

formel derselben ist: Schneidezähne  $\frac{3}{3}$ , Eckzähne  $\frac{1}{1}$ , Prämolaren  $\frac{4}{4}$ , Molaren  $\frac{1}{2}$ . Der einzige obere Höckerzahn ist im allgemeinen dem der übrigen Caniden ähnlich; der untere Fleischzahn hat innen eine Spitze und hinten einen Sporn, an dessen einer Seite eine kleine scharfe Kante sitzt. Das Maul ist oberhalb der Eckzahnfächer etwas zusammengezogen (contracted), wodurch eine seitliche Anschwellung entsteht. Die Augenhöhle ist nicht größer. Die Joehgrube ist kurz. Die Nasenbeine sind hinten verengert, in der Mitte etwas zusammengezogen und vorn verbreitert. Die Zähne haben Teil an dem kräftigen Charakter des Schädels, mit Ausnahme der Schneidezähne, die klein und schmal sind.

Außer den von Lund aufgestellten Arten — von denen nur wenig mehr als Namen bekannt sind — führen H. Gervais und F. Ameghino („Les Mammifères foss. de l'Amérique du Sud“ 1880, p. 37) noch folgende Arten fossiler Hunde an, deren Ueberreste im Diluvium Südamerikas gefunden sind: *C. azarae* foss. Amegh. (*C. fulvus* foss. Brav.), kleiner als der lebende *C. azarae*, übrigens sehr wenig von ihm verschieden; er ist bezeichnend für das obere Pampasgebiet, auf dem die Nach-Pampasanschwemmungen (alluvions post-pampéennes) ruhen. *C. cultridens* Gerv. et Amegh., aus der Provinz Buenos-Ayres der Argentinä, von kleinerer Figur als *C. azarae*. *C. jubatus* Desmarest (*C. campestris* Max. de Wied) aus der Pampasformation. *C. protojubatus* Gerv. et Amegh. (*C. pampaeus* Brav.) nach einem fast vollständigen Schädel sehr ähnlich dem lebenden *C. jubatus*. *C. avus* Burmeister's (*C. platensis* Brav.) aus der Provinz Buenos-Ayres, von Burmeister anfangs sehr nahe gestellt dem *C. magellanicus*, später dem *C. azarae*. *C. vulpinus* Brav., ausgezeichnet durch die einander sehr nahe stehenden Lückenzähne.

M. Wilekens (Wien).

## Ueber antagonistische Polwirkungen bei elektrischer Muskelreizung.

Biedermann, Ueber das Herz von *Helix pomatia* (Wiener Sitzungsber. LXXXIX. III. Abt. 1884). — Derselbe, Ueber die elektrische Erregung des Schließmuskels von *Anodonta* (Wiener Sitzungsber. XCI. III. Abt. 1885). — Derselbe, Ueber Hemmungserscheinungen bei elektrischer Reizung quergestreifter Muskeln und über positiv-kathodische Polarisation (ebenda XCII. III. Abt. 1885).

Bei Untersuchung der Wirkungsweise des elektrischen Stromes auf Muskel und Nerven fanden bisher vorzugsweise diejenigen Erscheinungen Berücksichtigung, welche sich unmittelbar als Verkürzung des direkt oder indirekt gereizten Muskels darbieten; und in dieser Beziehung durfte das Gesetz der polaren Erregung als der umfas-

sendste Ausdruck der bekannten Thatsachen gelten. Die der Erregung zugrunde liegenden Veränderungen der Muskel- oder Nervensubstanz erscheinen diesem Gesetze zufolge bei der Schließung auf die physiologische Kathode d. i. die Gesamtheit aller Austrittsstellen des Stromes aus der erregbaren Substanz, bei der Oeffnung auf die physiologische Anode d. i. die Gesamtheit der Eintrittsstellen beschränkt und pflanzen sich von hier aus durch Leitung von Querschnitt zu Querschnitt fort. In innigster Beziehung zu den sichtbaren Reizerfolgen, den Erregungserscheinungen im engern Sinne, stehen andersartige Stromeswirkungen, die sich bisher nur indirekt durch Veränderungen der Erregbarkeit und des Leitungsvermögens nachweisen ließen. Ungeachtet zahlreicher und zum teil mustergiltiger Arbeiten (es sei hier nur an Pflüger's klassische Untersuchungen über die elektrotischen Erregbarkeitsveränderungen markhaltiger Nerven erinnert) sind jedoch die Wechselbeziehungen zwischen den Erregungserscheinungen im engern Sinne und jenen elektrotischen Veränderungen noch vielfach unklar, und es bedarf insbesondere die Frage nach der polaren Entstehung der letztern eingehender Untersuchung. Dass in dieser Beziehung noch viel zu thun übrig bleibt, hat seinen Grund wohl hauptsächlich in dem Umstande, dass man sich fast ausschließlich bestrebt, die betreffenden Verhältnisse an einem grade hierzu wenig geeigneten Objekte, dem markhaltigen Nerven, aufzuklären, wo die Bedingungen der elektrischen Erregung äußerst komplizierte sind und insbesondere die Einwirkung des physikalischen Elektrotonus vielfach störend entgegentritt. Es erscheint daher unter allen Umständen zweckmäßiger, die Untersuchung zunächst auf regelmäßig gebaute Muskeln zu beschränken.

Ein wesentlicher Fortschritt in der angedeuteten Richtung wurde neuerdings durch Hering angebahnt, indem er das Studium der sogenannten sekundär-elektromotorischen Erscheinungen als methodisches Hilfsmittel bei Untersuchung der elektrischen Erregung einführte, wodurch man in zahlreichen Fällen ein außerordentlich viel vollkommeneres Bild von den durch den Strom bewirkten Veränderungen der irritablen Substanzen gewinnt, als es die Beobachtung der mechanischen Reizerfolge an sich zu geben vermag. Doch darf die Bedeutung der letzteren nicht unterschätzt werden, und oft gewähren dieselben eine sehr erwünschte Bestätigung und Ergänzung der auf dem früher angedeuteten Wege gewonnenen Resultate. Dies gilt insbesondere von der Untersuchung der Folgeerscheinungen der elektrischen Reizung tonisch kontrahierter Muskeln, d. h. solcher, die sich bei Einwirkung des Stromes bereits in einem dauernden stetigen Erregungszustande befinden. Hier ergänzen sich, wie im folgenden zu zeigen sein wird, beide Untersuchungsmethoden, die Prüfung der Gestaltveränderungen des gereizten Muskels einerseits und die Feststellung des galvanischen Verhaltens nach Beendigung

der Reizung anderseits, und man kann sagen, dass ein befriedigender Einblick in das Wesen der durch den Strom bewirkten Veränderungen in der That erst durch die Kombinierung beider Untersuchungsmethoden zu gewinnen ist.

Im folgenden sollen in kurzem die wesentlichsten Ergebnisse einer derartigen auf 3 verschiedene Objekte sich erstreckenden Untersuchung mitgeteilt werden.

Ich beginne mit der Besprechung der mechanischen Reizerfolge bei elektrischer Erregung des Herzmuskels, da sich die Verhältnisse hier am übersichtlichsten gestalten.

Bereits vor längerer Zeit zeigte Engelmann, dass der Ventrikel des Froschherzens ungeachtet seiner Zusammensetzung aus mikroskopisch kleinen Spindelzellen dem elektrischen Strom gegenüber sich durchaus so verhält, wie ein parallelfaseriger, monomeres Stammesmuskel, indem die einzelnen, anatomisch gesonderten Zellindividuen physiologisch leitend mit einander verbunden sind, sodass eine direkte Fortpflanzung der Erregung von Zelle zu Zelle möglich ist und die Ventrikelwand daher gewissermaßen wie aus einer gleichartigen, erregbaren Substanz gebildet erscheint. Das Gesetz der polaren Erregung gilt demgemäß für den Herzmuskel auch nicht in dem Sinne, wie für polymere quergestreifte Muskeln, wo jedem einzelnen Teilstücke je eine physiologische Kathode und Anode entspricht, sondern wie für monomere längsdurchströmte Muskeln, bei welchen die Erregung primär nur an zwei Stellen (der Ein- und Austrittsstelle des Stromes) ausgelöst wird. Ohne an dieser Stelle auf die experimentellen Thatsachen näher einzugehen, welche Engelmann zum Beweise der eben besprochenen Verhältnisse beigebracht hat und die in dieser Zeitschrift zum teil bereits Erwähnung fanden (Bd. I. 1881. S. 749 f.), sei nur hervorgehoben, dass man die ausschließliche Wirksamkeit der Kathode oder Anode bei Schließung beziehungsweise Öffnung eines Kettenstromes auch mittels der sogenannten unipolaren Methode am diastolisch erschlafften Ventrikel des Froschherzens leicht nachzuweisen vermag. Man setzt zu diesem Zwecke die eine Elektrode auf irgend eine indifferente Stelle des Rumpfes und berührt mit der andern die Oberfläche des blutgefüllten, in situ befindlichen Ventrikels, nachdem derselbe vorher mittels eines von Bernstein angegebenen Verfahrens durch Abquetschen an der Vorhofsgrenze ruhig gestellt wurde. Es zeigt sich dann, dass eine systolische Kontraktion bei Schließung des Stromes nur in dem Falle eintritt, wenn die Berührung mit der Kathode erfolgt, während eine Öffnungskontraktion umgekehrt nur nach längerer Berührung mit der Anode erzielt werden kann. Bis hierher stimmt daher das Verhalten des Herzmuskels gegen den Strom durchaus mit dem eines beliebigen Skelettmuskels überein. Ein auf den ersten Blick sehr auffallender Unterschied scheint sich jedoch zu ergeben, wenn man mit den er-

währten Befunden die Ergebnisse der Reizung während einer systolischen Zusammenziehung vergleicht. Mit besonderer Klarheit treten die betreffenden Erscheinungen an dem zartwandigen Herzen von *Helix pomatia* hervor, das sich zu diesen Versuchen auch schon deshalb vorzüglich eignet, weil man dasselbe leicht in einen Zustand lang anhaltender tonischer Kontraktion zu versetzen vermag, was beim Froschherzen nur schwer gelingt.

Wird das freipräparierte Schneckenherz nach Unterbindung des abführenden Gefäßstammes mit einer entsprechenden Kanüle verbunden, so lässt sich bei Füllung mit dem Blute des Tieres der Innendruck der Flüssigkeit leicht beliebig variieren, und man überzeugt sich bei dieser Gelegenheit, dass die rhythmischen Zusammenziehungen des Ventrikels zum großen Teil nur durch die Wandspannung bedingt und unterhalten werden. Sinkt der Innendruck auf Null, so hören stets auch die Kontraktionen auf, deren Zahl bis zu einer gewissen Grenze mit der Drucksteigerung wächst. Wirkt unmittelbar nach Herstellung des Präparates ein beträchtlicher Druck auf die Innenwand des Ventrikels dauernd ein, so kommt es in der Regel nach einer Reihe abnehmender Pulsationen zu einer anhaltenden Ruhe des Herzens im Zustande systolischer Kontraktion. Leitet man nun mittels unpolarisierbarer Elektroden einen Kettenstrom von entsprechender Stärke in der Längsrichtung durch das Präparat, so beobachtet man bei Schließung des Stromkreises in allen Fällen eine sofortige Erschlaffung des Ventrikels, die jedoch bemerkenswerterweise niemals gleichzeitig an allen Punkten der durchflossenen Strecke erfolgt, sondern ausnahmslos an dem Ende beginnt, wo der Strom eintritt, also an der Anode. Die Erschlaffung verbreitet sich unter Umständen von hier aus in Form einer Welle über den ganzen Ventrikel, und falls der Strom geschlossen bleibt, pulsiert jener je nach der Richtung des letztern so, dass die „Erschlaffungswelle“ bald von der Spitze zur Basis, bald umgekehrt verläuft. Nicht selten sieht man nach Oeffnung des Stromes die Erscheinung sich umkehren, indem jetzt bei den ersten 2—3 der Oeffnung folgenden Diastolen die Erschlaffung an der Kathodenseite beginnt und von hier aus über den Ventrikel abläuft. Besonders instruktiv sind Versuche, bei welchen es gelungen ist den Ventrikel durch Quetschung in der Mitte in zwei erregbare, durch eine schmale unerregbare Zone getrennte Hälften zu teilen. Schickt man durch ein derartiges Präparat einen Kettenstrom in  $\uparrow$  oder  $\downarrow$  Richtung, so sieht man stets nur die anodische Hälfte erschlaffen, die kathodische lässt entweder keinerlei Veränderungen erkennen, oder sie kontrahiert sich deutlich bei Schließung des Stromes, wenn ihr Tonus minder ausgeprägt war. Bei Oeffnung des Kreises kehrt sich günstigen Falles dieses Verhalten gradezu um: jetzt erschlafft der kathodische Ventrikelabschnitt, während der anodische sich zusammenzieht. Auch am Froschherzen gelingt es bei geeig-

netem Verfahren die gleichen Erscheinungen wahrzunehmen. Bedient man sich der oben erwähnten unipolaren Reizmethode und lässt man den Strom grade im Beginn einer Systole durch die den bloßgelegten Ventrikel des langsam schlagenden Herzens berührende Elektrode eintreten, so sieht man als erste Wirkung schwacher Reizung regelmäßig eine Erschlaffung in der nächsten Umgebung der Berührungsstelle eintreten, die sich bei jeder neuen systolischen Zusammenziehung wiederholt, solange der Strom geschlossen bleibt. Auch hier kehrt sich die Erscheinung um, wenn man den Strom im geeigneten Momente (während der stärksten systolischen Zusammenziehung) öffnet, nachdem er vorher längere Zeit durch die das Herz berührende Elektrode ausgetreten war. Die mitgeteilten Erfahrungen lehren, dass der elektrische Strom, welcher bei direkter Einwirkung den erschlafften, ruhenden Muskel zur Kontraktion anregt, eine schon bestehende Erregung in nicht minder gesetzmäßiger Weise zu hemmen und so eine Erschlaffung des kontrahierten Muskels herbeizuführen vermag. Ja man kann sogar zeigen, dass sich diese „Hemmung“ im Herzmuskel in ganz ähnlicher Weise wie die „Erregung“ vom Orte ihrer Entstehung aus fortpflanzt. Da es sich in beiden Fällen um reine, nur hinsichtlich des Entstehungsortes verschiedene Polwirkungen handelt, kann man berechtigter Weise ebenso von zwei verschiedenen „Hemmungen“, einer Schließungs- und Oeffnungshemmung oder besser einer anodischen und kathodischen Hemmung sprechen, wie man auch zwei gleichwertige Erregungen als Schließungs- und Oeffnungserregung unterscheidet.

Um den Schlüssen, welche man aufgrund der vorerwähnten Beobachtungen am Herzmuskel bezüglich der Wirkungsweise des elektrischen Stromes ziehen kann, eine breitere Grundlage zu geben, schien es wünschenswert, analoge Erscheinungen auch noch an anderen Objekten und insbesondere am quergestreiften Stammesmuskel nachzuweisen. Es ist ohne weiteres klar, dass sich in diesem Falle hemmende Wirkungen des Stromes durch entsprechende Gestaltveränderungen des gereizten Muskels nur dann verraten können, wenn derselbe sich in einem gleichmäßigen, stetigen Kontraktionszustand befindet, während andernfalls nur die gewöhnlichen Erregungsercheinungen direkt beobachtet werden können, und es musste daher zunächst ein Mittel gefunden werden, eine derartige „tonische“ Erregung herbeizuführen. Tetanisieren vom Nerven aus, woran man wohl auch denken konnte, erwies sich in der Folge als ungeeignet, dagegen führte die Vergiftung mit Veratrin schließlich zu dem gewünschten Ziele.

Es ist seit lange bekannt, dass quergestreifte Muskeln nach Vergiftung mit Veratrin in einen ganz eigentümlichen Zustand geraten, in dem sie jeden kurzen Reiz mit einer lang anhaltenden, tetanischen

oder wohl richtiger „tonischen“ Kontraktion beantworten. Befestigt man nun ein so vorbereitetes Sartoriuspräparat im Hering'schen Doppelmyographen, indem man zugleich die Mitte des Muskels leicht klemmt, sodass beide Hälften ihre Gestaltveränderungen gesondert verzeichnen, und schließt man einen Kettenstrom von mittlerer Stärke, unmittelbar nachdem durch einen Momentanreiz der charakteristische Veratrin-Tetanus erzeugt wurde, so sieht man die anodische Hälfte sich bei der Schließung sofort beträchtlich verlängern, während in der Regel gleichzeitig die kathodische Muskelhälfte sich noch etwas mehr verkürzt oder aber keinerlei merkliche Längenänderungen erkennen lässt. Bei Oeffnung des Stromes treten dann günstigen Falles grade entgegengesetzte Gestaltveränderungen beider Muskelhälften ein, indem sich nun die anodische (infolge der Oeffnungserregung) deutlich verkürzt, während zugleich die kathodische stärker erschläfft, als es ohne Hinzukommen der Reizung voraussichtlich der Fall gewesen wäre.

Wie bei dem Herzmuskel sehen wir also auch hier als Folgen der elektrischen Erregung mit dem Kettenstrom polare und zwar antagonistische Veränderungen auftreten, die sich einerseits durch Kontraktion, anderseits durch Erschlaffung vorher kontrahierter Teile verraten.

Da sich aus dem parallelfaserigen, glatten Schließmuskel unserer *Anodonta*-Arten mit leichter Mühe ein Präparat gewinnen lässt, das in Form und Größe etwa einem mittlern Sartorius vom Frosche entspricht, und wie dieser der elektrischen Reizung mittels unpolarisierbarer Elektroden zugänglich gemacht werden kann, so schien sich dieser Muskel für den vorliegenden Zweck um so besser zu eignen, als er, wie schon Bernstein fand, unmittelbar nach den bei der Präparation nötigen Eingriffen in eine außerordentlich starke und stundenlang anhaltende, tonische Kontraktion verfällt. Allein grade dieser ungewöhnlichen Intensität des „Tonus“ im Verein mit der Trägheit aller Reaktionen bei künstlicher Reizung dürfte es zuzuschreiben sein, dass der Erfolg hinter den gehegten Erwartungen zurückblieb, indem weder bei der Schließung noch bei der Oeffnung des Reizstromes eine erhebliche Verlängerung der anodischen, bezüglich kathodischen Muskelhälfte mittels derselben graphischen Methode nachweisbar war, welche bei dem veratrinisierten Sartorius so überzeugende Resultate lieferte. Demungeachtet sprechen jedoch die später zu erörternden sekundär-elektromotorischen Erscheinungen an demselben Objekte ganz unzweifelhaft für das Vorhandensein polarer Hemmungswirkungen, und es dürfte lediglich der geringen Empfindlichkeit der angewendeten graphischen Methode zuzuschreiben sein, wenn es bisher nicht gelungen ist, auch den mechanischen Erfolg der Hemmung nachzuweisen.

Im übrigen bieten die schon vor längerer Zeit von Fick (Beitr.

z. vergl. Physiologie d. irritablen Substanzen. 1863.) untersuchten Gestaltveränderungen des elektrisch gereizten Muschelmuskels an und für sich in vieler Beziehung Interesse.

Vor allem erscheint bemerkenswert, dass, solange noch ein starker Tonus des Muskels vorhanden ist, stets nur die Oeffnung eines Kettenstromes in sichtbarer Weise erregend wirkt, die Schließung dagegen in der Regel ganz wirkungslos bleibt, während umgekehrt diese letztere in den Vordergrund tritt, sobald sich der Muskel in möglichst erschlafftem Zustande befindet. Hiermit steht in Uebereinstimmung, dass kurzdauernde und daher insbesondere induzierte Ströme den tonisch verkürzten Muskel auch selbst dann nicht sichtbar zu erregen vermögen, wenn sie in rascher Folge (tetanisierend) einwirken. Dagegen gelingt es immer leicht, Tetanus des erschlafften Muskels sowohl mittels des Schlitteninduktoriums wie auch durch rhythmische Unterbrechung eines Kettenstromes zu bewirken. Letzternfalls genügt hierzu schon eine sehr langsame Aufeinanderfolge von Schließungen.

Sowohl die Schließungs- wie auch die Oeffnungskontraktion des Muschelmuskels entspricht auch abgesehen von dem verschiedenen zeitlichen Verlaufe nicht dem, was man bei Reizung quergestreifter Muskeln als „Zuckung“ bezeichnet; es handelt sich nicht um eine successive oder auch gleichzeitige Erregung sämtlicher Querschnitte des Muskels, sondern die betreffenden Gestaltveränderungen entsprechen vielmehr der Schließungs- beziehungsweise Oeffnungsdauerkontraktion quergestreifter Muskeln, indem sie sich wie diese vorzugsweise auf die polaren Abschnitte beschränken, wie sich besonders schön bei Fixierung der Muskelmitte und gesonderter Verzeichnung der Gestaltveränderung jeder Hälfte zeigen lässt. Aus diesem Verhalten geht schon hervor, dass die Erregung auch in diesem Falle nicht in der Kontinuität des Muskels an der Grenze jeder einzelnen Faserzelle stattfindet, sondern wie bei einem monomeren Muskel nur an der Ein- und Austrittsstelle des Stromes in beziehungsweise aus dem Gesamtmuskel. Noch deutlicher zeigt dies der Erfolg der einseitigen Abtötung der Faserenden, indem nach einem solchen Eingriffe immer diejenige Stromesrichtung stärker oder allein erregend wirkt, bei welcher der Strom an dem unversehrten Muskelende aus- oder eintritt. Der Schließmuskel von *Anodonta* verhält sich also dem Strome gegenüber ganz ebenso, wie nach Engelmann's Untersuchungen der Ureter des Kaninchens und der Herzmuskel.

An die mitgeteilten Erfahrungen über Erregungs- und Hemmungserscheinungen bei elektrischer Reizung ruhender und dauernd erregter Muskeln schließen auf das engste die Ergebnisse der Untersuchung des galvanischen Verhaltens derartiger Präparate unmittelbar nach Beendigung der Reizung an.

Da sich erregte, thätige Muskelsubstanz in unmittelbarem Kon-

takt mit unerregter zu dieser letztern negativ elektrisch verhält, so ergibt sich mit Berücksichtigung des Gesetzes der polaren Erregung als notwendige Folge, dass ein Muskel, sei es nun ein quergestreifter oder ein glatter, nach jeder elektrischen Reizung ganz abgesehen von etwaigen, physikalischen Polarisationserscheinungen, in bestimmter gesetzmäßiger Weise elektromotorisch wirksam werden muss und zwar in verschiedenem Sinne, je nachdem es sich um einen erschlafften, also in relativem Ruhezustand befindlichen, oder um einen tonisch kontrahierten Muskel handelt.

Nehmen wir zunächst den einfachsten Fall an, es handle sich um Reizung eines parallel-faserigen, monomeren und ruhenden Stammes Muskels, etwa des Sartorius vom Frosehe, so lässt sich dem Gesagten zufolge erwarten, dass nach Oeffnung eines genügend starken Kettenstromes, nachdem derselbe vorher den Muskel einige Zeit in der Längsrichtung durchfloss, mittels des Galvanometers gesetzmäßige Spannungsdifferenzen sowohl bei Ableitung von der anodischen wie kathodischen Muskelhälfte nachweisbar sein werden. (Die Fußpunkte des ableitenden Bogens berühren hierbei die Muskelmitte und je ein Sehnenende.) Die Oeffnungserregung an der Anode muss zur Entstehung eines in der entsprechenden Hälfte auftretenden Nachstromes Anlass geben, dessen Richtung mit der des Reizstromes im Muskel zusammenfällt („positiv-anodische Polarisation“ Hering's), während die kathodischen Faserstellen teils infolge der allmählich abklingenden Schließungserregung, teils infolge anderweitiger durch den Strom bedingter Veränderungen sich in der Regel mehr oder weniger negativ zur Muskelmitte verhalten und daher einen dem Reizstrom entgegengesetzten, negativen Nachstrom der kathodischen Hälfte bedingen werden (Hering's „negativ-kathodische Polarisation“). Vermeidet man die Anwendung übermäßig starker Ströme, so lassen sich, wie Hering zeigte, innerhalb der interpolaren Strecke niemals irgend erhebliche Spannungsdifferenzen nachweisen; eine innere, positive oder negative Polarisation im Sinne du Bois Reymond's ist also nicht vorhanden<sup>1)</sup>.

Die oben beschriebenen Gestaltveränderungen des während einer systolischen Kontraktion mit dem Kettenstrom gereizten Herzmuskels lassen ein wesentlich verschiedenes Verhalten der sekundär elektromotorischen Erscheinungen erwarten. Leider stößt aber hier die Untersuchung auf große, hauptsächlich in der Kleinheit des Objektes begründete Schwierigkeiten, wogegen der durch einen starken Tonus ausgezeichnete Muschelschließmuskel sich grade für diesen Zweck außerordentlich gut zu eignen scheint.

Wie schon erwähnt, kann man aus dem an und für sich viel zu dicken Muskel leicht dünnere, regelmäßig geformte Streifen ausschneiden, welche beiderseits noch mit den Schalen in Verbindung stehend

1) Vergl. Biolog. Centralblatt Bd. IV. 1885. S. 378 ff.

Polarisationsversuche ganz in derselben Weise gestatten, wie der unversehrte, mit Knochenstumpfen versehene Sartorius des Frosches. Ist der Muskel möglichst erschlaft, so stimmen denn auch die sekundär-elektromotorischen Erscheinungen in allen wesentlichen Punkten mit denen überein, welche man unter gewöhnlichen Verhältnissen am Sartorius beobachtet. Infolge des sehr langsamen Abklingens der Schließungserregung erreicht jedoch der negativ-kathodische Nachstrom hier eine vergleichsweise bedeutendere Stärke. Auch bei Ableitung von der anodischen Muskelhälfte beobachtet man ganz wie am Sartorius bei Aussendung schwächerer Ströme oder bei kurzer Schließungszeit stärkerer nur negative Nachströme, denen sich jedoch positive anschließen, sobald die Bedingungen zur Auslösung von Oeffnungserregung gegeben sind. Bei genügender Stärke und Schließungsdauer des Reizstromes kommt es dann wohl auch zu rein positiv-anodischer Polarisation. Durch einseitige Abtötung der Muskelenden oder Ableitung von zwei der interpolaren Strecke angehörigen Punkten lässt sich leicht zeigen, dass sowohl der positiv-anodische wie auch der negativ-kathodische Nachstrom durch polare Veränderungen des Muskels bedingt sind. Mit Rücksicht auf die Zusammensetzung des Muschelmuskels aus einzelnen Zellen ist es besonders bemerkenswert, dass innerhalb der interpolaren Strecke stets nur vergleichsweise unerhebliche Spannungsdifferenzen beobachtet werden, wenn man die Möglichkeit der Fortleitung der Erregung von den Polen her ausschließt.

Handelt es sich nun um ein frischeres Präparat mit beträchtlichem Tonus, so zeigt sich das galvanische Verhalten nach der Reizung wesentlich verschieden, und vor allem sind es starke Ablenkungen im Sinne eines dem Reizstrom gleichgerichteten positiven Polarisationsstromes, welche unter diesen Verhältnissen bei Ableitung von der kathodischen Muskelhälfte die Aufmerksamkeit auf sich ziehen. Fragt man nach der Ursache dieses positiv-kathodischen Nachstromes, so kann zunächst nicht davon die Rede sein, denselben im Sinne du Bois-Reymond's als Ausdruck einer innern positiven Polarisation des ganzen Gebildes anzusehen, denn dagegen spricht nicht nur das Fehlen irgend beträchtlicher Spannungsdifferenzen innerhalb der interpolaren Strecke, sondern auch die Thatsache, dass es nach einseitiger Abtötung des anodischen Endes und dadurch bedingter Ausschaltung der Oeffnungserregung leicht gelingt, gegensinnige Nachströme von der Kathoden- und Anodenhälfte des Muskels abzuleiten. Berücksichtigt man nun aber das oben beschriebene Verhalten des tonisch kontrahierten Herzmuskels gegen den elektrischen Strom und erwägt man, dass, wie sich in der That zeigen lässt, jede erschlaftete Stelle der Ventrikelwand sich positiv verhält zu jeder andern noch in Kontraktion begriffenen, so ist leicht ersichtlich, dass das galvanische

Verhalten des mit dem Kettenstrom gereizten Herzmuskels sich ganz ähnlich dem des Muschelmuskels unter gleichen Umständen gestalten müsste, insbesondere hinsichtlich der positiv-kathodischen Polarisisation. Denn es ist klar, dass, wenn nach Oeffnung des Stromes an der Kathode eine lokale Erschlaffung oder auch nur eine erhebliche Verminderung des daselbst bestehenden Erregungszustandes eintritt, dies notwendig zur Entstehung eines dem polarisierenden gleichgerichteten, also positiven Nachstromes innerhalb der entsprechenden Muskelhälfte führen müsste. In gleicher Weise würde dann natürlich auch der negativ-anodische Nachstrom als Folge einer die Oeffnung überdauernden anodischen Schließungshemmung (bei mangelnder Oeffnungserregung) anzusehen sein.

Diese Auffassung musste jedoch zweifelhaft bleiben, da es nicht wie am Herzmuskel gelungen war, auch an dem Schließmuskel von *Anodonta* das Vorhandensein polarer Erschlaffungsercheinungen graphisch sicher nachweisen.

Unter diesen Verhältnissen war es um so erwünschter, in dem mit Veratrin behandelten Sartorius vom Frosche ein Objekt zu besitzen, welches nicht nur, wie gezeigt wurde, in ausgezeichneter Weise die durch den elektrischen Strom bewirkten Hemmungsercheinungen durch entsprechende Gestaltveränderungen erkennen lässt, sondern ebensowohl auch zur Untersuchung der mit den wechselnden physiologischen Zuständen veränderlichen sekundär-elektromotorischen Erscheinungen geeignet ist.

Behandelt man das eine oder andere Ende eines Sartorius von *Rana temporaria* lokal mit Veratrin und schiebt hierauf, nachdem man sich von der Abwesenheit erheblicher Spannungsdifferenzen bei Ableitung von dem vergifteten Ende und der Muskelmitte überzeugt hat, einen mäßig starken Kettenstrom für ganz kurze Zeit derart durch den Muskel, dass dessen Austritt durch das veratrinisierte Ende erfolgt, so beobachtet man bei unmittelbar darauffolgender Schließung des Bussolkreises stets eine sehr starke Ablenkung des Magneten im Sinne eines meist sehr nachhaltigen, dem Reizstrom entgegengesetzten Stromes. Es kann nicht bezweifelt werden, dass es sich hier um einen „Aktionsstrom“ im Sinne Hermann's handelt, bedingt durch die nur langsam abklingende Dauerkontraktion des mit Veratrin behandelten Muskelabschnittes. Reizt man gleich darauf abermals in ganz derselben Weise, während der rasch kompensierte Aktionsstrom besteht oder noch zunimmt, so erfolgt nach Oeffnung des Reizkreises und Schließung des Bussolkreises regelmäßig ein Rückschwung des Magneten im Sinne eines gleichgerichteten, positiven Polarisationsstromes. Nimmt die Schließungsdauer des polarisierenden Stromes über eine gewisse, bald erreichte Grenze zu, so wird der positive Ausschlag immer schwächer und schlägt endlich ins Gegenteil um. Grade wie bei den entspre-

chenden Versuchen am Muskelschließmuskel zeigt sich auch hier, dass Abtötung der kathodischen Faserenden das Zustandekommen des positiven Nachstromes in keiner Weise behindert, während bekanntlich die positiv-anodische Polarisierung wie die ihr zugrunde liegende Oeffnungserregung durch einen derartigen Eingriff dauernd vernichtet wird. Bei dem Fehlen aller inneren Polarisationserscheinungen dürfte die nächstliegende Annahme wohl die sein, dass der positiv-kathodische Nachstrom im vorliegenden Falle durch eine im Augenblick der Oeffnung des Reizstromes sich entwickelnde Hemmung der daselbst bestehenden Dauererregung und dadurch bewirkte relative Positivität der betreffenden Faserstellen erzeugt wird. Dies wird um so wahrscheinlicher, als hier die Gestaltveränderungen zweifelloso Anhaltspunkte für eine solche Vorstellung gewähren. Es bleibt daher nur zu untersuchen, inwieweit auch andere Erfahrungen hiermit übereinstimmen. Da ist dem zunächst das Verhalten der anodischen Polarisierung bemerkenswert.

Da, wie die Untersuchung der Gestaltveränderungen lehrt, die Folgeerscheinungen der unter dem Einfluss der Anode während der Schließungsdauer des Stromes erzeugten Veränderungen der erregten Muskelsubstanz mit jenen übereinstimmen, welche man unter gleichen Umständen bei Oeffnung des Stromes an der Kathode wahrnimmt, so lässt sich erwarten, dass in allen Fällen, wo an dem einseitig veratrinisierten Sartorius positiv-kathodische Polarisierung beobachtet wird, auch die negativ-anodische Polarisierung in den Vordergrund treten wird, sobald der Reizstrom an dem vergifteten Muskelende eintritt. Denn von der Erfahrung ausgehend, dass eine Faserstelle um so schwerer erregt wird, in einem je höhern Grade sie es bereits ist, darf man wohl annehmen, dass auch im vorliegenden Falle die Oeffnungserregung gegenüber der Nachwirkung der anodischen Schließungshemmung zurücktreten wird, welche letztere sich, wie leicht zu ersehen, durch einen dem polarisierenden entgegengesetzt gerichteten, negativen Nachstrom verraten muss, wie es denn auch thatsächlich der Fall ist.

Mit Rücksicht auf die mitgeteilten Erfahrungen dürfte es nun wohl kaum zu bezweifeln sein, dass die sekundär-elektromotorischen Erscheinungen an dem tonisch kontrahierten Muskelschließmuskel und insbesondere die positiv-kathodische Polarisierung desselben in gleicher Weise zu deuten sind wie die entsprechenden Erscheinungen an dem mit Veratrin vergifteten Sartorius, wenn sich auch die polare Hemmung der bestehenden Erregung an dem erstgenannten Objekte nicht direkt durch entsprechende Gestaltveränderungen verrät.

Es ist sehr bemerkenswert, dass die positiv-kathodische Polarisierung keineswegs auf solche Fälle beschränkt ist, wo der Muskel sich zur Zeit der Reizung bereits in einem dauernden Erregungszustande befindet, sondern unter Umständen auch an normalen, ruhen-

den Skelettmuskeln vorkommt und daher nicht in allen Fällen als Folge einer Erregungshemmung in dem früher erörterten Sinne gedeutet werden kann. Schon Hering beobachtete zuweilen schwache Spuren positiv-kathodischer Polarisation an ganz frischen, unversehrten Sartorien von *Rana esculenta*. Die Wiederholung dieser Versuche an den viel geeigneteren Muskeln von *R. temporaria* zeigte jedoch, dass hier unter Umständen sehr beträchtliche positive Nachströme bei Ableitung von der kathodischen Muskelhälfte zur Beobachtung gelangen, ja dass dies sogar die Regel und ein Kennzeichen gut beschaffener Präparate darstellt. Allerdings sind diese Wirkungen stets viel schwächer, als an einem in Dauererregung befindlichen Veratriummuskel, aber bei genügender Empfindlichkeit der Bussole immerhin sehr in die Augen springend. Diese Fähigkeit normaler quergestreifter Muskeln positiv-kathodische Polarisation zu zeigen nimmt bei Wiederholung der Reizungen in der Regel rasch ab und hängt auch sehr von der Schließungsdauer des polarisierenden Stromes ab, indem sie bei Wachsen derselben zunächst doppelsinnig (erst — dann +) und bald rein negativ wird. Sie ist überhaupt eine an die möglichste Leistungsfähigkeit des Muskels gebundene Erscheinung und stimmt in dieser Beziehung mit der positiv-anodischen Polarisation überein, ohne jedoch der gleichen Ursache wie diese ihre Entstehung zu verdanken. Dies geht schon daraus hervor, dass sowohl der positiv-kathodische, wie der + anodische Nachstrom ausschließlich durch polare und daher gegensinnige Veränderungen der Muskelsubstanz bedingt werden.

Es wurde schon früher erwähnt, dass die Entwicklung des + kathodischen Nachstromes durch Abtötung des entsprechenden Muskelendes nicht nur nicht aufgehoben, sondern sogar oft wesentlich gefördert wird. Dies ist grade besonders auffallend an normalen nicht vergifteten Sartoriuspräparaten, indem hier positiv-kathodische Wirkungen oft so zu sagen künstlich durch Verletzung des den Austritt des Reizstromes vermittelnden Muskelendes hervorgerufen werden können. Es liegt nahe, die Erscheinung dann in gleicher Weise zu deuten wie an dem einseitig mit Veratrin behandelten Muskel, nämlich als vorübergehende Hemmung einer lokalen Dauererregung, welche hier durch den mechanischen oder chemischen Eingriff (Abquetschen der Faserenden oder Behandlung derselben mit konzentrierten Salzlösungen) zweifellos verursacht wird und die starke Spannungsdifferenz zwischen Längsschnitt und künstlichem Querschnitt wenigstens teilweise mitbedingt. Unter dieser Voraussetzung verliert die Tatsache, dass, wie gezeigt wurde, die positiv-kathodische Polarisation durch Abtötung der kathodischen Faserenden in keinem Falle gestört wird, sofort alles Befremdende und ergibt sich vielmehr als notwendige Konsequenz der hier vertretenen Anschauungen. Zu erklären bleibt nur der positiv-kathodische Nachstrom an unversehrten, ruhenden

den Muskeln. Hier scheint nur die Annahme übrig zu bleiben, dass es sich um eine Reaktionserscheinung der lebenden Substanz gegen die vorausgehende (Schließungs-) Erregung handelt, indem dieselben (kathodischen) Faserstellen, welche während der Schließungsdauer des Stromes zweifelsohne stark negativ gegen die Muskelschnitte sich verhielten, unmittelbar nach der Oeffnung vorübergehend eine Veränderung im entgegengesetzten Sinne erleiden, die sich galvanisch durch ein Positivwerden gegenüber anderen nicht alterierten Faserstellen verrät. Man darf wohl eine Analogie hierzu in dem bekannten Umschlagen der elektromotorischen Erregbarkeitsveränderungen des Nerven erblicken, sowie vielleicht auch in dem Umstande, dass es gelingt, die Muskelsubstanz durch Behandlung mit gewissen chemischen Stoffen (Kali- und Natronsalze) örtlich nicht nur negativ (und minder erregbar), sondern auch positiv (und erregbarer) zu machen.

Fassen wir schließlich die Ergebnisse der im Auszug mitgetheilten Untersuchungen zusammen, so zeigt sich, dass die Annahme zweier, den polaren Erregungsprozessen antagonistischer Hemmungsvorgänge, zu welcher die Beobachtung der Gestaltveränderungen des elektrisch gereizten Herzmuskels hindrängte, sich als diejenige erweist, welche auch sämtliche Folgeerscheinungen der elektrischen Reizung quergestreifter und glatter Muskeln, soweit dieselben bisher bekannt sind, in einfachster Weise zu erklären vermag. Dies gilt ebensowohl bezüglich der mechanischen Reizerfolge, wie auch hinsichtlich der elektromotorischen Nachwirkungen. Die positiv-anodische und negativ-kathodische Polarisation einerseits, die positiv-kathodische und negativ-anodische Polarisation andererseits verdanken hiernach paarweise zusammengehörig polaren, antagonistischen Veränderungen der Muskelsubstanz ihre Entstehung, von denen die einen zu Negativität der betreffenden Faserstellen, die anderen zu Positivität derselben führen. Den ersteren entspricht als mechanischer Reizerfolg die Schließungs- und Oeffnungskontraktion, den letzteren (bei Vorhandensein eines tonischen Kontraktionszustandes) die Schließungs- und Oeffnungser-schlaffung. Während aber die bei Schließung des Stromes eintretenden Veränderungen direkt durch diesen veranlasst sind, handelt es sich bei den Folgen der Oeffnung wesentlich um Reaktionserscheinungen der veränderten Muskelsubstanz selbst, und nicht nur die anodische Oeffnungserregung, sondern auch die kathodische Oeffnungshemmung ist in diesem Sinne zu deuten. **Biedermann (Prag).**

---

### Die Hybridisation von Salmoniden

hat Jahre lang den Gegenstand von Untersuchungen gebildet, welche Gibson-Maitland und Day in Howietown in der Nähe von Stirling angestellt haben, und über welche der letztgenannte der British Association for the Advancement

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1885-1886

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Biedermann Wilhelm

Artikel/Article: [Antagonistische Polwirkungen bei elektrischer Muskelreizung 627-639](#)