

(Aus dem physiologischen Laboratorium in Leiden.)

Über Vagusströme.

Nach gemeinschaftlich mit A. Flohil und P. J. T. A. Battaerd
angestellten Versuchen¹⁾ mitgeteilt

von

W. Einthoven.

(Mit 1 Textfigur und Tafel VII und VIII.)

Die Vagusströme sind schon von Lewandowsky²⁾ und später von Alcock und Seemann³⁾ untersucht worden. Während ersterer dazu ein Deprez-d'Arsonval-Galvanometer anwendete, bedienten die beiden letzteren sich hauptsächlich eines Kapillarelektrometers. Weil man aber mit dem Saitengalvanometer⁴⁾ besser als mit den oben erwähnten Instrumenten die Elektrizitätserzeugung eines lebendigen Nerven studieren kann, haben wir unsere Untersuchung mit Hilfe jenes Strommessers angestellt in der Hoffnung, dass damit einige neue Erscheinungen, die für unsere Kenntnis der Vagusfunktion nicht ohne Interesse sein würden, zutage gefördert werden könnten. Wir sahen uns in unserer Erwartung nicht getäuscht.

Lewandowsky und Alcock und Seemann, mögen sie auch in ihren Ergebnissen und Betrachtungen einige Verschiedenheiten

1) Über diese Untersuchungen, die teilweise anfangs 1906 ausgeführt worden sind, wurde schon damals kurz berichtet, vgl. Rektoratsrede Leiden, den 8. Februar 1906, S. 18.

2) Max Lewandowsky, Über Schwankungen des Vagusstromes bei Volumänderungen der Lunge. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 73 S. 288. 1898.

3) N. H. Alcock und John Seemann, Über die negative Schwankung in den Lungenfasern des Vagus. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 108 S. 426. 1905.

4) Über das Saitengalvanometer vgl. Ein neues Galvanometer. Annalen der Physik, 4. Folge, Bd. 12 S. 1059. 1903. Über einige Anwendungen des Saitengalvanometers. Ibid. Bd. 14 S. 182. 1904. Weitere Mitteilungen über das Saitengalvanometer. Ibid. Bd. 21 S. 483. 1906.

aufweisen, stimmen darin miteinander überein, dass während der Lungendehnung eine negative Schwankung des Demarkationsstromes des Vagus nachgewiesen werden kann. Die Untersuchung mittels des Saitengalvanometers hat erstens dieses Resultat vollkommen bestätigt, aber weiter ist noch die Herztätigkeit als eine zweite Quelle der Vagusreize zum Vorschein gekommen.

Methode.

Wir berichten hier hauptsächlich über die an Hunden gemachten Versuche ¹⁾. Der Vagus eines narkotisierten Hundes wird am Halse in grosser Ausdehnung frei präpariert und hoch am Kopfe durchschnitten. Der Strom wird vom peripheren Stumpfe des Nerven mittels eines Paares unpolarisierbarer Elektroden abgeleitet, von denen eine an den Querschnitt, die andere an der Längsoberfläche angelegt, während das zwischen den Elektroden befindliche Stück des Nerven ungefähr 1,5 cm lang genommen wird.

Während der Demarkationsstrom des Nerven auf die übliche Weise kompensiert wird, werden die Elektroden derart mit dem Galvanometer verbunden, dass eine Verringerung des Ruhestroms oder ein Aktionsstrom das Saitenbild aufwärts bewegt. Im rechtwinkligen Koordinatensystem, das zu gleicher Zeit mit den Bewegungen des Saitenbildes auf die empfindliche Platte photographiert wird, ist der gegenseitige Abstand der Abszissen immer der gleiche, nämlich 1,0033 mm, aber weil nicht speziell dafür gesorgt wurde, dass die Bewegungsgeschwindigkeit der empfindlichen Platte genau gleich der im voraus bestimmten war, ist die gegenseitige Distanz der Ordinaten in den verschiedenen Platten ungleich. Dies beeinträchtigt jedoch, wie wohl kaum erwähnt zu werden braucht, die Zuverlässigkeit und die Genauigkeit der Zeitmessung nicht im mindesten, weil diese letztere nur auf der Umdrehungsgeschwindigkeit des Speichenrades beruht.

Wir benutzten eine relativ geringe Bewegungsgeschwindigkeit der empfindlichen Platte. In allen hier reproduzierten Figuren beträgt der Abstand zwischen je zwei Ordinaten 0,2 Sekunde, welche Zeitangabe — mit Ausnahme einiger regelmässig wiederkehrenden,

1) Über die Versuche an Katzen und Kaninchen wird in einem späteren Aufsätze berichtet werden, vgl. auch die in diesem Aufsätze folgenden Schlussbetrachtungen.

den zufällig verschobenen Speichen entsprechenden Stellen — sehr genau ist und kaum mehr als 0,1 % von der Wirklichkeit abweicht. Die Eichungskurven am Ende der Photogramme sind registriert worden, indem man den Nerven zusammen mit den Elektroden durch einen eben so grossen Widerstand aus einem Widerstandskasten ersetzte und dann plötzlich einen gleichbleibenden Potentialunterschied in den Kreis einschaltete.

In der Regel sind zugleich mit den Stromschwankungen des *N. vagus* die Atembewegungen und der Puls des Versuchstieres registriert worden, so dass man in einer Anzahl der hier reproduzierten Photogramme ausser der geraden, ganz unten befindlichen Signallinie *s* noch drei Kurven beobachtet. Hiervon gibt die oberste *v* die Bewegungen des Saitenbildes wieder, und darf als Ausdruck der Stromschwankungen des *Vagus* „Elektrovagogramm“ genannt werden, die mittlere *p* ist das Pneumogramm, und die unterste *c* das Sphygmogramm der *A. cruralis*¹⁾.

Das Pneumogramm wurde erhalten, indem der tracheotomierte Hund in eine grosse geschlossene Flasche von 66 Liter Inhalt atmete. Die Flasche war mittels einer Kautschukröhre mit einer Marey'schen Schreibkapsel verbunden, welche die Druckschwankungen der Flaschenluft anzeigte und auf solche Weise aufgestellt war, dass ihr Hebel eine scharfe Schattenlinie auf die empfindliche Platte schrieb. Weil die Kautschukmembran der Kapsel nach unten gerichtet war, entspricht jede Erhebung des Pneumogramms einer Einatmung, jede Senkung desselben einer Ausatmung des Tieres.

Um die Pulskurve zu schreiben, wurde ein Teil der *A. cruralis* blossgelegt und auf zweckentsprechende Weise zwischen eine feste Unterlage und die Kautschukmembran einer Aufnahmekapsel geklemmt. Diese war mittels einer Röhre mit einer zweiten Schreibkapsel verbunden, deren Hebel sich dicht unter dem ersten Hebel befand und eine andere Schattenlinie auf die empfindliche Platte schrieb.

Wir müssen jetzt zeigen, dass die Wellen der Kurve, die wir

1) Die Reproduktionen geben meistens eine mangelhafte Vorstellung von dem Kontrastreichtum und der Feinheit der Zeichnung unserer ursprünglichen Photogramme. Insbesondere trifft diese Bemerkung für meinen letzten Aufsatz „Weiteres über das Elektrokardiogramm“ in Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 122 S. 517. 1908 zu. Ich wiederhole daher hier die Mitteilung, dass ich immer bereit bin, auf Anfrage den Fachgenossen photographische Kopien meiner Negative zu übersenden.

Elektrovagogramm genannt haben, durch nichts anderes als die im Nerven selbst erzeugten elektrischen Ströme verursacht sein können. Überhaupt könnte man zur Erklärung dieser Wellen oder der durch dieselben hervorgerufenen Saitenbewegungen noch an zwei andere Möglichkeiten denken.

Erstens könnten eventuelle Bewegungen der Elektroden und kleine Verschiebungen des Nerven eine Elektrizitätserzeugung zur Folge haben, wodurch die Anweisungen des Galvanometers ihren richtigen Wert verlieren würden, und zweitens darf man nicht vergessen, dass im Tierkörper auch noch andere Quellen der Elektrizitätsentwicklung vorhanden sind als diejenigen des zu untersuchenden Nerven. Von irgendeinem elektro-aktiven Organe aus könnten die elektrischen Ströme sich vielleicht über den Vagus verbreiten und also Stromzweige bilden, die das Galvanometer erreichen könnten.

Wir können jedoch mit genügender Sicherheit beweisen, dass unsere Kurven nicht von obenerwähnten Ursachen beeinflusst worden sind. Hierfür bürgt uns erstens die bei den Stromableitungen angewendete Methode.

Der Hund war zusammen mit dem Brett, worauf er befestigt, und allen Apparaten, womit er verbunden war — mit Ausnahme des Galvanometers selbst —, elektrisch von der Erde isoliert, während der Isolationswiderstand, der mittels des Galvanometers gemessen wurde, zwischen 10^{10} und 10^{11} Ohm schwankte. Namentlich bei der Anwendung der künstlichen Respiration bestand die Gefahr, dass die Isolation durch das mit der Trachea verbundene Röhrensystem aufgehoben wurde, weil letzteres durch die Kondensation der ausgeatmeten Luft an der Innenseite befeuchtet werden konnte. Die Kondensation des Wasserdampfes bei jeder Ausatmung und das Wiederauftrocknen bei jeder Einatmung konnte bisweilen eine intermittierende Unterbrechung der Isolation herbeiführen und zwar derart, dass Stromesschwankungen durch das Galvanometer geschickt wurden, die dann selbstverständlich denselben Rhythmus wie die Atembewegungen haben mussten.

Zur Beseitigung dieser Schwierigkeit brachten wir mit dem besten Erfolg zwischen der Trachealkanüle und den übrigen Röhren ein gläsernes Schaltstück an, das während des ganzen Versuches erwärmt gehalten wurde.

Die Elektroden, worauf das Nervenende ruhte, waren an starke,

möglichst erschütterungsfreie¹⁾ Stative befestigt, während ein sehr langes Nervenstück frei präpariert und ausser Berührung mit dem Tierkörper isoliert in der Luft hing. Dieser Teil des Nerven war mit einem schlaffen Faden vergleichbar, der zwischen den Elektroden und der unteren Halsgegend des Hundes aufgehängt war; in der Mitte des Bogens wurde er ungefähr in der von Alcock und Seemann²⁾ beschriebenen Weise durch einen gesondert an den Operationstisch befestigten gläsernen Haken getragen. Man konnte den Nerven zwischen dem gläsernen Haken und dem Hunde hin und her bewegen, ohne dass das Galvanometer einen Ausschlag zeigte. Nur dann wurde ein Ausschlag sichtbar, wenn der Nerv absichtlich gegen die Elektroden verschoben wurde, und eine derartige Verschiebung kam, wie wohl kaum erwähnt zu werden braucht, bei unseren Versuchen mit den narkotisierten und ruhig schlafenden Hunden nicht vor.

Das lange zwischen den Elektroden und der unteren Halsgegend des Versuchstieres frei in der Luft hängende Nervenstück hat, ausser dass es einen Schutz gegen mechanische Einflüsse gewährt, noch einen anderen Vorteil. Es verhütet, dass die in verschiedenen Organen des Versuchstieres sich entwickelnden elektrischen Ströme sich über die Elektroden ausbreiten und dabei dann teilweise durch das Galvanometer geführt werden. Wir denken hierbei namentlich an die Aktionsströme des Herzmuskels, die uns in den Stand setzen, bei günstiger Stromableitung das bekannte Elektrokardiogramm zu registrieren. Man sieht leicht ein, dass kein merklicher Teil dieser Aktionsströme über ein viele Zentimeter langes Stück des Hundevagus das Galvanometer erreichen kann. Bevor etwaige Stromschleifen sich den beiden am Nervenende befindlichen Elektroden nähern, müssen sie schon viele tausend Male abgeschwächt sein.

Um unseren Schlussfolgerungen eine grössere Sicherheit zu verleihen, haben wir auch wiederholt das frei in der Luft hängende Nervenstück nahe an den Elektroden unterbunden oder örtlich mittels ein paar Tropfen Ammoniak getötet, während alle anderen Umstände unverändert gelassen wurden. Das rhythmisch ausschlagende Saitenbild wurde dadurch vollkommen zur Ruhe gebracht.

1) Über den Einfluss der Erschütterung der Elektroden vgl. die Schlussbetrachtungen.

2) A. a. O.

Bekanntlich kann man die physiologische Leitung in einem Nerven auch eine Zeitlang aufheben, indem man denselben stark abkühlt oder einen Teil des Nerven mittels des konstanten Stromes in Anelektrotonus versetzt.

Eine derartige Arbeitsweise hat den Vorteil, dass man, nachdem die Leitung wieder hergestellt ist, dasselbe Stück des Nerven wieder zu den weiteren Versuchen verwenden kann. Wir erlauben uns hier, die Aufmerksamkeit auf eine sehr bequeme Methode der vorübergehenden Leitungsaufhebung zu lenken, die darin besteht, dass man ein Stückchen des Nerven mit Induktionsströmen tetanisiert. Sind die tetanisierenden Ströme genügend stark gewesen, so bleibt die Leitungsaufhebung von 5—15 Minuten bestehen. Auch diese Methode haben wir mehrere Male angewendet und immer mit dem gleichen Erfolg, dass während der Aufhebung der physiologischen Leitung das Saitenbild still stand.

Nach den obenstehenden Auseinandersetzungen dürfen wir es als genügend bewiesen erachten, dass die rhythmischen Stromeschwankungen des Elektrovagogramms durch die im Nerven selbst stattfindende Elektrizitätsentwicklung erzeugt werden. Sie sind die Aktionsströme des Vagus, und diese werden durch die rhythmischen Reize verursacht, welche die peripheren Endausbreitungen dieses Nerven von den sich bewegenden Lungen und vom klopfenden Herzen empfangen.

Ergebnisse.

Betrachten wir jetzt die auf den hinzugefügten Tafeln reproduzierten Kurven näher. Man sieht, dass das Elektrovagogramm Stromeschwankungen in doppeltem Rhythmus aufweist, und es ist sofort aus den Figuren ersichtlich, dass die langsamen Wellen den Atembewegungen des Tieres entsprechen, während die frequenten denselben Rhythmus wie die Herzschläge haben.

Dass frühere Forscher diese mit der Herztätigkeit synchronen Stromschwankungen nicht bemerkt haben, muss durch den Umstand erklärt werden, dass die zu ihrer Verfügung stehenden Instrumente nicht auf genügende Weise die erforderliche Empfindlichkeit mit der Schnelligkeit der Anweisung verbanden, so dass die ziemlich schwachen und zugleich kurzdauernden Potentialschwankungen nicht zu ihrem vollen Rechte gelangen konnten.

Es ist namentlich auffällig, dass in einigen Photogrammen die Atemwellen, in anderen die Herzwellen des Elektrovagogramms

grösser sind. Während wir die Ursache dieses Unterschiedes unten näher erörtern werden, beschränken wir uns erst auf einige Bemerkungen über Taf. VII Fig. 1, worin nur zwei Kurven, das Elektrovagogramm *v* und das Pneumogramm *p*, sichtbar sind.

Der Strom wird vom rechten Vagus abgeleitet und die Empfindlichkeit des Galvanometers ist so reguliert, dass 1 mm einer Ordinate einem Spannungsunterschied von 5×10^{-6} Volt oder einer Stromstärke von $3,3 \times 10^{-10}$ Amp. entspricht. Letzterer Betrag ist aus dem genannten Spannungsunterschied und dem Leitungswiderstand des das Galvanometer, den Nerven und die Elektroden enthaltenden Kreises berechnet. Der Widerstand des Galvanometers ist bekannt, während der Widerstand des Präparates jedesmal gemessen wird. Beim Versuch von Taf. VII Fig. 1 beträgt der Gesamtwiderstand des Kreises 15 000 Ohm.

Die Atembewegungen des Hundes sind, weil dessen beide Vagi durchschnitten sind, tief und wenig frequent: es werden ungefähr 19 Atembewegungen pro Minute gemacht. Im Pneumogramm sind, wie auch erwartet werden darf, die Herzschläge noch eben sichtbar, während eine genaue Messung dieser Kurve zeigt, dass während des Registrierens die Tiefe der Atembewegungen ein wenig zunimmt. Letzteres muss aus einer geringen Dyspnoë erklärt werden, worin der Hund durch die in die Flasche gelangende Ausatemungsluft gebracht wird. Solange nicht registriert wird, atmet der Hund frei durch die Trachealkanüle in die Zimmerluft, sobald aber das Registrieren anfängt, wird die Trachea mit der Flasche verbunden, die im voraus stets mittels eines Gebläses mit frischer Luft versehen wird. Obgleich die Flasche einen Inhalt von 66 Liter hat, macht sich der Einfluss des Wiedereinatmens ausgeatmeter Luft schon innerhalb kurzer Zeit bemerkbar.

Das Elektrovagogramm verläuft in seinen durch die Lungenbewegungen erzielten Hebungen und Senkungen ungefähr dem Pneumogramm parallel. Man sieht, wie beide Kurven während der Einatmung langsam aufsteigen, während der Ausatmung schnell abfallen, wie der Übergang von Ein- in Ausatmung in beiden Kurven ungefähr gleichzeitig und plötzlich eintritt, während auch beide Kurven die Pause aufweisen, die zwischen der Ausatmung und der nächstfolgenden Einatmung vorhanden ist.

Die Atemwellen erreichen eine Amplitude von ungefähr 10 mm = 50 Mikrovolt und sind rund zehnmal grösser als die Herzschlag-

wellen, die Amplitudines von kaum 1 mm erreichen. Man kann jedoch, wie unten noch näher erörtert werden wird, diesen Betrag nicht als einen genauen Maassstab für die wirklich vorhandenen Potentialschwankungen betrachten.

In Taf. VII Fig. 2 ist bei einem anderen Hunde der Strom vom linken N. vagus abgeleitet worden. Weiter ist jetzt die Saitenspannung erhöht, wodurch die Empfindlichkeit des Galvanometers derart verringert ist, dass 1 mm einer Ordinate einem Potentialunterschied von 22 Mikrovolt, einer Stromstärke von 17×10^{-10} Amp. entspricht.

Man sieht, dass die Atemwellen des Vagogrammes eine geringere Amplitude als die Herzschlagwellen haben. Während letztere stark auffallen und ungefähr 20–25 Mikrovolt erreichen, sind erstere bei oberflächlicher Betrachtung kaum bemerkbar. Zieht man aber eine Linie durch die Spitzen der kurzen Wellen, so kann man konstatieren, dass im Beginn des Photogrammes die Amplitude der langen Wellen 0,2–0,3 mm, am Ende des Photogramms sogar 0,6 mm erreicht, welche Beträge Spannungsunterschieden von 4,4–13,2 Mikrovolt entsprechen. Dass die Atemwellen des Elektrovagogramms am Ende des Versuches grössere Amplituden erhalten, wird ebenso wie bei Fig. 1 durch die zunehmende Dyspnoë des Hundes, die auch aus den Dimensionen des Pneumogramms ersichtlich ist, verursacht.

Am Ende des Photogramms sieht man ein paar Eichungskurven. Das Präparat ist durch einen gleich grossen konstanten Widerstand ersetzt und während die empfindliche Platte weiter bewegt wird, wird ein Potentialunterschied von 200 Mikrovolt in den Kreis eingeschaltet. Man sieht wie unter diesen Umständen das Saitenbild 9 mm ausschlägt, während schon in 0,5 mm oder 0,1 Sekunde der grösste Teil des Ausschlages vollendet ist.

Wir fragen uns jetzt, warum das Elektrovagogramm der Fig. 2 so sehr von dem der Fig. 1 verschieden ist? Ausser den individuellen Unterschieden, welche die beiden untersuchten Hunde untereinander eventuell aufweisen könnten, und die von untergeordneter Bedeutung genannt werden dürfen, müssen wir die Aufmerksamkeit insbesondere auf zwei Ursachen lenken. Erstens ist das Galvanometer nicht imstande, unter allen Verhältnissen die Form und Grösse der wirklich im Nerven erzeugten Potentialschwankungen genau wiederzugeben, und zweitens gibt es typische, konstante Unterschiede zwischen den Elektrogrammen des rechten und des linken Vagus.

Um die Unvollkommenheit des Galvanometers in ein helles Licht zu setzen, haben wir zwei Photogramme sofort nacheinander genommen, wobei der Strom vom selben Nerven abgeleitet wurde und weiter auch alle anderen Umstände des Versuches unverändert blieben, mit dieser Ausnahme jedoch, dass bei der Aufnahme des zweiten Photogramms die Saitenspannung verringert wurde. Durch eine Verringerung der Saitenspannung wird zwar die Empfindlichkeit des Galvanometers verhältnismässig ebensoviel vergrössert, aber dabei nimmt zugleich die Ausschlagsschnelligkeit innerhalb gewisser Grenzen proportional ab. Schnelle Stromesschwankungen können dann nicht mehr zu ihrem vollen Rechte kommen und werden durch zu kleine Saitenausschläge wiedergegeben.

Man findet die erwähnten Photogramme in den Fig. 3 und 4 der Tafel VII abgebildet; in Fig. 3 ist der Wert von 1 mm einer Ordinate = 17, in der folgenden Figur = 2,7 Mikrovolt. Weil der Widerstand des Kreises in beiden Versuchen 11800 Ohm beträgt, entspricht 1 mm einer Ordinate der Fig. 3 einer Stromstärke von $14,4 \times 10^{-10}$, 1 mm einer Ordinate der Fig. 4 einer Stromstärke von $2,3 \times 10^{-10}$ Amp. In letzterer Figur ist das Galvanometer rund sechsmal empfindlicher als in ersterer, und dementsprechend sind die Ausschläge, welche die Atemwellen des Elektrovagogramms der Fig. 4 aufweisen, auch ungefähr sechsmal grösser als diejenigen der Fig. 3. Die Berechnung der Amplitudines der entsprechenden Potentialschwankungen ergibt für beide Figuren nicht weit auseinander laufende Resultate, und zwar bevor die Dyspnoë sich geltend macht, 15—17 Mikrovolt.

Dagegen sind die mit den Herzschlägen synchronen Ausschläge des Vagogramms in Fig. 4 nur wenig grösser als in Fig. 3. Eine unmittelbare Ablesung der Potentialschwankungen, wie sie durch Fig. 4 wiedergegeben zu werden scheinen, würde fehlerhafte Resultate ergeben, weil nur die stärker gespannte, schneller ausschlagende Saite der Fig. 3 die kurz währenden Ströme in ihrem richtigen Betrage wiederzugeben vermag. Wir finden in letztgenannter Figur für die Herzschlagwellen des Elektrovagogramms 1 mm = 17 Mikrovolt.

Derselbe Betrag von 17 Mikrovolt kann auch mittels Fig. 4 gefunden werden; dazu ist jedoch eine einigermaassen komplizierte Messung und Berechnung nötig, die wir glauben, hier weglassen zu

dürfen¹⁾. Jetzt lenken wir nur die Aufmerksamkeit auf die Eichungskurven, die am Ende jedes der beiden Photogramme abgebildet sind, und wodurch man in den Stand gesetzt wird, ausser der Empfindlichkeit auch die Ausschlaggeschwindigkeit des Galvanometers zu beurteilen. In Fig. 3 wird ein Potentialunterschied von 200, in Fig. 4 von 20 Mikrovolt eingeschaltet. Man sieht, dass in Fig. 3 der grösste Teil des Ausschlages in ungefähr $0,5 \text{ mm} = 0,1 \text{ Sekunde}$, in Fig. 4 dagegen erst in $3 \text{ mm} = 0,6 \text{ Sekunde}$ vollendet wird.

Als zweite Ursache der auseinandergehenden Formen der Elektrovagogramme haben wir den zwischen rechtem und linkem Vagus bestehenden Unterschied erwähnt. Die bei einer verhältnismässig grossen Anzahl von Hunden angestellten Beobachtungen haben gelehrt, dass die Atemwellen des rechten Vagus grösser sind als diejenigen des linken, während die Herzschlagwellen umgekehrt im linken Vagus die Oberhand haben.

Als Beispiel erwähnen wir zwei absichtlich zum Zweck angefertigte, hier jedoch nicht reproduzierte Photogramme, die unmittelbar nacheinander beim selben Hunde aufgenommen waren, ersteres bei Stromableitung vom linken, das zweite vom rechten Vagus. Der Kreiswiderstand betrug bei beiden Versuchen 12500 Ohm, während die Empfindlichkeit des Galvanometers und weiter alle anderen Umstände einander möglichst gleich genommen wurden. Die Amplitude der Atemwellen des linken Vagogramms betrug 20, diejenige der Herzschlagwellen auch 20 Mikrovolt, während das rechte Vagogramm Atemwellen von 50 und Herzschlagwellen von 8 Mikrovolt Amplitude aufwies.

Um eine der beiden Wellenarten gesondert zu studieren, kann es wünschenswert sein, die Form des Elektrovagogramms weniger kompliziert zu machen und während der Registrierung der Kurve die Erzeugung der anderen Wellenart zu verhindern. Dies kann leicht stattfinden.

So sieht man in Fig. 5 die Stromschwankungen des linken Vagus eines in Apnoë versetzten Hundes, dessen Atembewegungen,

1) Über die Methode der oben erwähnten Messung und Berechnung vgl.: Weitere Mitteilungen über das Saitengalvanometer. Analyse der saitengalvanometrischen Kurven. Masse und Spannung des Quarzfadens und Widerstand gegen die Fadenbewegung. Annalen der Physik Bd. 21 S. 483 und 665. 1906.

wie am Pneumogramm ersichtlich ist, ganz ausbleiben¹⁾. Das Elektrovagogramm weist unter diesen Umständen nur die Herzschlagwellen auf, welche hier die bedeutende Amplitude von 1,5 mm = 31,5 Mikrovolt erreichen. In der Figur entspricht 1 mm einer Ordinate einem Potentialunterschied von 21 Mikrovolt und einer Stromstärke von 16×10^{-10} Amp. Der Kreiswiderstand beträgt 13 000 Ohm, während der plötzlich eingeschaltete Potentialunterschied der Eichungskurve 200 Mikrovolt beträgt.

Auf ebenso einfache Weise, wie man die Wirkung des Lungen-vagus ausschaltet, kann man den Herzvagus zu Ruhe bringen. Dazu braucht man nur den peripheren Stumpf des durchschnittenen gleichnamigen Nerven der anderen Seite zu reizen, wie in Fig. 6 Taf. VIII mit einem Beispiel erläutert ist. Der Strom ist vom linken Vagus abgeleitet, während der periphere Stumpf des rechten Vagus zwischen E und E_1 und zwischen e und e_1 mit Induktionsströmen gereizt wird. Man sieht, wie beim Herzstillstand die Herzwellen im Elektrovagogramm verschwinden und nur die Atemwellen übrigbleiben. Wir lenken dabei insbesondere die Aufmerksamkeit auf die scharfe Abbildung der Galvanometersaite, die während der elektrischen Reizung nicht von Stromesschleifen getroffen wird.

In der Figur ist 1 mm einer Ordinate = 6,7 Mikrovolt und $= 3,9 \times 10^{-10}$ Amp.

Jetzt müssen wir über einige Versuche berichten, wobei während des Aufhörens der natürlichen Atembewegungen des Tieres die Lungen künstlich aufgeblasen wurden. Dazu wurde der Apparat für künstliche Atmung benutzt, der schon wiederholt auf dem Laboratorium gute Dienste geleistet hat²⁾ und wovon hier eine kurze Beschreibung folgen mag.

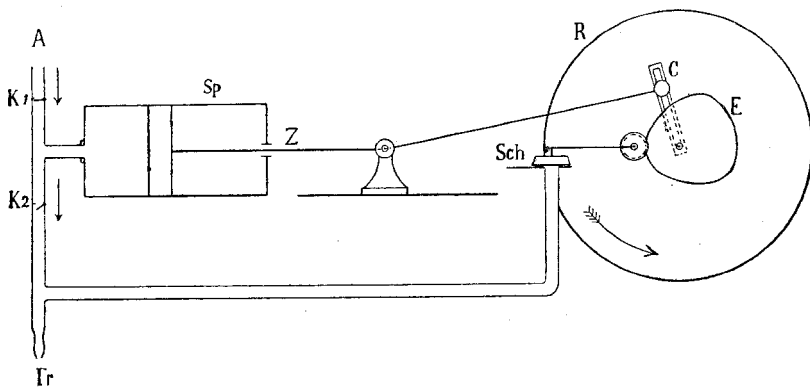
Die Pumpe *Sp*, siehe Textfig. 1, saugt die Zimmerluft ein und treibt sie nach der Trachea *Tr* des Tieres, wobei die Richtung des Luftstromes durch die Klappen K_1 und K_2 bestimmt wird. Wünscht man das Tier zu narkotisieren, so kann man die durch K_1 ein-

1) Im Pneumogramm *p* kommen die Herzschläge zum Vorschein, die hier sicherlich noch deutlicher angegeben sein würden, wenn die Flasche, worin der Hund atmete, einen geringeren Inhalt gehabt hätte.

2) Das Prinzip des Apparates ist schon früher beschrieben worden, vgl. Über die Wirkung der Bronchialmuskeln, nach einer neuen Methode untersucht, und über Asthma nervosum. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 51 S. 367. 1892.

tretende Luft vorher über Chloroform streichen lassen, indem man die Röhre bei *A* mit einer zweckmässig eingerichteten Chloroformflasche verbindet.

Die Kolbenstange *Z* ist mit der Kurbel *C* eines Rades *R* verbunden, das durch einen Elektromotor in Bewegung versetzt wird. Am selben Rade ist die Exzentrikscheibe *E* befestigt, wodurch der Schieber *Sch* bewegt wird und zwar so, dass derselbe während des Vorwärtstossens der Kolbenstange *Z* geschlossen, während des Zurückziehens von *Z* weit offen stehen bleibt.



Auf diese Weise wird bewerkstelligt, dass die durch die Pumpe in die Lungen gepresste Luft regelmässig bei jeder Umdrehung des Rades *R* durch *Sch* ausströmt. Sowohl die Öffnung des Schiebers selbst wie die sie mit der Trachea des Tieres verbindende Röhre ist sehr weit, so dass der leichten freien Ausatmung des Tieres keine Hindernisse im Wege stehen. Wir dürfen annehmen, dass jedesmal kurz vor dem Anfang einer neuen Lufteinblasung der Druck in den Lungen des Tieres dem atmosphärischen Luftdruck gleich geworden ist.

Fig. 7 gehört dem rechten Vagus eines in Apnoë versetzten Hundes, bei dem die oben beschriebene künstliche Atmung angewendet wurde. Das Rad *R* wurde dabei mit der Hand gedreht, während die Zeiten des Ein- und Ausatmens absichtlich auf unregelmässige Weise variiert wurden. Die grosse Flasche, die bei den vorangehenden Versuchen zum Registrieren der Atembewegungen benutzt wurde, ist jetzt ausgeschaltet, während die Schreibkapsel, deren Kautschukmembran durch eine stählerne Feder unterstützt wird, unmittelbar mit den Lungen des Tieres verbunden ist. Weil bei diesen Versuchen die Kapsel zurückgedreht ist, so dass die

Kautschukmembran aufwärts gerichtet ist, weist das Pneumogramm auch jetzt wieder bei jeder Einatmung eine Erhebung, bei jeder Ausatmung eine Senkung auf. Die Einatmung geht hier mit einer Druckerhöhung parallel, die während der Ausatmung wieder ganz ausgeglichen wird, so dass der Schreibhebel während der Phase der Ausatmung immer auf demselben Niveau befindliche horizontale Linien schreibt.

Merkwürdig darf es heissen, dass die Vagusreizung nur durch das Lungenvolum, nicht durch den in den Lungen vorhandenen Druck bestimmt wird. Man sieht, wie das Elektrovagogramm der Form des Pneumogramms folgt: langsame Veränderungen des Lungenvolums entsprechen langsamen, schnelle Veränderungen des Volums schnellen Erhebungen und Senkungen des Elektrovagogramms. In der Figur ist Ordinate 1 mm = 2,7 Mikrovolt und $1,6 \times 10^{-10}$ Amp.

Die Übereinstimmung zwischen Elektrovagogramm und Pneumogramm tritt noch besser hervor, wenn die Saite etwas stärker gespannt ist und dadurch schnellere Ausschläge macht, wie aus dem ersten Teil der Fig. 9 ersichtlich ist. Hier laufen beide Kurven nahezu vollkommen parallel, und es leuchtet ein, dass man durch eine zweckentsprechende Regulierung der Empfindlichkeiten der Schreibkapsel und des Galvanometers diesen Parallelismus stets leicht erreichen kann.

Wenn man unmittelbar nach dem Tode des Versuchstieres mit den Lufteinblasungen fortfährt, kann man in der Regel noch während einiger Zeit die Atemwellen im Elektrovagogramm beobachten. Während aber die auf diese Weise erhaltenen Resultate hier nicht näher erörtert zu werden brauchen, dürfen wir die Versuche nicht unerwähnt lassen, wobei Luft, anstatt in die Lungen des Tieres geblasen zu werden, aus denselben gesogen wurde. Diese Versuche konnten auf einfache Weise ausgeführt werden, indem die Klappen des Apparates für künstliche Atmung umgewechselt wurden und man zu gleicher Zeit das Rad in entgegengesetzter Richtung drehte.

In Fig. 8 findet man ein Beispiel der auf diese Weise geschriebenen Kurven. Man sieht, wie sehr das Elektrovagogramm hier von der Kurve verschieden ist, die, wie in Fig. 7, durch das Einblasen von Luft geschrieben wird, und es fällt namentlich auf, dass der Parallelismus zwischen Pneumogramm und Elektrovagogramm verschwunden ist. Bei jeder Senkung des Pneumogramms, die einer Aussaugung der Luft aus den Lungen entspricht, sieht man eine

verhältnismässig kleine, kurz dauernde Erhebung der Vaguskurve, die schon nach ungefähr 2 mm, d. h. 0,4 Sekunden, wieder ihre Null-Stellung erreicht. Wenn die Bewegung des Aussaugens regelmässig stattfindet, bleibt die Kurve während dieser ganzen Zeit ruhig in der Null-Stellung stehen, wenn jedoch die Kolbenstange absichtlich auf unregelmässige Weise bewegt und dadurch die Verringerung des Lungenvolums vorübergehend verlangsamt oder gehemmt wird, sieht man oft eine zweite Spitze im Vagogramm zum Vorschein kommen. In Fig. 8 ist bei *a* eine derartige zweite Spitze sichtbar.

Sobald das Saugen aufhört und die Zimmerluft wieder frei in die Lungenalveolen strömt, steigt das Pneumogramm schnell bis auf sein ursprüngliches Niveau, wobei die Bewegung des Schreibhebels einige kleine Nachschwingungen aufweist. Das Vagogramm zeigt in diesem Moment eine zweite nach oben gerichtete Spitze, die in Form und Grösse mit der ersten übereinstimmt. Also weist das Vagogramm während der Saugbewegung eine horizontale Linie auf, die an beiden Enden von einer kleinen vertikalen Spitze begrenzt ist.

Ein sehr merkwürdiger Unterschied, der zwischen den Vagusreaktionen bei Lungenaufblasung und bei Lungenaussaugung gefunden wird, besteht darin, dass letztgenannte Reaktion durch Ermüdung und andere nachteilige Einflüsse bald abnimmt, während erstere durch dieselben Ursachen viel weniger beeinflusst wird. Als Beleg diene der zweite Teil der Fig. 9. Während der photographischen Aufnahme wurden die Einblasungen auf einmal unterbrochen und durch Aussaugen von Luft aus den Lungen ersetzt. Man sieht, wie bei *a* das Saugen beginnt und, während die fünf aufeinanderfolgenden Pumpenschläge gleich gross sind, die Vagusreaktion doch von der ersten Saugbewegung ab bei jedem folgenden Pumpenschlag regelmässig abnimmt. Dies kann nur die Folge einer schnell eintretenden Ermüdung sein.

Setzt man die Saugbewegungen während längerer Zeit fort und versetzt man den Hund in weniger günstige Umstände, so sieht man das Vagogramm sich beim Beginn eines Pumpenschlages ein wenig senken und erst danach die nach oben gerichtete Spitze bilden. Die vorangehende Senkung tritt in verschiedenen, hier aber nicht reproduzierten Photogrammen sehr deutlich hervor.

Unmittelbar nach dem Tode des Tieres wird die Senkung tiefer und die aufwärts gerichtete Spitze kleiner. Schon bald nach dem Tode, während den Lufteinblasungen noch die gewöhnliche Reaktion

folgt, bleibt beim Aussaugen der Lungen die kleine, nach oben gerichtete Spitze ganz weg. Zu gleicher Zeit wird die nach unten gerichtete Bewegung der Kurve verstärkt mit solchem Erfolg, dass Elektrovagogramm und Pneumogramm auch beim Aussaugen der Lungen parallel verlaufen. Um die Anzahl der zu reproduzierenden Figuren nicht zu sehr zu vermehren, müssen wir uns hier mit dieser Beschreibung der Erscheinung begnügen.

Die Versuche beweisen unzweideutig das Vorhandensein von zwei Arten von Lungenvagusfasern. In vollkommener Übereinstimmung mit der Theorie der Selbststeuerung der Atmung von Hering¹⁾ und Breuer²⁾ dürfen wir der ersten Art von Fasern, und zwar derjenigen, die beim Aufblasen der Lungen einen Aktionsstrom erzeugt, expiratorische Wirkungen zuschreiben, die aller Wahrscheinlichkeit nach aus Hemmungen der Einatmungsbewegung bestehen.

Die zweite Art von Fasern, diejenige, die beim Aussaugen der Lungen mit einem Aktionsstrom reagiert, dürfen wir als inspiratorische betrachten.

Um die Eigenschaften beider Arten von Fasern kennen zu lernen, müssen wir die oben beschriebenen Photogramme noch einer näheren Betrachtung unterwerfen. Erstens bemerken wir, dass die Wirkung der expiratorischen Fasern leicht von derjenigen der inspiratorischen getrennt werden kann, indem man letztere ermüdet, und namentlich indem man das Versuchstier in ungünstige Umstände bringt. Kurz nach dem Tode des Hundes werden die inspiratorischen Fasern schon ganz ausser Wirkung gesetzt, während die expiratorischen noch kräftig funktionieren können. Unter diesen Umständen hat sich diejenige Füllung der Lungen, die für die Lungenvaguswirkung neutral³⁾ genannt werden muss, bedeutend geändert, denn insofern es aus unseren Versuchen hervorgeht, fahren die expiratorischen Fasern

1) E. Hering, Die Selbststeuerung der Atmung durch den Nervus vagus. Wiener Sitzungsberichte, 2. Abt., Bd. 57 S. 672. 1868.

2) J. Breuer, Wiener Sitzungsber., 2. Abt., Bd. 58 S. 909. 1868.

3) Vgl. F. Schenck, Über die Bedeutung der Lungenvagusfasern für die Atmung. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 100 S. 337. 1903. — F. Schenck, Über den Lungenvagus. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 106 S. 402. 1905. — Dr. M. Ishihara, Über das für die Lungenvaguswirkung neutrale Lungenvolumen. Pflüger's Arch. Bd. 106 S. 336. 1905.

bei jeder Füllung fort, ihre Aktionsströme zu geben, schwächere wenn die Lungen ein kleineres, stärkere wenn sie ein grösseres Volumen als bei der gewöhnlichen, ruhigen Expirationsstellung einnehmen. Dabei verläuft das Vagogramm sowohl beim Aussaugen wie beim Einblasen von Luft dem Pneumogramm nahezu parallel.

Was die Wirkung der inspiratorischen Fasern anbelangt, diese kommt in keinem unserer Photogramme isoliert zum Vorschein. Es ist uns bis jetzt noch nicht gelungen, beim Aufblasen und Aussaugen der Lungen die Wirkung der expiratorischen Fasern gesondert aufzuheben, und wo die inspiratorischen sich geltend machen, müssen wir also stets auch ihren Antagonisten Rechnung tragen.

Mit Rücksicht hierauf müssen die beiden kleinen nach oben gerichteten Spitzen, die beim Aussaugen der Lungen am Anfang und am Ende jedes Pumpenschlages sichtbar sind — vgl. die Fig. 8 und 9 —, wie folgt erklärt werden:

Während der ruhigen Ausatemungsstellung, wobei der Druck in den Alveolen gleich demjenigen der Zimmerluft ist, hat der Demarkationsstrom des peripheren Lungenvagus eine so gut wie konstante Spannung, so dass das Galvanometer dann eine nahezu horizontale Linie schreibt. Die Wirkung der expiratorischen und der inspiratorischen Fasern halten sich das Gleichgewicht, und wir dürfen also sagen, dass unter diesen Umständen die Lungen die neutrale Stellung für die Vaguswirkung eingenommen haben. Werden die Lungen von der neutralen Stellung aus ein wenig aufgeblasen, so bekommt sofort die Wirkung der expiratorischen Fasern, werden die Lungen von der neutralen Stellung aus ein wenig ausgesaugt, so bekommt sofort die Wirkung der inspiratorischen Fasern die Oberhand. Und in beiden Fällen lassen die dadurch erzeugten Aktionsströme das Saitenbild des Galvanometers nach oben ausschlagen.

Der aufwärts gerichtete Ausschlag der beim Beginn einer Saugbewegung hervortritt, ist nur klein und hat eine so kurze Dauer, dass schon bald, während der Fortsetzung des Saugens, die ursprüngliche Gleichgewichtsstellung des Galvanometers von neuem erreicht wird. Man muss hier wohl annehmen, dass die inspiratorische Wirkung der Vagusfasern nur schwach entwickelt ist und nicht lange angehalten werden kann. Dadurch erfährt schon während der Saugbewegung die neutrale Lungenstellung eine Veränderung, so dass die expiratorischen und inspiratorischen Fasern sich jetzt bei einem kleineren Lungenvolumen das Gleichgewicht halten. Sobald während

dieser neuen Gleichgewichtsstellung einige Luft in die Lungen strömt, wird wieder sofort die Wirkung der expiratorischen Fasern die Oberhand bekommen. Auf diese Weise muss die aufwärts gerichtete Spitze, die bei der Wiederherstellung des Zimmerluftdruckes in den Lungen am Ende jedes Pumpenschlages hervortritt, erklärt werden.

Ganz ähnlich lautet die Erklärung der Spitzen, die wie a der Fig. 8 bei ungleichmässiger Bewegung der Kolbenstange hervorgerufen werden.

Wir müssen jetzt noch kurz auf das neutrale Lungenvolumen selbst zurückkommen. Die Veränderungen, die dasselbe erleidet, müssen zwei scharf voneinander zu trennenden Ursachen zugeschrieben werden. Erstens sind, wie schon oben bemerkt wurde, die inspiratorischen Fasern weniger widerstandsfähig gegen schädliche Einflüsse und gehen sie eher zugrunde als die expiratorischen, so dass ihre Wirkung kurz nach dem Tode des Hundes oder, wenn das Versuchstier in ungünstige Umstände gebracht wird, aufhört, und zwar in einer Zeit, wo die expiratorischen Fasern sich noch so gut wie in ihrer vollen Kraft befinden. Unter diesen Umständen kann schwerlich länger von einer bestimmten Neutralstellung der Lungen geredet werden.

Aber zweitens erinnern wir an die Erscheinung, dass die Wirkung der inspiratorischen Fasern bei einem in günstigen Verhältnissen sich befindenden Versuchstier eine Verringerung zeigt, die sehr schnell, beinahe unmittelbar nachdem die Saugbewegung angefangen hat, eintritt. Diese Verringerung, die wahrscheinlich durch eine Ermüdung der Faserendigungen in den Lungenalveolen erklärt werden muss, muss mit einer Verringerung des neutralen Lungenvolumens verbunden sein, so dass man bei jedem Versuche, wobei die Ausaugung der Lungen länger als zwei oder drei Zehntel einer Sekunde gehalten wird, für die neutrale Lungenstellung ein Volumen findet, das kleiner als das Volumen der gewöhnlichen Ausatmungsstellung ist.

Durch die hier beschriebenen Ergebnisse werden die Resultate, die Schenck¹⁾ auf ganz anderem Wege erhalten hat, teilweise

1) A. a. O. Vgl. auch J. Gad, Die Regulierung der normalen Atmung. Arch. f. Physiol. 1880 S. 1. — H. Head, On the regulation of respiration. The Journ. of physiol. vol. 10 p. 1 and 279. 1889. — N. H. Alcock u. J. Seemann, a. a. O. Von M. Lewandowsky, a. a. O. und H. Boruttau, Untersuchungen über den Lungenvagus. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 61 S. 39. 1895; und Weitere Erfahrungen über die Beziehungen des N. vagus zur Atmung und

bestätigt, teilweise erweitert. Der Hauptsache nach können wir auch wohl mit den Betrachtungen, die Schenck daran anknüpft, einverstanden sein.

Unter gewöhnlichen Umständen schützt der Vagus durch seinen hemmenden Einfluss die Einatemsmuskeln gegen übermässige Tätigkeit, während die Ausatemsmuskeln, die sich ja bei der normalen passiven Ausatmung nicht zusammenziehen, auch nicht gegen Überanstrengung geschützt zu werden brauchen. Nur unter einigen Umständen kommen kurze aktive Exspirationen zustande. Dementsprechend sieht man, dass die expiratorischen Vagusfasern jedesmal lange anhaltend, regelmässig und kräftig wirken, während die Wirkung der inspiratorischen Fasern nur unter besonderen Bedingungen zum Vorschein kommt und dabei dann noch schwach ist und kurz dauert.

Schlussbetrachtungen.

Bei der näheren Betrachtung des Elektrovagogramms tauchen eine Anzahl von Fragen auf, deren Lösung nur durch weitere Versuche erzielt werden kann. So liegt es auf der Hand, dass man zu ermitteln versucht, wie die Wirkung des zusammengesetzten Vagusstammes über die einzelnen Fasergruppen, woraus er besteht, verteilt ist. Dafür ist es aber nötig, andere Tierarten als den Hund zu benutzen, weil beim letzteren eine Spaltung der Vagus-, Sympaticus- und Depressorfasern im gemeinsamen Stamme praktisch nicht gut ausführbar ist.

Eine Anzahl von Kurven, die wir vom N. vagus und vom N. depressor des Kaninchens registriert haben, haben schon merkwürdige Resultate ergeben. Die Stromschwankungen des Kaninchen-vagus sind rein respiratorisch, diejenigen des Depressors haben **nur** den Rhythmus der Herztätigkeit. Der äusserst feine Depressor zeigt dabei enorme Potentialschwankungen. Wir schieben die Reproduktion dieser Kurven bis zu einer folgenden Abhandlung auf, worin wir dann zu gleicher Zeit über den Einfluss zu berichten hoffen, den verschiedene Gifte auf das Elektrovagogramm ausüben und über die elektrischen Ströme, die vom zentralen Ende der durchschnittenen Nerven abgeleitet werden können.

Verdaunung. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 65 S. 26. 1896 wird das Vorhandensein von nur einer Art von zentripetal leitenden Lungenvagusfasern angenommen.

Während wir in Erinnerung bringen, dass schon 1903 Langendorff¹⁾ versucht hat, die elektrischen Ströme des zentralen Vagus zu beobachten, erlauben wir uns hier einen Versuch mitzuteilen, wobei die Elektroden an ein Paar Stellen des unversehrten Nerven angelegt wurden. Die auf diese Weise registrierten Kurven sind kompliziert, weil bei der Stromableitung des Nerven in seiner Kontinuität diphasische Stromschwankungen nach dem Messinstrument geschickt werden und die Aktionsströme ausserdem noch in zwei Richtungen, — zentripetal und zentrifugal, auf dem Nerven fortschreiten können. Es wäre darum im allgemeinen und auch unter unseren besonderen Umständen mit Rücksicht auf die Deutlichkeit der zu erhaltenden Ergebnisse wünschenswerter, die Elektroden an die Längsoberfläche und den Querschnitt anzulegen. Eine einzige Abweichung von der Regel wird man uns jedoch wohl verzeihen wollen.

In Fig. 10 sind die Elektroden in einer gegenseitigen Distanz von 2 cm an den unversehrten, über eine grosse Länge frei präparierten und sorgfältig isolierten rechten N. vagus angelegt. Ordin. 1 mm = 25 Mikrovolt und $13,3 \times 10^{-10}$ Amp. Man unterscheidet im Elektrovagogramm dieser Figur leicht mittelst einer Lupe die 0,1—0,2 mm hohen, sehr feinen mit der Herztätigkeit synchronen Spitzen, die ungefähr 1 mm = 0,2 Sekunde vor jeder ersten Spitze der Pulskurve hervortreten. Die dem Atmungsrythmus entsprechenden Schwankungen des Vagogramms sind grösser. Während der Einatmung bleibt die Kurve nahezu horizontal; während der Ausatmung bildet sie eine schwache aufwärts gerichtete Spitze. In den Übergangszeiten von Aus- und Einatmung entstehen ziemlich scharfe, nach unten gerichtete Spitzen.

Es ist deutlich, wie sehr die Form dieser Kurve von den vorher beschriebenen verschieden ist. Wir haben hier die Komplikation der elektronegativen Wellen, die, nachdem sie die eine Elektrode erreicht haben, sich schon der andern nähern, bevor sie durch die erste ganz hindurchgegangen sind, während das durch diese Superposition hervorgerufene Bild durch die Nervenleitung in zwei Richtungen noch komplizierter gemacht wird.

Wir unterlassen es, die Kurve genau zu analysieren. Leichter als eine derartige Analyse wäre die Synthese aus einfachen Stromeschwankungen, die gewiss auch reinere Resultate ergeben muss.

1) Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 93 S. 283. 1903.

Eine für die Nervenphysiologie überhaupt wichtige Frage ist diejenige nach der Art der Aktionsströme selbst. Auf einen einfachen künstlichen Reiz reagiert der Nerv in der Regel mit einem Aktionsstrom von kurzer Dauer, und es liegt auf der Hand anzunehmen, dass die natürlichen in den peripheren oder in den zentralen Endapparaten erzeugten Reize vollkommen ähnliche Prozesse im Nervenstamm hervorrufen wie die künstlichen. Wir sehen jedoch im Elektrovagogramm keine Ströme, deren Dauer durch einige Tausendstel einer Sekunde gemessen wird. Die Wellen unserer Kurven haben im Gegenteil eine sehr lange Periode, und an vielen Stellen bemerkt man sogar Stromschwankungen, die eine Dauer von 10—15 mm, d. h. von 2—3 ganzen Sekunden erreichen. Diese dürfen nicht den bekannten, durch künstliche Reize erzielten Aktionsströmen gleich gesetzt werden, warum es uns notwendig vorkommt, die erhaltenen Ergebnisse einer näheren Kritik zu unterwerfen.

Wir fangen an mit der Frage, ob vielleicht technische Unvollkommenheiten beim Registrieren die Ursache der eigentümlichen Form der Kurven sein können¹⁾. Ist das Galvanometer wohl empfindlich genug und finden seine Ausschläge wohl mit genügender Schnelligkeit statt, um eine Reihe sehr schwacher, sehr kurz dauernder Stromesschwankungen deutlich angeben zu können? Bei unseren Versuchen konnte eine Elektrizitätsmenge von 4×10^{-12} Coulomb mit aller wünschenswerten Sicherheit beobachtet werden. Der Widerstand des den Nerven, die Elektroden und das Galvanometer enthaltenden Kreises betrug durchschnittlich 12000 Ohm, so dass ein Produkt vom Potentialunterschied des Nerven in der Zeit zum Betrage von 5×10^{-8} Voltsekunde, d. h. zum Beispiel 5 Mikrovolt²⁾ während 0,01 Sekunde noch durch einen deutlich sichtbaren Ausschlag wiedergegeben werden musste. Wir halten es für unwahrscheinlich, dass für den normal funktionierenden Vagus eine Reihe von noch schwächeren und zugleich ebenso frequenten Stromesschwankungen einige Bedeutung haben könnte, und dürfen also an-

1) Bei der Beschreibung der Methode haben wir schon gezeigt, dass die Wellen des Elektrovagogrammes durch nichts anderes als durch die elektrischen Ströme erzeugt werden, die sich im Nerven selbst entwickeln. Wir kommen darauf jetzt nicht weiter zurück.

2) Hier darf vielleicht erwähnt werden, dass viele der jetzt in den Handel gebrachten und überall verbreiteten Saitengalvanometer den oben beschriebenen Anforderungen nicht genügen.

nehmen, dass die Empfindlichkeit und die Ausschlagsgeschwindigkeit unseres Messinstrumentes zu dem von uns beabsichtigten Zwecke genügen.

Es ist nötig, in dieser Beziehung auf einen prinzipiellen, zwischen dem Saitengalvanometer und dem Kapillarelektrometer vorhandenen Unterschied hinzuweisen. Die Ausschläge des Capillarelektrometers weisen eine gewisse Asymmetrie auf. Sie sind bei einer nach dem Quecksilber gerichteten und einer nach der Schwefelsäure gerichteten Meniscusbewegung für einen gleich grossen Potentialunterschied einander nicht vollkommen gleich, mit der Folge, dass, wenn frequente Wechselströme durch das Instrument geschickt werden, die mittlere Stellung des Meniscus in der Richtung der Schwefelsäure verschoben wird. Diese Verschiebung kann gross sein, während die mit den frequenten Wechselströmen synchronen Schwankungen so klein bleiben können, dass sie kaum merkbar sind. Unter diesen Umständen macht eine capillarelektrometrische Kurve den Eindruck, als ob sie durch einen sich allmählich entwickelnden konstant bleibenden Potentialunterschied erzeugt wird.

Eine derartige Illusion ist beim Gebrauch des Saitengalvanometers ausgeschlossen. Die Ausschläge der Saite sind unter gleichen Umständen beiderseitig gleich gross, so dass man bei einer lange anhaltenden Hebung oder Senkung des Saitenbildes auch sicher davon sein kann, dass dieselbe entweder durch einen wirklich vorhandenen konstanten Strom oder durch eine Reihe von Stromschwankungen erzielt wird, deren mittleres Niveau der ursprünglichen Gleichgewichtsstellung des Galvanometers nicht mehr entspricht.

Betrachtet man die Kurven mittels der Lupe, so beobachtet man an mancher Stelle eine Reihe von kleinen Schwingungen. Könnten diese vielleicht den kurz dauernden Aktionsströmen entsprechen? Die Antwort muss unbedingt verneinend lauten, denn diese Schwingungen, die so klein sind, dass sie während der photographischen Aufnahme in der Regel nicht am projektierten Saitenbild beobachtet werden konnten, kommen unregelmässig hier und dort vor und fehlen wiederholt an Stellen, wo die langsamen Saitenausschläge grosse Beträge erreichen. Sie sind die Folge von Erschütterungen, die unter den Umständen, worunter wir arbeiteten, bisweilen kaum ganz vermieden werden konnten, und die auf zweifache Weise ihren Einfluss geltend machen konnten.

Erstens ist das Galvanometer selbst, obgleich auf einem grossen

steinernen Pfeiler aufgestellt, doch nicht vollkommen geschützt gegen gröbere Erschütterungen des Bodens, wie sie durch Wagen von der Strasse, durch schwere Maschinen in benachbarten Laboratorien und schliesslich auch durch die Arbeiten im physiologischen Laboratorium selbst hervorgerufen werden können. Aber zweitens genügen, wie oben bei der Beschreibung der von uns benutzten Methode schon erwähnt wurde, sehr kleine Bewegungen der Elektroden, Stromschwankungen zu erzeugen. Obgleich die Elektroden durch schwere, feststehende Stative getragen wurden, konnten sie durch einen Stoss gegen den Operationstisch oder durch eine plötzliche Bewegung des Versuchstieres in Schwingung versetzt werden, und während die auf diese Weise erzeugten feinen Schwingungen nicht oder kaum direkt mit dem Auge beobachtet werden konnten, blieb ihr Einfluss auf das Saitenbild nicht aus.

Nach Obenstehendem leuchtet es ein, dass die hier und dort in unseren Kurven vorkommenden und mittels der Lupe gut sichtbaren kleinen Schwingungen nicht durch elektromotorische Prozesse im funktionierenden Nerven verursacht werden. Wir sind wohl gezwungen, als Tatsache anzunehmen, dass im N. vagus langsame, mit den Atembewegungen und den Herzschlägen des Tieres synchrone Stromesschwankungen erzeugt werden.

Nach dieser Kritik der technischen Seite des Gegenstandes darf die Frage erörtert werden, wie die langsamen Stromesschwankungen erklärt werden müssen oder wie sie in Übereinstimmung mit den schon bekannten Eigenschaften der Nerven gebracht werden können.

Wir verweisen in dieser Beziehung auf die Versuche Wedensky's und diejenigen von Gotch und Burch. Wedensky¹⁾ reizt einen Nerven mittels Stromesschwankungen einer bestimmten Frequenz, z. B. $n = 100$ pro Sekunde, und beobachtet die dadurch erzeugten Aktionsströme des Nerven mittels eines Telephons. Der im Telephon hörbare Ton ist sogar bei mässiger Intensität des Reizes ziemlich laut. Jetzt wird der Nerv auf einmal mit noch einer zweiten Reihe von Stromesschwankungen $n = 500$ pro Sekunde gereizt, und sofort wird der Schall im Telephon bedeutend abgeschwächt. Wedensky beweist, dass diese Abschwächung durch eine wirkliche Intensitätsverringering der Aktionsströme verursacht wird, und dass

1) N. Wedensky, De l'interférence des excitations dans le nerf. Compt. rend. de l'Acad. d. Sciences t. 117 p. 240. 1893.

eine Interferenz der beiden Reihen von reizenden Strömen im physischen Sinne des Wortes hier nicht in Rechnung gebracht zu werden braucht.

Gotch und Burch¹⁾ bringen zwei schnell aufeinander folgende Reize an einen isolierten Froschnerven an, und registrieren mittels des Kapillarelektrometers die elektrischen Reaktionen des Nerven. Falls die Reize nicht zu schnell aufeinander folgen, können zwei gesonderte Reaktionen unterschieden werden, während dagegen die elektrische Reaktion auf den zweiten Reiz ausbleibt, sobald nur das Zeitintervall zwischen den beiden Reizen genügend klein genommen wird. Das hierzu benötigte Intervall ist durch die Temperatur desjenigen Stückes des Nerven bedingt, wovon der Strom abgeleitet wird, und variiert von 0,01—0,002 Sekunde. Temperaturänderungen der gereizten und der den Reiz fortpflanzenden Stücke sind ohne Einfluss, so dass unter übrigens gleichen Umständen durch die Erwärmung resp. Abkühlung ausschliesslich der Ableitungsstellen eine Spaltung resp. Verschmelzung der beiden Aktionsströme erzielt wird.

Hieraus ziehen die Autoren den Schluss, dass das Fehlen einer merkbaren elektrischen Reaktion im Nerven nicht notwendig mit dem Fehlen eines sich fortpflanzenden Reizungsprozesses verbunden zu sein braucht.

Aus alledem dürfen wir wohl schliessen, dass die einzelnen elektrischen Reaktionen eines Nerven unter sich verschmelzen, sobald die angewandte Reizungsfrequenz den Betrag von 500 pro Sekunde überschreitet. Andererseits wissen wir jedoch, dass mit diesem Betrage noch bei weitem die Grenze der den Nerven erregenden Reizungsfrequenz nicht erreicht ist. Es ist sogar fraglich, ob es wohl eine Grenze in dieser Richtung gibt, weil Versuche mit hochfrequenten Wechselströmen gelehrt haben, dass man die Frequenz bis auf nahezu eine Million²⁾ Perioden pro Sekunde erhöhen kann, ohne dass der mit dem Nerven verbundene Muskel bei der Kontraktion versagt.

1) Francis Gotch und G. J. Burch, The electrical response of nerve to two stimuli. The *journal of physiol.* vol. 24 p. 410. 1899.

2) Vgl. Über Nervenreizung durch frequente Wechselströme. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 82 S. 101. 1900. Weitere Untersuchungen über Nervenreizung durch frequente Wechselströme. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 89 S. 547. 1902. — P. A. Moerman, Über die Methode, einen isolierten Nerven durch frequente Wechselströme zu erregen. Inauguraldissertation. Auch in „Onderzoekingen“ Physiol. Laborat. Leiden 2. R. 4 und 5.

Zwar hat sich dabei herausgestellt, dass man bei der Vermehrung der Wechselfrequenz auch die Stromstärke erhöhen muss, und dass die Zunahme der letzten sogar schneller stattfinden kann als diejenige der ersten, so dass der Wechselstrom von einer Million Perioden pro Sekunde 16000 mal stärker sein muss als der bei Schliessung und Öffnung eine ebenso kräftige Muskelzuckung erzielende konstante Strom, aber dieser Umstand ist nicht imstande, die Bedeutung der Tatsache zu beseitigen, dass eine Reihe starker Reize einen Nerven in Aktion versetzen kann, obgleich die Reizfrequenz bedeutend mehr als den obengenannten Grenzwert von 500 pro Sekunde beträgt.

Obenstehende Betrachtungen führen notwendig zu der Vorstellung, dass ein Nerv eine frequente Reizung nach seinen Endapparaten fortpflanzen kann, ohne dass im Verlauf seiner Fasern die einzelnen Aktionsströme als eine Reihe von aufeinander folgenden Potentialschwankungen vorhanden sind.

Wie ein derartiger anhaltender Erregungszustand im Nerven sich dann wohl kund geben könnte, muss noch eine offene Frage heissen, die nur mittelst einer absichtlich zu diesem Zwecke angestellten Untersuchung gelöst werden kann. Damit haben wir schon einen Anfang gemacht, und obgleich sie noch nicht abgeschlossen ist, wagen wir doch jetzt schon die Vermutung auszusprechen, dass der erwähnte Erregungszustand sich im Nerven durch Erscheinungen manifestiert, die denjenigen des galvanischen Elektrotonus ähnlich sind. Wenn diese Hypothese sich bestätigt, sind die Atem- und Herzwellen des Elektrovagogramms vollkommen erklärt.

Jetzt fragen wir uns noch, inwiefern das Zusammengehen der beiden Arten von Wellen im Elektrovagogramm die tatsächlich zwischen der Herztätigkeit einerseits und den Atembewegungen andererseits bestehende Verknüpfung besser beleuchten kann. Dieselbe hat u. a. ihren Ausdruck im konstanten Verhältnis, das zwischen der Anzahl von Atembewegungen und der Anzahl von Herzschlägen pro Minute besteht und das bei weitaus den meisten im täglichen Leben vorkommenden Variationen der Atem- oder Pulsfrequenz bleibt. Da wir jetzt sehen, wie das Herz während seiner Tätigkeit rhythmische Reize durch den Vagus aufwärts sendet, darf mit Recht die Frage aufgestellt werden, ob diese vielleicht das Atmungszentrum erreichen und hier bei einer Veränderung der Pulsfrequenz eine proportionale Veränderung der Atemfrequenz veranlassen. Auf diese Weise würde

durch die Herztätigkeit eine automatische Regulierung der Atembewegung gefördert werden.

Weiter dürfen wir noch auf eine andere Regulierung hinweisen: diejenige der Herztätigkeit durch sich selbst. Darin liegt zugleich die Ursache des Vagustonus; denn es darf wohl als wahrscheinlich betrachtet werden, dass der Vagustonus automatisch durch die Herztätigkeit instand gehalten wird.

Schliesslich sei uns die Bemerkung erlaubt, dass das Studium der Vagusströme nur ein Beispiel aus einem weiten Untersuchungsgebiet ist, auf welchem das Saitengalvanometer noch manchen wichtigen Dienst leisten könnte.
