort Kontraktur und einmal sogar Tetanisation, ohne den Zustand genauer zu definieren.

Als neuen Befund möchte ich hervorheben, dass dieser Zustand von Dauerverkürzung, die bis zu einem Viertel der Anfangslänge betragen kann, kein Tetanus, nicht notwendig mit einer anderweit nachweisbaren Muskelschädigung oder Totenstarre verbunden und, sofern sie einen bestimmten Grad nicht überschreitet, umkehrbar ist, d. h. ohne Funktionsstörung wiedererschaffen und bis zur Anfangslänge zurückkehren kann.

Zunächst seien wieder mehrere Beispiele für das Maass der Verkürzung angeführt. Ein Muskel von 2,8 cm Länge misst nach zweimaligem kurzem Druck von 700 Atmosphären nur noch 2,1 cm,

---

1) Regnard's Beobachtungen über Schwellung und Gewichtszunahme sollen später diskutiert werden.

als er herausgenommen wird; ein anderer von 2,7 cm Länge wird durch zweimaligen Druck von 400 Atmosphären auf 2,2 cm verkürzt. Wenn ich unter den Versuchsaufzeichnungen solche auswähle, bei denen der Muskel die gleiche Länge von 2,7 cm hatte, so ist da ein Muskel, der sich nach einmaliger kurzer Einwirkung von 700 Atmosphären auf 1,95 cm verkürzt hatte, und auch einer, der nach dreimaligem kurzem Druck von 500 Atmosphären seine Länge unverändert beibehalten hatte. Ein Druck von dreimal hintereinander kurz 600 Atmosphären verkürzte einen Muskel von 2,7 cm um ganze 9 mm, einen anderen von 2,5 cm überhaupt nicht. Dazwischen gibt es dann Übergänge. Also ein zunächst recht widerspruchsvoll erscheinendes Verhalten, aus dem sich aber bei näherer Betrachtung eine Regel erkennen lässt: Schwächer erregbare Muskeln werden durch Kompression weniger verkürzt; es sind die grossen, kräftigen, frisch entnommenen, empfindlichen Muskeln eines Kaltfrosches, die die stärkste Dauerverkürzung zeigen. Wenn, wie häufig vorkam, von einem getöteten Frosch zuerst der eine Gastrocnemius in Behandlung genommen wurde und nach manchmal geraumer Zeit der andere, der währenddessen angeschnitten bei Zimmertemperatur in Kochsalzlösung gelegen hatte, so war immer der erste Muskel der mehr zu Dauerverkürzung disponierte. So liegt der Fall auch in den von den beiden Gastrocnemien eines Frosches stammenden Tab. V und VI: Die stärkste Kompressionswirkung auf den ersten Muskel war ein Druck von 530 Atmosphären 3 Minuten lang, auf den zweiten ein Druck von 600—540 Atmosphären $\frac{1}{2}$ Stunde lang, danach noch wiederholte Drucke über 700 Atmosphären; trotzdem ist der erste um 5, der zweite Muskel nur um 2 mm verkürzt. Auch experimentell lässt sich die Neigung eines Muskels zur Dauerverkürzung vermindern, indem man ihn nämlich durch häufige oder längerdauernde kleine Drucke gegen die Kompressionswirkung höherer Drucke gleichsam abstumpft oder daran gewöhnt. Ebenso wenn man von zwei Gastrocnemien eines Frosches den einen durch andauerndes Tetanisieren erschöpft, den anderen währenddessen in Kochsalzlösung liegen lässt, so gibt der erschöpfte Muskel bei gleichem Druck die geringere Dauerverkürzung. Als allgemeine Regel hierfür lässt sich aufstellen: Je frischer und erregbarer der Muskel, um so stärker die Dauerverkürzung und um so vollständiger die Wiedererschaffung und Restitution.

Tabelle IX.

30. Oktober 1912. Es bedeutet: *L* Muskellänge, *C* Kompression in Atmosphären, *RS* Reizschwelle für *Ö* Öffnungsinduktionsstrom, *S* Schliessungsinduktionsstrom (hinterer Rollenabstand).

<i>L</i> = 2,7 cm	<i>RS</i> = 390 für <i>Ö</i>
	320 „ <i>S</i>
<i>C</i> einmal kurz	550
<i>L</i> = 2,7 cm	<i>RS</i> = 400 für <i>Ö</i>
	365 „ <i>S</i>
<i>C</i> zweimal kurz	620
<i>L</i> = 2,15 cm	<i>RS</i> = 295 für <i>S</i>
	285 „ <i>Ö</i>
Muskel liegt 20 Minuten in physiologischer NaCl	
<i>L</i> = 2,45 cm	<i>RS</i> = 305 für <i>S</i>
	280 „ <i>Ö</i>
<i>C</i> einmal kurz 600, dann 5 Minuten	300
<i>L</i> = 2,0 cm	<i>RS</i> = 250 für <i>S</i>
	220 „ <i>Ö</i>
Muskel 20 Minuten in physiologischer NaCl	
<i>L</i> = 2,25 cm	<i>RS</i> = 200 für <i>Ö</i>
	160 „ <i>S</i>

Auf elektrischen Reiz Neigung zu wiederholten Zuckungen und unvollkommenen Tetani.

Tabelle X.

23. November 1912.

<i>L</i> = 2,9 cm	<i>RS</i> = 350—355
<i>C</i> einmal kurz	800
<i>L</i> = 2,55 cm	<i>RS</i> = 465—470
Muskel wird durch ein Gewicht von 14 g innerhalb 5 Minuten gedehnt	
<i>L</i> = 2,85	
<i>C</i> einmal kurz	800
<i>L</i> = 2,3 cm	<i>RS</i> = 380
Dehnung durch 14 g innerhalb 1/2 Stunde	
<i>L</i> = 2,9	
<i>C</i> einmal kurz	900
<i>L</i> = 2,45	
Muskel bleibt 3 Stunden in NaCl-Lösung; keine spontane Wiederverlängerung	
<i>L</i> = 2,45.	

Tab. IX und X zeigen, dass Drucke, die eine Dauerverkürzung bewirken, den Muskel durchaus nicht zum Absterben bringen, ja sogar Dauerverkürzung mit Erregbarkeitssteigerung kombiniert sein kann. An Tab. IX ist die spontane Wiederverlängerung des sich in physiologischer Kochsalzlösung erholenden Muskels zu sehen. Im Versuch der Tab. X, wo der Muskel in der Cambridgekammer eingespannt war, wurde die Ausdehnung durch den Zug eines den Schreibhebel belastenden, 5 mm von der Achse entfernten, 14 g

schweren Gewichts bis zur Rückkehr in die ursprüngliche Länge befördert. Die Zuckungshöhe des von 2,9 auf 2,3 cm verkürzten Muskels war äusserst gering und gab auch mit der Hebelübertragung nur eine schwache Erhebung, dagegen eine deutliche, direkt am Muskel sichtbare Formveränderung. Die langsame Wiederausdehnung der Dauerverkürzung erfolgte stufenweise, und zwar so, dass der Muskel jedesmal dann etwas länger geworden war, nachdem ihn ein elektrischer Reiz zur Zuckung gebracht hatte, was mit der grösseren Dehnbarkeit des tätigen Muskels in Zusammenhang steht.

Zwei weitere Befunde, die für den Zustand des Muskels während der Dauerverkürzung von Interesse sind, seien hier kurz angeführt:

Erstens wurde mittels des Saitengalvanometers festgestellt, dass ein stark verkürzter, gut erregbarer Muskel ohne alle Aktionsströme ist, solange er nicht anderweit gereizt wird, sich also nicht in Tetanus befindet, dass er aber jeden einzelnen oder tetanisierenden Induktionsstrom wie ein normaler Muskel mit deutlichen Aktionsströmen beantwortet.

Ferner zeigten manche Muskeln während und nach einer Dauerverkürzung grosse Neigung zur Superposition zweier elektrischer Reize, auch solcher, die verhältnismässig wenig rasch aufeinanderfolgten, sogar solcher, von denen jeder einzelne noch eben unwirksam war. Es besteht also eine deutliche Summation unterschwelliger Reize, wie sie sonst besonders für das Zentralnervensystem charakteristisch ist und wie sie Keith Lucas für Nerv und Muskel durch die Annahme zweier gesonderter Vorgänge bei der Erregung¹⁾ erklärt. Der Muskel scheint sich durch die Dauerverkürzung dem Zustand eines heterobolischen Systems zu nähern, ein Befund, der weiterhin zu verfolgen wäre.

In seinem Aussehen ist ein Muskel, der durch Kompression in eine wieder rückgängig zu machende Dauerverkürzung gebracht ist, einem gewöhnlichen stark kontrahierten Muskel ähnlich, hat eine leicht gerunzelte Oberfläche, ist völlig ruhig, ohne fibrilläre Zuckungen, von normaler klarer rötlicher Farbe und nicht merklich veränderter Konsistenz.

Ganz anders ein Muskel, der durch langdauernde oder sehr häufig wiederholte Kompression zum Absterben gebracht oder

---

1) „Local excitatory effect“ und „propagated disturbance“. K. Lucas, The Process of Excitation in Nerve and Muscle. Proc. of the Royal Soc. 1912 B p. 501.

doch dem Absterben nahe ist. Hier sieht er in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle unförmig, wie geschwollen, aus, gelblich-weiss und trübe und ist hart, wenig dehnbar und sehr brüchig, so dass er z. B. mit einem Bleistift leicht durchbohrt werden kann, ganz wie bei der gewöhnlichen Totenstarre. Der Grad der Verkürzung dabei ist individuell verschieden und beträgt unter Umständen nur 2—3 mm. Durch die Kompression schwer geschädigte, aber wenig verkürzte Muskeln pflegen im Verlaufe vieler Stunden eine der Totenstarre des nicht gedrückten Parallelmuskels entsprechende weitere Verkürzung anzunehmen. Es kommt auch vor, dass ein scheinbar weniger geschädigter Muskel in Kochsalzlösung, statt sich zu erholen, rasch unter weiterer Verkürzung abstirbt. Das sind Fälle, die als Übergänge erscheinen und eine Beziehung vermitteln zwischen den beiden sonst scharf getrennten Gegensätzen der durch die Kompression bewirkten reversibeln und nichtreversibeln Veränderung.

Wir hätten also als Wirkung allgemeiner Kompression drei Arten von Dauerverkürzung gefunden — eine, die bei einer bestimmten Druckhöhe einsetzt, in einem Zeitraum bis etwa $1\frac{1}{2}$ Minute mit Andauern des Drucks bestehen bleibt und bei Absinken des Drucks sogleich von der Wiederausdehnung gefolgt ist; eine zweite, die den Druck überdauert und erst innerhalb vieler Minuten nach Aufhören des Drucks allmählich zurückgeht; und eine dritte, die überhaupt nicht mehr rückgängig zu machen und nicht gegen die allgemeine Totenstarre abgegrenzt ist. Sie stufen sich ab entsprechend der Stärke und Dauer der Kompression, der der Muskel ausgesetzt war.

Die Grade der Kompressionswirkung lassen sich demnach folgendermaassen zusammenfassen:

Ein kurzdauernder Druck von 200—300 Atmosphären bleibt ohne Wirkung. Ein Druckstoss von 300—400 Atmosphären löst — auch am curaresierten Muskel — eine kräftige Zuckung aus, ohne zu schädigen. Diese Reizung kann über hundertmal wiederholt werden, wobei die Erregbarkeit anfangs steigt, später allmählich sinkt. Ein längerdauernder oder stärkerer Druck bewirkt eine Dauerverkürzung, die sich mehr oder weniger rasch ausgleicht, bei noch heftigerer Wirkung unvollkommen zurückgeht und schliesslich zu Totenstarre führt. Ein Muskel in Dauerverkürzung zeigt keine fibrillären oder „spontanen“ Zuckungen und, am Saitengalvanometer, keine tetanischen Aktionsströme, während er auf elektrischen Reiz

noch prompt mit Zuckung und Aktionsstrom reagiert. Auch elektrisch unerregbare, aber noch nicht abgetötete Muskeln (Erschöpfung, Alkohol, Rohrzucker) geben bei genügend hohen Drucken noch deutliche Verkürzung.

Aus diesen Tatsachen lassen sich die beiden allgemeinen Sätze ableiten:

1. Bei der Reizung durch allseitige Kompression finden sich alle Übergänge von Zuckung zu reversibler Dauerverkürzung bis zur mehr oder weniger irreversibeln Dauerverkürzung und Totenstarre.
2. Die allseitige Kompression ist bei richtiger Dosierung ein nicht schädigender und stark wirk-samer Muskelreiz.

Sind soweit die Tatsachen aneinandergereiht, so gilt es nunmehr, sie in den Zusammenhang mit ähnlichen bekannten Erscheinungen einzuordnen und dadurch verständlich zu machen, und es erheben sich als Hauptfragen: Welche Vorstellung können wir uns bilden über die Art und Weise, wie der Kompressionsreiz die Erregung auslöst? Wie verhalten sich die Kompressionsverkürzungen zu den übrigen Formen von Muskelverkürzung und zu unseren Anschauungen über den Erregungs- und Verkürzungsmechanismus im Muskel?

II. Theoretischer Teil.

A. Physikalisch-chemische Veränderung des Muskels durch hohen Druck.

Die Frage nach der Wirkungsweise der Kompression hat besonderes Interesse durch den auffälligen Widerspruch, dass so hohe Drucke — Bedingungen, die dem normalen Lebensgeschehen durchaus ferne stehen — doch für den Muskel einen gleichsam physiologischen, adäquaten Reiz zu bedeuten scheinen, d. h. Reizwirkung ohne Schädigung haben können, ganz im Gegensatz zu den anderen Arten lokaler Druckreizung. Das lässt an die Analogie mit dem elektrischen Reiz denken, der, abgesehen von den Entladungen des Gewitters oder elektrischer Organe in der Natur, gewöhnlich nicht vorkommt und doch ein Reizmodus ist, der den natürlichen Erregungsbedingungen recht gut zu entsprechen scheint; wahrscheinlich darum, weil ähnliche Vorgänge in den Aktionsströmen bei jeder Erregung

vorkommen, der Organismus also sozusagen damit zu rechnen gewohnt ist. Die Auslösung der Erregung geschieht dabei nach Nernst's Auseinandersetzungen durch Verschiebung der Ionen, durch eine Art Polarisation, durch lokale Änderung der Ionenkonzentration.

Bei Durchmusterung der Wirkungsmöglichkeiten hoher Drucke bei den im Muskel gegebenen Verhältnissen käme zunächst die rein mechanische Wirkung der Kompression in Betracht, die in einer Volumverminderung des Muskels bestehen würde. Die Komprimierbarkeit des Muskelfleisches als ungefähr gleich der des Wassers angenommen, die nach Ostwald, Allg. Chemie, für den Druck einer Atmosphäre 0,0000429 in Bruchteilen des Anfangsvolums beträgt, würde der Muskel bei 500 Atmosphären um rund zwei Hundertstel seines normalen Volums verkleinert sein; die Bewegung eines Teilchens von der Peripherie nach der Mitte zu wäre minimal. Schon die vielen Unterschiede, die der Kompressionsreiz gegenüber dem lokal beschränkten Nerven- oder Muskeldruck aufweist, machen eine nur mechanische Wirkung unwahrscheinlich; doch lässt sich eine wichtige Folgerung ziehen aus der physikalischen Tatsache, dass bei der grossen Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Drucks, die entsprechend der Fortpflanzung der Schallwelle in Wasser rund 1000 m in der Sekunde beträgt, nicht die Aussenteile immer eher und stärker, unter Umständen ausschliesslich betroffen werden, sondern gleichzeitig sämtliche Muskelfasern unter derselben Wirkung stehen, womit das Eintreten besonders hoher kräftiger Zuckungen in Zusammenhang stehen mag. Eine Wirkung auf Blut- oder Muskelgase ist bei der Kompressionsreizung vermutlich nicht im Spiel, da die Kompression und nicht die Dekompression — wie etwa bei den Caissonarbeitern — reizt. Die Vermutung, für die sich Regnard entscheidet und die er als Erklärung für alle von ihm gefundenen Erscheinungen von Kompressionslähmung annimmt, Wasseraufnahme unter Gewichtszunahme, ist zum mindesten für den Muskel nicht zutreffend. Regnard fand, dass z. B. eine Actinie nach der Druckeinwirkung auf fast das Doppelte an Gewicht und Volumen zugenommen hatte und ganz allmählich unter Gewichtsverlust und Wasserabgabe aus dem Koma wieder zum Leben erwachte; doch scheint er manche derartige unzweifelhafte Befunde zu sehr verallgemeinert zu haben. Wenn er mitteilt, dass in Kautschuk eingenähte und dadurch vor dem Eindringen des Wassers geschützte Froschschenkel nicht starr werden, so lässt sich das nur so erklären,

dass er zufällig wenig zur Starre disponierte Froschschenkel untersuchte; denn die Muskeln, die ich in die dünne Hülle eines Gummifingers oder in die dickere eines Schlauchendes einlegte und wasserdicht verschnürte, verkürzten sich so gut wie andere (von 2,45 auf 1,85, von 2,45 auf 2,2, von 2,75 auf 1,95 cm); auch hätte durch den Ersatz des Wassers durch Öl die Erscheinung sich verändern müssen, was nicht der Fall war. Ebenso konnte ich seine Angaben, dass Froschschenkel nach 10 Minuten langer Einwirkung von 600 Atmosphären um ein Fünftel ihres Anfangsgewichts, von 15 auf 18 g, zunehmen, am einzelnen Muskel nur in den wenigsten Fällen bestätigen. Sowohl Gewichtszunahmen wie Gewichtsabnahmen kamen vor, die die Wasserimbibition als Resultierende verschiedener und zum Teil entgegengesetzter Faktoren kennzeichneten. Da ich aus den zahlreichen Gewichtsbestimmungen¹⁾ keine Regel herausfand, verzichte ich auf ihre ausführliche Erörterung und ziehe nur den Schluss, dass Wasser- oder Ölaufnahme bei der Kompression eine für das Zustandekommen der Kontraktion wesentliche Bedingung ist. In dieser Auffassung bestärkte mich die von Chlopin und T a m m a n n vorgenommene Nachprüfung und Widerlegung der Regnard'schen Behauptung, dass Gelatine unter Druck rascher quellt. Aus ihren Versuchen ergibt sich, „dass der Druck die Quellung vermindert, und zwar um so stärker, je weiter die Gelatine bei der Drucksteigerung sich von dem Endpunkte der Sättigung befindet. Daraus folgt, dass der Druckeinfluss auf die Quellung eines im Gleichgewicht der Quellung befindlichen Stoffes nur ein sehr geringer sein kann“.

Was sonst über die Wirkung des Drucks bekannt ist: die Herabsetzung des Gefrierpunkts, die Heraufsetzung des Siedepunkts von Flüssigkeiten, der teils fördernde, teils hemmende Einfluss auf die Löslichkeit verschiedener Salze — Veränderungen, die sich als Begünstigung des ein kleineres Volum beanspruchenden Zustandes zusammenfassen lassen — alles das kommt für unsere Frage nicht in Betracht, ebensowenig die von Physikern und Geologen gemachten Beobachtungen, dass bei viel höheren Drucken eine Konsistenzveränderung bei festen Körpern eintritt²⁾. Auch die Versuche der

1) Es wurde die Mohr'sche Wage benutzt; der Muskel wurde (in NaCl-Lösung abgespült und vom Öl gereinigt) dann oberflächlich mit Filtrierpapier abgetupft und möglichst rasch gewogen. (Der Gewichtsverlust eines Muskels an der Luft durch Wasserverdunstung beträgt ca. 1 cg pro Minute.)

2) Marmor und Kalkstein werden entgegen ihrer sonstigen Sprödigkeit geschmeidig, lassen sich biegen und ausbauchen und nähern sich dem flüssigen Zustande.

Chemiker betreffen fast nur das Verhalten von Gasen und haben keine Beziehung zu den im Muskel möglichen Verhältnissen. Leider ist über die Einwirkung hoher Drucke auf Eiweiss und kolloidale Lösungen bisher nichts bekannt. Versuche, die ich mit Lösungen von Eiweiss und von irreversibel ausfällbarem kolloidalem Gold anstellte, hatten kein positives Ergebnis. Ebensovienig liess sich ein Einfluss auf die Hämolyse roter Blutkörperchen konstatieren. Dagegen verdanke ich einen wertvollen Hinweis der Abhandlung Tammann's „Über die Wirkung hohen Drucks auf das elektrische Leitvermögen von Elektrolyten“¹⁾.

Es wird hierin auseinandergesetzt, wie das von der Zahl der Ionen in der Volumeinheit und von der Wanderungsgeschwindigkeit der Ionen abhängige elektrische Leitvermögen von Lösungen durch den Druck im Sinne einer Zu- oder Abnahme verändert wird und wie der verschieden ausfallende Endeffekt durch Variation der Bedingungen aufgelöst werden kann in die zum Teil entgegengesetzte Wirkung der einzelnen Faktoren, Volumverminderung, Reibungskoeffizient und Dissoziationsgrad, von denen jeder, für sich bestimmt, ein streng gesetzmässiges und berechenbares Verhalten zeigt. Was uns interessiert, ist der Druckeinfluss auf den Dissoziationsgrad, der bei starken Elektrolyten vernachlässigt werden kann, wenigstens bei Konzentrationen unter 0,5 n, bei denen sie ohnehin so gut wie vollständig dissoziiert sind. „Dagegen erreicht der Einfluss auf den Dissoziationsgrad eines schwachen Elektrolyten ($K = 0,00001$) schon von 0,001 n an den konstanten Wert von 11 % für 500 Atmosphären.“ Und im Muskel kommen gerade solche schwachen Elektrolyte in Betracht, namentlich Kohlensäure, Milchsäure, Monokarbonate und Monophosphate als schwache Säuren, ferner die amphoter reagierenden, aber mehr sauren Eiweisse und schliesslich die Bikarbonate und Biphosphate als schwache Alkalien, davon besonders die Eiweisse und Phosphate in Konzentrationen oberhalb 0,001 n. Die Zunahme des Dissoziationsgrades bedeutet eine stärkere Abspaltung von Wasserstoff- oder Hydroxylionen oder, was dasselbe ist, eine Zunahme des Stärkegrades der Säuren und Alkalien, die, je höher der Druck steigt, den stärksten Säuren und Basen immer ähnlicher werden. „Auf die Vergrösserung des Dissoziationsgrades sehr schwacher Säuren und Basen könnte vielleicht auch die Wirkung des Drucks auf Bakterien zurückgeführt werden“, die in der schon erwähnten Arbeit

1) Zeitschr. f. Elektrochemie 1908.

von Chlopin und Tammann untersucht wurde. „Von verdünnten Säuren und Basen ist es bekannt, dass sie auch einen Teil dieser Wirkung ausüben vermögen. Es liegt daher nahe, zu vermuten, dass die Druckwirkung auf Bakterien zu einem Teil auf die vergrößerte Konzentration der H- und OH-Ionen in komprimierten Flüssigkeiten zurückzuführen ist“, was nur durch quantitativ vergleichende Untersuchungen entschieden werden könne.

Für den Muskel trifft dieselbe Überlegung zu; diese Annahme liegt sogar hier noch näher, da die Kontraktionstheorie, die zurzeit die meiste Geltung hat, im Gegensatz zur Auffassung des Muskels als einer thermischen Maschine die Produktion einer Verkürzungssubstanz als letzte Ursache für die Verkürzung auffasst und als deren Hauptrepräsentanten eine Säure, die Milchsäure, annimmt, worüber besonders die Arbeiten von Fletcher und Fletcher und Hopkins¹⁾ genauere Analysen gebracht haben. Es liesse sich danach denken, dass durch den Druck schwache, im Muskel vorhandene Säuren stärker dissoziiert und soweit wirksam werden, um, ähnlich wie am Engelmann'schen Modell (gespannte, doppelbrechende Fäden von Fibrin, Gelatine, Kautschuk, Darmsaiten, Sehnenbänder), die Muskelfibrillen zur Quellung und Verkürzung zu bringen. Doch ist demgegenüber zu betonen, dass bei dem gemischten Vorkommen schwacher Säuren und Alkalien und dem dadurch bedingten Gleichgewichtszustand, der nach dem Gesetz der chemischen Massenwirkung jeweilig hergestellt wird, schwer zu sagen ist, ob die Gesamtreaktion des Muskelplasmas durch den Druck geändert wird oder nicht. Auch wäre es eine zu sehr vereinfachte Schematisierung, wollten wir die Verkürzung als direkte Folge der Kompressionswirkung ansehen, da wir voraussetzen müssen, dass zu der primären, rein physikalisch-chemisch bedingten Veränderung sogleich die aktive Reaktion des lebenden Sarkoplasmas hinzutritt. Es geht ja aus den Versuchen Fletcher's hervor, dass der Muskel einen sehr labilen Säurebildungsmechanismus hat, der durch die verschiedensten Ursachen (z. B. Chloroform, Alkohol, Hitze, mechanische Verletzung, Erstickung, Absterben) in gleicher Weise in Gang gesetzt wird, solange der Muskel

---

1) Fletcher, Journ. of Physiol. 1902, 1912, 1913. — Fletcher and Hopkins, Lactic acid in amphibian muscle. Journ. of Physiol. vol. 35. 1907. — Vgl. ferner A. V. Hill, Journ. of Phys. vol. 46 u. a. — R. Mines, Journ. of Phys. vol. 46 u. a. — Winterstein, Pflüger's Arch. Bd. 120. 1907, und die zusammenfassenden Darstellungen von Pauli, Kolloidchemie der Muskelkontraktion. 1912, und Höber, Zeitschr. f. Elektrochemie 1913.

am Leben ist. Soviel lässt sich aber mit Sicherheit sagen, dass die Elektrolyte des Muskels, seien sie schwach sauer oder alkalisch, amphoter oder neutral, durch den Druck stärker dissoziiert oder ionisiert werden. Es muss also — vielleicht nach der Verteilung der Elektrolyte mit lokalen Differenzen innerhalb einer Muskelfaser — ein erhöhter osmotischer Druck eintreten, wie das bei dem jeder Erregung zugrunde liegenden Zerfall höherer Komplexe in einfachere kleinere Moleküle zu geschehen pflegt und sich in der grösseren Wasseraufnahme des tätigen Muskels gegenüber dem ruhenden äussert. Ich möchte hiernach zusammenfassend, in Parallele mit der durch elektrische Reizung bewirkten lokalen Verschiebung der Ionenkonzentration, als auslösende Ursache der Kompressionsreizung die allgemeine stärkere Ionisierung und Vermehrung der Ionenkonzentration ansehen.

B. Vergleich der verschiedenen Formen von Dauerverkürzung in ihrer Beziehung zu Muskelzuckung und Muskelstarre.

Es bleibt nunmehr als letztes Kapitel übrig, die allgemeine Vorstellung von der Kompressionswirkung auf die einzelnen Formen der Kompressionsverkürzung anzuwenden und diese mit den anderen bekannten Formen von Muskelkontraktion in Beziehung zu setzen.

Als auffallendste Erscheinung haben wir dabei die verschiedenen Grade von Dauerverkürzung, die mit den thermisch oder chemisch künstlich hervorgerufenen Dauerverkürzungen viel Ähnlichkeit haben. Zuerst von Fick und Bernstein als „partielle Muskelstarre“ beschrieben, wurden sie durch mehrere neuere Arbeiten ¹⁾ als Folge der

---

1) Vgl. Gotschlich, Über den Einfluss der Wärme auf Länge und Dehnbarkeit des elastischen Gewebes und des quergestreiften Muskels. Pflüger's Arch. Bd. 54. — P. Jensen, Über thermische Muskelreizung. Zeitschr. f. allg. Physiol. 1909. — P. Jensen, Die Länge des ruhenden Muskels als Temperaturfunktion. Zeitschr. f. allg. Physiol. 1908. — Kemp and Waller, Proceed. of the physiol. Soc. Journ. of Phys. 1908. — v. Fürth und Schwarz, Über die Steigerung der Leistungsfähigkeit des Warmblütermuskels durch gerinnungsfördernde Muskelgifte. Pflüger's Arch. Bd. 139. — F. B. Hofmann, Über die Beziehung der Muskelstarre zur Eiweissgerinnung. Zentralbl. f. Physiol. 1909. — Rossi, Über die Beziehung der Muskelstarre zur Eiweissgerinnung und zur chemischen Muskelreizung. Zeitschr. f. Biol. Bd. 54 u. 56. — Höber, Die physikalisch-chemischen Vorgänge bei der Erregung. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 10. 1910. — Kopyloff, Versuche über Säurekontraktionen an quergestreiften Muskeln. Pflüger's Arch. Bd. 153. 1913. — Birnbacher, Über das Verhalten des Muskels im Muskelpressaft. Pflüger's Arch. Bd. 154.

mannigfaltigsten Agentien gefunden, nach Einwirkung von Wärme und von chemischen Einflüssen, wie Alkohole, Äther, Chloroform, Ammoniak, Rhodanide, Salicylate, hypertonische Lösungen, Säuren, Alkalien, Muskelpresssaft (auch Veratrin und Nikotin). Inwieweit diesen Dauerverkürzungen ein einheitlicher Vorgang zugrunde liegt, ist noch nicht sichergestellt. Zum Unterschiede von der Wirkung hoher Temperaturen, die durch Aggregatänderung der Eiweisse auch noch bei abgetöteten Muskeln eine passive Verkürzung herbeiführen können, wonach die Starre, anders wie bei der chemischen und Zeitstarre, sich nicht wieder löst¹⁾, stellen die reversibeln Einflüsse insofern echte Reize dar, als sie die Gegenwart aktiven Sarkoplasmas mit der Fähigkeit der Milchsäurebildung voraussetzen. Sie bleiben aber auch dann noch wirksam, wenn die elektrische Erregbarkeit des Muskels durch Erschöpfung, Narkose oder Rohrzucker zeitweilig stark herabgesetzt oder für die gewöhnlichen faradischen Reize aufgehoben ist, welche Eigenschaft sie mit der Kompressionsreizung gemeinsam haben. Eine weitere Gemeinsamkeit liegt darin, dass unter sonst gleichen Verhältnissen die frischen, kräftigen Muskeln sich am meisten verkürzen, ein Umstand, der einen scharfen Unterschied gegenüber dem sogenannten Verkürzungsrückstand ermüdeter Muskeln bedeutet. Ermüdete oder geschädigte Muskeln reagieren mit einer geringeren Verkürzung, die sich aber unvollkommener wieder zurückbildet. Besonders gut lässt sich die Veränderung des zeitlichen Verlaufs einer Dauerverkürzung bei wiederholter Alkoholreizung demonstrieren. (Der Muskel wurde am einen Ende durch Faden mit einem Schreibhebel verbunden, am anderen Ende an dem umgebogenen Haken eines Glasstabs befestigt; dann wurde von unten her ein Becherglas heraufgeführt, dessen Inhalt — 10 ccm Alk. oder mehr in 100 ccm physiol. NaCl — den Muskel umspülte; nach bestimmter Zeit Ersatz durch physiol. NaCl-Lösung.) Durch die graphische Registrierung entstehen hier Kurven, die ganz den Zuckungen glatter Muskeln gleichen und die bei Wiederholung der Reizung immer niedriger, flacher, gedehnter werden. Ebenso wie bei der Kompressionsreizung kann ein Muskel je nach seinem Zustand auf längerdauernde Alkoholwirkung in zweierlei Weise reagieren: Entweder er erschlafft noch während der Dauer des Reizes, ist für den Reiz unempfindlich

---

1) Vgl. v. Fürth u. Lenk, Die Bedeutung von Quellungs- und Entquellungs-vorgängen für den Eintritt und die Lösung der Totenstarre. Zeitschr. f. Bioch. Bd. 33. 1911.

geworden und reagiert erst auf höhere Konzentration, oder er behält auch nach Verdrängung der Alkohollösung durch reine NaCl-Lösung noch einige Zeit seine Verkürzung (vgl. S. 97) bei.

Ähneln, wie gesagt, manche Kurven durchaus den Zuckungen glatter Muskeln, für die ja die Dauerverkürzung nichts Pathologisches, sondern das gewöhnliche ist und nach den Untersuchungen von Parnas und Bethe besondere Bedeutung hat, so nähert sich der Verlauf einer Dauerverkürzung der gewöhnlichen Zuckung eines quergestreiften Muskels um so mehr, je besser es gelingt, den chemischen Reiz plötzlich und kurz einwirken zu lassen. Dies wird meist dadurch erschwert, dass ein von aussen einwirkendes Agens geraume Zeit braucht, um in den Muskel einzudringen und aus ihm entfernt zu werden. Schon aus diesem Grunde ist es ein vergebliches Bemühen, die Vorgänge des Engelmänn'schen Muskelmodells am Muskel dadurch nachzuahmen, dass man ihn in Säure taucht, zumal bei der Zuckung nicht die allgemeine Durchsäuerung des Muskels das wesentliche ist, sondern die lokale Säuredifferenz, das Gefälle, an der Grenze von Fibrille und Sarkoplasma. In dieser Beziehung gewährt aber die Anwendung der allseitigen Kompression einen grossen Vorteil dadurch, dass die erregungsauslösende Veränderung, wie im vorigen Kapitel gezeigt wurde, nicht von aussen in den Muskel gelangt, sondern in ihm selbst, und zwar in jeder Faser gleichmässig und gleich stark, entsteht und mit Aufhören des Drucks sofort wieder verschwindet. So entstehen durch den Kompressionsreiz, soviel aus der indirekten Beobachtung geschlossen werden kann, einmal Zuckungen vom gewöhnlichen raschen Verlauf und andererseits durch Verlängerung des Reizes Zuckungen, bei denen die Kontraktions- und Expansionsphase verschieden weit auseinandergezogen sind, bis bei sehr verlängertem und verstärktem Reiz durch Schädigung schliesslich die Restitutionsphase der Expansion endgültig aufgehoben bleibt. Auch die geringere Schädigung und entsprechend häufigere Wiederholbarkeit der Dauerverkürzung durch Kompressionsreiz bedeutet einen Vorzug gegenüber den chemischen Reizen, bei denen die Gefahr einer irreversibeln Veränderung meist sehr nahe liegt.

Von diesem Gesichtspunkt aus gewinnen die Dauerverkürzungen ein besonderes theoretisches Interesse, indem sie als Übergangsformen Beziehungen zu vermitteln scheinen sowohl zwischen Muskelzuckung und Muskelstarre als auch zwischen den Kontraktionen der quergestreiften und der glatten Muskulatur.

Wenn das Vorkommen von Übergängen für die prinzipielle Gleichartigkeit des den verschiedenen Verkürzungsformen zugrundeliegenden Erregungsvorgangs spricht, so ist andererseits zu diskutieren, warum ein Muskel, wie die einfache Beobachtung lehrt, während seiner Dauerverkürzung auf elektrische Reize mit guten Einzelsackungen reagieren kann, die sich von den gewöhnlichen Zuckungen nur durch die andere Basis unterscheiden, d. h. für sich genommen niedriger, von der ursprünglichen Abszisse aus gerechnet — wegen der mechanischen Unterstützung — höher sind. Ein Muskel, der z. B. in gesättigte Kochsalzlösung getaucht wird, zeigt beide Reaktionsarten zugleich, indem die Hauptkurve der Dauerverkürzung zahlreiche unregelmässige Einzelsacken trägt. Namentlich die Beobachtungen am Veratrinmuskel gaben seit langem Anlass zu solchen Diskussionen, wozu hier noch einige Bemerkungen angeschlossen sein mögen auf Grund des Befundes, dass relativ kräftige Dauerverkürzungen auch noch an sonst unempfindlichen, schlecht erregbaren Muskeln erzeugt werden können.

Es kann nicht darauf eingegangen werden, dass schon innerhalb der quergestreiften Muskulatur zeitliche Unterschiede zwischen dem Verhalten weisser und roter Muskeln und zwischen den Extremen von Insekten- und Schildkrötenmuskeln bestehen, die nicht geringer sind als zwischen quergestreiften und glatten und mit den histologischen Befunden von Sarkoplasmareichtum und Ausbildung der Querstreifung parallel gehen. Sicher ist die rasche Zuckung ein phylogenetisch späterer Erwerb und hat für den Organismus die Bedeutung, durch Vermeidung störender Nachwirkung das exakte Zusammenarbeiten antagonistischer Muskelgruppen zu ermöglichen, einen raschen Wechsel entgegengesetzter Bewegungen, ohne dass ein unnötiger Widerstand vorher tätiger Muskeln zu überwinden ist. Während dies für die relativ einförmigen Leistungen der glatten Muskeln weniger in Betracht kommt, ist der Vorteil für die willkürlichen Bewegungen gross genug, als dass darüber das an sich unökonomische Hin und Her von Zerfall und Wiederaufbau während längerdauernder Verkürzung in Kauf genommen wird, wie es sich an den Aktionsströmen äussert, vergleichbar den rhythmischen Aktionsströmen der Netzhaut bei kontinuierlicher Beleuchtung. Es lässt sich nun, im Sinne der Hering'schen Anschauung von Assimilierung-Dissimilierung, vorstellen, dass die Raschheit einer Zuckung abhängt von dem Vorhandensein einer vorbereiteten, besonders labilen Substanz A,

die auf einen gewöhnlichen Reiz hin in ihrer Gesamtheit zerfällt und die Verkürzungssubstanz liefert und danach unter Beseitigung der Zerfallsprodukte regeneriert wird; dass aber unter aussergewöhnlichen, starken und leicht schädigenden Reizen auch schon frühere Vorstufen B, C... dieser Substanz A angegriffen werden können, die sowohl schwerer und langsamer zerfallen als auch in ihren Zerfallsprodukten schwerer beseitigt werden können, wobei Schnelligkeit und Betrag ihres Zerfalls vom Grade der Reizeinwirkung bestimmt wird. Diese Vorstufen könnten als vorhanden angenommen werden, gleichgültig, ob die Substanz A temporär erschöpft ist oder nicht, müssen im übrigen in einem kräftigen Muskel reichlicher zur Verfügung stehen als in einem schwachen, schlechternährten oder geschädigten Muskel, ungefähr proportional dem für Herbst- und Frühlingsfrösche so verschiedenen Säurebildungsmaximum. Das erstere Verhalten wäre nach der Verworn'schen Ausdrucksweise die Reaktion eines isobolischen Systems, während im anderen Fall nach Art eines heterobolischen Systems reagiert würde. Es ist auch einzusehen, dass eine kompliziertere Leistung vorausgesetzt ist, um eine sehr labile Substanz in bestimmter Menge unzersetzt vorrätig zu halten, wozu durch Ausgleich der inneren Lebensbedingungen eine genügende Konstanz des „milieu interne“ erforderlich ist. Vorkommen von Dauerverkürzungen am quergestreiften Muskel wäre also gleichsam ein Rückfall in eine einfachere, phylogenetisch ältere Stufe. Zu derartigen Reaktionen wäre auch die Totenstarre zu rechnen. Unter diesem Bilde liesse sich das Verhalten der Dauerverkürzungen verständlich machen.

Zusammenfassung.

Ein kurzdauernder allseitiger Druck von **200—300** Atmosphären bleibt ohne Wirkung auf Nerv und Muskel, im Gegensatz zu der erregenden und schädigenden Wirkung lokaler ringförmiger Kompression von zeitlich gleichem Verlauf und **4** Atmosphären Druckstärke, wodurch die bei allseitiger Kompression ausgeschaltete Deformation als wesentlicher Faktor der gewöhnlichen Druckreizung bewiesen wird.

Ein Druckstoss von **300—400** Atmosphären löst — auch am euraesierten Muskel — eine kräftige Zuckung aus, ohne zu schädigen. Diese Reizung kann über hundertmal wiederholt werden, wobei die Erregbarkeit anfangs steigt, später allmählich sinkt.

Ein längerdauernder oder stärkerer Druck bewirkt eine Dauerverkürzung, die keine fibrillären oder „spontanen“ Zuckungen und, am Saitengalvanometer, keine tetanischen Aktionsströme zeigt, auf elektrischen Reiz gut mit Zuckung und Aktionsstrom reagiert und entweder nur solange der Druck besteht andauert oder bei stärkerer Reizung den Druck überdauert und sich mit erhaltener Erregbarkeit mehr oder weniger rasch ausgleicht. Noch heftigere Wirkung führt zu unvollkommen zurückgehender Verkürzung mit dauernder Schädigung und schliesslich zu Totenstarre.

Auch auf elektrisch unerregbare, aber noch nicht abgetötete Muskeln (Erschöpfung, Alkohalnarkose, Entsalzung durch Rohrzuckerlösung) ist der Kompressionsreiz noch wirksam.

Allgemeiner ausgedrückt: 1. Die allseitige Kompression ist bei richtiger Dosierung ein nicht schädigender und stark wirksamer Muskelreiz. 2. Bei der Kompressionsreizung finden sich alle Übergänge von Zuckung zu reversibler Dauerverkürzung bis zur mehr oder weniger irreversibeln Dauerverkürzung und Totenstarre.

Als die physikalisch-chemische Veränderung, die durch hohen Druck im Muskel entsteht und die Erregung auslöst, ist, durch Ausschluss anderer Wirkungsmöglichkeiten, mit Wahrscheinlichkeit die stärkere Dissoziation und Ionisierung der im Muskel vorhandenen schwachen Elektrolyte, die Steigerung der Ionenkonzentration anzusehen.

Die durch Kompression hervorgerufenen Dauerverkürzungen haben mit den thermisch und chemisch hervorgerufenen viel gemeinsam. Sie unterscheiden sich von ihnen durch ihre leichtere Abstufbarkeit und geringere Schädigung und in bezug auf die Reizeinwirkung dadurch, dass die zur Erregung führende Veränderung nicht von aussen an den Muskel gelangt, sondern im Muskel selbst entsteht und alle Fasern gleichmässig betrifft.