

Beschaffenheit unabhängig sein soll von der Art, in welcher es beobachtet wird. Wir haben gesehen, daß die moderne Physik, durch Tatsachen gezwungen, diese Abstraktion als zu eng aufgeben mußte. Die komplementäre Extrapolation ist die der Hindu-Metaphysik vom reinen Subjekt des Erkennens, dem kein Objekt mehr gegenübersteht. Persönlich habe ich keinen Zweifel, daß auch diese Idee als unhaltbare Extrapolation erkannt werden muß. Der abendländische Geist kann einen solchen Begriff eines überpersönlichen kosmischen Bewußtseins, dem kein Objekt gegenübersteht, nicht anerkennen und muß die durch die Idee der Komplementarität vorgezeichnete Mitte einhalten. Von dieser aus betrachtet wird durch den Begriff des Bewußtseins bereits eine Zweierheit von Subjekt und Objekt vorausgesetzt.

An Stelle des objektlosen Allbewußtseins des Orients hat die abendländische Psychologie den Begriff des Unbewußten aufgestellt, dessen Beziehung zum Bewußtsein ähnlich paradoxe Züge aufweist, wie wir sie innerhalb der Physik antreffen. Einerseits weist die moderne Psychologie eine weitgehend objektive Realität der unbewußten Psyche nach, andererseits stellt jede Bewußtmachung, d.h. Beobachtung, einen prinzipiell unkontrollierbaren Eingriff in die unbewußten Inhalte dar, wodurch der objektive Charakter der Realität des Unbewußten begrenzt und dieser zugleich eine Subjektivität verliehen wird.

Es würde mich zu weit führen, hier noch auf andere Analogien zur physikalischen Komplementarität einzugehen, die in das Gebiet der Biologie fallen und auch das Problem des psychophysischen Parallelismus betreffen.

Ich hoffe, daß es mir gelungen ist, Ihnen einen Eindruck von der synthetischen Kraft der Idee der Komplementarität zu geben, welche durch prinzipielle Begrenzungen des Anwendungsbereiches gegensätzlicher Vorstellungen die Widerspruchsfreiheit eines mit diesen operierenden Begriffssystems gewährleistet.

Summary

The situation called "complementarity" by N. Bohr is explained with the aid of the example furnished by the spheres of application of the contrasting concepts of "wave" and "particle" in modern atomic physics. It consists in the fact that the experimental arrangements to which the one or the other of these intuitive pictures is applied necessarily are mutually exclusive as a consequence of the fundamentally never completely determinable interaction between instruments of observation and observed system. The analogy is pointed out between this complementary situation and the paradoxes in the relation "subject—object" in general, as well as the pair of opposites employed in more recent psychology, "conscious—unconscious", in particular.

STUDIORUM PROGRESSUS

Die Grundlagen des Tetanus und Tonus der quergestreiften Skelettmuskelfasern der Wirbeltiere

Von PAUL KRÜGER¹, Heidelberg

Die sinnfälligste Äußerung tierischen Lebens ist die *Beweglichkeit*, was natürlich nicht heißen soll, daß bei Pflanzen keine Bewegungen vorkommen.

Man unterscheidet *Protoplasmabewegungen*, *Flimmer- und Geißelbewegungen* und *Bewegungen mittels kontraktile Fibrillen*. Diese finden sich als *Myoneme* bei verschiedenen Protozoen, bei Metazoen aber in besonderen Zellen oder Derivaten von solchen, den *Muskelzellen* bzw. *-fasern*.

Mit Ausnahme der Spongien, bei denen man bisher keine Nervenzellen nachweisen konnte, treten die Muskelfibrillen im allgemeinen (Ausnahme Iris der Fische und Amphibien) nur auf Erregungen hin, die durch die *Nervensysteme* übermittelt werden, in Tätigkeit.

Die Bewegungen beruhen auf der Umwandlung chemischer Energie in kinetische und auf physikochemischen Vorgängen. Am besten sind wir darüber bei der Tätigkeit des *quergestreiften Skelettmuskels* der tetrapoden Wirbeltiere unterrichtet. Diese äußert sich hier in der Aufeinanderfolge von Verkürzung (*Kontraktion*) und Erschlaffung (*Expansion*) der Fibrillen. Struktur und Funktion scheinen also bei diesen besonders eng verknüpft zu sein. Es ist also verständlich, wenn ein solches Substrat und Geschehen schon seit langem wissenschaftliches Interesse gefunden haben. Erkenntnisse durch tieferes Eindringen in diese Vorgänge und Zusammenhänge müssen grundsätzliche Bedeutung besitzen. Es gibt deshalb wohl nicht viele Gebiete der Histologie und Physiologie, die so intensiv in Angriff genommen worden sind wie dieses. An diesen Untersuchungen sind aus den gleichen Gründen auch Pharmakologen, Pathologen und Kliniker — Neurologen und Chirurgen — beteiligt.

Neben dieser Fähigkeit der Muskeln, *Bewegungen auszuführen*, kommt ihnen noch eine andere Aufgabe zu, die der ersteren gerade entgegengesetzt ist: den Körper oder die Teile desselben in einer bestimmten, auf Grund von Bewegungsvorgängen eingenommenen Stellung zu *halten*, auch gegen einwirkende Kräfte.

Diesen Dauerzustand hat man als *Tonus* bezeichnet. Schon sehr frühzeitig wurde versucht, die mit diesen Feststellungen aufgetauchten Probleme, welche Vorgänge der Muskelkontraktion zugrunde liegen und worauf der Muskeltonus beruht, mit den verschiedensten Methoden der Lösung nahezubringen.

Die erste Frage wurde fast ausschließlich unter Verwendung der Skelettmuskeln des «Frosches» und Kaninchens angegangen. Dabei wurde aber übersehen, daß zuvor die zweite Frage geklärt sein muß. Bei dieser handelt es sich ja um die Alternative, beruht der Tonus der Muskeln auf bestimmten Eigenschaften der Fasern, d. h. sind nur besonders strukturierte Fasern zu tonischen Leistungen fähig und anders beschaffene nur zu tetanischen Kontraktionen, oder liegt nur ein, in allen Muskelfasern enthaltenes Substrat vor, dessen verschiedene Reaktion — tetanische Kontraktion oder tonische

¹ Zoologisches Institut, Universität Heidelberg.

Dauerhaltung – von der Beeinflussung durch das Nervensystem abhängt.

Wurde der Entscheid im Sinne eines spezifischen Tonussubstrates getroffen, so bestand die Verpflichtung, die zur Lösung der ersten Frage zu verwendenden Muskeln *vorher* auf ihre strukturelle Zusammensetzung hin zu untersuchen. Das ist schon 1889 von ROLLETT¹ gefordert worden. Fünfzig Jahre später machten zwei andere Physiologen (FRITZ BUCHTHAL und J. LINDHARD² die Nichtbefolgung dieses Rates den Muskelphysiologen zum Vorwurf.

Zur Erklärung dieser Unterlassung sei zugegeben, daß die bisherigen Behauptungen, das morphologische Substrat für den Tonus gefunden oder wenigstens das Vorkommen von zwei histologisch und physiologisch verschiedenen Fasern («rot»-«weiß», trüb-hell, dünn-dick) in den Skelettmuskeln der Wirbeltiere nachgewiesen zu haben, wenig überzeugend wirken, da scharfe Unterschiede vermißt, vielmehr alle Grade des Übergangs von einem Extrem ins andere gefunden wurden. Auf der anderen Seite hat die Übertragung der Befunde an einigen wenigen glatten Muskeln – zumeist von Wirbellosen – auf die Verhältnisse der quergestreiften Skelettmuskeln der Wirbeltiere (PARNAS, BETHE, RIESSER³) nicht zur Klärung des Tonusproblems beigetragen, sie sind außerdem in letzter Zeit als nicht zutreffend bezeichnet worden⁴.

Im Hinblick auf diese Unsicherheit bedeutete es deshalb einen außerordentlichen Fortschritt für unsere Erkenntnis über die Bedingungen der beiden Leistungen der Muskeln, als Sommerkamp⁵ beim Frosch nachwies, daß es anscheinend drei verschiedene Arten von Muskeln gibt: 1. reine Tetanusmuskeln, welche die Einwirkung von Azetylcholin mit einer raschen Zuckung beantworten; 2. solche, bei denen ein Teil der Fasern («Tonusbündel») auf Azetylcholin mit einer Dauerverkürzung reagiert; und 3. Muskeln, bei denen anscheinend alle Fasern tonisch sind.

Der Versuch, dieses unterschiedliche pharmakologische Verhalten der Muskeln mit einem abweichenden Gehalt der Fasern an Sarkoplasma in Beziehung zu bringen, ergab keine Anhaltspunkte dafür (FREUND in SOMMERKAMP, S. 115).

An diese Arbeit knüpfte KRÜGER⁶ an. Er konnte zeigen, daß beim Frosch «der sartorius in seiner Mitte tatsächlich nur aus einerlei Fasern (Tetanufasern)» besteht; «wohingegen sich am proximalen Ende des gastrocnemius bis weit nach der Mitte des Muskels, auf der dem Nerv abgewandeten Seite randständig Faserbündel befinden, die ein homogenes (?) Aussehen besitzen (? Tonusbündel)».

In Zusammenarbeit mit DUSPIVA und FÜRLINGER wies KRÜGER⁷ dann nach, daß den beiden Leistungen der Muskeln Bewegungen und Halten (aufgezeigt für die TIEGELSche Kontraktur, die Azetylcholinreaktion und den Phosphatstoffwechsel; Frosch) in den Skelettmuskeln spezifische Strukturen zugeordnet sind. Untersuchungen über die Spannungsentwicklung in der

Azetylcholinkontraktur bestätigten, daß Tetanus- und Tonusfasern zwei völlig verschiedene Substrate sind (HANISCH¹). In einer Reihe histologischer Arbeiten (DANZINGER, KÖHLER, THIEL, NEL²) wurde festgestellt, daß die beiden Faserarten bei sämtlichen tetrapoden Wirbeltieren in den Skelettmuskeln vorhanden sind, und daß dies auch für die Selachier (KRÜGER³) zutrifft. Wieweit bei den Teleostiern abgewandelte Verhältnisse vorliegen, bedarf weiterer Untersuchungen (vgl. BÜHN, MASER⁴).

Es gibt also in den Skelettmuskeln der tetrapoden Wirbeltiere und Selachier zwei Arten von Fasern: solche, deren Querschnitt gleichmäßig über die Fläche verteilte Fibrillen – mehr oder weniger punktförmig (so schon von KÖLLIKER⁵ beschrieben) – zeigt, und andere, bei denen der Querschnitt mit unregelmäßig gestalteten, flächigen Gebilden (Polygone oder ineinander gefaltete Bänder), in denen Fibrillen nur bei günstigen Objekten (z. B. Schlangemuskeln) leicht beobachtbar sind, angefüllt ist. Diese Struktur hat nichts mit der SCHAFFERSchen «Säulchenfelderung»⁶ oder gar der «COHNHEIMschen Felderung» (die «hellen Plasmastränge» sind Lücken!)⁷ zu tun. Beides sind Kunstprodukte. Ich bezeichne jetzt das Querschnittsbild der ersteren Art von Fasern als *Fibrillenstruktur* (Fi.-Str.), das der anderen mit *Felderstruktur* (Fe.-Str.).

Diese Strukturen sind *stets* bei einwandfreier Fixierung nachweisbar und erfahren keinerlei Abwandlungen (gegen WACHHOLDER⁸ und KNOLL und BARKLEY⁹). Unter der Einwirkung der Fixierungsmittel entsteht bei der gleichmäßigen Ausbildung der Fibrillen in einem dünnflüssigen, stromaarmen Sarkoplasma¹⁰ eine Faser mit Fi.-Str., wobei um jedes Fibrillenbündel eine durchweg etwa gleich große, aber geringe Menge Sarkoplasma-kolloide niedergeschlagen wird. Die dadurch bedingten Lücken sind auch etwa gleich groß, so daß eine regelmäßige Verteilung der «Fibrillen» über den Querschnitt der Faser die Folge ist. In Fasern mit zähflüssigem, stromareichen Sarkoplasma – nicht identisch mit «roten» Fasern – bleiben mehrere der offensichtlich in geringerer Anzahl vorhandenen Fibrillenbündel in einem größeren Koagulat vereinigt, die Zwischenräume (leer!) erscheinen als «Straßen», «Bahnen»: Fe.-Str. Erste orientierende Messungen der Doppelbrechung der Fasern mit Fe.-Str. (*M. latissimus dorsi anterior* [*Corvus*]) ergaben, daß sie offenbar größer ist als in den Fasern mit Fi.-Str. (*M. latissimus dorsi posterior*) (vgl. Doppelbrechung des «Zytoplasmas» der Purkinjeschen Fäden im Herzen des Schafes, W. J. SCHMIDT¹¹).

¹ H. HANISCH, Inaug.-Diss. (Wien 1934). – P. KRÜGER und H. HANISCH, Z. Biol., im Druck (1950).

² F. DANZINGER, Z. Zellforsch. 25, 316 (1936). – H. KÖHLER, ib. 28, 597 (1938). – H. THIEL, ib. 30, 67 (1939). – J. TH. NEL, Verh. naturhist.-med. Ver. Heidelberg, N. F. 18, 223 (1940).

³ P. KRÜGER, Zool. Anz., im Druck (1950).

⁴ W. BÜHN, Z. Zellforsch. 30, 323 (1940). – J. MASER, Zool. Jb. Anat. Ont. 70, 60 (1949).

⁵ A. KÖLLIKER, Z. wiss. Zool. 8, 311 (1857).

⁶ J. SCHAFFER, S. B. Ak. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl. 102, Abt. III, 7 (1893).

⁷ COHNHEIM, Virchow's Arch. 34, 606 (1865).

⁸ K. WACHHOLDER und F. NOTHMANN, Pflügers Arch. 229, 120 (1932).

⁹ W. KNOLL und E. BARKLEY, Z. mikr.-anat. Forsch. 49, 108 (1940).

¹⁰ H. H. WEBER und KL. MEYER, Biochem. Z. 266, 137 (1933). – H. ENSINGER, Z. Zellforsch. 28, 614 (1928). – F. LORETI, Comm. Pontif. Accad. Sci. 4, 413 (1940). – R. BARER und A. R. H. COLE, Nature 163, 198 (1949).

¹¹ W. J. SCHMIDT, Z. Zellforsch. 26, 728 (1937).

¹ A. ROLLETT, S. B. Ak. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl. 98, Abt. III, 169 (1889).

² F. BUCHTHAL und J. LINDHARD, Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Meddel. 14/6, 1 (1939).

³ J. PARNAS, Pflügers Arch. 134, 441 (1910). – A. BETHE, ib. 142, 291 (1911). – O. RIESSER, Handb. norm. path. Physiol. 8/1, 192 (1925).

⁴ E. M. KREPS, Fiziol. Z. 19, 211 (1935). – E. K. SCHUKOW, ib. 933.

⁵ H. SOMMERKAMP, Arch. exp. Pharm. Path. 128, 99 (1928).

⁶ P. KRÜGER, Biol. Zbl. 49, 616 (1929).

⁷ P. KRÜGER, F. DUSPIVA und F. FÜRLINGER, Pflügers Arch. 231, 750 (1933).

Die Verteilung beider Faserarten auf verschiedene Muskeln steht stets im Zusammenhang mit der Aufgabe der Muskeln im Körper und den Ergebnissen reizphysiologischer und chemischer Untersuchungen. Muskeln, einheitlich aus Fasern mit Fi.-Str. zusammengesetzt, sind u. a. die *Mm. sartorius, semimembranosus, adductor longus* der Anuren, Schwanzmuskeln von *Triton*, viele Muskeln von *Lacerta*, fast alle Flugmuskeln der Vögel, *M. adductor magnus* des Kaninchens, *M. gastrocnemius* der Katze, Brust- und Oberarmmuskeln der Fledermäuse (gegen ROLLETT¹). - Fasern mit Fe.-Str. finden sich neben solchen mit Fi.-Str. (in sehr geringer Zahl oder überwiegend) u. a. im *M. ileofibularis* (im «Tonusbündel», SOMMERKAMP²), im *Semitendinosus* (in beiden Köpfen, GAUDERNAK³), *Gastrocnemius* der Anuren, Bauchmuskeln von *Salamandra*, Rücken- und Schwanzmuskeln der Schlangen, Beinmuskeln der Vögel, Unterarmmuskeln der Fledermäuse. - Muskeln, einheitlich aus Fasern mit Fe.-Str. bestehend, sind sehr selten, ihr Nachweis aber wegen ihrer Bedeutung für die Lösung des Tonusproblems dringend erwünscht. Anscheinend kommen solche nur bei Vögeln und Säugetieren vor. Unter 22 bisher untersuchten Muskeln von *Rana* fand sich kein einziger. Zu ihnen gehören der *Latissimus dorsi anterior* der Vögel (fehlt offenbar allen Vögeln unter Amselgröße), der *Deltoideus minor* (*Ciconia*), *Brachialis inferior* (*Ciconia, Oriolus, Athene*) und *Entepicondylus radialis* (*Ciconia*). Demgegenüber enthält der *Latissimus dorsi posterior* (bei Kleinvögeln anscheinend stets nur dieser ausgebildet: Zusammenhang mit Flugweise) (bei 17 Arten) ausschließlich Fasern mit Fi.-Str. Bei Säugetieren wurde der erste derartige Muskel im *Orbicularis dorsi* des Igels von DANZINGER⁴ aufgefunden. Zu ihnen gehören noch der *Soleus* der Katze, der *Semitendinosus* der Leporiden. Andere bedürfen noch der Nachprüfung.

GÜNTHER⁵ fand nun, daß der *Sartorius* des Frosches nur dicke, markhaltige motorische Nervenfasern und Endigungen besitzt, daß dagegen in der proximalen Hälfte des *Ileofibularis*, d. h. in der Region des «Tonusbündels», neben solchen noch andere auftreten, und zwar handelt es sich um «eine große Anzahl feiner und feinsten, in Gruppen verlaufender Nervenfasern... die sich oft über mehrere Muskelfasern hin verfolgen lassen». «Die dünnen Endfasern werden schließlich häufig so außerordentlich zart, daß man auch mit stärksten Immersionssystemen nicht ihr wirkliches Ende bestimmen kann; teils haben sie feine eingelagerte Schleifchen, oder sie bilden an ihrem vermutlichen Ende feinste Ösen, die unmittelbar in die Struktur des granulierten Protoplasmas übergehen können und sich nur schwer gegen dieses abgrenzen lassen.» Da es noch nicht möglich ist, beide Arten von Muskelfasern im Längsschnitt histologisch - vor allem in Versilberungen oder Methylenblaufärbungen - einwandfrei zu charakterisieren und zu erkennen, konnte eine Zuordnung dieser zweiten Art von Nervenfasern und -endigungen zu den Fasern mit Fe.-Str. nicht sichergestellt werden. (Prinzipiell gleiche Befunde machte KIRSCH⁶ an Teleostiermuskeln, wahrscheinlich auch KRUIMEL⁷.)

¹ A. ROLLETT, S. B. Ak. Wiss. Wien, math.-natur. Cl. 98, Abt. III, 169 (1889).

² H. SOMMERKAMP, Arch. exp. Pharm. Path. 128, 99 (1928).

³ H. GAUDERNAK, Inaug.-Diss. (Wien 1936). - P. KRÜGER und P. G. GÜNTHER, Anat. Anz. 97, 169 (1950).

⁴ F. DANZINGER, Z. Zellforsch. 25, 316 (1936). - H. KÖHLER, ib. 28, 597 (1938). - H. THIEL, ib. 30, 67 (1939). - J. TH. NEL, Verh. naturhist.-med. Ver. Heidelberg, N. F. 18, 223 (1940).

⁵ W. KIRSCH, Anat. Anz. 98, 419 (1948).

⁶ A. KRUIMEL, Inaug.-Diss. (Amsterdam 1912).

Hier brachten nun die Untersuchungen von KRÜGER¹ am *M. latissimus dorsi* von *Ciconia*, *Buteo*, *Microtus*, *Columba* den klaren Entscheid.

Schnitte durch den nach BIELSCHOWSKY-AGDUHR versilberten *M. posterior* - wie auch von anderen Flugmuskeln mit Fasern mit Fi.-Str. von *Corvus* - zeigten ausschließlich dicke, markhaltige Nervenfasern mit typischen Endplatten (terminaisons en plaque). Ganz anders liegen die Dinge im *M. anterior*. Aus relativ wenigen Nerven mit dickeren, markhaltigen Fasern gehen zahlreiche feinmarkhaltige Fasern hervor. Auf den z. T. sehr langen Endstrecken wird die Markscheide so dünn, daß sie nur an Querschnitten (OsO_4) nachweisbar ist. Diese feinen, oft sich überkreuzenden oder auch anastomosierenden (?), geradezu Plexus bildende Fasern endigen entweder in Endtrauben (terminaisons en grappe) oder in feinen Endösen (*Ciconia*), ähnlich den von

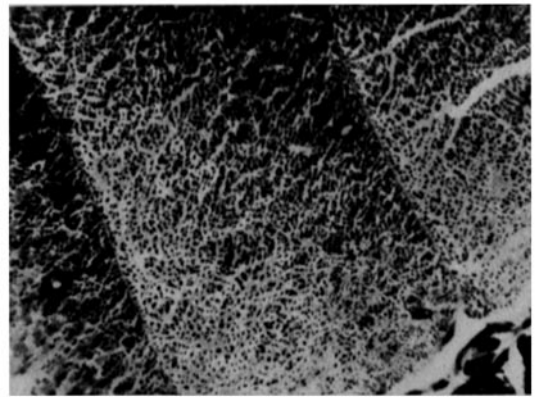


Abb. 1. *Rana esculenta*, Männchen. Sartorius. Tetanusfasern (Fasern mit Fi.-Str.). Zeiß 2 mm, Photokular 6, Kameraauszug 44 cm.

KURÉ² beschriebenen «Endplättchen». Im *M. anterior* wurde - unter sehr vielen Endigungen - nur dreimal beobachtet, daß 2, einmal vielleicht 3, Kollateraleindigungen (auch diese sind für den *M. anterior* charakteristisch) auf einer Muskelfaser waren. Eine plurisegmentale Innervation ist - wie vielleicht auch sonst - nicht die Regel und spielt vor allem bei einer doppelten tetanischen und tonischen Innervation keine Rolle! Diese «glatten» Nervenfasern sind oft als «sympathische» angesehen worden. Das würde aber bedeuten, daß der *M. anterior* der Vögel nur sympathisch innerviert würde! Sympathische Fasern fanden sich nur an den Blutgefäßen.

Es gibt also in den Skelettmuskeln - wahrscheinlich aller Wirbeltiere - 2 charakteristisch verschiedene Muskelfasern, deren jeder eine spezifische Innervation zugeordnet ist. Es gibt sogar Muskeln, die nur aus einer Art von Fasern mit nur einerlei Art von Nerven und Nervenendigungen aufgebaut sind. Ihre spezifischen Leistungen sind hundertfältig als tetanisch oder tonisch erwiesen. Das Tonusproblem, um das seit JOH. MÜLLER (1840), M. SCHIFF «idiomuskuläre Reaktion»³ und BRONDGEEST (1860), also seit 100 Jahren, gerungen wird, ist damit der Lösung nähergebracht worden, damit ist die Forderung von LINDHARD⁴ erfüllt:

¹ P. KRÜGER, Zool. Anz., im Druck (1950).

² KEN KURÉ, Z. Zellforsch. 17, 467 (1938).

³ M. SCHIFF, *Moleschott's Untersuchungen* (1856).

⁴ I. LINDHARD, Erg. Physiol. 33, 337 (1931).

«Sollten die Untersuchungen später Bestätigung finden, welche zeigen wollen, daß es besondere 'Tonusfasern' in den Skelettmuskeln gebe, evtl. ganze 'Tonusmuskeln', muß man der Physiologie solcher Muskeln ein eingehendes und umfassendes Spezialstudium widmen, welches das Tonusproblem möglicherweise von einer ganz neuen Seite wird beleuchten können.»

Unsere Untersuchungen haben die Alternative Muskelsubstrat oder Innervation (letzttere hatte HÄGGQUIST¹ noch vor kurzem gewählt) dahin entschieden: Muskelsubstrat und Innervation! Das Primäre ist aber die Beschaffenheit der Muskelfaser, wie die Beobachtungen nach Ausschaltung des Nerveneinflusses oder an Nervenendigungen freien Muskelabschnitten zeigen². Diese Befunde geben auch eine Erklärung für die vielen Diskrepanzen in den Untersuchungen zur Muskelphysiologie. Allen diesen, z. T. bewunderungswürdigen Arbeiten fehlt die Grundlage für die aus den Ergebnissen gezogenen weittragenden Schlüsse: einwandfrei defi-

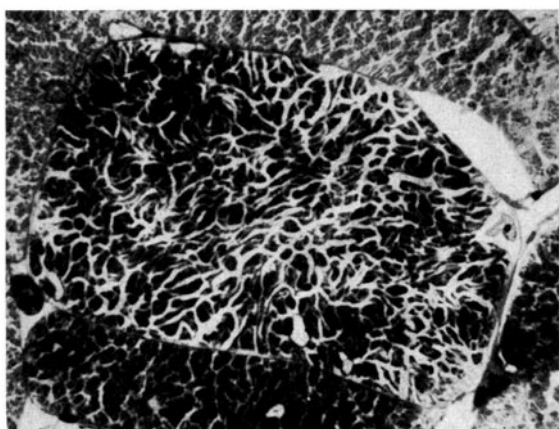


Abb. 2. *Rana esculenta*, Männchen. Semitendinosus. Tonufaser (Faser mit Fe.-Str.). Zeiß 2 mm, Photookular 6, Kameraauszug 44 cm.

niertes Material. Die Verwendung eines Muskels, einheitlich aus Fasern mit Fi.-Str. als Ruhemuskel oder für bestimmte Vorgänge und die eines anderen – gemischten – als Arbeitsmuskel oder für andere Prozesse muß zu nicht übereinstimmenden Befunden und Folgerungen führen!

Eine Konsequenz kann ohne weiteres aus diesen Entdeckungen gezogen werden. Die Vorstellungen von SHERRINGTON³ über «motor unit» und «the final common path» bestehen zu Recht (entgegen der Kritik von HÄGGQUIST⁴), einmal zwischen Neuronen, von denen dickmarkhaltige Fasern zu Muskelfasern mit Fi.-Str. ziehen, und andere Einheiten, bei denen zwischen Neuron und Muskelfaser mit Fe.-Str. der «final common path» von dünnen, feinmarkhaltigen Fasern gebildet wird⁵. Vielleicht handelt es sich bei diesen um extrapyramidale Bahnen, wie vor allem KURÉ behauptet hat, und wie es auch HÄGGQUIST als möglich ansieht. Kontraktil sind beide Wege!

¹ G. HÄGGQUIST, Acta med. Scand. 104, 8 (1940); Annal. Med. exp. et biol. Fenn. 26, 1 (1948).

² I. BERITOFF, Fiziol. Z. 27, 667 (1939). – S. P. NARIKASHVILI, Bull. Biol. Méd. exp. 7, 139 (1939).

³ E. G. T. LINDELL und Sir CH. SHERRINGTON, Proc. Roy. Soc. London B, 97, 488 (1925).

⁴ G. HÄGGQUIST, Acta med. Scand. 104, 8 (1940); Ann. Med. exp. et biol. Fenn. 26, 1 (1948).

⁵ Vgl. F. BREMER et J. MOLDAVER, C. r. Soc. Biol. 117, 821 (1934). – R. GRANIT und V. SUURSOET, Nature 164, 270 (1949).

Aus dem Studium der übergroßen Literatur (über 500 Arbeiten berücksichtigt) lassen sich nunmehr unter Zugrundelegung der Struktur der Muskelfasern oder der Innervation des betreffenden Muskels eine Reihe weiterer prinzipieller Feststellungen machen (der Probleme gibt es noch genug!):

1. Die Muskeln aus Fasern mit Fi.-Str. sind nur zu raschen Zuckungen befähigt. Die Zuckungskurve steigt nach einer sehr kleinen Latenzzeit sehr rasch und steil an, um ebenso schnell wieder abzusinken, so daß die Zuckungsdauer kurz ist. An die Zuckung schließen sich häufig elastische Nachschwingungen an. Zur Aufrechterhaltung eines Tetanus – ein solcher kommt nur den Fasern mit Fi.-Str. zu – ist eine große Zahl von Reizen in der Zeiteinheit notwendig. Es tritt sehr bald Ermüdung ein. – Entsprechend dem Ablauf der Zuckung ist der Verlauf des Aktionsstroms folgender: Das Spitzenpotential ist klein, das negative Nachpotential sehr kurz. Auch der Ruhestrom ist klein. – Die Faser gehorcht dem «Alles-oder-Nichts»-Gesetz.

Die Fasern mit Fi.-Str. wie die aus ihnen einheitlich aufgebauten Muskeln werden also mit Recht als tetanische bezeichnet.

Demgegenüber erfordern alle ebenerwähnten Vorgänge bei den Fasern mit Fe.-Str. viel Zeit. Die nach einer größeren Latenzzeit einsetzende Kontraktion ergibt eine gedehnte Kurve, insbesondere erreicht der absteigende Schenkel oft erst nach sehr langem Verlauf die Abszisse: es bleibt ein Kontraktionsrückstand. Infolgedessen haben bereits wenige Reize in der Zeiteinheit eine andauernde Kontraktion, eine tonische Kontraktur, zur Folge. Starke elektrische Reize ergeben die Tiegelsche Kontraktur, starke lokale, mechanische, den idiomuskulären Wulst. Wieweit eine Ermüdung auftritt, muß nachgeprüft werden. – Der Verlauf des Aktionsstroms ist länger als bei den tetanischen Fasern. Das negative Nachpotential dauert so lange wie die Zuckung. Der Nachkontraktur und der tonischen Dauerverkürzung kommt kein Aktionsstrom zu. – Wieweit das «Alles-oder-Nichts»-Gesetz gilt, bedarf auch der Nachprüfung.

Die Fasern mit Felderstruktur wie die aus ihnen einheitlich aufgebauten Muskeln sind das Substrat des Muskeltonus!

Die tetanischen Fasern ergeben kleinere Chronaxiewerte als die tonischen.

2. Auf den gleichen Eigenschaften der tetanischen und tonischen Fasern beruhen auch die Unterschiede in ihrem Verhalten gegen Kontraktursubstanzen. Azetylcholin ruft an den Fasern mit Fe.-Str. schon in solchen Konzentrationen eine lang anhaltende – tonische – Kontraktur hervor, die an den Fasern mit Fi.-Str. unwirksam sind. Stärkere Konzentrationen haben bei diesen eine Zuckung zur Folge. Nervenendigungsfreie Stellen beider Faserarten reagieren in entsprechender Weise: Kontraktur oder Zuckung. Wieweit die Verkürzungen der tetanischen Fasern auf Kaliumsalze, Nikotin, Guanidin und Digitalisstoffe – die tonischen kontrahieren sich sehr stark und anhaltend schon auf z. T. sehr geringe Konzentrationen – innerhalb physiologischer Grenzen noch spezifische Muskelreaktionen sind, bedarf der Nachprüfung.

3. Chemisch unterscheiden sich die Fasern mit Fi.-Str. von denen mit Fe.-Str. durch höhere oder kleinere Werte für bestimmte Stoffe. Das Warum läßt sich bis jetzt nur für einige von diesen vermuten.

Die tetanischen Fasern sind ausgezeichnet durch höhere Werte für Mg, Glykogen, Milchsäure, Kreatin, Carnosin, Anserin, Gesamt-H₃PO₄, säurelösliche H₃PO₄, Kreatinphosphat, Pyrophosphat, Hexosemonophosphorsäure, Vitamin B₁ und Lipoidphosphor.

Die tonischen Muskeln unterscheiden sich von den tetanischen durch einen größeren (?) Wassergehalt, die größere Summe der Kationen, einen höheren Gehalt an Na, K, Ca, Zn, an Cl und P (als o-H₃PO₄), einen höheren Gehalt für Cholesterin und Zitronensäure. Auffallend ist ihr stärkeres Reduktionsvermögen, was auch in einem höheren Gehalt an Glutathion und Ascorbinsäure zum Ausdruck kommt, und sich bei der Versilberung und Methylenblaufärbung bemerkbar macht.

Die Werte für den Gesamt-N und die Eiweißfraktionen (H. H. WEBER¹, SZENT-GYÖRGYI²) müssen auf Grund obiger Befunde nachgeprüft werden.

¹ H. H. WEBER und KL. MEYER, Biochem. Z. 266, 137 (1933). – H. ENSINGER, Z. Zellforsch. 28, 614 (1928). – F. LORETI, Comm. Pontif. Accad. Sci. 4, 413 (1940). – R. BARER und A. R. H. COLE, Nature 163, 198 (1949).

² A. SZENT-GYÖRGYI, Chemistry of muscular contraction (New York, 1947).

Unterschiede im Stoffumsatz drücken sich schon darin aus, daß die Totenstarre in den Muskeln aus Fasern mit Fi.-Str. viel früher eintritt als in den tonischen, also Fasern mit Fe.-Str. enthaltenden Muskeln. - Der Kohlehydratstoffwechsel scheint in beiden Faserarten abweichend voneinander (vielleicht nur quantitativ) zu verlaufen und steht offensichtlich nur zu der Kontraktion der Fibrillen - die ja auch in den Fasern mit Fe.-Str., wenn auch zweifellos in geringerer Menge, enthalten sind - in Beziehung, ebenso auch die Umsetzungen des Kreatinphosphats usw.

4. Möglicherweise bestehen die alten Vermutungen über die Bindung des Tonus der Muskeln an das Sarkoplasma zu Recht. Die Fibrillen der tonischen Fasern führen die langsame Kontraktion auf Erregungen hin herbei, die vielleicht über das extrapyramidale System kommen. Das Halten - die «tonische» Leistung - ist eine Funktion des Sarkoplasmas. Welche Stoffumsätze hierfür in Frage kommen, oder ob es sich um physikochemische Vorgänge, z. B. Änderungen des Kolloidzustandes der Plasmaeweißkörper, handelt, bedarf dringend der Untersuchung. Die von RIESSER neuerdings¹ geäußerte Vermutung einer Bindung der Zuckungsreaktion an die anisotrope Schicht der quergestreiften Fibrillen und der tonischen Verkürzung an die isotrope Schicht entbehrt jeder Grundlage.

Als nicht zutreffend sind mit den obigen Feststellungen aber auch diejenigen Auffassungen erwiesen, die beinhalten, daß der «Tonus der quergestreiften Muskeln sich von dem Tetanus in den gleichen Muskeln nur dadurch unterscheidet, daß der «Tonus» ein Tetanus ganz weniger Einzelfasern ist», und daß, «sobald Ermüdung dieser Einzelfasern eintritt, die Erregung automatisch auf andere Fasern übergeht, so daß scheinbar eine Ermüdung gar nicht auftritt oder wenigstens erst nach längerer Zeit» (FULTON und LIDELL, aus: H. J. JORDAN²); «Tetanotonus», H. J. JORDAN, M. HARTMANN³.

5. Auf die Bedeutung dieser Befunde für die Klinik (Neurologie, Chirurgie, Orthopädie) kann nur hingewiesen werden.

Die obigen Befunde und die daraus gezogenen Folgerungen lagen bereits im Frühjahr 1945 vor. Sie haben nun in jüngster Zeit durch KUFFLER⁴ eine geradezu glänzende Bestätigung und Erweiterung gefunden.

Die feinmarkhaltigen Nervenfasern rufen auf wiederholte Reizung hin (an den ihnen zugeordneten Muskelfasern, den Fasern mit Fe.-Str.: nachgewiesen besonders am Ileo-fibularis und Semitendinosus von *Rana*) lokale, abgestufte, tonische, mit beträchtlicher Spannung verbundene Kontraktionen hervor⁴. Der Sartorius und Adductor longus verhalten sich stets negativ, ergeben also nur tetanische, sich über die Faser ausbreitende Zuckungen. Die Schwelle für die feinen Nervenfasern ist höher (3-6mal) als für die empfindlichsten dicken - Zuckungen verursachenden - Nervenfasern, die Leitungsgeschwindigkeit (bei 22°) aber geringer (8-4 m/sec bzw. 40-10 m/sec).

Das Endplattenpotential (Endigungen der dicken markhaltigen Nervenfasern) zeigt eine deutliche Schwelle. Wird dieser Wert nicht erreicht, so erfolgt keine Reaktion der Muskelfaser, wird er überschritten, zuckt sie. Das Potential der Endigungen der feinen Nervenfasern («small junctional potential») kann nicht scharf

auf die Muskelreaktion bezogen werden. Die mechanische Antwort nimmt mit Zahl und Frequenz der Nervenimpulse zu: die Kontraktion geht auf einen einzelnen Reiz hin von nahezu Null bis zu einem Maximum bei Serienreizen. Das Endplattenpotential ist ebenso groß wie das nachfolgende Muskelspitzenpotential. Unter Curarewirkung wird es mehrfach reduziert. Das «small junctional potential» ist größenordnungsgemäß wahrscheinlich kleiner als dieses unterschwellige Endplattenpotential, im Gegensatz zu diesem hat es aber eine Reaktion der Muskelfaser zur Folge. (Die Endigungen der feinen Nervenfasern sind gegen Curare empfindlicher als die Endplatten.) Die Potentialänderung der Endigungen der feinen Nervenfasern breitet sich mit Dekrement einige Millimeter auf der Muskelfaser aus.

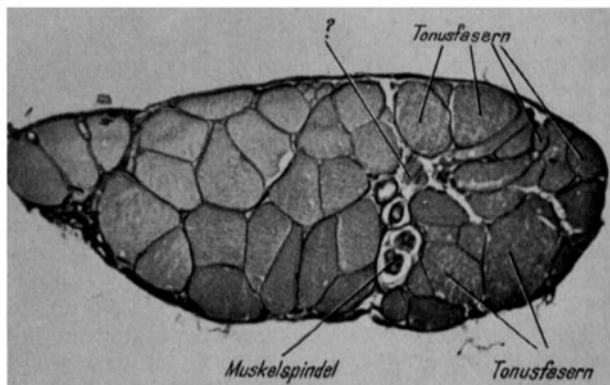


Abb. 3. *Rana esculenta*, Männchen. Ext. longus digiti IV. Lage der Tonusfasern. Zeißobjektiv 8 mm, Photokular 6, Kameraauszug 44 cm.

Reizungen der dorsalen Wurzeln oder des Grenzstranges oder seiner Verbindungsfasern ergaben keinerlei «small junctional potential» oder lokale Muskelkontraktionen.

Nachtrag bei der Korrektur:

Erst jetzt erhalte ich Kenntnis der Arbeit von SCHEINER¹. Dieser ist auf Grund von Untersuchungen mit dem Rectus abdominis des Frosches (gemischter Muskel!) - offenbar ohne Kenntnis der Arbeit von KRÜGER, DUSPIVA und FÜRLINGER² - zu gleichen Ergebnissen gekommen: «... caractères particuliers différents de deux formes de contractions musculaires que l'on peut dissocier expérimentalement: une forme rapide qui fournit du travail, la contraction musculaire proprement dite, et une forme lente qui ne fournit pas de travail, la contraction.»

Curare oder Sauerstoffentzug in der Ringerlösung schalten die Azetylcholinwirkung aus, wobei aber die elektrische Erregbarkeit erhalten bleibt. Umgekehrt wird diese herabgesetzt oder sogar völlig unterdrückt, wenn der Muskel mit KCl, Phenolen, Alkoholen, Ketonen, Äther, Chloroform, Urethan usw. behandelt wird. DUSPIVA² hatte gefunden, daß eine Vorbehandlung des Sartorius - eines rein tetanischen Muskels - mit l-Cocain eine Minderung der Azetylcholinwirkung um 96% zur

¹ O. RIESSER, Arch. exp. Pharm. Path. 205, 340 (1948).

² H. J. JORDAN, Allg. vergl. Physiol. Tiere (1929).

³ M. HARTMANN, Allg. Biol., 3. Aufl. (1947).

⁴ S. W. KUFFLER und R. W. GERARD, J. Neurophysiol. 10, 383 (1947). - S. W. KUFFLER, Y. LAPORTE und R. E. RANSMEIER, ib. 395.

⁵ Im Hinblick auf die oben erwähnte Unterscheidung der Muskelfasern in «dünne» und «dicke» sei besonders auf folgende Feststellung von KUFFLER (S. 385) hingewiesen: «This focal contraction is present unequivocally in individual muscle fibers. It is particularly easily seen in small transparent muscles, such as the extensor longus dig. IV». «Normally, many muscle fibers of various diameters respond to activity of a single small-nerve fiber.» Eine histologische Untersuchung des Extensor longus dig. IV von *Rana esculenta* ergab, daß sich tatsächlich in diesem Muskel die Fasern mit Felderstruktur (rund 12% aller Fasern des Querschnittes) durch eine sehr unterschiedliche Dicke auszeichnen. Die Felder sind scharf ausgebildet und schon bei 250facher Vergrößerung deutlich zu erkennen.

¹ H. SCHEINER, C. r. Acad. Sci. 226, 430 (1948).

² P. KRÜGER, F. DUSPIVA und F. FÜRLINGER, Pflügers Arch. 231, 750 (1933).

Folge hatte, beim Palmaris – einem gemischten Muskel – aber nur um 19%. HANISCH (1936)¹ wiederholte diese Versuche mit *d*-Cocain und stellte fest, daß «das *d*-Cocain das tetanische und tonische Substrat sehr verschieden beeinflußt, und daß seine Wirkung auf das Tetanussubstrat um ein Bedeutesendes größer ist als auf das Tonus-substrat».

Summary

In skeletal muscles of vertebrates (for teleost fishes it is not yet exactly proved) there occur 2 different sorts of muscle fibres, one of which shows, in transverse sections, the myofibrils uniformly distributed (Fibrillenstruktur), in the other there are irregularly-shaped areas of sarcoplasm with smaller (?) amounts of fibrils (Felderstruktur, not "areas of Cohnheim" which are artificial structures!). There are muscles which consist only of fibres with Fi.-Str., and others which contain also fibres with Fe.-Str. in small or large, but constant proportions scattered over the transverse section or concentrated in the periphery or in more or less distinct areas of the latter: "Tonusbündel". Muscles composed only of fibres with Fe.-Str. are rare.

The muscle fibres with Fi.-Str. are innervated by coarsely medullated nerve fibres which terminate in end-plates (terminaisons en plaque), the fibres with Fe.-Str. receive only finely medullated nerves with "en grappe" terminations.

The muscle fibres with Fi.-Str. are the substratum for the quick twitches (tetanic contractions), the others with Fe.-Str. are the long-sought substratum of tonus.

This is proved by many results of physiological experiments. The reactions to electrical and mechanical stimuli, under the influence of acetylcholine, are quite different. The same holds also in nerveless parts of the muscles. The electrical phenomena (resting and action-potentials, spike, after-discharge, chronaxie) are characteristic for each of the two types of muscle fibres. Chemically, the two fibres differ in many respects.

The fibrils of the tonic muscle fibres (with Fe.-Str.) contract, if excited, in some way. The holding (the "tonic contraction") is probably sustained by the sarcoplasm, which probably undergoes changes of its physico-chemical properties after contraction of the fibre. This is quite different from the conception of BOTTAZZI, who attributed the tonic contractility to the sarcoplasm.

In the living organism the two kinds of muscle fibres react in their characteristic manners upon excitation from the corresponding nerves, the tetanic fibres being stimulated by the coarsely medullated nerves with end-plates (end-plate potential), the tonic fibres by the finely medullated ones with "en grappe" terminals ("small junctional potential" according to KUFFLER). The sympathetic innervation has nothing to do with tonus.

¹ H. HANISCH, Inaug.-Diss. (Wien 1934). – P. KRÜGER und H. HANISCH, Z. Biol., im Druck (1950).

Congresses

DENMARK

XVIII International Physiological Congress

The XVIII International Physiological Congress will be held at Copenhagen the 15th to 18th of August, 1950.

Preliminary program and registration forms will be sent out and will from the 1st of January, 1950, be obtainable from local societies of Physiology, Biochemistry, and Pharmacology, or from the bureau of the congress:

*Zoofysiologisk Laboratorium,
32 Juliane Mariesvej,
Copenhagen Ø.*

(By mistake the same congress has already been announced under the heading "SWEDEN". Exper. 6, fasc. 1, p. 40, 1950.)

VARIA

Collection of Papers for the Standard Text-Book of «Vergleichende Physiologie»

The production of a collective work on comparative physiology, a subject continually increasing in extent, which will give the reader an approximately accurate picture of the state of this science is a pressing need. *Comparative Physiology*, a work in four volumes by Prof. W. von BUDDENBROCK, which begins its appearance in March, 1950, through the Birkhäuser Press, Basle, is intended to fill this gap. It is particularly difficult for the author to obtain the original literature, which, precisely in the field of comparative physiology, is scattered to an extraordinary degree. The publishers therefore beg that this project be supported effectively by sending in current reprints of latest date. The second volume, "Comparative Physiology of the Sense Organs and the Nervous System", is in preparation. It is requested that reprints be sent directly to Prof. W. von BUDDENBROCK, Mainz, Zoological Institute of the Johannes Gutenberg University, Germany (French Zone), or to the Editor of "Experientia", Basel 10, Elisabethenstrasse 15.

Corrigendum

B. BERDE, Besprechung des Buchs von E. F. DUBOIS, *Fever and the Regulation of Body Temperature* (Exper. 6, fasc. 1, p. 30 [1950]).

In der rechten Kolonne, zweiter Absatz von unten, letzte Zeile, muß es richtig heißen:

.... ohne Berücksichtigung dieser Ergebnisse kaum möglich ist.