©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Untersuchung über die Gesetze der Nervenerregung.

Von Prof. **Ernst v. Fleischl,**
Assistenten am physiologischen Institute der Wiener Universität.

VI. Abhandlung.

Über die Wirkung linearer Stromschwankungen auf Nerven.

(Mit 3 Tafeln und 6 Holzschnitten.)

In der III. Abhandlung[1] dieser Reihe von Untersuchungen ist die ausführliche Beschreibung eines Instrumentes zur Erzeugung genau linearer Schwankungen elektrischer Ströme, des „Rheonoms" enthalten. Die vorliegende Abhandlung, welche sich mit der Mittheilung von einigen mit diesem Instrumente gewonnenen Resultaten beschäftigt, setzt demnach die Kenntniss des Inhaltes jener früheren Schrift voraus.

Will man mit Hilfe des Rheonoms Stromschwankungen von bestimmter Steilheit hervorbringen, so bedarf man hiezu eines Motors, welcher gestattet, der Axe des Instrumentes constante Geschwindigkeiten von verschiedenen Werthen zu ertheilen. Hiefür leistete ein Apparat ausgezeichnete Dienste, welchen das Wiener physiologische Institut seit einigen Jahren besitzt, und der wohl zu den wichtigsten Behelfen einer solchen Anstalt gezählt werden muss. Er ist in seinen wesentlichen Theilen dem Motor des Hughes'schen Druck-Telegraphen nachgebildet und nur in grösseren Dimensionen ausgeführt. Auch ward eine Veränderung im Regulator durch die beträchtliche Vergrösserung des treibenden Gewichtes (über 100 Kilogramm) und durch die Rücksicht auf Vermeidung von Vibrationen bedingt. Das Aufziehen wird ohne Mühe durch Treten eines Pedals besorgt und stört die Gleich-

[1] Diese Berichte LXXVI. Bd., III. Abth. October-Heft 1877.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

mässigkeit des Ganges nicht im mindesten. Von den Axen des Laufwerkes sind drei über den Rahmen desselben hinausgeführt, deren Umdrehungsgeschwindigkeiten sich unter allen Umständen wie 1 : 10 : 100 verhalten. Auf jede derselben kann eine zur Aufnahme eines Schnurlaufes bestimmte Scheibe aufgesteckt werden. Die Geschwindigkeit, mit welcher das ganze Werk läuft, lässt sich durch Handhabung einer den Regulator beherrschenden Schraube innerhalb sehr weiter Grenzen variiren und ist, wie durch besondere Versuche meines Collegen Prof. Sigm. Exner festgestellt wurde, allemal bis auf etwa $^1/_{200}$ ihres Werthes constant. Eine zweite Reihe von grösseren Geschwindigkeiten kann durch Versetzen des Regulators auf eine andere Axe des Laufwerkes erhalten werden.[1]

Es wurde nun bei meinen Versuchen das Rheonom mittelst dieses Laufwerkes in Rotation versetzt. Die Speisung des Rheonoms mit einem constanten Strome geschah in der Weise, dass eine aus zehn bis zwanzig Hydro- oder Thermo-Elementen bestehende Batterie (E_1, Holzschn. 1) mit einem Stromwähler verbunden war, von dem zwei Leitungsdrähte zu einem du Bois-Reymond'schen Schlüssel[2] und von diesem weiter zu den für den Hauptstrom bestimmten Klemmen (A, B) des Rheonoms führten. Der Stromwähler hatte die Einrichtung, welche man an den Batteriekästen der Elektrotherapeuten antrifft und welche gestattet, eine beliebige Anzahl von Elementen hintereinander in den Kreis einzuschalten. Die Intensität des Hauptstromes wurde als proportional der Anzahl der eingeschalteten Elemente betrachtet, da ja deren innerer Widerstand gegen die übrigen Widerstände des Kreises verschwindend klein war.

Von den am Rheonom befindlichen Klemmen für den Brückenstrom[3] (a, b) wurde dieser zu zweien von den Klemmen am Pflüger'schen Myographium (α, β), und von da in bekannter

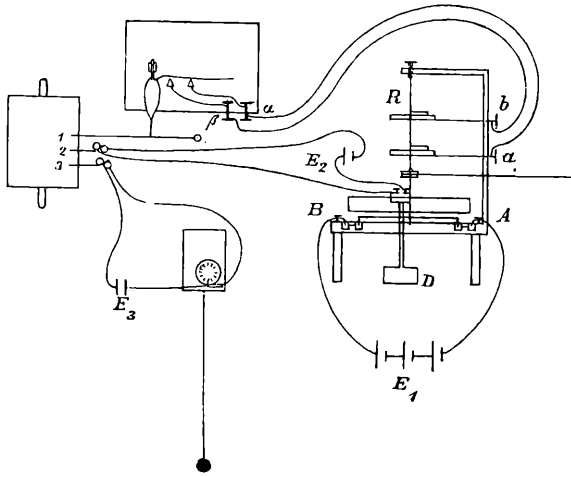
[1] In dieser Verfassung ist das Laufwerk ein sehr bequemes Mittel zum Drehen Maxwell'scher Farbenscheiben. Es ist eine Vorrichtung beigegeben, welche das Aufstecken derselben auf die Axen des Apparates selbst ermöglicht.

[2] Stromwähler und Schlüssel sind in der schematischen Figur weggelassen.

[3] So will ich fürderhin den in der rotirenden Wheatstone'schen Brücke circulirenden Strom bezeichnen.

Weise mittelst der in Nr. II[1] dieser Reihe von Abhandlungen beschriebenen unpolarisirbaren Pinselelectroden dem Nerven zu-

Fig. 1.



geleitet. Der Träger des Rahmens für die berusste Glasplatte war vom Myographium abgeschraubt und die zeichnende Spitze des letzteren (1) der Trommel eines Ludwig'schen Kymographiums gegenübergestellt. Genau unter dieser Spitze schrieben noch zwei andere Spitzen ihre Bewegungen auf die rotirende Trommel, welche letztere mit berusstem Glanzpapier überzogen war. Die eine dieser Spitzen (3) zeichnete Secunden-Marken auf, das von der anderen Spitze (2) gezeichnete Tracé bezog sich auf die Bewegung des Rheonoms. Bei jeder ganzen Umdrehung der Axe desselben kommt die Brücke zweimal in eine Lage, in welcher sie stromlos ist. Nun wurden entweder an dem einen Ende oder an beiden Enden der Brücke oder auch an den entsprechenden Stellen des Schwungrades je ein kleiner Stift befestigt und in die kreisförmige Bahn dieses Stiftes ein mit der Axe eines Czermak'schen Doppelhebels[2] (*D*) verbundenes kurzes Stiftchen gestellt. Der Doppelhebel war in den Kreis einer Kette (E_2) aufgenommen, in welchem sich auch ein kleiner Electromagnet

---

[1] Diese Berichte LXXIV. Bd., III. Abth., November-Heft 1876.

[2] J. N. Czermak, Ges. Schr. I. Bd., II. Abth., pag. 820—835 und Taf. 27.

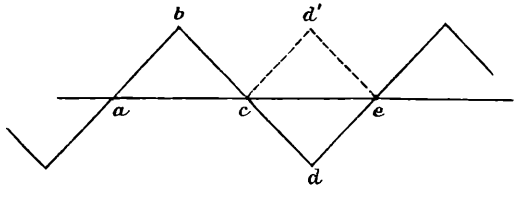
©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

befand, der die zweite der oben erwähnten zeichnenden Spitzen trug. So oft also die an dem Schwungrade des Rheonoms angebrachte Hervorragung das Stiftchen des Doppelhebels streifte, machte der Markirmagnet ein Zeichen auf der berussten Fläche. Durch Verschieben des den Doppelhebel tragenden Statives konnte ich es leicht dahin bringen, dass die Marke auf der Trommel eben in dem Momente gezeichnet wurde, in welchem die Brücke ihre stromlose Lage passirte. Anfänglich liess ich jedesmal, wenn die Brücke ihre stromlose Lage passirte, ein Zeichen auf den Cylinder schreiben und unterschied die beiden Zeichen, die bei einer Umdrehung geschrieben wurden, auf einfache Weise. Ich machte nämlich die beiden, am Schwungrad angebrachten Hervorragungen ungleich lang. Da der Brückenstrom bei einer Umdrehung der Axe einmal in einer Richtung und das zweite Mal in der entgegengesetzten Richtung durch Null durchgeht, so war es nothwendig, die Beziehung der beiden Zeichen zu den beiden Stromrichtungen zu constatiren. Bei rascher Umdrehung des Instrumentes wurde jedoch der Unterschied der beiden Zeichen undeutlich und ich zog es daher später vor, bei jeder ganzen Umdrehung immer nur ein Zeichen schreiben zu lassen, welches dann allemal, wenn nicht das Gegentheil gesagt wird, den Beginn des im Präparate absteigenden Brückenstromes bedeutet. In der Mitte zwischen je zwei solchen Zeichen liegt dann der Moment des Beginnes des aufsteigenden Stromes.

In der schematischen Darstellung dieser Anordnung sind der Einfachheit wegen gewisse Theile meines Apparates, die von untergeordneter Bedeutung sind, Schlüssel, Stromwähler, Stromwender ganz weggelassen.

Wie in meiner oben citirten Abhandlung nachgewiesen ist, lässt sich der aus dem Rheonom abgeleitete Strom durch folgende Linie darstellen:

Fig. 2.



Hier bezeichnen gleiche Abschnitte auf der Abscisse gleiche Zeiten, während die Ordinaten den Stromstärken proportional sind. Die über der Abscisse gelegenen Ordinaten entsprechen Strömen, welche im Nerven absteigen, die unter der Abscisse gelegenen Ordinaten entsprechen aufsteigenden Strömen. An den Punkten *a, c, e,* . . ist der Strom im Nerven gleich Null. Während einer ganzen Umdrehung der Brücke durchfliesst ein Strom den Nerven, dem das Stück *abcde* entspricht — auf der Trommel werden die den Punkten *a* und *e* entsprechenden Momente direct bezeichnet, der dem Punkte *c* entsprechende Moment wird, wie oben bemerkt ist, durch Halbirung der Strecke zwischen jenen beiden anderen Marken gefunden.[1]

Zu den Resultaten, welche ich nun in Folgendem mittheilen will, bin ich auf zweierlei Weise gelangt. Einmal habe ich eine beträchtliche Anzahl von Rheonom-Versuchen gemacht, um das Verhalten von Muskeln kennen zu lernen, deren Nerven durch lineare Stromschwankungen gereizt sind, und hiebei habe ich eine so grosse Anzahl von auffallenden Reactionen und Beziehungen beobachtet, dass es mir bis jetzt noch nicht gelungen ist, alle diese Beziehungen in die Form von Gesetzen zu bringen, welche in vollkommen befriedigender Weise den Effect vorauszusagen gestatten. Ich werde also im Folgenden nur einige solche bis jetzt gewonnene und sichergestellte Sätze mittheilen. Dann aber habe ich auch Rheonom-Versuche angestellt mit der bestimmten Absicht, die Giltigkeit von Zuckungsgesetzen, welche ich bei Anwendung von inducirten Strömen gefunden hatte, für primäre Ströme zu prüfen. Diese Prüfung hat nun nicht nur eine mir sehr erfreuliche Bestätigung jener Zuckungsgesetze ergeben, sondern es sind mir bei diesen Versuchen auch wieder neue Erscheinungen aufgefallen, welche somit wieder in die Kategorie der erst-

---

[1] Es sind allerdings dem Apparate Vorrichtungen beigegeben, welche ermöglichen, dem Nerven entweder nur einen dem Stücke *abc* oder einen dem Stücke *abcde* entsprechenden Strom zuzuführen, und die vor und nach jenem Stücke gelegenen Stromschwankungen vom Nerven abzublenden, oder auch ihn zwar von einer ganzen Reihe von Stromschwankungen betreffen zu lassen, bei welchen jedoch die Richtung des Stromes im Nerven nicht umgekehrt wird, so dass ihr der Zug *abcd'e*. . . entspräche — doch machen wir einstweilen von diesen Vorrichtungen keinen Gebrauch.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

besprochenen sozusagen zufällig gefundenen Resultate gehören und demnach hier nur theilweise berücksichtigt werden sollen.

Das erste Resultat, welches die Rheonom-Versuche ergaben, war, wie ich l. c. mitgetheilt habe, der experimentelle directe Beweis des von E. du Bois-Reymond aufgestellten „allgemeinen Gesetzes der Nervenerregung durch den Strom". Wie dieser Beweis anzustellen ist, habe ich in meiner mehrmals citirten III. Abhandlung bereits ausführlich genug gesagt. Es ist unzweifelhaft die Function, von deren Werth zumeist der Effect der Electricität auf den Nerven abhängt, der erste Differentialquotient der Intensität nach der Zeit (oder anders ausgedrückt, der zweite Differentialquotient der einen Nervenquerschnitt durchfliessenden Electricitätsmenge nach der Zeit). Meine Versuche ergaben, dass, wenn dieser Differentialquotient Null ist oder keinen hinreichend grossen Werth hat, die übrigen Grössen, welche sonst noch von Einfluss auf den Effect sind, als: Intensität, Richtung, Dauer des Stromes, Länge der durchflossenen Strecke u. s. w. beliebige Werthe annehmen können, ohne dass ein Effect zu Tage tritt. Überschreitet die Grösse des Differentialquotienten der Intensität nach der Zeit einen gewissen positiven Werth, so tritt allemal ein Effect ein. Einen so hohen negativen Werth des genannten Differentialquotienten herzustellen, dass er ausgereicht hätte, um einen Effect am Muskel hervorzubringen, ist mir mit dem Rheonom nicht gelungen. Um diesen Satz verständlich zu machen, muss ich vorerst eine sehr eigenthümliche Thatsache berichten. Sucht man nämlich bei einem Versuche jene Steilheit der Stromschwankung, welche nothwendig ist, damit der Muskel reagirt, so findet man, dass die Reaction des Muskels während der ganzen Dauer der Stromschwankung in einer einzigen Zusammenziehung besteht. Der Strom steigt mit gegebener Steilheit von Null an im Nerven bis zu einer gewissen Grösse ohne die mindeste Reaction des Muskels, dann tritt bei einer gewissen Höhe des Stromes eine Zusammenziehung des Muskels ein, welche gewöhnlich die grösste Ähnlichkeit mit der auf einen Inductions-Schlag erfolgenden Zuckung hat, und während nun der Strom im Nerven mit der gegebenen Steilheit weiter ansteigt, erschlafft der Muskel wieder und bleibt fortan in Ruhe; endlich erreicht der Strom im Nerven sein Maximum und sinkt nun mit derselben

Steilheit, mit welcher er früher angestiegen war, bis auf Null zurück, ohne dass sich der Muskel weiter rührt (nur erstreckt sich die Dauer der Zuckung oft weit in die späteren Reizphasen hinein).

Dass keine Zuckung auftritt, in dem Momente, in welchem der bis dahin ansteigende Strom plötzlich anfängt, abzufallen, ist nur auf den ersten Anblick erstaunlich, eigentlich aber war es zu erwarten. In jenem Momente findet nämlich eine Knickung der Linie statt, durch welche der Strom seiner Intensität nach dargestellt wird. Diese Knickung bedeutet keine Unstetigkeit der Function, denn es entsprechen unendlich kleinen Änderungen des Argumentes (der Zeit) unendlich kleine Änderungen der Function (der Intensität); wohl aber bedeutet diese Stelle eine Unstetigkeit des Differentialquotienten der Intensität nach der Zeit, nämlich einen Wechsel des Vorzeichens dieses Differentialquotienten. Da nun bekannt ist, dass die Wirksamkeit einer Stromschwankung von diesem Differentialquotienten (mit einem anderen Worte: von der Steilheit) abhängt, so könnte man meinen, dieser Moment des Zeichenwechsels müsste jedenfalls wirksam sein. Aber gerade weil die Grösse dieses Differentialquotienten maassgebend ist für den Effect und nicht die Geschwindigkeit der Veränderung dieser Grösse, bleibt der Muskel vollkommen in Ruhe. Wäre diese Knickung wirksam, so müsste man sagen: der Effect eines Stromes hängt nicht von seiner Grösse und auch nicht von der Geschwindigkeit, mit der sich diese Grösse ändert, ab, sondern von der Beschleunigung dieser Geschwindigkeit. Dem ist aber, wie gesagt, nicht so, sondern: ebenso wie ein constanter Strom von beliebiger Stärke unwirksam ist, so ist auch ein noch so jäher Wechsel in dem Gesetze, nach welchem ein Strom sich ändert, unwirksam; das Gesetz selbst aber, nach welchem die Stärke des Stromes sich ändert, ist für seine Wirksamkeit maassgebend. Nach jener früher erwähnten Anschauungsweise, nach welcher die durch einen Querschnitt des Leiters gegangene Electricitätsmenge die abhängig Variable — die Zeit die unabhängig Variable ist, heisst dieser Satz so: Weder die Function, noch ihr erster, noch ihr dritter Differentialquotient sind maassgebend, maassgebend ist ihr zweiter Differentialquotient.

Indem ich Vieles, was über den Moment des Beginnes und über die Dauer der Zusammenziehung des mittelst linearer Strom-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

schwankung gereizten Muskels zu sagen wäre, einer späteren Mittheilung vorbehalte, will ich hier nur bemerken, dass in den hier mitgetheilten Curven bei der geringen Geschwindigkeit, mit welcher die zu beschreibende Fläche sich an der schreibenden Spitze vorüberbewegte, der Moment des Beginnes der Zusammenziehung des Muskels immer nur um sehr weniges gegen den Moment des Beginnes der Stromschwankung von Null verschoben erscheint; und was die Dauer der Zusammenziehung anbelangt, so werden wir sehen, dass diese sich in sehr vielen Versuchen nicht weit von der Dauer gewöhnlicher Zuckungen entfernt; doch werden auch andere Fälle zur Sprache kommen.

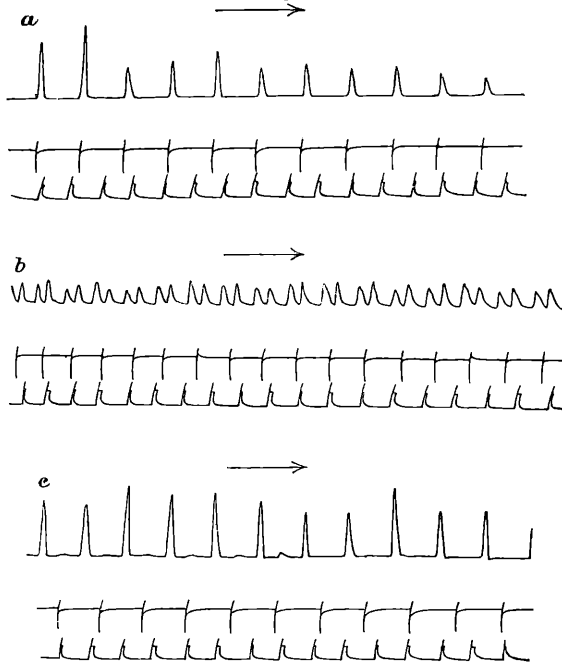
Die nun zunächst mitzutheilenden Versuche waren so angestellt, dass an einem mit Chloralhydrat reflexlos gemachten Frosche der *Nervus ischiadicus* in seiner ganzen Länge vom Austritte aus der Wirbelsäule bis zum Eintritte in den Muskel freipräparirt wurde und dann an verschiedenen Stellen seines Verlaufes mittelst Verschiebung des die linearen Stromschwankungen zuführenden Pinselelectrodenpaares gereizt wurde. Durch Aufeinanderbeziehung der in der obersten Zeile geschriebenen Muskelcontractionen und der Marken für die Stellung der Rheonombrücke in der zweiten Zeile ergaben sich aus diesen Versuchen Bestätigungen der in den früheren Abhandlungen dieser Untersuchung von mir aufgestellten Zuckungsgesetze.[1] Bekanntlich wurde der

[1] Bezüglich eines Theiles dieser Gesetze hat mir Herr Hermann in Zürich die Priorität streitig gemacht und sie sich vindicirt. Diesen Theil — allerdings nur ein kleiner Theil der von mir aufgedeckten Beziehungen — nimmt Herr Hermann für sich in Anspruch, insoferne er früher gesagt hat, dass bei „unterer Stromlage“ aufsteigende Ströme sich wirksamer erwiesen haben, bei „oberer Stromlage“ absteigende. Vor nunmehr 30 Jahren hat bereits Helmholtz hiehergehörige Beobachtungen publicirt, hat sich aber zur Aufstellung eines Gesetzes nicht veranlasst gesehen. Herr Hermann hat den Helmholtz'schen analoge Beobachtungen gemacht, sie jedoch in Form eines „Gesetzes“ gebracht. Wie aus seiner Abhandlung hervorgeht, hat er am abgeschnittenen Nerven gearbeitet, und zwar an einem circa 60mm langen Stücke, das also jedenfalls beide unteren Strecken enthielt, so dass der von ihm ausgesprochene Satz falsch ist, denn der obere Pol der untersten Strecke ist doch eine „untere Stromlage“ im Vergleich mit dem unteren Pol der mittleren Strecke, und doch sind am ersteren absteigende, am letzteren

Nerv von mir in Strecken abgetheilt, deren jede wieder in einen oberen und einen unteren Pol zerfiel, welche beide Pole in einem etwa in der Mitte der Strecke gelegenen Äquator zusammenstiessen. Im oberen Pol jeder Strecke waren die absteigenden, im unteren Pol die aufsteigenden Ströme wirksamer, am Äquator beide gleich wirksam. Der Unterschied in der Wirksamkeit der beiden Stromrichtungen betrug an den Enden der Pole viel mehr, als das Maximum der Zuckung, nahm gegen den Äquator zu immer mehr ab, bis er in ihm endlich ganz verschwand.

Die Giltigkeit dieser Gesetze will ich durch Mittheilung einiger Curven nunmehr auch auf Reizung durch lineare Strom-

Fig. 3.



schwankungen ausdehnen. In Holzschnitt 3 lagen, als *a* geschrieben wurde, die Electroden an einer Stelle des oberen Poles, als *b* geschrieben wurde, lagen sie am Äquator, und als *c* geschrieben

aufsteigende Ströme wirksamer. Hätte ich seinerzeit vermuthen können, dass Herr Hermann bei dieser Beschaffenheit seines Antheiles am neuen Zuckungsgesetz denselben dennoch hervorgehoben wünscht, so hätte ich gewiss nicht unterlassen, ihm zu willfahren.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

wurde, an einer Stelle des unteren Poles der untersten, an den Muskel grenzenden Strecke des Nerven. Da die Marken in der mittleren Zeile den Beginn des im Nerven absteigenden Stromes bedeuten, so sieht man leicht, dass in *a* die Zuckung etwas nach Beginn dieses Stromes eintrat, während in *c* der Beginn der Zuckung etwas hinter die Mitte zwischen zwei Marken der mittleren Zeile fällt, also in den Beginn des im Nerven aufsteigenden Stromes. In *b* endlich sieht man beide Stromrichtungen gleich wirksam. Die ganz schwachen Zuckungen in *c* entsprechen beginnenden Wirkungen des absteigenden Stromes und haben also dieselbe Lage zu den Strommarken, wie die starken Zuckungen in *a*. Diese Tracés sind mittelst des am Pflüger'schen Myographium angebrachten Hebelwerkes bei mässiger Belastung geschrieben; ebenso Fig. 1 auf Taf. I, welche ein analoges Verhalten für die unterste und die mittlere Strecke eines und desselben Präparates darstellt. Der Äquator wurde blos für die mittlere Strecke gesucht, oberer und unterer Pol hingegen an beiden Strecken nachgewiesen. Fig. 2 derselben Tafel zeigt ebenfalls das Resultat der Abtastung einer Nervenstrecke mit einem Electrodenpaar. Die Buchstaben *o*, *m*, *u* bedeuten: Oberer Pol, Äquator (Mitte), unterer Pol. Würde man die Zeichnungen für *O* und *U* so aufeinanderlegen, dass die in der mittleren Zeile geschriebenen Strommarken einander decken, so würde man die vom Äquator aus gewonnene Zeichnung erhalten. Eine grössere Zahl von Curven zum Beleg für dieses Gesetz zu geben, halte ich für überflüssig. Nur Fig. 3, Taf. I theile ich noch mit, weil sie von einem anderen Muskel als dem gewöhnlich verwendeten, nämlich von dem *M. tibialis posticus* des Frosches herrührt. Der erste Theil (*o*) ist durch Reizung des oberen Poles der untersten Strecke, der zweite (*u*) vom unteren Pol derselben gezeichnet; auch ist an den Zeitmarken in der untersten Zeile (welche, wie immer, Secunden bedeuten) ersichtlich, dass, während vom oberen Pol aus gereizt wurde, die Umdrehungsgeschwindigkeit der Trommel gesteigert wurde; es geschah dies, um eine hier sehr auffallende Erscheinung, die längere Dauer der Zusammenziehung, welche der wirksameren Stromrichtung entspricht, noch deutlicher hervortreten zu lassen. Am unteren Pole ist sogar dieser Unterschied in der Dauer der Zusammenziehungen viel deutlicher als

der in ihrer Höhe; offenbar wäre auch letzterer viel schärfer hervorgetreten, wenn mit noch flacheren Stromschwankungen gereizt worden wäre. Diese Curve ist auch nicht wie die bisher mitgetheilten mit dem gewöhnlichen Schreibhebel gezeichnet, sondern es griff der Muskel mittelst eines sehr leichten (aus Aluminium gearbeiteten) Gehänges an dem freien Ende einer schwachen Fischbeinfeder an, welches eine aus einem Stück Federpose gemachte Schreibspitze trug — die Zusammenziehungen sind also in natürlicher Grösse aufgeschrieben. Diese Schreibweise — in der geschilderten Form von Brücke in seiner Arbeit „über willkürliche und krampfhafte Bewegungen“ [1] beschrieben — hat natürlich grosse Vorzüge, wenn es sich darum handelt, die Form der Zusammenziehung möglichst wenig entstellt wiederzugeben.

Ich möchte auf das, was uns Fig. 3, Taf. I, sagt, ein recht grosses Gewicht legen, denn ohne im mindesten eine Deutung der Erscheinung zu wagen, glaube ich mich durch diese selbst schon berechtigt, den Satz auszusprechen, dass die Dauer einer Muskelzusammenziehung nicht nur von den Zuständen, in denen sich der Muskel befindet (Temperatur, Ermüdung u. s. w.) abhängt, sondern auch von der Art des Reizes, der den Nerven trifft, so dass zum Beispiel ein und derselbe Muskel, abwechselnd von indirecten Reizen verschiedener Art betroffen, abwechselnd Zusammenziehungen von verschiedener Dauer auszuführen vermag. Die Reize, welche bisher bei physiologischen Versuchen den Muskeln durch ihre Nerven zugeführt wurden, waren an den Nerven immer durch Stromschwankungen von merklich unendlicher Steilheit hervorgerufen worden, und wir lernen hier durch die Anwendung des Rheonoms eine neue Abhängigkeit der Reizwirkung von der Beschaffenheit des Reizes kennen, welche gewiss von Bedeutung ist für das Verständniss der willkürlichen Contractionen der Muskeln. Es lassen sich vielleicht diese letzteren auch verstehen von den bisher üblichen Voraussetzungen aus: Dass wir etwa 20 Einzelreize in der Secunde unseren Muskeln zusenden, und dass diese

[1] Diese Berichte LXXV. Bd., III. Abth. 1877.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

auf jeden isolirten solchen Reiz mit einer Zuckung von bestimmter Dauer antworten, die sich gleich bleibt, so lange der Muskel sich gleich bleibt (nicht ermüdet u. dgl.) — da wir aber nun einmal wissen, dass die Dauer der Einzelzusammenziehung so sehr von der Natur des durch den Nerven zugeleiteten Reizes abhängt, so haben wir kein Recht mehr, die Dauer der einzelnen Zusammenziehungen, aus denen sich der Tetanus bei unseren willkürlichen Bewegungen zusammensetzt, gerade so gross anzunehmen, wie die Dauer der Zusammenziehung des Muskels ist, wenn sein Nerv von einem Inductionsschlag oder einer plötzlichen Stromschliessung oder -öffnung betroffen wurde — und es ist klar, dass sich die vielen und complicirten Fragen, welche sich an den Vorgang der willkürlichen Bewegung knüpfen, viel leichter beantworten lassen, wenn die Dauer der Einzelcontraction als eine mit der Art des Reizes veränderliche Grösse zur Verfügung steht. Ich begnüge mich damit, hier auf die Consequenzen und die Tragweite der angeführten Beobachtung hingedeutet zu haben, da ich ja im weiteren Verlaufe dieser „Untersuchungen" noch mehrfach auf diese Verhältnisse zu sprechen kommen werde.

Nachdem so das Gesetz der Strecken und Pole und des Äquators mittelst des Rheonoms bestätigt ist, schliesst sich passend hier der Nachweis des Wanderns des Äquators durch dieselbe Methode an. Ich habe gezeigt, dass am unversehrten Thiere die Äquatoren in den Nerven ziemlich feste Lagen haben, dass jedoch der Äquator durch Zerschneidung des Nerven im Nerven verschoben wird — und zwar im Allgemeinen gegen das periphere Ende des Nerven, d. h. gegen den Muskel hin, so dass nach einiger Zeit das ganze noch am Muskel befindliche Stück des Nerven die Bedeutung eines oberen Poles gewinnt.

Schon damals versuchte ich das zeitliche Moment dieser Bewegung zu berücksichtigen und fand, dass gewöhnlich der Äquator unmittelbar nach der Durchschneidung des Nerven seine Wanderung nach abwärts beginnt und sie mit einer mässigen Geschwindigkeit fortsetzt. Man kann natürlich nicht mit den Electroden dem Äquator nachlaufen, sondern muss sie am Nerven liegen lassen. Man legt sie also an den unteren Pol und während man von Zeit zu Zeit mit entgegengesetzten Strömen

reizt, sieht man den Äquator durch die Region der Electroden durchwandern, indem nun beide Ströme gleich hohe Zuckungen geben, dann sieht man die Zuckung des absteigenden Stromes das Übergewicht gewinnen und dieses Übergewicht mit der Zeit immer beträchtlicher werden. Aus dem allmäligen Zunehmen der Wirkung des absteigenden und dem Abnehmen der Wirkung des aufsteigenden Stromes auf eine und dieselbe Stelle des Nerven kann man dann ermessen, wie weit diese Stelle allmälig vom Äquator weg und in den oberen Pol hinein rückt. Diese Versuche machen sich mit dem Rheonom gewissermassen von selbst, da ja durch dieses dem Nerven fortwährend abwechselnd gerichtete Reize zugeführt werden. Fig. 4, Taf. I, illustrirt diese Verhältnisse. Da die Schreibspitze des Muskels und die Spitze, welche den Beginn des absteigenden Stromes im Nerven markirt, bei diesem Versuche nicht genau vertical über einander lagen, so habe ich die Ordinaten in richtiger Schiefe, wie sie nach Beendigung des Versuches ermittelt wurde, in das Tracé hineingezeichnet. Man sieht — wie bei allen hier mitgetheilten Curven links beginnend und im Sinne des Pfeiles lesend — dass die Electroden im unteren Pole liegen, denn der absteigende Strom, dessen Beginn in der zweiten Zeile markirt wird, löst die schwächere Zuckung aus; man sieht auch, dass der Äquator nicht weit oberhalb der Electroden liegt, denn der aufsteigende Strom, dessen Beginn in die Mitte zwischen je zwei Marken der zweiten Zeile fällt, löst nur eine um weniges höhere Zuckung aus, als der absteigende. In dem in der Figur durch ein × bezeichneten Momente wurde der Nerv oberhalb der Electroden mittelst einer scharfen, benetzten Scheere mit einem raschen Schlage durchschnitten, so dass sich der Nerv auf den Electroden nicht verschob. Man sieht eine Andeutung der Wirkung dieses Scheerenschlages, welche übrigens theilweise mit einer vom Rheonom ausgelösten Zuckung zusammenfällt im Tracé des Muskels, sieht ferner, dass einen Moment lang die Gegend der Electroden mit der Lage des Äquators zusammenfällt, und dass die Electroden schon im nächsten Momente über dem Äquator liegen, denn bereits überwiegt die Wirkung des absteigenden Stromes und dieses Überwiegen wird während der nächsten Viertel-Minute immer beträchtlicher. So

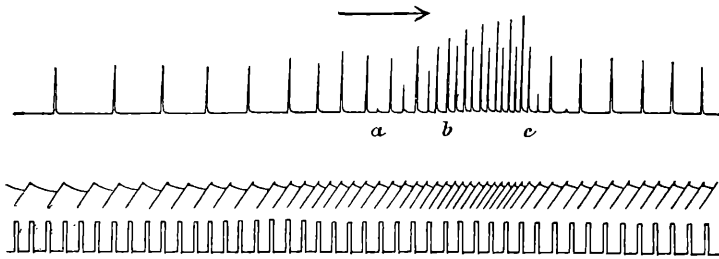
©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

regelmässig, wie in Fig. 4, verlaufen übrigens die Erscheinungen nicht immer und ich muss diesbezüglich auf das in meiner II. Abhandlung Gesagte verweisen.

In Fig. 5, Taf. I ist ein ähnlicher Versuch dargestellt, die Zusammenziehungen des Muskels dauern hier so lange, wie eine ganze Umdrehung des Rheonoms. Man sieht aber leicht, dass zu Beginn die Elektroden im unteren Pole liegen, dass aber nach der wieder durch ein × bezeichneten Durchschneidung des Nerven oberhalb der Reizstelle der Äquator sofort tief unter letztere herabgerückt ist, ohne dass sich der Process des Wanderns wie in Fig. 4, Taf. I verfolgen liesse. Ich will mich jedoch bei diesen Erscheinungen, denen ich bisher nur eine geringe Aufmerksamkeit widmen konnte, nicht länger aufhalten und gehe nun über zur Beschreibung eines sehr auffallenden Verhaltens der Nerven und Muskeln.

Wir reizen einen in bekannter Weise präparirten Nerven an einer vom Äquator verschiedenen Stelle mittelst des Rheonoms, indem wir die Rotationsgeschwindigkeit des letzteren allmälig ansteigen lassen. Hiebei kommen wir bald zu einer Geschwindigkeit, bei welcher der für den betreffenden Pol des Nerven wirksamere Strom während seines Anschwellens eine Zuckung des Muskels bewirkt und zwar eine minimale Zuckung. Die Höhe dieser Zuckung wächst mit zunehmender Steilheit der Stromschwankungen, das heisst mit zunehmender Rotationsgeschwindigkeit des Rheonom's, und wird endlich maximal. Schon vorher oder aber bei nachträglich immer gesteigerter Rotationsgeschwindigkeit fangen die ungünstig gerichteten Ströme auch an wirksam zu werden und zwar zunächst wieder in minimalen Zuckungen, die mitten zwischen je zwei maximale, von der günstigen Stromrichtung ausgelöste, hineinfallen. Bei immer weiter gesteigerter Rotationsgeschwindigkeit werden endlich auch diese der minder wirksamen Stromrichtung ihre Entstehung verdankenden Zuckungen maximal, und das merkwürdige Verhalten, von dem ich sprechen will, besteht eben darin, dass dieses Maximum, welches von der ungünstigen Stromrichtung hervorgebracht wird, sehr oft höher ist, als das von der günstigen Stromrichtung hervorgebrachte.

Fig. 4.



Holzschnitt 4 ist eine Darstellung eines solchen Falles — wie alle in dieser Abhandlung mitgetheilten Holzschnitte und Lithographieen so entstanden, dass die auf berusstes Glanzpapier geschriebenen Tracé's mit Schellackfirniss fixirt und dann im Sonnenlichte auf lichtempfindliches Papier copirt wurden. Dem Holzschneider und dem Lithographen wurden dann direct die zur Veröffentlichung bestimmten Stücke dieser Copien übergeben. In Fig. 4 bedeuten die Segmente der untersten Zeile wieder Secunden; die Strom-Marken in der zweiten Zeile wurden aber hier bei jeder Nullstellung der Brücke geschrieben, so dass nicht nur der Beginn des absteigenden, sondern auch der des aufsteigenden Stromes verzeichnet ist. Die Dichtigkeit der Vertheilung der Strommarken gibt ein recht anschauliches Bild von der jeweiligen Rotationsgeschwindigkeit des Rheonoms, also auch von der Steilheit der Stromschwankungen, deren absolute Höhe natürlich constant ist. Man sieht, dass ich in dem Versuche, der im Holzschnitte Fig. 4 dargestellt ist, die Umdrehungsgeschwindigkeit des Rheonoms ganz allmälig gesteigert und dann ziemlich jäh wieder vermindert habe. Die von der wirksamen Stromrichtung herrührenden Zuckungen sind im ganzen Tracé maximal oder fast maximal. Der allmälig gesteigerten Steilheit der Stromschwankungen entspricht das allmälige Heranwachsen der der ungünstigen Stromrichtung entsprechenden Zuckungen, deren erste Spur bei *a* erscheint. Bei *b* erreichen diese Zuckungen die anderen und wachsen dann hoch über sie hinaus, fallen dann bei *c*, sobald die Rotationsgeschwindigkeit vermindert wird, rasch ab und verschwinden sofort gänzlich. Nach dem eben zur Erklärung dieses Holzschnittes Gesagten wird es dem Leser weiter keine

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Mühe machen, sich in den Figg. 6, 7 und 8 [1]) der Tafel zurechtzufinden. Diese Tracé's sind alle mit dem Schreibhebel gezeichnet. Figg. 9 und 10 sind jedoch entstanden, als der Muskel wie bei den Figg. 3, 4 und 5 vermittelst der Fischbeinfeder zeichnete. Die Figg. 9 und 10 scheinen nichts Besonderes zu lehren, ich theile sie jedoch mit, weil ich in der Lage bin, zu sagen, dass Fig. 9 vom oberen Pol der untersten Strecke und Fig. 10 (an einem anderen Präparate) vom unteren Pol derselben Strecke aus geschrieben sind. Es scheint mir diese Bemerkung wichtig, weil sie den naheliegenden Versuch, die uns beschäftigende Erscheinung aus den bekannten Lehren des Elektrotonus zu erklären, vereitelt. Überhaupt dürfte ein vollkommenes Verständniss dieser gewiss sehr auffallenden Erscheinung auf erhebliche Schwierigkeiten stossen, mir wenigstens ist keine von den Vermuthungen, die sich mir beim Nachdenken über selbe darboten, auch nur der Erwähnung an dieser Stelle werth erschienen. Nur den Hinweis möchte ich mir erlauben, dass die Phänomene der übermaximalen Zuckung vielleicht in Verbindung mit unserem Phänomene stehen möchten.

Wenn ich nun zur Darstellung jener Rheonom-Versuche schreite, welche sich auf die Ausbildung einer dauernden Zusammenziehung des Muskels durch rasche Aufeinanderfolge der ihn vom Nerven her treffenden Reize beziehen, so gelange ich hiemit auf ein Gebiet, auf welchem meine Erfahrungen mich so weit abführen von den Resultaten, zu denen die ausgezeichnetsten Forscher mit den besten Mitteln gelangt sind, dass ich ein Bedürfniss fühle, von vornherein den — später zu begründenden — Umstand zu betonen, dass diese grosse Discrepanz nur eine scheinbare ist, und dass durch meine Resultate die Richtigkeit der Beobachtungen, sowie die Giltigkeit der Schlüsse meiner Vorgänger nicht erschüttert wird.

Die Dauercontractionen, welche ich beobachtet habe, sind das Resultat von höchstens 10 Einzelreizen in der Secunde, oft aber auch von weit weniger Reizen per Secunde. Grössere Umdrehungsgeschwindigkeiten kann ich meinem Rheonom einst-

[1] Die Punkte in den Figg. 8 und 9 habe ich zur leichteren Orientirung über die Köpfe derjenigen Zuckungen gesetzt, welche von der minder wirksamen Stromrichtung hervorgerufen sind.

weilen nicht ertheilen, ohne dass ein Schleudern und Spritzen der Zinklösung in der Kreisrinne und somit Unregelmässigkeiten wenn nicht Unstetigkeiten der Stromschwankungen eintreten; doch lasse ich am Rheonom eine der ersten Kreisrinne concentrische mit viel kleinerem Radius anbringen, welche die Anwendung grösserer Rotationsgeschwindigkeiten ermöglichen wird.

Bei dem (oben erwähnten) Umstande, dass die von linearen Stromschwankungen ausgelösten Muskelzusammenziehungen oft viel längere Dauer haben als die durch einen Inductionsschlag oder die plötzliche Schliessung eines Kettenstromes ausgelösten, darf es nicht wundern, dass ich selbst bei den grossen von mir angewendeten Reizintervallen ein Zusammenfliessen der Wirkungen der einzelnen Reize beobachten konnte. Dieses Zusammenfliessen erfolgte jedoch nicht nach dem Gesetze, welches den analogen Vorgang beherrscht bei Anwendung der bisher bekannten elektrischen Reizmethoden. Dieses Gesetz ist das von Helmholtz aufgestellte Gesetz der Summation der Zuckungen. Nach diesem Gesetze wirkt der zweite maximale Reiz, der den Muskel trifft, ehe an diesem die Wirkung des ersten abgelaufen ist, so auf den Muskel, als wäre die Länge, die der Muskel hat, in dem Momente, in welchem ihn der zweite Reiz erregt, seine natürliche Länge, und von dieser Länge aus findet nun eine Contraction statt von dem Betrage (oder fast von dem Betrage) der maximalen Zuckung. Hiernach heben zwei maximale Reize, die mit ihren Effecten im Muskel einander theilweise decken, die Last höher, als ein maximaler Reiz dies gethan hätte.

Das Gesetz, nach welchem das Zusammenfliessen der durch lineare Stromesschwankungen ausgelösten Zusammenziehungen erfolgt, lautet so:

Der zweite Reiz bringt den Muskel von dem Contractionszustande, in dem er ihn trifft, in denjenigen, in welchen er ihn auch gebracht hätte, wenn er ihn in erschlafftem Zustande gefunden hätte.

Der Holzschnitt, welchen ich hieher setze, illustrirt und begründet den eben ausgesprochenen Satz ohneweiters. In der untersten Zeile sind Secunden markirt, in der zweiten wie gewöhnlich ganze Umdrehungen des Rheonoms, und zwar immer

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

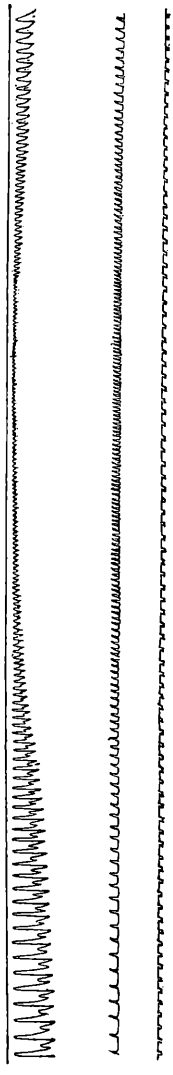


Fig. 5.

in den Momenten des Beginnes des im Nerven absteigenden Stromes. Der das Rheonom speisende Strom wurde von einer zwanziggliedrigen Noë'schen Thermosäule in Sternform geliefert. Zwischen die Electroden war fast die ganze unterste Strecke mit Ausschluss des unteren Endes des unteren Poles gefasst, so dass die Reaction des oberen Poles vorwiegt. Der Muskel griff an der Fischbeinfeder an. Durch allmälig gesteigerte und dann wieder verminderte Umdrehungsgeschwindigkeit des Rheonoms[1] wurden die Reize immer näher aneinander und ihre Effecte immer tiefer in einander hineingeschoben und später wieder auseinandergezogen. Die Gipfel der Zuckungscurven wurden hiedurch aber nicht erhöht, sondern nur einander genähert; und erhöht wurden nur die Thäler zwischen ihnen. In ganz analoger Weise sind die Tracé's von Figg. 11, 12 und 13 der Tafel entstanden. Die den Abscissen parallelen Linien über den Muskeltracé's sind nachträglich gezogen, behufs leichterer Abschätzung der Zuckungshöhen.

Von den — überhaupt nur geringen — Abweichungen einer die Curvengipfel verbinden Linie vom Parallelismus mit der Abscisse, als welchen das oben ausgesprochene Gesetz postulirt, erklären sich die meisten aus den von Kronecker aufgedeckten Gesetzen der Ermüdung und Erholung des Muskels.

Man stelle sich die durch eine einzige lineare Stromschwankung hervorgerufene Zusammenziehung als Myogramm auf

[1] Die Reaction des absteigenden Stromes wird hiedurch nicht alterirt bezüglich der Zuckungshöhe, da diese im ganzen Versuch maximal bleibt — die des aufsteigenden Stromes bleibt in diesem Versuch untermaximal.

weisses Papier geschrieben vor und denke sich die von der Curve und der Abcisse eingeschlossene Fläche aus dem Papier ausgeschnitten; und dann noch eine Anzahl mit der ersten congruente Silhouetten. Diese Silhouetten lege ich mit ihren geraden Rändern, eine hinter die andere längs einer geraden Linie in eine Reihe auf einen schwarzen Grund. Ich erhalte so ein Bild, welches identisch ist mit demjenigen, welches der Muskel, von solchen linearen Stromschwankungen periodisch gereizt, gezeichnet hätte. Will ich hieraus das Bild gewinnen, welches bei rascherer, eine Interferenz bedingender Frequenz der Reize entstehen würde, so habe ich nur die Silhouetten näher aneinander zu schieben, so dass die Blätter einander theilweise decken.

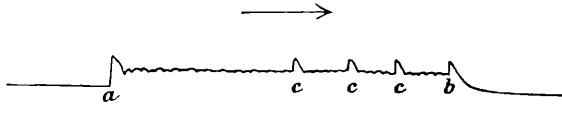
Will man diese Versuche nachahmen, so unterlasse man nicht, den Muskel durch eine Feder zu spannen. Wollte man die Spannung durch ein Gewicht herstellen und mit dem Schreibhebel arbeiten, so könnten Missverständnisse eintreten; ein ziemlich grelles Beispiel eines solchen repräsentirt Fig. 14. Sie wurde mit einem Schreibhebel gezeichnet und es fand heftiges Schleudern statt, wofür die Doppelzuckungen am Anfange schon ein Zeugniss abgeben, die bekanntlich der Reizung des Muskels durch das fallende Gewicht ihre Entstehung verdanken. Je stärker sich der „Tetanus“ ausbildet, ein desto geringeres Schleudern findet statt, und so scheint die Höhe der gedrängten Gipfel beträchtlich geringer als die der isolirten Zusammenziehungen, während sie in Wirklichkeit dieser gleich ist, was man an den Stufen im zweiten Theile des Tracé's recht gut bemerken kann.

Aus dem bisher Gesagten folgt ohneweiters, dass der Effect einer linearen Stromschwankung, welche den Muskel (indirect) in dem Moment reizt, in welchem er durch eine vorangegangene analoge Reizung auf's Maximum verkürzt war, nicht in der Hervorbringung einer weiteren Verkürzung, sondern in dem Festhalten des Muskels in seiner verkürzten Gestalt besteht. Berücksichtigt man hiebei den pag. 11 dargelegten Umstand, dass die Gesammtdauer einer Muskelcontraction und insbesondere die Zeit, während welcher der Muskel auf dem höchsten Grade der Verkürzung verweilt, die er durch einen bestimmten Reiz erfährt, sehr wesentlich von der Natur des Reizes abhängt, so begreift man leicht, dass für die Umstände,

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

unter denen die sämmtlichen hier angezogenen Gesetze gelten, also für Reize, welche so wirken wie lineare Stromschwankungen gewisser Steilheit, das Zustandekommen einer Dauercontraction, eines „Tetanus“ von gleicher Höhe mit der Höhe einer maximalen Zuckung selbst bei verhältnissmässig geringer Reizfrequenz sich leicht und vollständig erklärt. Nun gilt aber der oben ausgesprochene Satz: „Der zweite Reiz bringt den Muskel von dem Contractionszustande, in dem er ihn trifft, in denjenigen, in welchen er ihn auch gebracht hätte, wenn er ihn in erschlafftem Zustande gefunden hätte“ nicht nur für lineare Stromschwankungen, welche als Reize vermöge ihrer Steilheit den Muskel zu einer Maximalzusammenziehung veranlassen, sondern für alle linearen Stromschwankungen, welche den Muskel einzeln überhaupt zu irgend einem Grade der Verkürzung veranlassen. Wiederholen sich also solche lineare Stromschwankungen, welche als untermaximale Reize wirken, im Nerven mit hinreichender Frequenz, so wird der Muskel, nach unserem Satze, sich dauernd auf einer Höhe der Zusammenziehung halten, welche untermaximal ist, und zwar auf jeder beliebigen untermaximalen Höhe zwischen Null und der maximalen, je nach der Höhe der Zusammenziehung, die eine einmal applicirte solche Stromschwankung hervorbringt. Durch einen allmäligen Übergang der aufeinanderfolgenden Stromschwankungen von einer gewissen Steilheit zu einer anderen wird der Muskel zu einem allmäligen Übergange aus der Erschlaffung oder aus irgend einem Contractionszustande in einen anderen Contractionszustand veranlasst werden, und zwar wird Amplitude und Geschwindigkeit der hiebei vom Muskel ausgeführten Bewegung ganz von der Anfangs- und Endsteilheit und von der Geschwindigkeit, mit der die eine in die andere übergeht, abhängen.

Fig. 6.



In Holzschnitt 6 sieht man einen Muskel dauernd etwa auf halber Höhe seiner maximalen Zuckung verharren. Das erste Stück bis *a* zeichnete der vollkommen erschlaffte Muskel, von

dem die linearen Stromschwankungen des Rheonoms durch einen du Bois-Reymond'schen Schlüssel abgeblendet waren. Bei *a*, Öffnung des Schlüssels und plötzliches Hereinbrechen eines Stromes von der Intensität, wie sie eben durch die im Moment *a* vorhandene Stellung der Brücke bedingt ist; daher maximale Zuckung — dann Übergang zu einer dauernden Zusammenziehung von mittlerer Höhe, auf welche absichtlich durch plötzliches Schliessen und Öffnen mit dem Schlüssel in den Punkten *c* Maximalzuckungen aufgesetzt wurden, bei *b* Schliessung des Schlüssels, welche eine Öffnungszuckung veranlasst und dann Rückkehr zur Abscisse.

In Fig. 15, Taf. III, welche auf ganz analoge Weise entstanden ist, bedeuten die Buchstaben: *a* gänzliche Erschlaffung, *b* Zusammenziehung auf mittlere Höhe, *c* einzelne aufgesetzte maximale Zuckungen, *d* eine am Schlusse des Versuches durch Momentanreiz ausgelöste maximale Zuckung.

Beim Zeichnen von Fig. 16 wurde der Stromwähler in Anwendung gezogen und eine zwanzigliedrige Noë'sche Thermosäule, deren Glieder also in beliebiger Anzahl eingeschaltet werden konnten. Die unter die einzelnen Theile des Tracé's geschriebenen Zahlen bedeuten die Anzahl der zur Reizung mittels Rheonoms eingeschalteten Thermoelemente. Man sieht hier nacheinander den Muskel auf verschiedenen Graden der Zusammenziehung verharren, entsprechend den verschiedenen Reizeffecten der linearen Stromschwankungen. In Fig. 17 endlich ist durch ein Beispiel jener Vorgang, der schon oben analysirt wurde, illustrirt, bei welchem der Muskel aus einem Contractionszustande in einen anderen übergeht, synchronisch mit dem Übergange der seinen Nerven treffenden, linearen Stromschwankungen von einem Grade der Steilheit zu einem anderen. 2·5 Mm. der Abscisse entsprechen hier einer Secunde. Bei *a* wird die Anzahl der das Rheonom speisenden Thermoelemente plötzlich von 6 auf 20 gesteigert und nun ganz allmälig durch successive Ausschaltung der einzelnen Elemente bis auf Null herabgebracht.

Nach allem hier Mitgetheilten haben die Reactionen des Muskels auf lineare Stromschwankungen die grösste Ähnlichkeit mit seinen Leistungen bei dem natürlichen Gebrauche unserer Bewegungswerkzeuge und die „milderen" Reize des Nerven

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

durch Stromschwankungen von merklich endlicher Steilheit haben jedenfalls vor den grellen Reizen durch Inductionsschläge und plötzliche Stromschliessungen und -Öffnungen das voraus, dass sie am Muskel Veränderungen hervorbringen, welche den im engeren Sinne physiologischen Functionen desselben näher stehen.

Aber auch noch in einer anderen Beziehung ist die Verwandtschaft meiner Reizmethode mit der physiologischen nachweisbar. Während nämlich die durch Schliessungs- und Öffnungsreize und die durch Inductionsreize hervorgerufene Zuckung oder Dauercontraction secundäre Zuckung und secundären Tetanus in einem Nervmuskelpräparat hervorrufen, bleiben diese Phänomene bei der willkürlichen und überhaupt bei jeder vom Centrum aus hervorgebrachten Muskelverkürzung aus und nur in gewissen bekannten Ausnahmsfällen tritt eine secundäre Wirkung ein. Das Ausbleiben der secundären Wirkung ist nun auch den durch die Thätigkeit des Rheonoms hervorgebrachten Muskelzusammenziehungen eigenthümlich. Weder geben die durch eine einmalige Reizung hervorgebrachten Einzelcontractionen, selbst wenn sie maximal sind und sich in nichts von Einzelcontractionen zu unterscheiden scheinen, die unmittelbar vorher und nachher am selben Präparate durch einen Inductionsschlag hervorgerufen werden, eine secundäre Zuckung, noch gibt die Dauercontraction, durch eine Reihe solcher „milder" Reize hervorgerufen, einen secundären Tetanus. Erst bei sehr stark übermaximaler Stromschwankungssteilheit beginnt das Phänomen der secundären Wirkung aufzutauchen.

Da ich mich in dieser Abhandlung möglichst auf die Mittheilung von Thatsachen beschränken möchte, so unterlasse ich jede weitere Beziehung auf die Erklärung der willkürlichen Bewegungen und auch jede Vergleichung meiner Anschauungen mit denen anderer Autoren — bin ich doch in der angenehmen Lage, trotz der Eigenartigkeit der beobachteten Erscheinungen mit keinem einzigen Autor in Widerspruch zu gerathen, da sich die grossen Differenzen in den Resultaten ganz aus den Differenzen in der Versuchsanordnung erklären.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Fig 1

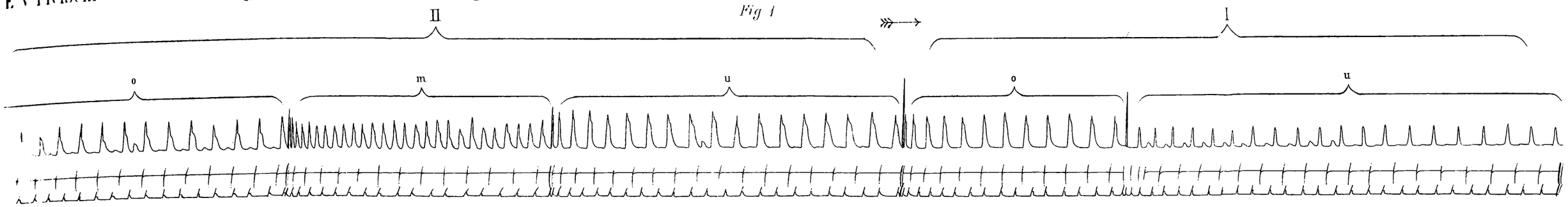


Fig. 2.

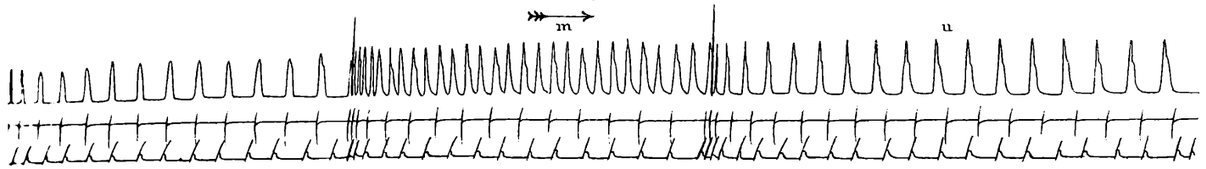


Fig 7

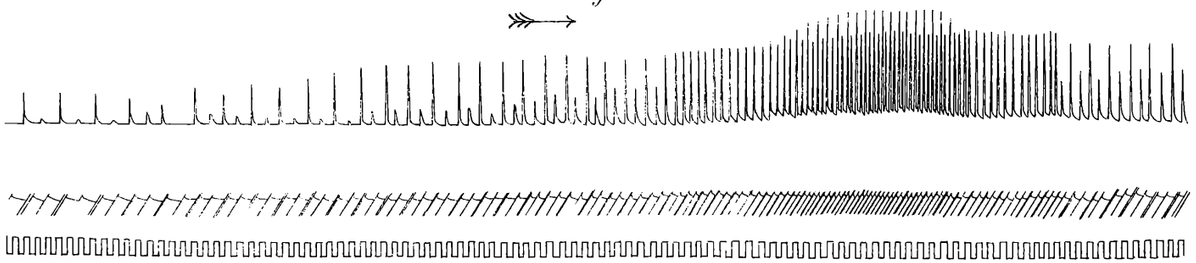


Fig. 3

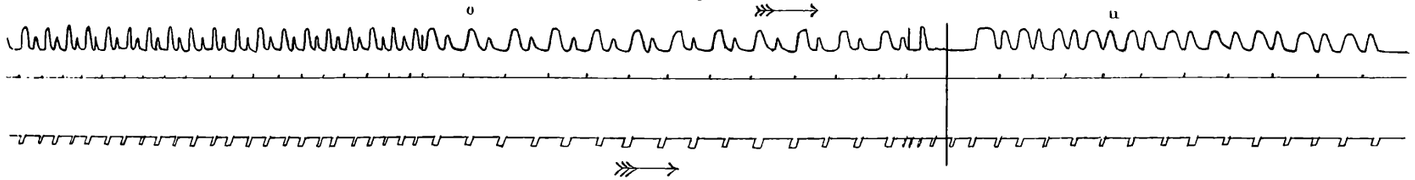


Fig 4

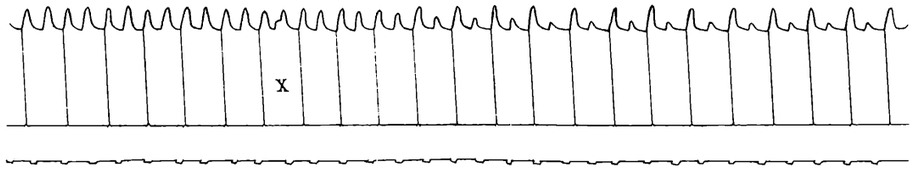


Fig. 6.

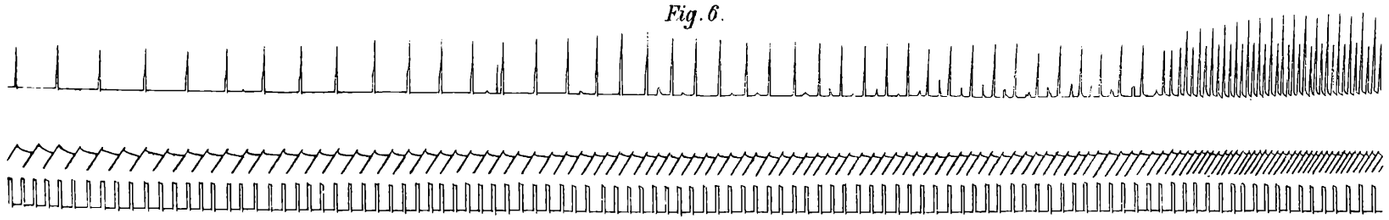
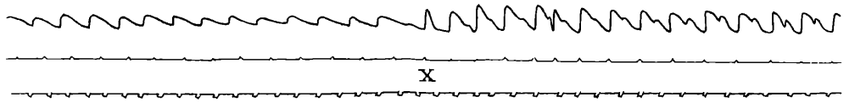


Fig 5.



v F Schuma

Druck v J Wagner in Wien

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Fig. 8.

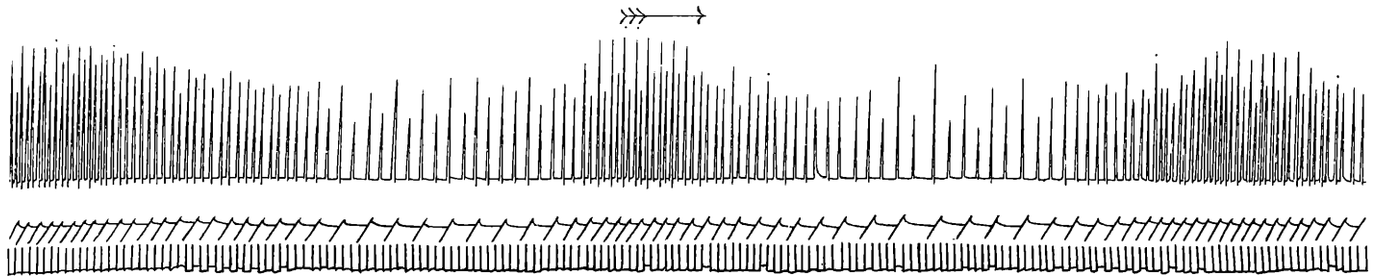


Fig 10.

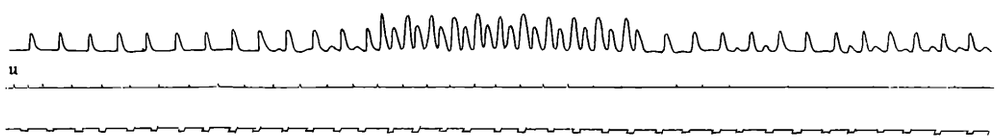


Fig. 9.

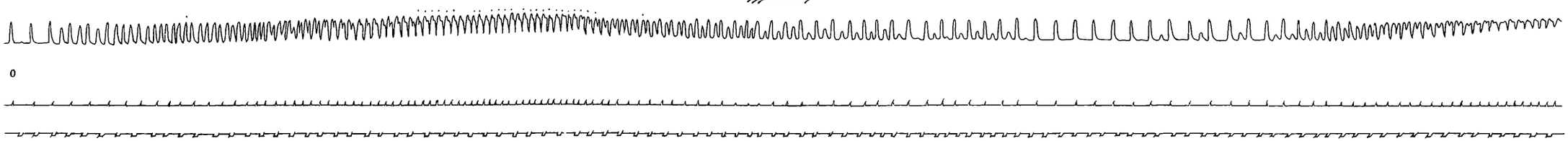


Fig. 11.

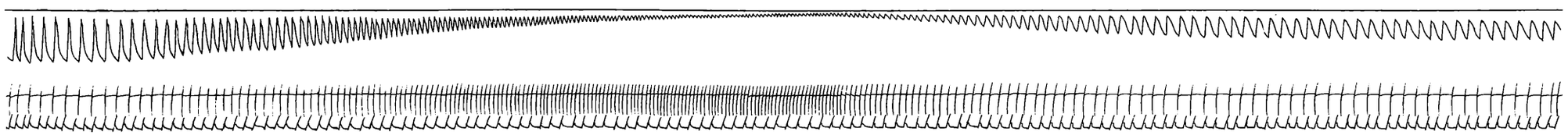
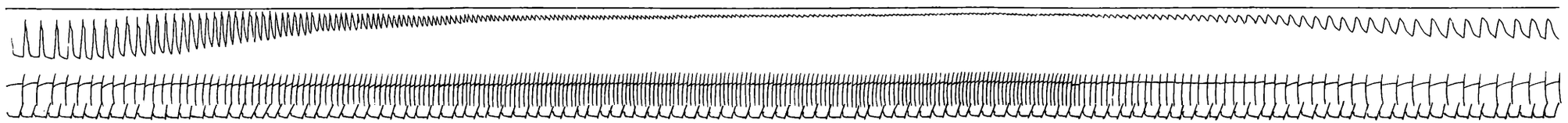
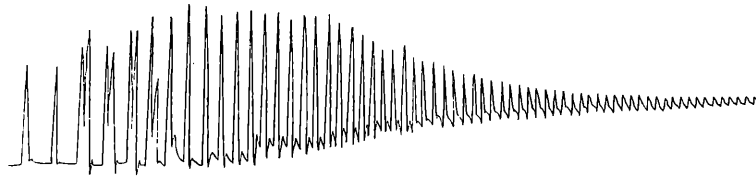


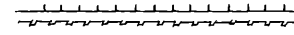
Fig. 12.

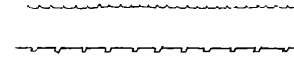


©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

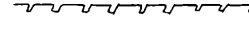
E. v. Fleischl. Über die Wirkung linearer Stromschw







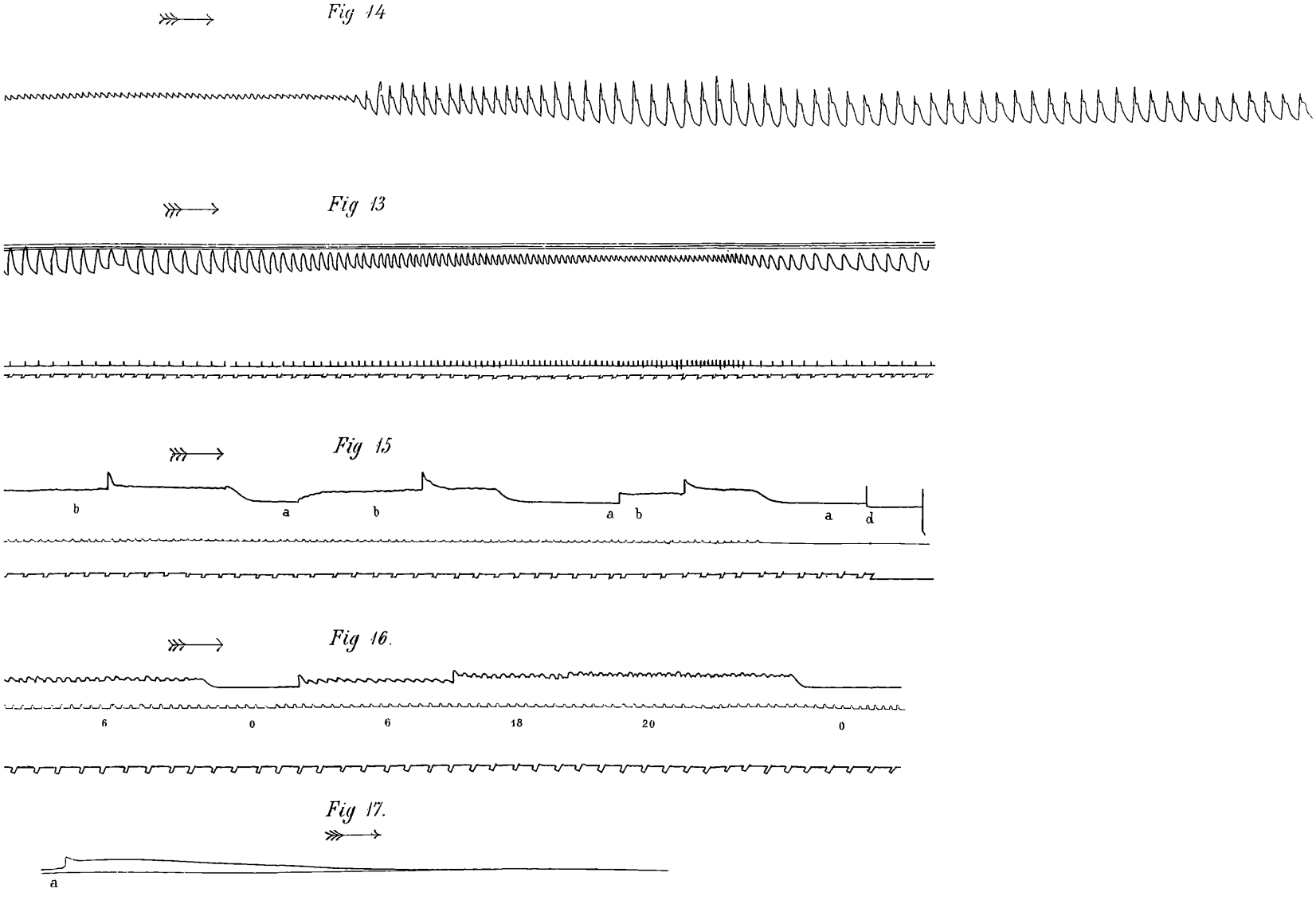
20



Lith v F Schima

Sitzungs

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at



Druck v Wagner

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse

Jahr/Year: 1880

Band/Volume: 82_3

Autor(en)/Author(s): Fleischl Ernst von Marxov

Artikel/Article: Untersuchung über die Gesetze der Nervenerregung. VI. Abhandlung. Über die Wirkung linearer Stromschwankungen auf Nerven. 133-154