

(Aus dem physiologischen Institut der k. k. Universität Wien.)

Beiträge zur Physiologie der Vogelmuskeln.

Von

Dr. **Eduard Schwarzkopf.**

(Mit 3 Textfiguren.)

Marey¹⁾ hat bereits vor 40 Jahren gezeigt, dass 70 Reize in der Sekunde noch nicht hinreichen, um an Vogelmuskeln einen kontinuierlichen Tetanus zu erzeugen.

Charles Richet²⁾ suchte die Reizfrequenz festzustellen, bei welcher die Muskeln verschiedener Tiere in glatten Tetanus verfallen; er hat für Vogelmuskeln ohne Angabe einer Spezies 100 Reize in 1 Sekunde gefunden.

S. Exner³⁾ hat in seiner Untersuchung „Über das Schweben der Raubvögel“ die Vermutung ausgesprochen, dass das Schweben dieser Tiere durch rasch aufeinander folgende vibrierende Kontraktionen der die Flügel bewegenden Muskeln bedingt sei. Die Möglichkeit, solche vibrierende Kontraktionen auszuführen, haben seine eigenen Untersuchungen ergeben, da bei direkter Reizung des Musculus pectoralis major von Mäusebussarden eine Reizfrequenz von 73,1 per Sekunde nicht hinreichte, um einen glatten Tetanus dieses Muskels zu erzielen.

Es hat mir nun Herr Hofrat S. Exner die Anregung gegeben, zu untersuchen, ob eine so hohe Reizfrequenz zur Erreichung eines glatten Tetanus bei allen Muskeln eines Vogels nötig ist, oder ob dieser Befund sich etwa bloss auf die Flügelmuskeln der Vögel bezieht. — Ferner hat S. Exner bei den vibrierenden Kontraktionen des Musculus pectoralis des Mäusebussardes beobachtet, dass am

1) Marey, Du mouvement dans les fonctions de la vie p. 166. Paris 1868.

2) Charles Richet, Physiol. des muscles et des nerfs. Paris 1882.

3) S. Exner, Über das Schweben der Raubvögel. Pflüger's Arch. Bd 114.

Myogramme die kurzen Wellen der Vibration auf langen Wellen superponiert erscheinen, wie dies auch schon früher von Marey¹⁾ abgebildet worden war. Da nun die Vermutung nahe lag, dass die grossen Wellen den Atembewegungen entsprechen, so sollte auch dies genauer untersucht werden. Die Kurve Mareys konnte ja zunächst dahin gedeutet werden, dass zwei Kontraktionswellen-Systeme im Muskel superponiert seien, das langwellige synchron mit der Atmung, das kurzwellige synchron mit den frequenten künstlichen Reizen.

Die Versuche über die Reizfrequenz zur Erzielung eines glatten Tetanus bei verschiedenen Muskeln desselben Vogels wurden einerseits an den Brustmuskeln (*Musculus pectoralis major* und *minor*) andererseits am *Musculus gastrocnemius* der Haustaube (*Columba livia domestica*) angestellt.

Der *Pectoralis major*, der am Brustbeinkamme und am Schlüsselbein entspringt und am Oberarme mit einer kurzen Sehne inseriert, wurde in der Art präpariert, dass er nach Abtragung der Haut von den durch lockeres Bindegewebe verbundenen Nachbarmuskeln mit Schonung aller zuführenden Gefässe und Nerven isoliert und dann die in einen Faden gefasste kurze Sehne von ihrem Ansatz am Oberarm abgeschnitten wurde. Nachdem dies geschehen, war es leicht, den Muskel auch von dem²⁾ darunter liegenden *Musculus pectoralis minor* zu isolieren, so dass er jetzt nur durch seinen Ansatz am Brustbeinkamm und durch die Gefässe und Nerven mit dem übrigen Körper in Verbindung stand; das sehnige Ende wurde mittels eines kurzen Seidenfadens mit dem Schreibhebel des Mareyschen Feder-Myographions verbunden, so dass bei direkter oder indirekter Reizung die Kontraktionen auf der Schreibfläche eines um eine vertikale Achse rotierenden Zylinders aufgezeichnet werden konnten. In einer Versuchsreihe wurde der Muskel von seinem Nerven aus gereizt, indem die Reizelektroden an dem aus der Tiefe der Axilla hervorkommenden Nervenstamme angelegt wurden, während ich in einer zweiten Versuchsreihe den Muskel direkt erregte, wobei als Elektroden zwei Nadeln dienten, deren eine mit ihrer ganzen Länge durch den Muskel längs seines Ansatzes am Brustbeinkamm gestochen war, während die andere das sehnige Ende des Muskels durchbohrte. Zur Reizung wurden Induktions-

1) l. c.

schläge eines du Bois-Reymond'schen Schlittenapparates verwendet, der durch zwei Akkumulatoren gespeist ist und eine sekundäre Rolle von 6500 Windungen besitzt.

Der primäre Stromkreis wurde durch einen an Stelle des Neef'schen Hammers eingeschalteten Bernstein'schen Unterbrecher rhythmisch geöffnet und geschlossen; die Frequenz der Unterbrechungen wurde durch ein gleichzeitig eingeschaltetes Signal auf dem Zylinder registriert. Durch ein zweites Signal wurden gleichzeitig Sekunden resp. halbe Sekunden markiert. Um den Muskel vor Austrocknung und Abkühlung zu schützen, habe ich ihn während des ganzen Versuches mit Wattebauschen bedeckt gehalten, welche mit auf 40° C. erwärmter Locke'scher Lösung getränkt waren. Bei der Präparation des Musculus pectoralis minor habe ich zunächst den Musculus pectoralis major in der oben geschilderten Weise präpariert und dann die lange Sehne des Musculus pectoralis minor mit dem Schreibhebel desselben Myographions verbunden. Als Vertreter der Laufmuskeln wurde der Musculus gastrocnemius verwendet; nachdem ich die Achillessehne mit einem Faden umschlungen und dann durchschnitten hatte, wurde der Muskel mit Schonung der Gefässe vorsichtig von den darunter liegenden Geweben abpräpariert und dann durch den möglichst verkürzten Faden mit dem Schreibhebel verbunden. Die Spannung war durch eine Feder hergestellt, und konnte um mässige Beträge abgeändert werden. Zu den Versuchen wurden Tauben in Äthernarkose verwendet; um Vergleichswerte für beide Arten von Muskeln an demselben Tiere zu erhalten, habe ich wo möglich an beiden Brustmuskeln oder wenigstens an einem von ihnen und hernach immer am Gastrocnemius die zur Erzielung eines glatten Tetanus notwendige Reizfrequenz ermittelt. Die für die letztere an Flügelmuskeln gewonnenen Befunde Marey's, Richet's und Exner's sind durch meine Untersuchungen im grossen und ganzen bestätigt worden. Wenngleich sich bei einer grossen Anzahl von Versuchen erhebliche Schwankungen zeigten, so ergab sich doch mit Sicherheit, dass zur Auslösung eines glatten Tetanus wenigstens 70 Reize in der Sekunde auf den Taubenmuskel einwirken müssen. Bei manchen Tauben konnte schon durch 68 bis 77 Reize in der Sekunde der glatte Tetanus hervorgerufen werden, bei anderen aber waren hierzu 94, 97, 100, 122, 124 Reize in der Sekunde notwendig.

Aus meinen Untersuchungen ergab sich für den Gastrocnemius der Taube immer dieselbe Reizfrequenz zur Erzielung eines kontinuierlichen Tetanus wie für die Flügelmuskeln. Die Vermutung, dass nur die letzteren so hoher Reizfrequenz bedürfen, hat sich also nicht bewahrheitet.

Es sind demnach zur Erzeugung eines glatten Tetanus an den Fliegmuskeln der Taube ebenso hohe Reizfrequenzen erforderlich wie an den Laufmuskeln.

Angesichts der bekannten Verschiedenheit¹⁾ roter und weisser Muskeln bei anderen Tieren muss diese auffallende Tatsache als solche hingenommen werden, da mir eine Deutung derselben nicht möglich erscheint.

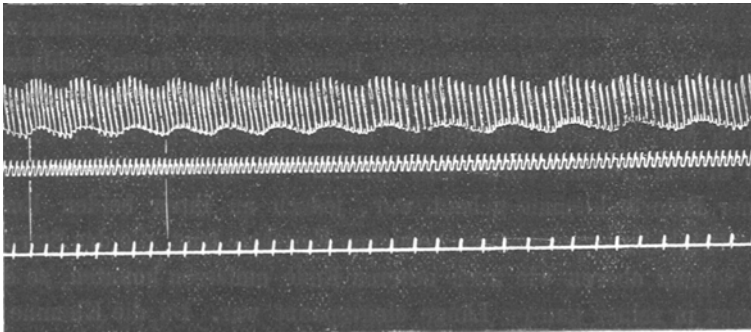


Fig. 1.

Die zweite Frage, welche hier behandelt werden soll, knüpft an die Beobachtungen Marey's²⁾ und Exners³⁾ an: dass die durch Reizung von Flügelmuskeln erzeugten Kontraktionen auf grosse Wellen aufgesetzt sind. Marey hat sich über das Wesen dieser von ihm abgebildeten Erscheinung nicht ausgesprochen. S. Exner hat dieselbe an den Brustmuskeln des Mäusebussardes beobachtet und die grossen Wellen als mit der Atmung zusammenhängend erkannt.

1) H. Kronecker und W. Stirling (Arch. f. Physiol. 1878) haben gefunden, dass zur Erzielung eines glatten Tetanus bei den roten und weissen Muskeln des Kaninchens eine verschiedene Reizfrequenz erforderlich ist. Während die weissen Muskeln 20—30 Reize in der Sekunde zu einem glatten Tetanus bedürfen, genügen für rote Muskeln bereits zehn Reize.

2) l. c.

3) l. c.

Fig. 1 gibt ein Myogramm, wie es bei direkter Reizung des *Musculus pectoralis major* einer Taube bei einer Reizfrequenz von 8·7 Reizen in der Sekunde erhalten wurde.

Diese Erscheinung ist um so bemerkenswerter, als die grossen Wellen, auf denen die kurzen Wellen aufsitzen, in den meisten Fällen vor der Reizung nicht vorhanden sind, so dass also vor der Reizung der Muskelschreiber eine vollkommen gerade Abszissenlinie zeichnet.

In denjenigen Fällen, in denen bereits vor der Reizung des Muskels schwache Wellen des Muskelzeichners beobachtet wurden, war der Synchronismus dieser mit den Atembewegungen schon mit blossen Auge zu erkennen. Reizte man jetzt den Muskel direkt oder indirekt vom unversehrten Nervenstamme, so behielten immer die grossen Wellen ihren Rhythmus, kamen jedoch viel deutlicher zum Vorschein. Diese Beobachtungen liessen bereits darauf schliessen, dass die grossen Wellen Bewegungen des Sternums entsprechen und durch eine geeignete Fixation des letzteren beseitigt werden können. Zu diesem Zwecke wurde eine Klemme konstruiert, die nach Art einer Retortenklemme gebaut war, jedoch an ihren beiden Enden rechtwinkelig gegeneinander gebogene Fortsätze trug, die das Sternum an seinem oberen wie auch unteren Ende umfassen konnten, so dass dieses in seiner ganzen Länge eingespannt war. Da die Klemme an einem fixen Stativ leicht in jeder Lage festgestellt werden konnte, so war dadurch eine vollkommene Ruhestellung des Sternums erreicht, ohne die übrigen Bewegungen zu hindern. Reizte man jetzt direkt oder indirekt den *Musculus pectoralis major* oder *minor* mit denselben Reizfrequenzen, die bei nichtfixiertem Sternum die oben bezeichneten Erscheinungen erzeugt hatten, so blieben die langen Wellen vollständig aus. Löste man die Fixation des Sternums, so traten die langen Wellen sofort wieder auf. Reizte man das periphere Ende des durchschnittenen Nervenstammes, so waren (auch bei nicht fixiertem Sternum) jene grossen Wellen nicht zu erreichen, ein Hinweis darauf, dass das Auftreten der grossen Wellen durch sensible Reize bedingt ist, welche die Atembewegungen vergrössern.

Diese grossen Wellenzüge konnte man auch bei nicht fixiertem Sternum jederzeit deutlicher machen, wenn man das Tier durch Zuhaltung der Schnabel- und Nasenöffnungen oder durch teilweise Abklemmung der Trachea an seiner Atmung behinderte. — Daraus geht hervor, dass wir in jenen langen Wellen nicht Kontraktionswellen

des zum Versuche verwendeten Muskels, sondern Atembewegungen des Sternums zu erblicken haben. Diese sind beim ruhigen Atmen unmerklich, wachsen aber unter Umständen mächtig an. Um dies noch deutlicher zu beweisen, versuchte ich auch den Rhythmus der Atmung zu verändern, in der

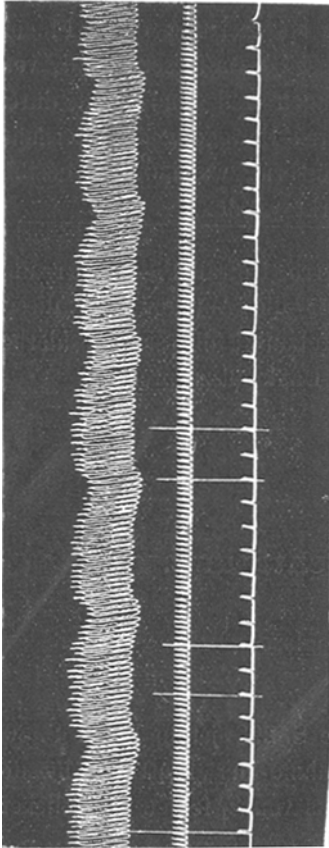


Fig. 2.

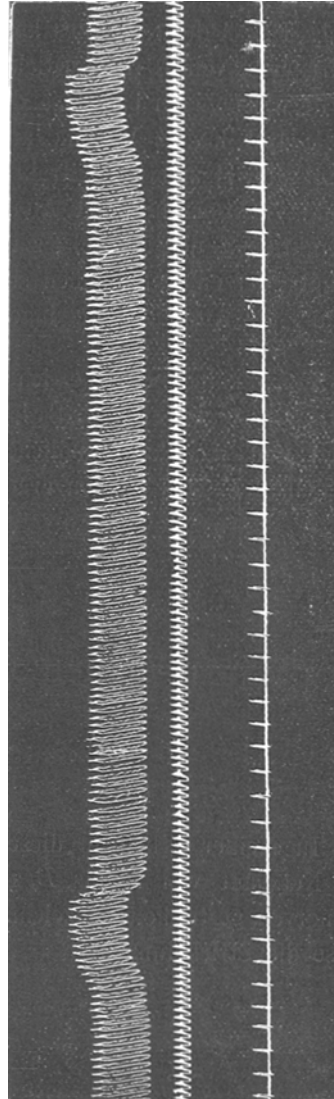


Fig. 3.

Erwägung, dass sich dadurch bei Reizung des Muskels auch der Rhythmus der langen Wellen ändern müsste.

Die Veränderung des Atmungsrythmus bewirkte ich durch beiderseitige Vagusdurchschneidung. Die hierdurch verursachte Verlangsamung der Atmung und gleichzeitige Verlängerung der Inspiration kamen bei direkter Muskelreizung oder auch bei Reizung

des unversehrten Nervenstammes in grossen Wellen deutlich zum Ausdrucke.

Diese Erscheinungen zeigen sich in den Kurven Fig. 2 und 3. Aus meinen Untersuchungen ergeben sich demnach folgende Sätze:

1. Das Auftreten eines kontinuierlichen Tetanus erst bei einer Reizfrequenz von 70 in der Sekunde ist keine spezifische Eigenschaft der Fliegmuskeln der Taube, sondern kommt auch ihren Laufmuskeln zu.

2. Die langen Wellen, auf denen bei Reizung eines Flügel-muskels die einzelnen Kontraktionen desselben aufgesetzt sind, verlaufen synchron mit den Atembewegungen und sind nicht durch Kontraktionen des Muskels, sondern durch Bewegung des Sternums bedingt, dessen Exkursionen sich vergrössern, wenn durch sensible Reizung die Atmungsbewegungen verstärkt werden.

Zum Schluss erlaube ich mir Herrn Hofrat S. Exner und Herrn Assistenten Dr. C. Schwarz für die Anregung zu dieser Arbeit und für die freundliche Unterstützung, die sie mir hierbei angedeihen liessen, meinen ergebensten Dank auszusprechen.

Druckfehler-Berichtigung.

Von

P. Grützner (Tübingen).

In meiner Arbeit in diesem Bande S. 298 ist in Fig. 1 S. 301 die Netzhaut von *A* bis *B* mit Ausnahme der Eintrittsstelle des Sehnerven gestrichelt zu zeichnen. Links von *S*₁ fehlen irrtümlicherweise die Strichelungen.
