

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser, **XI**, 1.

POTENTIALSCHWANKUNGEN BEI
DIREKTER REIZUNG VON MOTO-
RISCHEN ENDPLATTEN

VON

ERLING ASMUSSEN UND J. LINDHARD



KØBENHAVN

LEVIN & MUNKSGAARD

1933

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab udgiver følgende
Publikationer:

Oversigt over Det Kgl. Danske Videnskabernes
Selskabs Virksomhed,
Historisk-filologiske Meddelelser,
Filosofiske Meddelelser,
Archæologisk-kunsthistoriske Meddelelser,
Mathematisk-fysiske Meddelelser,
Biologiske Meddelelser,
Skrifter, historisk og filosofisk Afdeling,
Skrifter, naturvidenskabelig og matematisk Afdeling.

Selskabets Kommissionær er *Levin & Munksgaard*, Nørre-
gade 6, København.

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.
Biologiske Meddelelser, **XI**, 1.

POTENTIALSCHWANKUNGEN BEI
DIREKTER REIZUNG VON MOTO-
RISCHEN ENDPLATTEN

VON

ERLING ASMUSSEN UND J. LINDHARD



KØBENHAVN
LEVIN & MUNKSGAARD
1933

Printed in Denmark.
Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S.

In einer Arbeit aus dem Jahre 1933 haben GELFAN & BISHOP (1) gezeigt, dass man bei direkter mechanischer Reizung von Muskelfasern in der Membrana basihyoidea des Frosches Kontraktionen wird erhalten können, die nicht von Aktionsströmen begleitet sind. Nur ausnahmsweise erhielten die Verfasser Aktionsströme, nämlich dann, wenn sie glaubten einen Nervenzweig gereizt zu haben.

Diese Beobachtungen sind in sehr guter Übereinstimmung mit der Hypothese, die HENRIQUES & LINDHARD (2) (3) schon im Jahre 1920 aufgestellt haben, und die später in mehreren Arbeiten von LINDHARD (4) (5) (6) weitere Bestätigung gefunden hat, die nämlich, dass die sogenannten Aktionsströme mit den motorischen Endplatten verknüpft sind. Nach dieser Hypothese sind die Endplatten Zellen, die Elektrizität produzieren, und die Potentialschwankungen in den Endplatten dienen als Reiz für die kontraktile Substanz der Faser. Der Aktionsstrom rührt also von Potentialschwankungen in den motorischen Endplatten nicht aber von irgendeiner fortgeleiteten elektrischen Welle in den Muskelfasern her.

Wenn diese Auffassung der Aktionsströme richtig ist, muss man erwarten, dass man bei direkter Reizung der Endplatte elektrische Potentialschwankungen von derselben Form wie bei Reizung durch den Nerven wird hervorrufen können, sei es, dass die Endplatte in Verbindung mit der unversehrten Muskelfaser ist, oder nicht. Die hier zu besprechen-

den Versuche bezweckten deshalb zu untersuchen, wie sich die Endplatte direkter Reizung gegenüber verhielt, teils unter so weit wie möglich normalen Verhältnissen, teils wenn sie von der Hauptmasse der kontraktilen Substanz der Faser getrennt wurde.

Da es vorauszusehen war, dass die eigentümliche Anordnung der Sohlenplattensubstanz an der Froschmuskelfaser für unseren Zweck

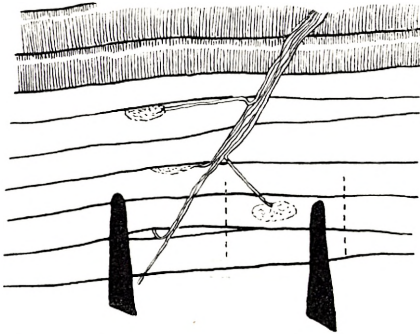


Abb. 1. Halbschematisches Bild des mikroskopischen Sehfeldes. Man sieht einen Nervenzweig und drei Endplatten. Die Querstreifung der Muskelfasern ist nur teilweise angegeben. Die zwei Ableitungselektroden sind schwarz gezeichnet (die gegenseitige Entfernung der Elektroden ist während der Versuche jedoch eine viel grössere). Die gestrichelten Linien geben die Durchschneidungsstellen der Faser bei »Isolierung« der Endplatte an.

grosse Schwierigkeiten darbieten könnte, wählen wir eines der klassischen Objekte für Endplattenforschung, den Eidechsenmuskel, als Versuchsobjekt, und zwar, nach einigen orientierenden Untersuchungen, den oberen subcostalen Teil des *M. obliquus abdominis*. Der obere Teil dieses Muskels ist eine sehr dünne Platte, nur aus einer Doppelschicht von Fasern bestehend. Die Fasern haben in diesem

Muskelabschnitt eine durchschnittliche Länge von 13—14 mm und eine Dicke von 40—70 μ . Die motorische Endplatte, die bei geeigneter Beleuchtung immer sehr deutlich hervortritt, zeigt eine ungefähr zirkuläre oder ovale Kontur mit einem Durchmesser von etwa 30—60 μ . Sobald das Tier getötet war, wurde der Muskel freipräpariert und in eisgekühlte Ringerlösung geworfen. Danach wurde wieder unter

dem Binokular-Mikroskop ein geeignetes kleines Muskelstück freigemacht und an ein Objektglas unter ein mit dem Mikro-manipulator zusammengebautes Zeiss-Mikroskop in durchfallendem Licht angebracht. Um das Zusammenrollen des Muskelstückes zu vermeiden war an den beiden Enden des Präparates eine Glasnadel in querer Richtung angelegt. Das Präparat, das sich ungefähr wie in Abb. 1 präsentiert, und während des Versuches immer in abgekühlter Ringerlösung eingetaucht war, wurde bei einer Vergrößerung von etwa 125 mal durch Doppelokular beobachtet.

Da es unseres Wissens nicht vorher versucht worden war, die motorischen Endplatten direkt anzugreifen, war es notwendig die verschiedenen bekannten Nerven- und Muskelreize durchzuprüfen. Am besten und am zuverlässigsten wirken die elektrischen Reize, die sowohl die Endplatte

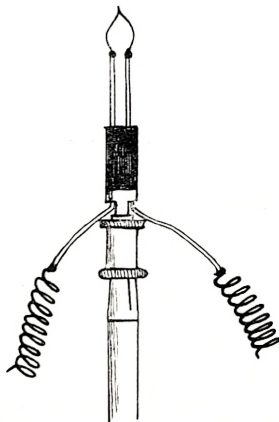


Abb. 2. Wärmedraht für thermische Reizung.

wie die Fasersubstanz reizen. Fast ebenso gut zeigte sich der Wärmereiz. Ein 0.04 mm dicker Bronzedraht wurde, wie aus Abb. 2 ersichtlich, gebogen und an Kupferdrähte gelötet, die wieder mit einem Trockenelemente von 2 V. Spannung verbunden waren. Bei Schliessung des Stromkreises wurde der Reizdraht sehr schnell erhitzt, auch wenn er in Ringerlösung eingetaucht war. Die Reizwirkung war eine sehr prompte. Keine von diesen Reizmethoden waren jedoch brauchbar, weil selbst die sehr schwachen Ströme in dem Wärmedraht Stromschleifen im Präparat verursachten, die mit den elektrischen Muskelphänomenen interferierten und eine Registrierung der letzten unmöglich

machten. Da chemische Reize nicht, wegen der Unmöglichkeit ihre Wirkungen zeitlich zu begrenzen, verwendbar waren, blieben uns nur die mechanischen Reize übrig.

Es war von vornherein wahrscheinlich, dass solche Reize auch direkt an den Endplatten brauchbar waren. So hatte FESSARD (7), der mit isolierten elektrischen Organen von Raja arbeitete, gefunden, dass eine Nadel, die in das elektrische Organ gestochen wurde, für jede 30—50 μ , was eben der Dicke einer Elektropilax entspricht, eine neue Entladung hervorrief. Mechanische Reize haben in unserem Fall den Vorteil, dass sie nicht die elektrischen Phänomene im Muskel beeinflussen können; die Nachteile dieser Methode sind andererseits zahlreich, wie es auch von anderen Untersuchern hervorgehoben worden ist. Erstens ist der Erfolg unsicher; selbst lebendige Fasern, die später auf einen ganz ähnlichen Reiz reagieren, können versagen. Ein solcher Misserfolg scheint jedoch relativ häufig bei der Anwendung von sehr dünnen scharfen Nadeln vorzukommen, und man hat den Eindruck, dass die Endplatte im grossen ganzen eher weniger empfindlich mechanischer Reizung gegenüber ist als die Fasersubstanz. Zweitens mag eine Nadel, nicht nur wenn sie hineingestochen sondern auch wenn sie wieder herausgezogen wird, ihre Reizwirkung entfalten. Ferner ist es nicht möglich weder den Zeitpunkt der Reizung noch die Dauer des Reizes genau anzugeben, und die Reizstärke kann nicht abgestuft werden. Endlich wird das Präparat durch den Reiz geschädigt, was wieder eine kürzere Lebensdauer des Präparates mit sich führt. Diese Nachteile zu beseitigen ist es bis jetzt nicht gelungen.

In unseren Versuchen wurde eine Glasnadel, mit einer rechtwinklig gebogenen Spitze von 5—10 μ Dicke versehen, in einem Nadelhalter des Mikromanipulators angebracht, als

Reizmittel verwendet (Abb. 3). Der Erfolg des Reizes war ein verschiedener, je nachdem man die Endplatte oder die Muskelsubstanz reizte. Im ersten Fall reagierte die Faser mit einer sehr schnellen totalen Kontraktion, einer Muskelkontraktion nach indirekter Reizung ähnlich, die bisweilen in eine kurzdauernde Kontraktur überging. Im zweiten Fall entstand eine lokale mehr oder weniger ausgedehnte Kontraktion, die sich relativ langsam entwickelte. In seltenen Fällen wurde beobachtet, dass nicht nur die gereizte Faser sondern auch eine oder zwei Nachbarfasern sich kontrahierten. Dies Phänomen darf wohl kaum anders gedeutet werden als ein Resultat einer antidromen Reizleitung im motorischen Nervenzweig, der an seiner Eintrittsstelle in der Endplatte zufällig von der Nadel getroffen wird; es ist aber natürlich nicht ganz ausgeschlossen, dass es sich um spontane Zuckungen, die zufälligerweise mit der Reizung zeitlich zusammenfallen, handelt. In gewissen Fällen erhielt man bei Reizung der Endplatte auch elektrische Reaktion ohne wahrnehmbare mechanische Reaktion. Da man aber die gegenseitigen Verhältnisse zwischen Reizempfindlichkeit, Ermüdung und Absterben der verschiedenen histologischen Elemente im Präparat nicht kennt, muss man auf eine nähere Diskussion der genannten Fälle verzichten.

Die Ableitung vom Präparat geschah mittels sehr feiner Platinelektroden (Abb. 4), die direkt den Muskelfäden angelegt wurden, und an welche Ansatzstücke gelötet waren, die wiederum durch Leitdrähte mit dem Galvanometer über einen Verstärker und einen Testapparat verbunden waren.



Abb. 3.
Glasnadel
für mechanische Reizung.

Das Galvanometer war ein Saitengalvanometer von Boulitte vom gewöhnlichen Typus, dessen Empfindlichkeit jedoch

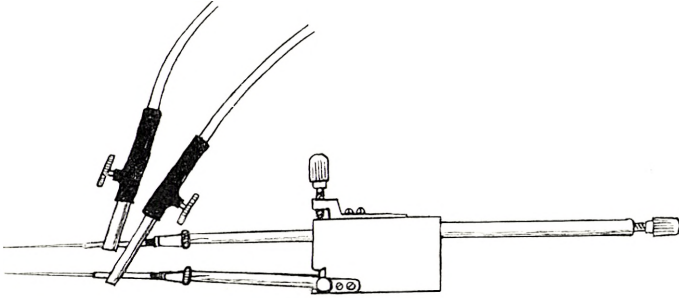


Abb. 4. Ableitungselektroden.

nicht genügt um die sehr kleinen Potentialschwankungen einer einzelnen Faser wiederzugeben. Wenn man das Präparat direkt mit dem Saitengalvanometer verband, erhielt man, auch bei deutlichen Kontraktionen der Faser, keine wahrnehmbaren Bewegungen der Saite (Abb. 5).



Abb. 5. (Siehe Text).

bei deutlichen Kontraktionen der Faser, keine wahrnehmbaren Bewegungen der Saite (Abb. 5).

Die Verstärkervorrichtung ist in Abb. 6 schematisch wiedergegeben.¹ Der Verstärker ist ein 2-Stufen-widerstandsgekoppelter Elektronenröhrenverstärker, der in Verbindung mit einem Saitengalvanometer von 1—10 Millivolt/cm Empfindlichkeit und 2000 bis 10000 Ohm Widerstand Spannungsvariationen von 10 bis 100 Mikrovolt registriert. Bei maximaler Anodenspannung und bei 2000 Ohm Ausgangsbelastung ist die Spannungsverstärkung etwa eine hundertfache. Der Apparat verstärkt nur schnelle Spannungsvariationen; solche, die schneller als $\frac{1}{5}$ Sek. verlaufen, werden jedoch ohne Zerrung wieder-

¹ Der Verstärker ist von Ingenieur J. O. NIELSEN der Kopenhagener Polytechnischen Hochschule für unseren Zweck konstruiert.

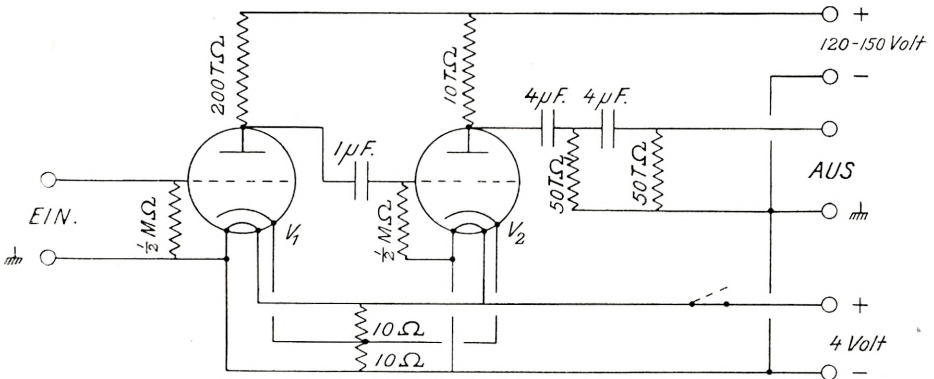


Abb. 6. Stromschema des Verstärkers.

V₁ indirekt geheizte Triode-»Mullard« Type 904 V.

V₂ " " " " " 354 V.

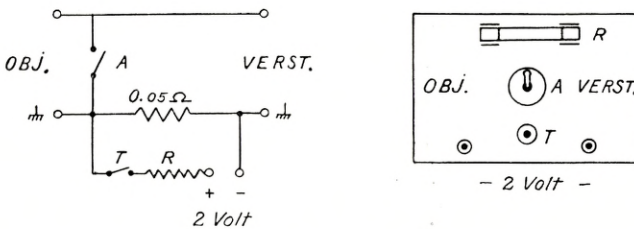


Abb. 7. Testapparat des Verstärkers.

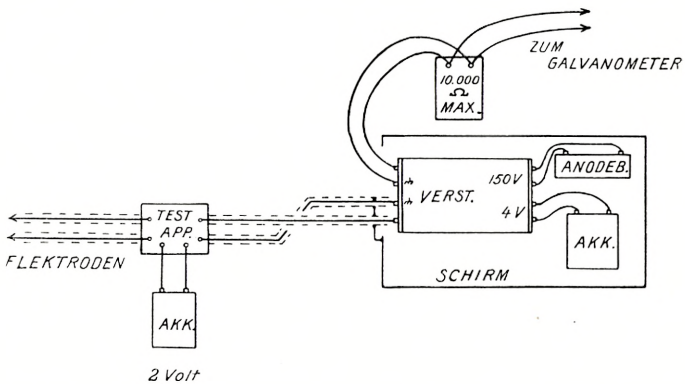


Abb. 8. Diagramm der elektrischen Verbindungen der Versuchsaufstellung.

gegeben. Die Galvanometerausschläge werden mittels eines Test-Apparates geeicht, dessen Konstruktion aus Abb. 7 hervorgeht. Bei Schliessung des Schlüssels T, wird in den Einführungskreis des Verstärkers eine (positive) Spannungsvariation von der Grösse $(100000 : R)$ Mikrovolt eingeführt, wo R den Wert in Ohm des verstellbaren Widerstandes des Test-Apparates bedeutet, wenn der angeschlossene Akkumulator 2.0 Volt Spannung gibt.

Der Verstärker mit dem zugehörigen Akkumulator und der Anodenbatterie war in einem geschlossenen Metallkasten angebracht, und dieser wurde wieder, auf Grund der grossen Empfindlichkeit des Verstärkers mechanische Vibrationen gegenüber, auf Kautschuckstopfen gestellt. Dem Elektrokardiograph, der mittels einer gewöhnlichen doppelten Leitung den »Abnahmekontakten« des Verstärkers angeschlossen war, war ein verstellbarer Widerstand von maximal 10000 Ohm parallel geschaltet. Die Ableitungselektroden wurden mittels elektrisch abgeschirmter Leitungen mit dem Testapparat und weiter mit dem Verstärker verbunden (Siehe Abb. 8). Alle Abschirmungsvorrichtungen wie auch sonstige Metallteile in der Nähe des Objektes sind unter einander und die Gesamtabschirmung wieder mit dem einen Abnahmekontakt des Testapparates verbunden. Von der elektrischen Installation des Zimmers wurde ausser den Leitungen des Galvanometers nur die Gleichstromleitung zur Mikroskopierlampe benutzt. Der Elektromotor, der gewöhnlich das Photographion betrieb, wurde durch ein Grammophonenuhrwerk, das an der Wand neben dem Elektrokardiograph befestigt war, ersetzt. Störend war noch die in einem grossen Gebäude unvermeidliche mechanische Unruhe; das harte Zumachen einer Tür, das Ingangsetzen eines Kraftwagens in der Strasse (Fig. 9), selbst lautes Spre-

chen im Zimmer verursachten Schwingungen der Saite, die in den meisten Fällen jede Registrierung unmöglich machten. Solche Störungen, die man nicht vermeiden kann, müssen natürlich umgangen werden, indem man ruhige Perioden abwartet. Da auch die verschiedenen Manipulationen des Präparates unregelmässige Pausen mit sich führten, gingen die Versuche, um nicht allzuviel photographisches Papier unnötig zu verschwenden, in der Weise vor sich, dass zwei Beobachter, von denen, der eine am Mikroskope die Handhabung des Präparates, besonders die Reizung der Endplatte oder der Muskelfaser, übernahm, während der andere die Saite des Galvanometers beobachtete, ein mechanisches Signal bediente, das den ungefähren Zeitpunkt der Reizung angab, und das photographische Papier in Gang setzte, zusammenarbeiteten. Die zwei Beobachter korrespondierten durch leises Sprechen.

Eine weitere Schwierigkeit, die wir wenigstens mit Hilfe unserer jetzigen Apparatur nicht beseitigen konnten, war die, dass die Potentialschwankungen in vielen Fällen so schnell verliefen, dass die photographische Registrierung teilweise versagte. Die erhaltenen photographischen Kurven sind zum Teil nur mittels einer starken Lupe oder gar nicht wahrnehmbar. Die Kurvenform ist jedoch, wie die folgenden Abbildungen zeigen werden, in fast allen Fällen ersichtlich.

Wegen der grossen Empfindlichkeit der Galvanometersaite gegen mechanische Unruhe, wurden einige Blindversuche angestellt in denen alle notwendigen Manipulationen mit dem Mikromanipulator, besonders auch kleine Verschiebungen der Elektroden am Präparate sowie auch Anschlagen des mechanischen Signals, vorgenommen wurden. Abb. 10, die während eines solchen Blindversuches aufgenommen

wurde, zeigt, dass die Saite auf solche Störungen nicht reagiert. Die ständige schwache Unruhe der Saite, die immer vorhanden war, und die von Tag zu Tag etwas variierte, muss auf Schwankungen des Galvanometerstroms zurückgeführt werden.

Auf Grund der oben besprochenen Unsicherheit der mechanischen Reizung versuchten wir die Empfindlichkeit des Präparates zu erhöhen und zwar durch Zusatz von ein wenig Strychnin- oder Phenollösung. Eine nur einigermaßen genaue Dosierung dieser Stoffe war nicht möglich. Unser Herumprobieren zeigte aber, dass grosse Dosen besonders von Strychnin bei der geringsten Berührung ein gewaltiges Zusammenrollen des ganzen Präparates verursachten. Also gingen wir zu schwachen Lösungen über und setzten mittels einer Glasnadel ein kleines Tröpfchen zum Ringer-Lösung-Tropfen, in dem das Präparat eingetaucht war. Wir sind der Ansicht, dass bei diesem Verfahren die mechanische Reizung an Sicherheit gewann. Man darf jedoch nicht übersehen, dass auch wir selbst nach und nach mehr geübt wurden und vielleicht auch deshalb bessere Erfolge hatten.

In einer Reihe von Fällen wurde die Fasersubstanz direkt gereizt. Der Erfolg war immer eine mehr oder weniger ausgebreitete Lokalkontraktion; aber selbst in solchen Fällen wo der Kontraktionswulst dicht neben einer Ableitungselektrode oder unter der Elektrode lag, war es in keinem Fall möglich nur die geringste Bewegung der Galvanometer-saite zu sehen oder zu registrieren (Abb. 11).

Wenn aber die motorische Endplatte gereizt wurde, war die Sachlage eine ganz andere. Diese Versuche fallen in zwei Gruppen, teils solche in denen die Endplatten an den unversehrten Muskelfasern in natürlichen Umgebungen

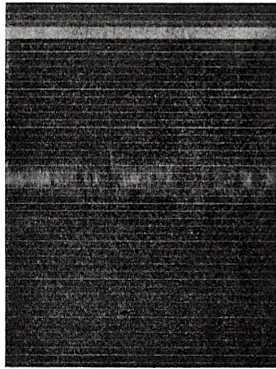


Abb. 9. Störungen des Saitenbildes durch mechanische Unruhe. Ungefähr in der Mitte ist der »Aktionsstrom« einer Endplatte ersichtlich.

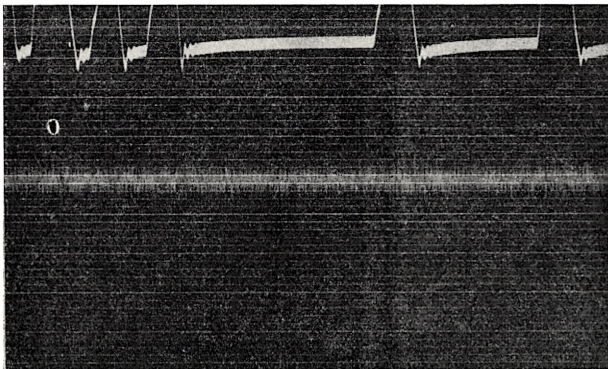


Abb. 10. Blindversuch.

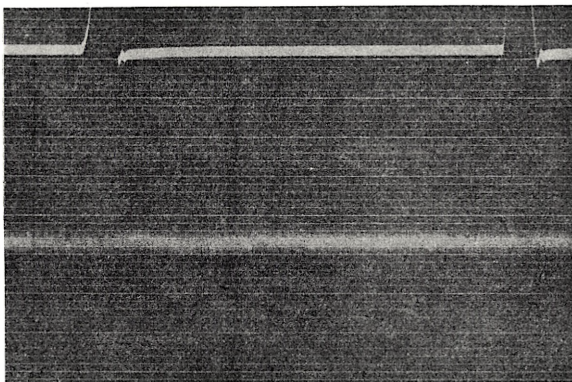


Abb. 11. Saitenbild bei direkter Reizung der Fasersubstanz.

zeigt das Signal, das den ungefähren Zeitpunkt der Reizung angibt. Der schon oben besprochenen Schwierigkeiten halber ist die Koinzidenz zwischen den Signalen und den Potentialschwankungen keine ausgezeichnete, was jedoch keine Rolle spielt, da das Signalisieren nur einen rein praktischen Zweck verfolgt. Eine Zeitkurve ist nicht mitgenommen; die grössten Intervalle zwischen Signal und elektrischem Ausschlag sind aber beinahe eine Sekunde.

Betreffend der Elektromyogramme ist nur zu bemerken, dass die Ableitungselektroden am bequemsten und am schnellsten an das Präparat ohne Rücksicht auf die Polarität plaziert wurden. Man findet deshalb die erste Phase der Potentialschwankungen bald nach oben, bald nach unten gerichtet.

Schon die Abb. 12 u. 13, die von normalen Endplatten »in situ« herrühren, zeigen alle die verschiedenen Kurventypen, die wir gesehen haben. Die erste Kurve ist monophasisch. Man kann den aufsteigenden Ast der Kurve zwar nicht sehen, aber das Verhalten der Saite zeigt, dass diese Kurve mit den übrigen, sicher wahrnehmbaren monophasischen Kurven übereinstimmt, indem das Saitenbild zuerst eine Abbiegung in der Richtung des Ausschlages zeigt, und die Saite am Schluss etwas über die Gleichgewichtsstellung geht um dann nach einer plötzlichen Geschwindigkeitsänderung sehr allmählich zur Gleichgewichtsstellung zurückzukehren. Es wäre aber vielleicht auch möglich diese letzt-erwähnten Schwankungen als eine zweite Phase der ganzen Schwankung aufzufassen. Von diesem Gesichtspunkte aus werden sämtliche Kurven diphasisch werden. Wahrscheinlich ist eine solche Auffassung aber nicht, indem man auf den Eichungskurven, die monophasische Potentialschwankungen wiedergeben, einen ganz ähnlichen Kurvenverlauf

lagen (Endplatte »in situ«), teils solche, in denen die Endplatten »isoliert« waren, d. h., die Endplatte war nur mit einem kleinen Stückchen der Faser verbunden. Die »Isolierung« geschah in der Weise, dass man mittels einer scharfen dünnen Stahlnadel die Faser an beiden Seiten der Endplatte, so nahe derselben wie möglich ohne sie zu verletzen, durchschnitt (Vergl. Abb. 1). Es war hier von Bedeutung, dass die betreffende Muskelfaser nicht isoliert sondern in Verbindung mit Nachbarfasern verblieben worden war, da es sonst schwierig sein würde ein vollständiges Zusammenrollen der Faser zu vermeiden. Die abgeschnittenen Teile der Faser zogen sich immer etwas zurück, aber die Lage des Präparates wurde sonst nicht gestört. Das kleine Stück an dem die Endplatte lag, und dessen Länge weniger als 1 mm betrug, wurde teils von der einen Ableitungselektrode, teils durch seine Verbindungen mit den Umgebungen am Platz gehalten. Da die Endplatten unter den gegebenen Versuchsbedingungen nur eine kurze Lebensdauer besaßen oder mindestens recht schnell gegen mechanische Reize unempfindlich wurden, wurde nur ausnahmsweise dieselbe Endplatte erst »in situ« und nachher in »isoliertem« Zustand untersucht, sondern das Präparat wurde im voraus zu »Isolierung« oder »Nichtisolierung« bestimmt.

Die Resultate der Endplattenversuche sind zum Teil in den Abb. 12 bis 22 wiedergegeben unter Berücksichtigung aller vorkommenden Kurvenformen. Die Abbildungen umfassen sowohl die photographischen Originalaufnahmen wie auch eine Rekonstruktion derselben auf Millimeterpapier. Die Rekonstruktionen, welche den Oberrand des Saitenbildes repräsentieren, sind in der Höhe 2 mal, in der Breite 5 mal vergrößert.

Die obere Kurve in den photographischen Registrierungen

findet. Wir haben zwar, wie die vierte Kurve in Abb. 13 zeigt, auch mehrphasische Kurven erhalten. Die besprochene Kurve ist unvollständig, es liegen jedoch so viele

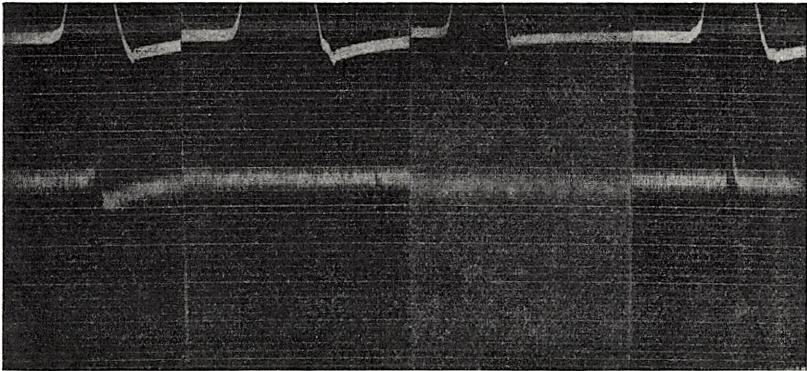


Abb. 12. Photographische Aufnahme der Potentialschwankungen in normalen Endplatten »in situ«.

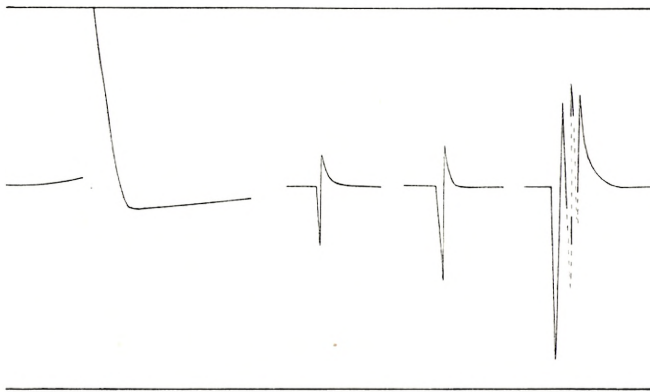


Abb. 13. Rekonstruktion der Kurven in Abb. 12. Nur die sichtbaren Teile der Kurven sind voll aufgezo-gen.

Bruckstücke vor, dass eine eindeutige Rekonstruktion möglich ist. Wir sind indessen, in Übereinstimmung mit dem oben, unter der Besprechung der Reizung, hervorgehobenen, der Auffassung, dass es sich in solchen Fällen um Reaktion

von zwei oder drei Endplatten handelt, und wir glauben, dass wir in einem einzelnen Fall eine solche Sachlage haben feststellen können. Diese mehrphasischen Kurven kommen nur selten vor, die monophasischen in beinahe einem Drittel

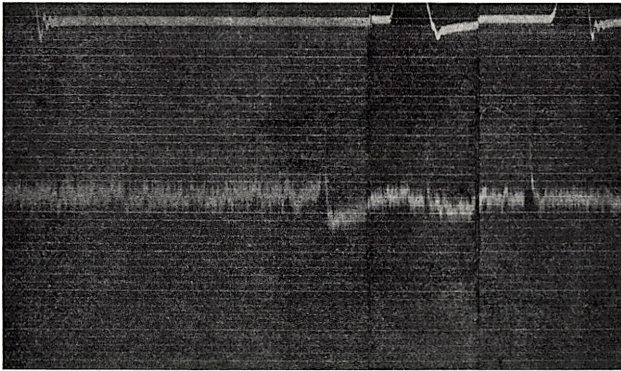


Abb. 14. Wie Abb. 12, »isolierte« Endplatten.

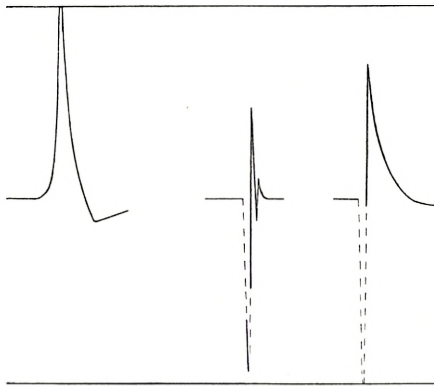


Abb. 15. Rekonstruktion der Kurven in Abb. 14.

der Fälle. In der grossen Mehrzahl der Fälle sind also die Kurven diphasisch, und die Form dieser Kurven ist eine einheitliche, nur die Grösse der Amplitude variiert. Weder »Isolierung« der Endplatten, noch Phenol- oder Strychninvergiftung scheinen die Kurvenform abändern zu können;

man sieht in allen Fällen einen sehr scharfen rechtwinkligen Anfang der ersten Phase, einen geradlinigen Übergang dieser in die zweite Phase, die schliesslich mehr allmählich zur Ursprungsstellung der Saite zurückkehrt. Die zwei Pha-

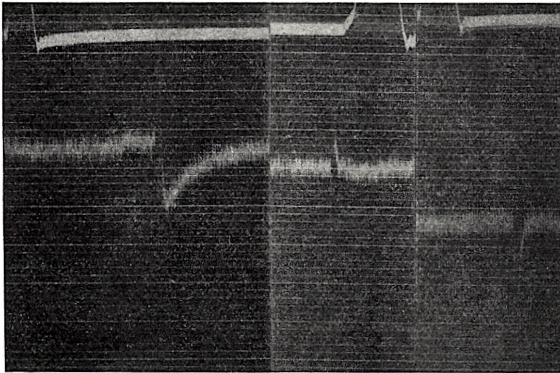


Abb. 16. Wie Abb. 12. Strychninvergiftete Endplatten »in situ«.

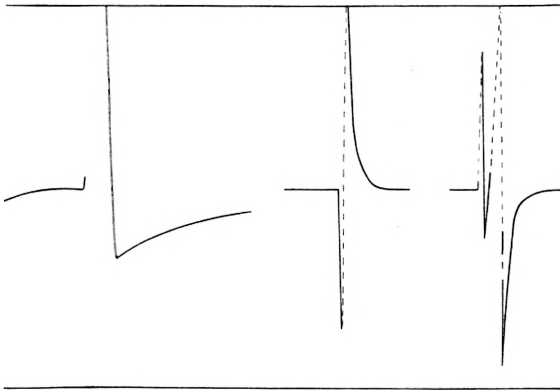


Abb. 17. Rekonstruktion der Kurven in Abb. 16.

sen der Kurven sind also nicht einander gleich, weder was die Form noch die Grösse des Ausschlags betrifft.

Mit Hilfe des oben besprochenen Test-Apparates ist es nun möglich die absolute Grösse der Galvanometerausschläge annähernd zu beurteilen. Wenn man die betreffenden Po-

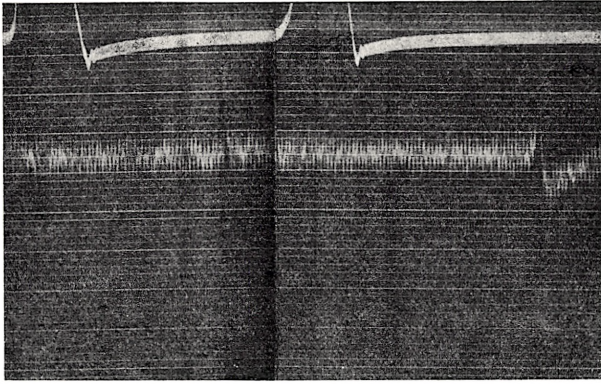


Abb. 18. Wie Abb. 12. Phenolvergiftete Endplatten »in situ«.

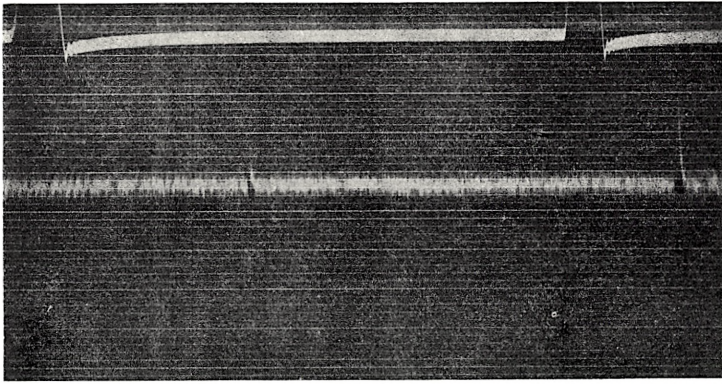


Abb. 19. Wie Abb. 12. Phenolvergiftete »isolierte« Endplatten.

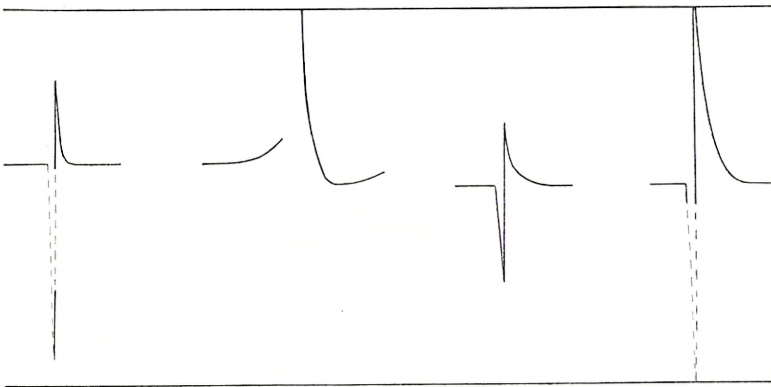


Abb. 20. Rekonstruktion der Kurven in Abb. 18 und 19.

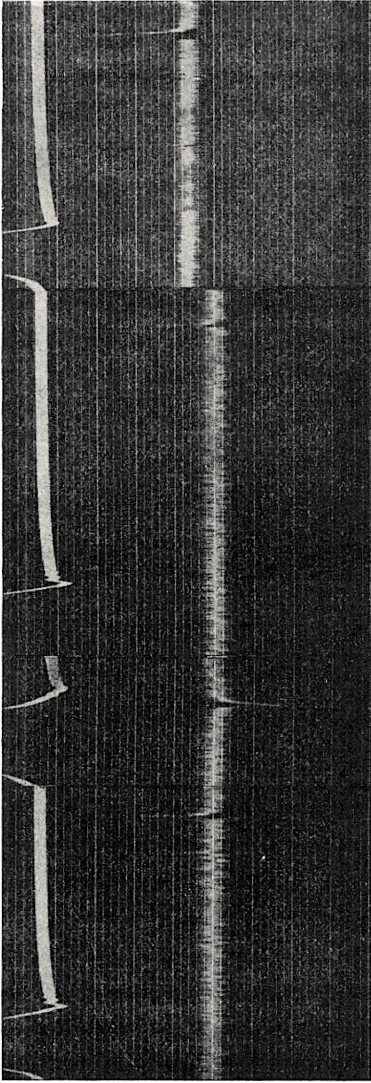


Abb. 21. Wie Abb. 19.

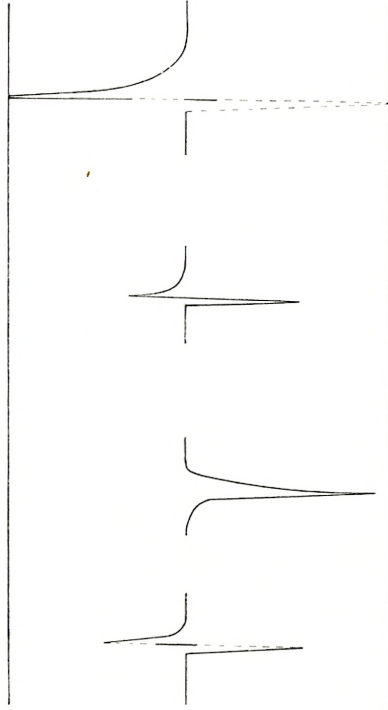


Abb. 22. Rekonstruktion der Kurven in Abb. 21.

tentiale genau angeben will, dann muss man im Anschluss an jeden Versuch den Verstärker eichen, und, da die Spannung der Galvanometersaite sich nach und nach ein wenig ändern kann, wird es notwendig sein auch die Saitenspannung zu kontrollieren. Da es unmöglich ist genau bestimmte Versuchsbedingungen zu beschaffen, haben wir von vornherein auf solche Versuche verzichtet, und haben uns begnügt eine durchschnittliche Grösse des Ausschlages zu bestimmen. Dies geschieht in der Weise, dass man den Galvanometerausschlag bei Einführung von z. B. 10 Mikrovolt in den Stromkreis misst. (Abb. 23). Diese Grösse gibt dann im Vergleich mit dem Ausschlag, den man, bei unveränderter Verstärkung, bei Reizung der

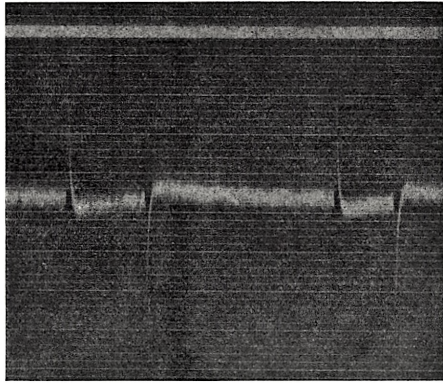


Abb. 23. Eichkurve.

Endplatte erhielt, direkt das Potential der Endplatte in Mikrovolt. In unserem Fall finden wir nach Ausmessung der ersten Phase in 12 Kurven eine durchschnittliche e. m. k. von 25 Mikrovolt. Wir sind der Ansicht, dass diese Zahl, unter den vorhandenen Versuchsbedingungen, ein zuverlässiger Ausdruck der Grössenordnung ist. Es ist vorläufig nicht möglich diese Zahl zu kontrollieren. Ein Vergleich mit den Resultaten von Messungen an ganzen Muskeln ist nicht zulässig, weil die Reizung von ganzen Muskeln notwendigerweise ausgiebige Interferenzphänomene mit sich führt, und weil die Endplatten bei verschiedenen Tiergattungen verschiedene Dimensionen haben, vielleicht auch in verschiede-

nen Muskeln desselben Tieres variieren können. Die zweite Phase der Kurven, deren Herkunft noch ganz unsicher ist, haben wir nicht gemessen.

Was den zeitlichen Verlauf der Kurven betrifft, ist eine genauere Bestimmung auf Grund des relativ langsamen Ganges des photographischen Papiers nicht möglich, und die Belichtungsvorrichtungen erlaubten keine schnellere Papierbewegung. Eine rohe Schätzung gibt für die erste Phase der diphasischen Kurven eine Dauer von etwa $\frac{1}{250}$ Sekunde.

Es ist wohl kaum zu bezweifeln, dass die in dieser Arbeit besprochenen Potentialschwankungen, die bei direkter Reizung der motorischen Endplatten erzeugt werden, mit den sogenannten Aktionsströmen identisch sind.

Es herrscht allgemeine Einigkeit darüber, dass direkte Reizung der Muskelfaser nur einen lokalen Kontraktionsfokus in der Faser hervorruft, der keine bisher nachweisbaren Potentialschwankungen mit sich führt, auch ist man darüber einig, dass indirekte Reizung eine wahre Muskelzuckung, von Aktionsströmen begleitet, veranlasst. Es scheint aber, als ob man nichtsdestoweniger immer den Aktionsstrom mit der Fasersubstanz verknüpfen will, indem man sich denkt, es sei die schnelle Entwicklung der Kontraktion durch die ganze Faser, die massgebend ist. Die Endplatte wird dann nur als Eintrittsstelle des Nerven, nicht einmal als Terminalorgan angesehen. Man spricht von einem nervösen Fibrillennetz, welches die ganze Fasersubstanz durchdringen sollte. Diese Vorstellungen können nicht aufrechterhalten werden. Unsere Versuche zeigen unzweifelhaft, dass Potentialschwankungen auftreten, wenn die Endplatte gereizt wird und nur dann, und dass es in dieser Beziehung gleichgültig ist, ob die Endplatte mit der ganzen Muskelfaser oder nur

mit einem kleinen Bruchteil derselben in Verbindung ist. Man muss deshalb die Aktionsströme nicht als in der Muskelfaser fortgeleitete elektrische Wellen sondern als Potentialschwankungen in den motorischen Endplatten auffassen. Es fragt sich dann, ob diese Potentialschwankungen zufällige Nebenerscheinungen des Reizprocesses und also nur als Energieverlust aufzufassen seien, oder ob man ihnen eine physiologische Bedeutung zuschreiben darf. Man weiss, dass die wahre Latenzzeit des Muskels, d. h. das Intervall zwischen dem Anfang des Aktionsstroms und den ersten Zeichen der mechanischen Reaktion sehr kurz ist, aller Wahrscheinlichkeit nach von der Grössenordnung 1σ . Diese Tatsache ist unschwer mit der Auffassung, dass der physiologische Reiz elektrischer Natur ist, vereinbar, man kennt aber, so fern wir wissen, keinen chemischen Prozess, der, von der Endplatte ausgehend, eine so schnelle Reaktion in zentimeterlangen Fasern würde erzeugen können. Vielleicht wird man solche Prozesse kennen lernen, aber bis dies geschieht, wird es am natürlichsten sein anzunehmen, dass die Potentialschwankungen in den motorischen Endplatten mit dem physiologischen Reiz für die kontraktile Fasersubstanz identisch sind.

Diese Arbeit wurde durch eine Unterstützung des Carlsberg Fonds, für welche wir unseren ergebensten Dank aussprechen, ermöglicht.

Literaturverzeichnis.

1. GELFAN & BISHOP: Amer. Journ. Physiol. 103, 237. 1933.
 2. HENRIQUES & LINDHARD: Pflügers Arch. 183, 1. 1920.
 3. HENRIQUES & LINDHARD: Ibid. 200, 11. 1923.
 4. LINDHARD: Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab. Biol. Medd. IV. 3. 1924. (Englisch).
 5. LINDHARD: Ergebnisse der Physiol. 33, 337. 1931.
 6. LINDHARD: Skand. Arch. f. Physiol. 64, 299. 1932.
 7. FESSARD: Ann. de Physiol. 8, 455. 1932.
-

BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

BIND VIII (KR. 14,95):

	Kr. Ø.
1. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part II. Cryptonemiales, Gigartinales and Rhodymeniales. Les Mélobésiées par M ^{me} Paul Lemoine. Avec 4 planches. 1929..	4.50
2. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: De menneskelige Isoagglutininers og tilsvarende Blodlegemereceptorers Styrke i forskellige Levealdr. Med 1 Tavle. 1929	1.60
3. KRABBE, KNUD H.: Recherches sur l'existence d'un œil pariétal rudimentaire (le corpuscule pariétal) chez les mammifères. Avec 11 planches (22 figures). 1929	2.80
4. ROSENVINGE, L. KOLDERUP: Phyllophora Brodiaei and Actinococcus subcutaneus. With one plate. 1929	2.40
5. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: Kvantitative Undersøgelser over de menneskelige Isoagglutinin Anti-A og Anti-B. 1929	0.65
6. MADSEN, TH. et SCHMIDT, S.: Toxine et antitoxine diphtériques. 1930	2.00
7. LUNDBLAD, O.: Die Hydracarinene der Insel Bornholm. Mit 9 Tafeln und 1 Textfigur. 1930	5.00
8. LINDHARD, J. and MÖLLER, JENS P.: On the Origin of the Initial Heat in Muscular Contraction. 1930	1.00

BIND IX (KR. 17,45):

1. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part III. Ceramiales. 1930	7.50
2. OSTENFELD, C. H. and SYRACH LARSEN, C.: The species of the Genus Larix and their geographical distribution. With 35 illustrations and 8 maps. 1930	5.00
3. SCHMIDT, S.: Eksperimentelle Undersøgelser over forskellige Elektrolyters Indflydelse paa Difteritoksinets og det antidifteriske Serums Stabilitets- og Neutralisationsforhold med særligt Henblik paa Reaktionshastigheden imellem Toksin og Antitoksin. 1930	5.50
4. HAGERUP, O.: Études des Types biologiques de Raunkjær dans la flore autour de Tombouctou. Avec 5 Planches. 1930	5.25

BIND X (KR. 23,25):

1. JENSEN, AD. S.: Der grosse europäisch-sibirische Kreuzschnabelzug 1927. 1930	1.00
2. KOLDERUP ROSENVINGE, L.: The Reproduction of Ahnfeltia Plicata. 1931	1.75

	Kr. Ø.
3. WEIS, FR.: Fortsatte fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder og andre Podsoldannelser. With an English Summary: Further investigations on danish Heath Soils and other Podsoles. Med 2 Tavler. 1932	9.25
4. ENGELBRETH-HOLM, J.: Undersøgelser over den saakaldte Erytroleukose hos Høns. 1932	2.75
5. JENSEN, AD. S.: Studier over <i>Incurvaria Koernerella</i> Zell (Lepidoptera, Incurvariidae). Med 32 Figurer i Texten. Deutsche Zusammenfassung. 1932	2.90
6. BOAS, J. E. V.: Der Hinterfuss von <i>Caenolestes</i> . Ein Supplement zu der Abhandlung über den Hinterfuss der Marsupialier. Mit einer Tafel. 1933	1.00
7. HAGERUP, O.: Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferenzapfen. 1933	3.20
8. BØRGESSEN, F.: On a new Genus of the Lophotalieæ (Fam. Rhodomelaceæ). 1933	0.90
9. MORTENSEN, TH. and KOLDERUP ROSENINGE, L.: Sur une nouvelle Algue, <i>coccomyxa astericola</i> , parasite dans une Astérie. 1933	0.50

BIND XI (under Pressen):

1. ASMUSSEN, ERLING und LINDHARD, J.: Potentialschwankungen bei direkter Reizung von motorischen Endplatten. 1933	1.50
2. LIND, J.: Studies on the geographical distribution of arctic circumpolar Micromycetes (under Pressen).	