

92.724

**PFLÜGER'S ARCHIV**

**FÜR DIE GESAMTE**

**PHYSIOLOGIE**

**DES MENSCHEN UND DER TIERE**

HERAUSGEGEBEN

VON

**E. ABDERHALDEN**  
HALLE A. S.

**A. BETHE**  
FRANKFURT A. M.

**R. HÖBER**  
KIEL

---

*Sonderabdruck aus Band 207, Heft 2/3*

---

**F. Verzár und F. Péter:**  
**Die Aktionsströme des Muskels bei der Aldehyd-**  
**kontraktion und ähnlichen Verkürzungen**



**BERLIN**  
**VERLAG VON JULIUS SPRINGER**

1925

In „Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere“ können alle solche Forschungsergebnisse veröffentlicht werden, welche die Physiologie in ihrem weitesten Sinn als die Lehre von den Lebenserscheinungen zu fördern geeignet sind. Entsprechend den drei Hauptarten der methodischen Behandlung physiologischer Fragen wird die Herausgabe der Beiträge durch die drei unterzeichneten Herausgeber besorgt.

Das Archiv erscheint zwanglos, in einzeln berechneten Heften; 6 Hefte bilden einen Band.

Beiträge mit vorwiegend chemischer Fragestellung und Methodik sind an

**E. Abderhalden, Halle a. S., Physiologisches Institut,**

Beiträge mit vorwiegend physikalischer Fragestellung und physikalischer, operativer und rein beobachtender Methodik an

**A. Bethe, Frankfurt a. M., Theodor-Stern-Haus, Weigertstraße,**  
oder an

**R. Höber, Kiel, Physiologisches Institut,**

Beiträge mit vorwiegend physikalisch-chemischer Fragestellung und Methodik an

**R. Höber, Kiel, Physiologisches Institut**

zu richten.

Die von den Herausgebern angenommenen Arbeiten gelangen, mit dem Datum des Einganges versehen, so schnell wie irgend möglich zur Veröffentlichung, und zwar in der Reihenfolge des Einganges. Ausnahmen von dieser Reihenfolge können bei längeren Arbeiten, bei solchen mit technisch schwierigen Abbildungen und bei verzögerter Erledigung der Korrekturen durch den Verfasser eintreten. Die erforderlichen Abbildungen im Text und auf Tafeln werden im allgemeinen ohne Kosten für den Verfasser beigegeben.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Autors „Kurze Mitteilung“ tragen, werden sobald als möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

An Sonderdrucken werden den Herren Mitarbeitern von jeder Arbeit im Umfange von nicht mehr als 24 Druckseiten bis 100 Exemplare, von größeren Arbeiten bis zu 60 Exemplare kostenlos geliefert. Doch bittet die Verlagsbuchhandlung, nur die zur tatsächlichen Verwendung benötigten Exemplare zu bestellen. Über die Freiemplarzähl hinaus bestellte Exemplare werden berechnet. Die Herren Mitarbeiter werden jedoch in ihrem eigenen Interesse dringend ersucht, die Kosten vorher vom Verlage zu erfragen, um spätere unliebsame Überraschungen zu vermeiden.

Die Herausgeber:

**Abderhalden. Bethe. Höber.**

**Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin W 9, Linkstr. 23/24**

*Fernsprecher: Amt Kurfürst, 6050–6053. Drahtanschrift: Springerbuch-Berlin*

Reichsbank-Giro-Konto u. Deutsche Bank, Berlin, Dep.-Kasse C

**Postscheck-Konten:** { für Bezug von Zeitschriften und einzelnen Heften: Berlin Nr. 20120 Julius Springer, Bezugsabteilung für Zeitschriften;  
für Anzeigen, Beilagen und Bücherbezug: Berlin Nr. 118935 Julius Springer.

## Bedingungen zur Aufnahme von Arbeiten in Pflügers Archiv.

1. Kurze, prägnante, druckfertige Darstellung (in fehlerfreiem Deutsch) unter Weglassung eingehender literarischer Behandlung der Vorgeschichte. 2. Nebensächliches, Methodisches und Versuchsprotokolle (nur Einzelbeispiele) am Rande für Petitdruck anmerken. 3. Abbildungen an Zahl und Ausdehnung auf das Notwendigste einschränken und auf gesonderten Blättern einliefern. 4. Legendenzu den Abbildungen und Tabellen auf gesonderten Blättern. 5. Literaturangaben ohne Titel der Arbeiten, mit Angabe von Band, Seitenzahl und Jahreszahl als Fußnoten. 6. Rein theoretische, referierende und polemische Artikel sind unerwünscht. 7. Am Schluß der Arbeit eine kurze Zusammenfassung des Inhalts.

Die Herausgeber:

**Abderhalden. Bethe. Höber.**

*Inhaltsverzeichnis siehe III. Umschlagseite!*



# Die Aktionsströme des Muskels bei der Aldehydkontraktion und ähnlichen Verkürzungen.

Von  
**F. Verzár und F. Péter.**

(Aus dem Physiologischen Institut der Universität Debreczen.)

Mit 9 Textabbildungen.

(Eingegangen am 8. September 1924.)

Taucht man einen Froschmuskel in eine sehr verdünnte Lösung von Formaldehyd, die selbst noch keine Verkürzung des Muskels verursacht, und reizt dann den Muskel mit einem Einzel-Induktionsschlag, so zeigt er genau dieselbe Kontraktionsform, die als Veratrinwirkung bekannt ist<sup>1)</sup>. Anfangs sieht man nur eine Dehnung der Verlängerungsphase der Zuckungskurve, dann eine deutliche „Funkesche Nase“, später eine überhaupt sehr verlängerte Kontraktion, die meist glatt verläuft. Wiederholte Reizungen bringen auch bei den schwachen Graden der Vergiftung diese Formen nacheinander zum Vorschein. Bei noch weiterer Reizung können sie wieder verschwinden. Auch andere Aldehyde z. B. Acetaldehyd zeigt diese Wirkung, was bemerkenswert ist, denn dieses wird — wie wir aus den wichtigen Untersuchungen von *Neuberg*<sup>2)</sup> und seinen Mitarbeitern wissen — auch beim normalen Muskelstoffwechsel gebildet. Von anderen Substanzen hat noch Glycerin eine ähnliche Wirkung, während die fibrillären Zuckungen, die bei Vergiftung mit verschiedenen anderen Substanzen nach einer elektrischen Reizung entstehen, sich augenscheinlich hiervon unterscheiden; trotzdem sie gelegentlich in dieselbe Gruppe von Erscheinungen eingereiht wurden<sup>3)</sup>.

Nach der Theorie von *v. Frey* und *Lamm*<sup>4)</sup>, sowie *P. Hoffmann*<sup>5)</sup> wäre die Veratrinkontraktion ein chemischer Tetanus, der dadurch zustande komme, daß — wie das besonders *Lamm* ausgeführt hat — bei der Kontraktion eine Substanz entsteht, die mit dem Veratrin reagiert und dann als chemischer Reiz den Tetanus bedingt.

1) *F. Verzár* und *M. Feller*, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **158**, 421. 1914.

2) Siehe *J. Hirsch*, Biochem. Zeitschr. **134**, 415. 1922.

3) Diese Frage haben wir in unserer älteren Untersuchung offen gelassen. Sie wird derzeit im Institut untersucht.

4) *Lamm*, Zeitschr. f. Biol. **56**, 223 u. **58**, 37. 1913.

5) *P. Hoffmann*, Zeitschr. f. Biol. **58**, 55. 1913.



Dem widerspricht aber, daß nicht nur Veratrin, sondern auch Substanzen von ganz anderen chemischen Eigenschaften, speziell auch die Aldehyde usw. (siehe *Verzár und Felter*) eine ganz ähnliche Wirkung haben. Es ist also nicht denkbar, daß bei der Kontraktion eine Substanz entsteht, die mit allen diesen reagiert. Dagegen haben wir die Theorie der veratrinförmigen Kontraktion dahin modifiziert, daß nach der Reizung durch den elektrischen Strom ein solcher Zustand der Muskelfibrillen besteht — eventuell eine solche Erregbarkeitssteigerung —, daß nun gewisse chemische Reize einen Tetanus hervorrufen können, was die Verlängerung bzw. Nachkontraktion in den Veratrin- und Aldehydkontraktionen bewirkt.

Zur weiteren Analyse der Wirkung der Aldehyde schien es uns wünschenswert den Verlauf der Aktionsströme bei der Aldehydkontraktion zu untersuchen, um einen Einblick in die Frage zu erhalten, ob die Verlängerung der Kontraktion als Tetanus mit oscillatorischem Aktionsstrom oder als aktionsstromlose Kontraktion „tonischer“ Natur aufzufassen sei.

Eine elektrographische Untersuchung der Veratrinkontraktion hat *P. Hoffmann*<sup>1)</sup> ausgeführt. Er hat das oscillationsfreie Erregungsstadium bei starker Veratrinvergiftung so erklärt, daß dabei ein Tetanus mit sehr frequenten Erregungsimpulsen vorliege, so daß diese vom Saitengalvanometer nicht mehr als einzelne Oscillationen angezeigt würden. *Dittler und Freudenberg*<sup>2)</sup>, die sich auch auf eigene Versuche stützen, äußern sich hierüber: „daß, wenn das richtig wäre, so müßten sich beim Übergang der oscillatorischen Reaktionsform in die oscillationsfreie gelegentlich Aktionsstromfrequenzen etwa von der doppelten oder dreifachen Höhe des normalen Muskelrhythmus, die noch weit innerhalb der Grenzen der Nachweisbarkeit liegen, haben nachweisen lassen. Dies ist . . . nicht der Fall“<sup>3)</sup>.

Die Frage ist deshalb von Interesse, weil sie in enger Berührung mit der viel umstrittenen Tonusfrage steht. Gibt es überhaupt Kontraktionsformen, die ohne oscillatorischen Aktionsstrom verlaufen? Die Aktionsströme bei „scheinbar tonischen Kontraktionen“ bei Mensch und Tier unter physiologischen und pathologischen Bedingungen [Tetanie, Enthirnungsstarre, Umklammerungsreflex usw.<sup>4)</sup>] sind Gegenstand eifrigster Diskussion, und zu ihrer Klärung wäre zuerst die Lösung der Frage des Muskelaktionsstromes unter einfacheren Verhältnissen nötig.

*Riesser und Simonson*<sup>5)</sup> haben unlängst bei der Tiegelschen Nachcontractur bei Nervenreizung im Körper sowie bei deren Verstärkung an cocainisierten Fröschen keine Aktionsströme während der Nachkontraktion gesehen. Diese Kontraktionsform ist der Aldehyd- sowie Veratrinkontraktion sehr ähnlich. Man findet ähnliche Tiegelsche Contracturen auch noch bei ermüdeten Muskeln, bei übermaximaler Reizung und nach *Neuschlosz*<sup>6)</sup> bei Verschiebung des K-Ca-Gleichgewichtes.

1) *P. Hoffmann*, Zeitschr. f. Biol. **57**, 22. 1912.

2) *Dittler und Freudenberg*, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **201**, 189. 1923.

3) Siehe auch *de Boer*, S. Zeitschr. f. Biol. **61**, 143. 1913.

4) Siehe die nächste Mitteilung von *Verzár und Kovács*, dieses Heft.

5) *O. Riesser und Simonson*, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **203**, 221. 1924.

6) *S. Neuschlosz*, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **199**, 410. 1923.

In einer gewissen Beziehung zu unserer Frage steht auch die Beobachtung von *Riesser* und *Steinhausen*<sup>1)</sup>, die bei der durch Cholin bewirkten Contractur des quergestreiften Muskels keine Aktionsströme gesehen haben, und ferner die jüngst erschienene Arbeit von *E. Fischer*<sup>2)</sup>, der die elektromotorische Wirkung von vier contracturerzeugenden Substanzen, KCl, HCl, NaOH, CHCl<sub>3</sub>, untersuchte. Die ersten drei bewirken Flimmern, was mit kleinen Aktionsstromoscillationen einhergeht. Außerdem haben sie noch eine direkte Einwirkung auf den contractilen Apparat. Bei der CHCl<sub>3</sub>-Verkürzung ist nur diese letzte Wirkung vorhanden<sup>3)</sup>, die ohne jegliche elektrische Oscillationen verläuft. — Alle diese Beobachtungen beziehen sich aber auf Contracturen, die beim direkten Eintauchen der Muskeln, ohne besondere andersartige Reizung, entstanden sind.

Ehe wir zur Beschreibung der Aktionsströme bei der Aldehydkontraktion gehen, müssen wir bemerken, daß die typische Aldehydwirkung (und ebenso auch die von Glycerin usw.) nicht nur bei direkter, sondern auch bei indirekter Reizung des Muskels vom Nerven aus beobachtet wird.

Unsere *Methodik* zur Registrierung der Aktionsströme war die folgende: Der Gastrocnemius von Esculenten wurde mit Femur und N. ischiadicus freipräpariert. Er wurde in einem Gefäß aufgehängt, so daß die Achillessehne an einem Haken befestigt war, während der Femur mit einem Faden zum Myographion, meist mit 50 g Belastung, verbunden wurde. Das Gefäß konnte mit verschiedenen Lösungen gefüllt und diese wieder abgelassen werden. Der N. ischiadicus blieb von den Giftlösungen unberührt und wurde mit Platinelektroden gereizt, die mit einem Schlittenapparat in Verbindung standen. Zum Galvanometer wurde mittels Stahlnadelelektroden abgeleitet, und zwar von der Achillessehne und vom Femurende des Muskels. Zur Registrierung des Aktionsstromes wurde, um Kurzschluß durch die Lösung zu vermeiden, diese immer abgelassen. Die Aufnahmen sind mit dem großen Edelmannschen Saitengalvanometer und einer Saite von 8000  $\Omega$  Widerstand gemacht. Die größtmögliche Empfindlichkeit wurde gewählt. Die Zeit ist durch eine Jaquet-Uhr in  $\frac{1}{5}$  Sek. markiert.

#### *Aktionsströme bei Aldehydkontraktion:*

In Abb. 1—3 sind die Aktionsströme (*Eg*) von Muskeln registriert zusammen mit ihrem Mechanogramm (*Mg*). In allen Versuchen war der Muskel vor der Aufnahme einige Minuten in 1 : 1000 verdünnte Formalinlösung getaucht worden. Durch wiederholtes Reizen überzeugten wir uns, ob die charakteristischen Kontraktionen bereits erscheinen. Raummangel erlaubt es nicht, die ganze Entwicklung der Kontraktionsform zu reproduzieren, sondern wir können hier nur einige Beispiele abbilden.

In Abb. 1 ist die Verlängerung der Kontraktion noch von geringer Größe, aber bedeutender Länge. Im Reizmoment sieht man einen zweiphasischen Aktionsstrom, der einer Zuckung entspricht, dann aber zeigt die Saite parallel mit der Muskelverkürzung wieder einen großen

<sup>1)</sup> *Riesser* und *Steinhausen*, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **197**, 288. 1922.

<sup>2)</sup> *E. Fischer*, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **203**, 580. 1924.

<sup>3)</sup> S. auch *Herlitzka*, zit. nach *E. Fischer*, l. c.

Ausschlag, der sie in dieser Aufnahme aus dem Gesichtsfeld herausführt. Uns interessiert aber besonders der der Verlängerung der Kontraktion entsprechende Teil des *Eg*. Dieses zeigt in der ersten Sekunde 10 schwache Wellen und verläuft dann weiter ganz glatt. Man kann beobachten, daß den Wellen ganz entsprechende seichte Erhebungen

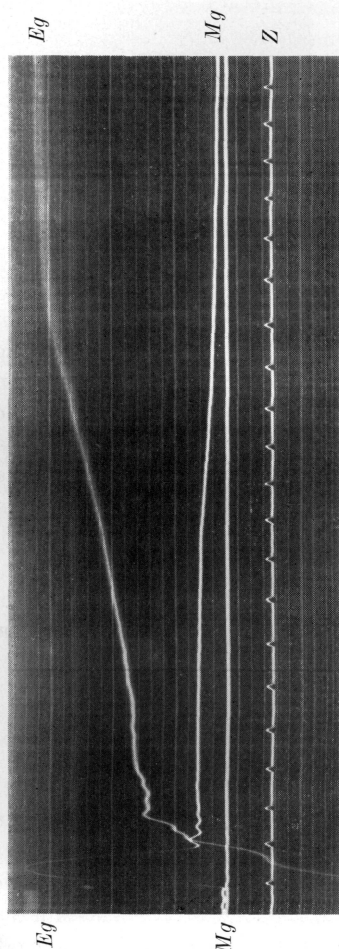


Abb. 1.

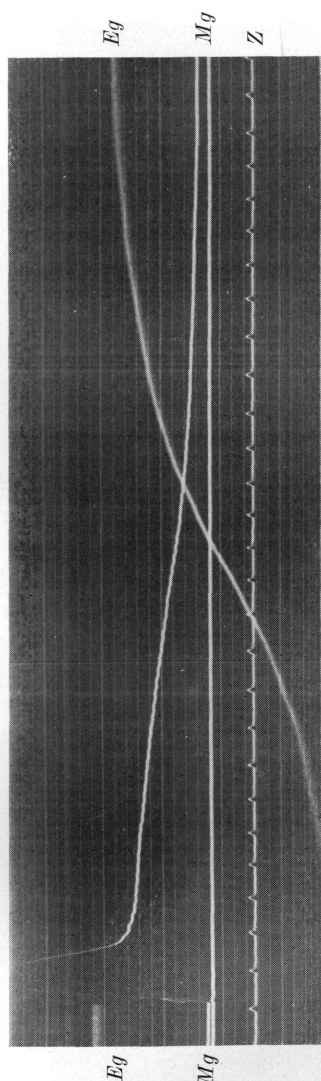


Abb. 2.

im Mechanogramm sichtbar sind, die vielleicht Eigenschwingungen des isotonischen Hebels sind.

In Abb. 2 ist im Anfangsteil der schnell verlaufende biphasische Aktionsstrom wieder zu sehen. Diese Aufnahme wurde besonders gewählt, um den Aktionsstrom während der Nachkontraktion zu

demonstrieren. Die Saite tritt ganz aus dem Gesichtsfeld. Während der Nachkontraktion verläuft sie ganz glatt, etwa parallel dem Mechanogramm zurück zur 0-Linie.

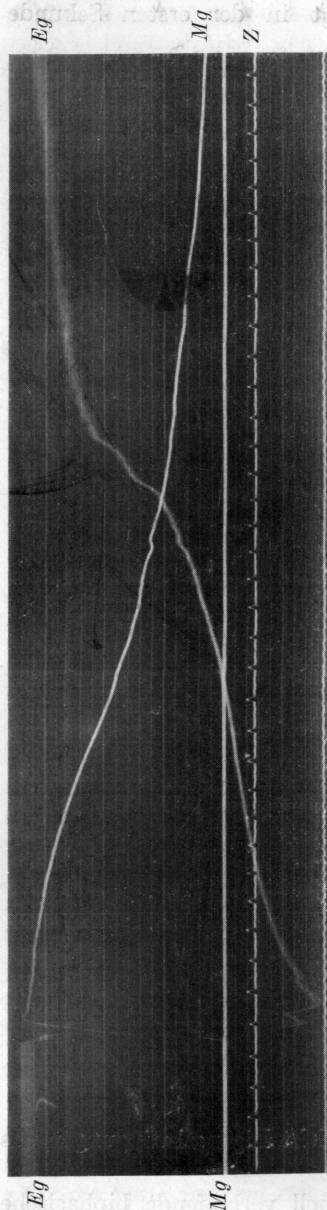


Abb. 3.

In Abb. 3 ist die Aldehydwirkung ganz ausgebildet. Die Aufnahme ist mit geringerer Empfindlichkeit gemacht, um den ganzen Verlauf zu demonstrieren. Sogleich nach dem biphasischen Aktionsstrom, genau während der Verkürzung schlägt auch die Saite aus. Dann zeigen sich noch 2 große Wellen, deren jede etwa  $\frac{1}{5}$  Sekunde dauert. Bei genauem Hinsehen entsprechen diesen feine Oscillationen im Mechanogramm. Dann bleibt die Saite vollkommen oscillationsfrei und senkt sich immer symmetrisch mit dem Mechanogramm ihrer 0-Linie zu. Im letzten Teil sind wieder einige seichte Wellen zu sehen und diese entsprechen ebensolchen Wellen im Mechanogramm.

Wir finden also einen biphasischen Aktionsstrom, so wie bei einer Muskelzuckung und dann einen mit der Muskelverkürzung vollkommen parallel gehenden, langsamen Ausschlag der Saite, der geradezu das Spiegelbild des Mechanogrammes ist. Hier und da sind seichte Wellen zu sehen, die aber immer auch ihr Gegenstück im *Mg* haben.

#### *Aktionsströme bei Glycerinkontraktion.*

In Abb. 4, 5 und 6 sind ebensolche Aufnahmen beim Eintauchen des Muskels in 5% Glycerin (in Ringerlösung) gemacht. In dieser Glycerinkontraktion zeigt der Muskel spontan noch keine Verkürzung; reizt man ihn aber direkt oder wie in diesen Versuchen, vom Nerven aus, so erhält man nach einiger Zeit die abgebildeten Kontraktionsformen.

In Abb. 4 sieht man im Reizmoment den einer Zuckung entsprechenden biphasischen Aktionsstrom. Dann weicht auch hier die Saite

parallel zur Verkürzung stark aus (über die Aufnahmetrommel). Während der Nachkontraktion zeigt die Saite keine Oscillationen, nur dort, wo im *Mg* eine zweite kleine Welle zu sehen ist, da entspricht auch im *Eg* derselben eine.

In Abb. 5 ist ein stärkeres Vergiftungsstadium zu sehen. Die Saite zeigt auch hier ein symmetrisches Bild, wie das *Mg*. Nur auf der Höhe

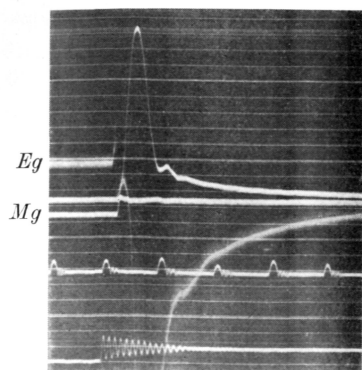


Abb. 4.

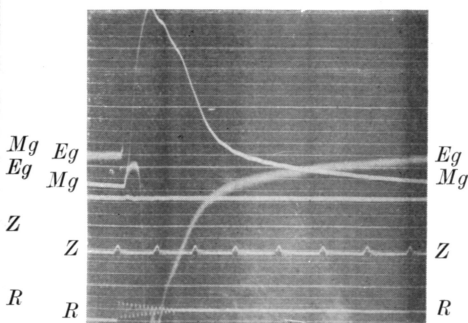


Abb. 5.

der Kontraktion ist eine zweite Welle zu sehen, der im *Mg* auch eine seichte Welle entspricht.

In Abb. 6 ist der ganze Verlauf sichtbar. Im Anfang ist der Zuckungsaktionsstrom zu sehen, an den sich dann der starke oscillationslose,

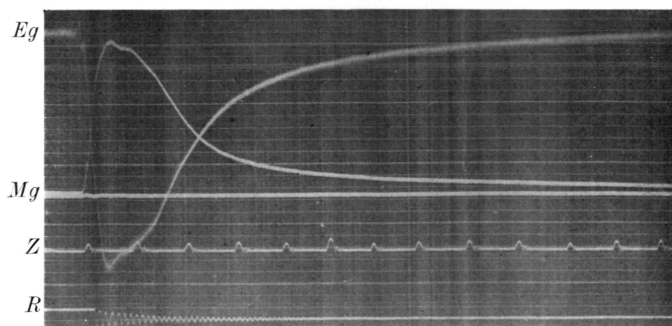


Abb. 6.

ganz glatt, aber immer symmetrisch zum *Mg* verlaufende Saitenausschlag anschließt.

Auch hier fällt also auf, daß während der Nachkontraktion die Bewegung der Saite vollständig parallel mit den mechanischen Erschei-

nungen geht, ohne daß rasche Oscillationen, die den Eindruck eines Tetanus machen würden, zu bemerken wären. Die Saite erreicht ihre 0-Lage zur selben Zeit, wenn die Kontraktion vorüber ist und der Muskel seine ursprüngliche Länge erreicht hat. Die nach Einzelreizung entstehende langdauernde Kontraktion scheint also entsprechend dem zweiphasischen Aktionsstrom am Anfang eine Zuckung zu sein. An diese Zuckung schließt sich dann ein langer glatter oder mit sehr seltenen schwachen Wellen versehener Saitenausschlag an. Dieser letztere fällt mit der Nachkontraktion zusammen.

Es ist zweierlei möglich. Entweder besteht während der ganzen Verkürzung eine konstante Potentialdifferenz zwischen den beiden Muskelenden oder aber diese Abweichung der Saite ist nur *die Folge* der mechanischen Änderungen (Form, Länge, Spannung) des Muskels. Nach unserer Meinung handelt es sich um letzteres. Die Verkürzung des Muskels ändert den Widerstand im Kreise und dadurch kommt es zu einer solchen Bewegung der Saite, die genau parallel dem *Mg* geht. Die immer bestehende Potentialdifferenz wurde immer kompensiert, Bestandsstrom und Kompensationsstrom mußten sich ändern, wenn der Widerstand im Kreise schwankte.

*Fischer* (l. c.) zitiert *de Meyer*<sup>1)</sup>, nach welchem ein Teil des Aktionsstromes des tätigen Muskels durch seine Gestaltsveränderung bedingt sei. Um solche Aktionsstrombilder, die ein Ausdruck der Widerstandsverhältnisse im Kreise sind, dürfte es sich hier handeln. Deshalb weicht die Saite sofort aus, wenn der Muskel sich verkürzt und kehrt ebenso allmählich zurück, wie der Muskel wieder länger wird. Zeigt der Muskel Unregelmäßigkeiten in der Kontraktionskurve, so gehen diesen nicht rasche Aktionsstromoscillationen voraus, sondern man sieht ihr Spiegelbild im *Eg*. Wir fassen also diesen starken Ausschlag mit seinen langsamen, flachen Wellen nicht als Ausdruck von Potentialdifferenzen, sondern von Widerstandsänderungen im Kreise auf.

*Judin*<sup>2)</sup>, sowie *Judin* und *König*<sup>3)</sup> haben vor kurzem behauptet, daß der Aktionsstrom des Gastrocnemius nicht einfach zweiphasisch, sondern von sehr komplizierter Form sei. *Gildemeister*<sup>4)</sup> und *Wachholder*<sup>5)</sup> haben sehr richtig bemerkt, daß ohne die genaue Kenntnis der Methodik dieser Autoren es nicht möglich ist, sich ein Urteil darüber zu bilden, wie sie zu diesem Resultat gekommen sind, das bisher unbestätigt blieb. Ihre lange vierte Phase dürfte möglicherweise auch die Folge der Formänderung des Muskels sein.

<sup>1)</sup> *de Meyer*, Arch. internal de physiol. **16**, 44, 64, 172, 193. 1921; zit. nach *E. Fischer*, l. c.

<sup>2)</sup> *A. Judin*, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **195**, 227. 1922 u. **198**, 263. 1923.

<sup>3)</sup> *A. Judin* und *O. König*, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **203**, 644. 1924.

<sup>4)</sup> *Gildemeister* in den Ber. üb. d. ges. Physiol. **15**, 378. 1923.

<sup>5)</sup> *Wachholder, K.*, Pflügers Archiv f. d. ges. Physiol. **199**, 595. 1923.

*Aktionsstrom bei isotonischer und isometrischer Ermüdungscontractur.*

Zur Stütze unserer Annahme, daß der Saitenausschlag während der Nachkontraktion nur Folge der mechanischen Änderung ist, dienen Aufnahmen, die wir bei der Ermüdungscontractur, bei rhythmischer Reizung mit Einzelinduktionsschlägen gemacht haben.

Abb. 7 zeigt einen solchen Versuch am *M. gastrocnemius* bei isotonischem Hebel mit 150 g Belastung. Bei dem bereits vorher ermüdeten Muskel tritt rasch eine Ermüdungscontractur ein. Bei jedem Reiz zeigt die Saite sehr starke Ausschläge, die wegen der langsamen Registrierung in der Kurve nicht deutlich sind. Für unsere Frage jedoch ist wesentlich, daß ebenso wie das Mechanogramm ansteigt, so auch die Saite nicht wieder zum 0-Punkte zurückkehrt. Ja, man kann, besonders entsprechend dem 1. bis 3. Reiz, der noch eine deutliche Verkürzung mit Erschlaffung bedingt, sehen, wie die vom biphasischen großen Ausschlag zurückkehrende Saite nun einen langsamen, mit der Verkürzung parallel gehenden Ausschlag zeigt. Also auch hier geht mit der Formänderung eine oscillationslose Wanderung der Saite Hand in Hand.

Aber nicht nur die Verkürzung des Muskels hat eine Wanderung der Saite zur Folge, sondern man erhält solche langsame Saitenwanderungen auch bei isometrischer Zuckung. In Abb. 8 hat der Muskel an einem Spannungshebel nach *Bürker* gezogen, dessen Feder stark gespannt war. Der Muskel wurde auch hier ebenso wie in der vorigen Versuchsreihe mit Ö.-I.-Schlägen rhythmisch durch Einschalten eines Metronoms vom Nerven aus gereizt. Mit jedem Reiz sieht man einen zweiphasischen Aktionsstrom in bekannter Weise und danach

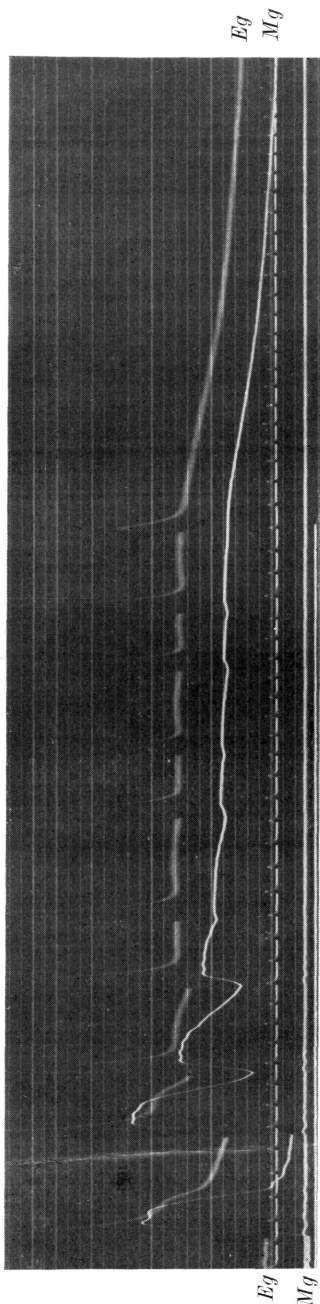


Abb. 7.



eine der Spannungsänderung parallel gehende flache Welle. Der Muskel gelangt sogleich in Ermüdungscontractur und so lange, als diese dauert, kehrt auch die Saite nicht in ihre Ruhelage zurück und zeigt während jeder Spannungsänderung eine ebenso lange Welle.

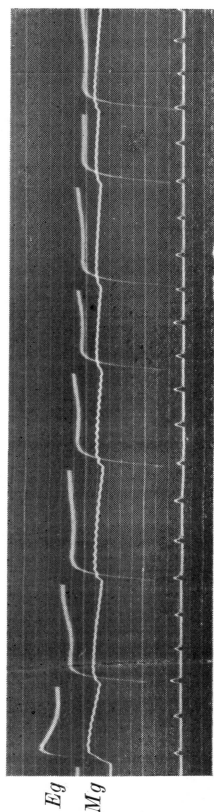
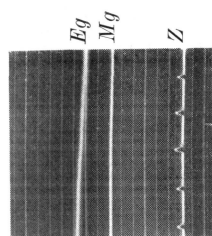


Abb. 8.

Sehr charakteristisch für den Einfluß, die Form und Spannung des Muskels ganz sekundär auf die Aktionsstromkurve haben, sind Aufnahmen, in denen der Gastrocnemius an einem Spannungshebel gezogen hat, dessen Feder sehr stark entspannt war und starke Eigenschwingungen hatte. Auf einen Einzelreiz (Ö.-I.-Schl. auf den Nerven) zuckte der Muskel und zeigte dann noch starke Nachschwingungen durch die Federschwingungen. Ganz parallel damit zeigte die Saite — nach dem ersten biphasischen Aktionsstrom — Schwingungen, die ganz genau parallel mit den mechanischen Schwingungen gehen<sup>1)</sup>. Damit ist der Beweis gebracht, daß die rein mechanisch bedingten passiven Muskelschwingungen sich auch genau im Saitenbild widerspiegeln, also einfach die Folge der Widerstandsänderungen im Stromkreis sind. Unsere Analyse führt uns also dazu, daß man die während der Kontraktion auftretenden und mit diesen parallel gehenden Saitenausschläge nicht als Ausdruck von Potentialdifferenzen, sondern als Folgen der mechanischen Änderungen (Länge und Spannung) betrachten muß. Sie haben also nichts mit dem Erregungsvorgang zu tun (und sind in gewisser Beziehung als Kunstprodukte zu bezeichnen). Wesentlich ist aber, daß während dieser langen Nachkontraktion nach Formaldehyd und Glycerinwirkung keine phasischen Aktionsströme zu sehen sind. Es handelt sich — das kann man nach der angewandten großen Empfindlichkeit ohne weiteres behaupten — sicher um keine tetanische Kontraktion mit oscillatorischen Aktionsströmen.

Man könnte geneigt sein, die langsamen Wellen, die besonders am Anfang der Aldehyd- und Glycerinkontraktion zu sehen sind, als Aktionsströme von Erregungen anzusprechen, die sich dann auch in mechanischen Änderungen äußern. (Also umgekehrt, als wir es auffassen.) Dagegen spricht erstens, daß diese Wellen, wenn sie bemerkbar sind,

<sup>1)</sup> Die Abbildung kann wegen Raumangel nicht reproduziert werden.



parallel und nicht vor der Verkürzungswelle gehen. Und noch mehr spricht dagegen, daß Erregungsimpulse von kaum 10 pro Sekunde keinen einheitlichen Tetanus, sondern nur eine unvollkommen verschwimmende Reihe von Zuckungen geben würden.

Wir haben andere Kontraktionen gesehen, die allerdings als chemischer Tetanus aufzufassen sind. In Abb. 9 ist ein Versuch wiedergegeben, in welchem der Muskel 9 Minuten in 1 proz. NaBr (in Ringer-Lösung) getaucht war. Auf einen Einzel-Induktionsschlag entstand eine Kontraktion, deren Kurve einer starken Aldehyd- oder Glycerinkontraktion nicht unähnlich ist. Aber schon äußerlich waren starke fibrilläre Zuckungen, ein Hin- und Herwogen im Muskel zu sehen, das vom elektrischen Reiz ausgelöst wurde. Dementsprechend zeigt das E. G., welches hier mit einer Saite von geringerer Empfindlichkeit aufgenommen war, eine Reihe von Oscillationen, einem Tetanus entsprechend<sup>1)</sup>. Nach Aufhören dieser hört die Verkürzung langsam auf,

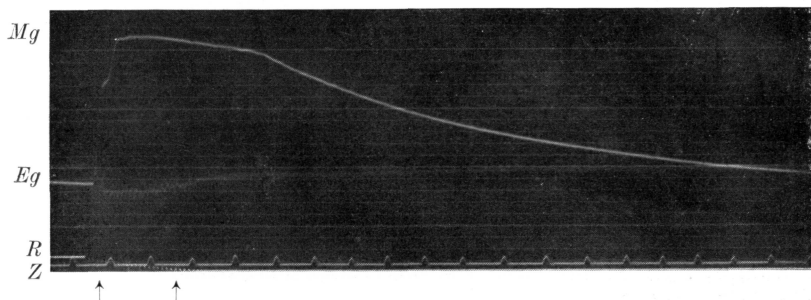


Abb. 9.

wie bei einem ermüdenden Tetanus. Die nach einer Reizung in NaBr auftretenden Nachkontraktionen sind also nicht identisch mit den Aldehyd- und Glycerinkontraktionen, sondern sind richtige Tetani.

Wir glauben also, daß daraus, daß während der Nachkontraktion unter der Wirkung von Formaldehyd und Glycerin keine oscillatorischen Aktionsströme zu sehen sind, folgt, daß diese keine tetanische Kontraktion, sondern eine konstante, die ganze Muskelmasse gleichmäßig betreffende Zustandsänderung ist. Sie ist demnach in Parallele zu setzen mit der Ermüdungskontraktur oder den als „tonisch“ bezeichneten Kontraktionen.

Nach der von uns oben erwähnten Anschauung entsteht die „veratrinförmige“ Kontraktion bei Aldehyd- usw. -Wirkung so, daß nach der durch den Einzelreiz bewirkten Zuckung der Muskel in ein Stadium erhöhter Erregbarkeit gelangt. In diesem können Substanzen,

<sup>1)</sup> In der Abbildung von ↑ bis ↑.

die spontan erst bei viel größerer Konzentration als chemischer Reiz wirken, nun bereits ihre Wirkung ausüben.

Formaldehyd und Glycerin bewirken in genügenden Konzentrationen eine chemische Contractur des Muskels<sup>1)</sup>. Das letztere dadurch, daß es das Muskeleiweiß fällt, das zweite durch Wasserentziehung aus dem Muskel. Ihre Wirkung muß als eine direkte Wirkung auf den Kontraktionsapparat aufgefaßt werden, so wie die des Chloroforms nach *E. Fischer* (l. c.). Dagegen wirkt NaBr auch (oder nur) auf den Erregungsapparat, so wie in *Fischers* Versuchen von KCl angegeben wird.

Wenn durch einen Nervenreiz und Zuckung der Muskel in einen Zustand erhöhter Erregbarkeit gekommen ist, so werden letztere Substanzen ihre Wirkung bereits in diesen an sich noch nicht wirksamen Konzentrationen entfalten. Da aber auch Formaldehyd und Glycerin diese Wirkung hat, die allem Anschein nach gar nicht auf den Erregungsapparat, sondern auf den Kontraktionsapparat wirken, so ist es nicht richtig, wenn man in Zukunft von erhöhter Erregbarkeit spricht als Ursache für diese Wirkung, sondern es handelt sich wohl um eine erhöhte Permeabilität, so daß diese Substanzen rascher in die Faser eindringen und ihre Wirkung entfalten können. *Nach einer Zuckung gerät die Muskelfaser demnach in einen Zustand erhöhter Permeabilität. Formaldehyd und Glycerin, die direkt auf den Kontraktionsapparat wirken, dringen rascher ein und bewirken der eingedrungenen Menge entsprechend eine Verkürzung des Muskels, die eine chemische Kontraktur, kein Tetanus ist. Dieselbe erhöhte Permeabilität ist die Ursache dafür, daß das als chemischer Reiz, also auf den Erregungsapparat wirkende NaBr nun eindringt, und der eingedrungenen Menge entsprechende Reizwirkungen, fibrilläre Zuckungen und Tetanus bewirkt.* Diese Auffassung ist in bester Übereinstimmung mit dem Befund von *Embden*<sup>2)</sup> und Mitarbeitern, die bekanntlich gezeigt haben, daß der Muskel bei der Kontraktion permeabel für Phosphat wird.

### *Zusammenfassung.*

1. In sehr verdünntem Formaldehyd und Glycerin geben Froschmuskeln nach Einzelreiz typische „veratrinförmige“ Kontraktionen mit langer Nachkontraktion. Auch bei Reizung vom Nerven aus erhält man dasselbe.

2. Der Aktionsstrom zeigt einer Zuckung entsprechende rasche zwei Phasen noch vor der Verkürzung und während dieser einen langen oscillationslosen Ausschlag der Saite.

<sup>1)</sup> Siehe z. B. *Verzár, Bögel und Szányi*, Biochem. Zeitschr. **132**, 64. 1922.

<sup>2)</sup> Siehe z. B. *G. Embden*, Naturwissenschaften **11**, 985. 1923.

3. Die Saitenbewegungen während der Verkürzung gehen ganz mit den mechanischen Änderungen des Muskels parallel. Sie sind Folgen der Widerstandsänderung im Kreise.

4. Auch bei isotonischen und isometrischen Zuckungen und Ermüdungscontracturen erhält man ähnliche langgestreckte Saitenausschläge als Folge der mechanischen Änderungen.

5. Die Analyse der Versuche ergibt, daß die durch Aldehyde und Glycerin bewirkten Nachkontraktionen so zu erklären sind, daß die Muskelfaser durch den elektrischen Reiz in einen Zustand erhöhter Permeabilität gelangt, so daß Formaldehyd und Glycerin nun rascher eindringen und chemische Contracturen bewirken können. Substanzen, wie NaBr, die als chemischer Reiz wirken, dringen nach einer Zuckung auch leichter ein und bewirken dann einen Tetanus. Die Nachkontraktion in diesem letzteren Fall ist also etwas prinzipiell anderes.

In allen Abbildungen ist  $Mg$  = Mechanogramm,  $Eg$  = Elektrogramm.  $L$  = Nulllinie des Muskelhebels.  $Z$  = Zeit in  $\frac{1}{5}$  Sek.  $R$  = Reizsignal.

---

DECEMBER 1967  
Lett.  
1624-1867

207. Band.

**Inhaltsverzeichnis**

2./3. Heft.

Seite

<b>Aberbalden, Emil.</b> Beitrag zur Frage der Möglichkeit der Re- und Transplantation von Augen. (Mit 1 Textabbildung) . . . . .	129
<b>Karplus, I. P., und Alois Kreidl.</b> Zur Kenntnis der Schmerzleitung im Rückenmark. II. Mitteilung . . . . .	134
<b>Hasebroek, K.</b> Neues zur Entwicklung des Schmetterlingsflügels, speziell nach dem Schlüpfen des Falters aus der Puppe. (Mit 8 Textabbildungen) . . . . .	140
<b>Wels, Paul, und Mathilde Osann.</b> Die Wirkung der Röntgenstrahlen auf die Hefezelle. (Mit 3 Textabbildungen) . . . . .	156
<b>Fraenkel, Marta, und Gempei Morita.</b> Versuche über die Wirkung von Contractursubstanzen an glatten Muskeln von Warmblütern. (Mit 7 Textabbildungen) . . . . .	165
<b>Masuda, Sogi.</b> Die ultramikroskopischen Vorgänge bei der Blutgerinnung von Warmblütern . . . . .	180
<b>Schüller, Heinrich.</b> Zur Kenntnis der Bedingungen der Gewichtsbeurteilung V . . . . .	187
<b>Verzár, F., und F. Péter.</b> Die Aktionsströme des Muskels bei der Aldehydkontraktion und ähnlichen Verkürzungen. (Mit 9 Textabbildungen) . . . . .	192
<b>Verzár, F., und G. Kovács.</b> Aktionsströme bei scheinbar tonischen Muskelkontraktionen beim Menschen. (Mit 4 Textabbildungen) . . . . .	204
<b>Aberbalden, Emil, und Ernst Wertheimer.</b> Studien über den Einfluß der Ernährung auf Zellfunktionen . . . . .	215
<b>Aberbalden, Emil, und Ernst Wertheimer.</b> Studien über den Einfluß der Ernährung auf die Wirkung bestimmter Inkretstoffe. V. Mitteilung. (Mit 8 Textabbildungen) . . . . .	222
<b>Aberbalden, Emil, und Hans Paffrath.</b> Beitrag zur Frage der Inkret-(Hormon-)Wirkung des Cholins auf die motorischen Funktionen des Verdauungskanales. I. Mitteilung. (Mit 3 Textabbildungen) . . . . .	228
<b>Aberbalden, Emil, Hans Paffrath und Hans Sickel.</b> Beitrag zur Frage der Inkret-(Hormon-)Wirkung des Cholins auf die motorischen Funktionen des Verdauungskanales. II. Mitteilung. (Mit 9 Textabbildungen) . . . . .	241
<b>Wertheimer, Ernst, und Hans Paffrath.</b> Beziehungen zwischen Permeabilität und Wirkung bei den Vertretern der Cholingruppe. (Mit 11 Textabbildungen) . . . . .	254
<b>Lurje, H. S.</b> Untersuchungen über die motorische Funktion des Dickdarms. I. Mitteilung. Die Einwirkung natürlicher chemischer Reizmittel auf die Bewegung des Dickdarms. (Mit 2 Textabbildungen) . . . . .	269
<b>Woronzow, S.</b> Wie schnell stellt der konstante Strom die Leitungsfähigkeit des mit einigen Salzen behandelten Nerven wieder her? (Mit 3 Textabbildungen) . . . . .	279
<b>Riesser, Otto, und Fritz Richter.</b> Weitere Beiträge zur Kenntnis der Erregungscontractur des Frostmuskels. (Mit 8 Textabbildungen) . . . . .	287
<b>Riesser, Otto, und Nagayoshi Heianzan.</b> Über den Mechanismus der Ammoniakcontractur und seine Beziehungen zum Lactacidogenumsatz im Muskel . . . . .	302
<b>Kurze Mitteilungen:</b>	
<b>Lueg, Werner.</b> Das Herzfenster . . . . .	314
<b>Lehmann, Hans.</b> Über den Willkürversuch du Bois-Reymonds . . . . .	316
<b>Fraenkel, Marta.</b> Rhythmische Kontraktionen an kontinuierlich gereizten Muskeln . . . . .	320
<b>Berichtigung zur Arbeit W. R. Hess und K. v. Neergaard in Bd. 205, S. 506 . . . . .</b>	322

VERLAG VON JULIUS SPRINGER IN BERLIN W 9

Soeben erschien:

**Die Theorie der Emulsionen und der Emulgierung.**

Von Dr. William Clayton, Schriftführer des Ausschusses für Kolloidchemie der „British Association“. Mit einem Geleitwort von Professor F. C. Donnan, Vorsitzender des Ausschusses für Kolloidchemie der „British Association“. Deutsche, vom Verfasser erweiterte Ausgabe von Dr. L. Farmer Loeb. 150 Seiten mit 18 Abbildungen.

7.80 Goldmark; gebunden 8.70 Goldmark

Soeben erschien:

**Die Eiweißkörper und die Theorie der kolloidalen Erscheinungen.**

Von Jacques Loeb †, Mitglied des Rockefeller-Instituts für Medizinische Forschung, New York. 306 Seiten mit 115 Abbildungen.

15 Goldmark; gebunden 16.50 Goldmark

VERLAG VON JULIUS SPRINGER IN BERLIN W 9

# Lehrbuch der Physiologie des Menschen

Von Dr. med. Rudolf Höber

o. ö. Professor der Physiologie und Direktor des physiologischen  
Instituts der Universität Kiel

Dritte, neubearbeitete Auflage

576 Seiten mit 256 Textabbildungen. 1922 • Gebunden nur 12 Goldmark

*Um jedem Studierenden die Anschaffung dieses allbekannten und eingeführten Lehrbuches zu ermöglichen, ist der Preis vom Januar 1925 ab von 18 Goldmark auf 12 Goldmark herabgesetzt worden.*

**Praktische Übungen in der Physiologie.** Eine Anleitung für Studierende. Von Dr. L. Asher, o. Professor der Physiologie, Direktor des Physiologischen Instituts der Universität Bern. Zweite, verbesserte und wesentlich vermehrte Auflage. 274 Seiten mit 40 Abbildungen. 1924. 9 Goldmark

**Allgemeine Physiologie.** Eine systematische Darstellung der Grundlagen sowie der allgemeinen Ergebnisse und Probleme der Lehre vom tierischen und pflanzlichen Leben. Von A. v. Tschermak, o. ö. Professor, Direktor des Physiologischen Instituts der Deutschen Universität Prag.  
Erster Band: Grundlagen der allgemeinen Physiologie.  
I. Teil: Allgemeine Charakteristik des Lebens, physikalische und chemische Beschaffenheit der lebenden Substanz. IX und 280 Seiten mit 12 Textabbildungen. 1916. (Einzeln nicht mehr lieferbar.)  
II. Teil: Morphologische Eigenschaften der lebenden Substanz und Zellulärphysiologie. XIV und Seite 285–796. Mit 109 Textabbildungen. 1924. 30 Goldmark  
Beide Teile XIV und 796 Seiten in einem Bande gebunden 48 Goldmark

**Vorlesungen über Physiologie.** Von Dr. M. von Frey, Professor der Physiologie und Vorstand des Physiologischen Instituts an der Universität Würzburg. 406 Seiten mit 142 Textfiguren. Dritte, neubearbeitete Auflage. 1920. 10.50 Goldmark, gebunden 13.30 Goldmark

**Kurzes Lehrbuch der physiologischen Chemie.** Von Dr. Paul Hári, o. ö. Professor der physiologischen und pathologischen Chemie an der Universität Budapest. Zweite, verbesserte Auflage. 364 Seiten mit 6 Textabbildungen. 1922. Gebunden 11 Goldmark

**Physiologisches Praktikum.** Chemische, physikalisch-chemische, physikalische und physiologische Methoden. Von Geh. Med.-Rat Professor Dr. med. et phil. h. c. Emil Abderhalden, Direktor des Physiologischen Instituts der Universität Halle a. S. Dritte, neubearbeitete und vermehrte Auflage. 362 Seiten mit 310 Textabbildungen. 1922. 12.60 Goldmark

**Die Abderhaldensche Reaktion.** Ein Beitrag zur Kenntnis von Substraten mit zellspezifischem Bau und der auf diese eingestellten Fermente und zur Methodik des Nachweises von auf Proteine und ihre Abkömmlinge zusammengesetzter Natur eingestellten Fermenten. Von Professor Dr. med. et phil. h. c. Emil Abderhalden, Direktor des Physiologischen Instituts der Universität Halle a. S. (Fünfte Auflage der „Abwehrfermente.“) 378 Seiten mit 80 Textabbildungen und 1 Tafel. 1922. 13.25 Goldmark