(Aus dem physiologischen Institut der Universität Königsberg i. Pr.)

Über indirekte Muskelreizung durch Stromstösse und Strompausen.

Von

M. Gildemeister (Strassburg i. E.) und **O. Weiss** (Königsberg i. Pr.).

(Mit 3 Textfiguren.)

Die Versuche, über die wir hier berichten, haben wir schon vor längerer Zeit im Königsberger physiologischen Institut angestellt. Sie wurden im Oktober 1902 von uns begonnen; der eine von uns konnte über einige Resultate derselben schon in der Sitzung der Physikalisch-Ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg vom 27. November 1902 berichten. Erst als wir unsere Arbeit im wesentlichen abgeschlossen hatten, erhielten wir davon Kenntnis, dass G. Weiss¹⁾ sich kurz vorher mit demselben Problem beschäftigt hatte, und dass sich seine Ergebnisse mit demjenigen Teil unserer Arbeit deckten, der sich auf Stromstösse bezog.

Wir unterliessen darauf die ausführliche Veröffentlichung unserer Untersuchungen, in der Absicht, sie später im Verein mit verwandten Aufgaben wieder aufzunehmen. Der eine von uns hat in einer bald darauf erschienenen Arbeit²⁾ auf die Resultate nur kurz hingewiesen. Diese kurze Bemerkung ist wohl, wie es auch nicht anders zu erwarten war, der Aufmerksamkeit von Keith Lukas entgangen; wenigstens erwähnt dieser Autor in seiner Arbeit über Strompausen³⁾ nichts davon.

In neuester Zeit hat sich das Interesse der Physiologen, angeregt durch den Streit der Erregungstheorien, wieder der Reizung durch sehr flüchtige elektrische Vorgänge zugewandt. Da unsere Versuche mit sehr präzisen Hilfsmitteln angestellt sind und sich auf besonders kleine Zeiten erstrecken, so haben sie zweifellos einigen Wert als Material zur Prüfung dieser Theorien. Überdies ist unsere Absicht, verwandte Probleme gemeinsam zu verfolgen, durch äussere Um-

1) G. Weiss, Arch. ital. de biol. t. 35 p. 413.

2) M. Gildemeister, Über ein mechanisches Modell eines Nervenmuskelpräparates. Pflüger's Arch. Bd. 101 S. 57 unten und S. 60 oben.

3) Keith Lukas, Journ. of physiol. vol. 35 p. 310. 1907.

stände vorläufig vereitelt. Deshalb halten wir diese nachträgliche Veröffentlichung nicht für überflüssig. Entsprechend unserer Absicht, nur unser Material für andere zugänglich zu machen, werden wir uns auf kurze Mitteilung der Tatsachen beschränken, ohne uns an dieser Stelle auf theoretische Erörterungen einzulassen. Auch werden wir hier nicht zu den unterdessen erschienenen Arbeiten auf diesem Gebiete Stellung nehmen.

Methodisches.

Als Untersuchungsobjekt diene in allen Fällen das übliche Nervemuskelpräparat von *Rana esculenta*, das unter den bekannten Vorsichtsmaassregeln (unpolarisierbare Elektroden, Schutz gegen Austrocknung) gereizt wurde. Die Zuckungen des Muskels wurden teils durch Beobachtung, teils graphisch festgestellt.

Als Apparat zum Öffnen und Schliessen des elektrischen Stromes diene das Helmholtz'sche Pendel in der Edelmann'schen Ausführung, das wir schon bei Gelegenheit früherer Untersuchungen beschrieben haben ¹⁾. Der von uns modifizierte Schliesskontakt lieferte ganz reine Schliessungen ohne jedes Klirren, wovon wir uns oft überzeugten. Die Momente der Stromöffnung und des Stromschlusses wurden durch Drehung einer feinen Schraube gegeneinander verschoben.

Die Präzision dieses Apparates kann auf einer sehr hohen Stufe gehalten werden. Wie wir früher gefunden haben ²⁾, lässt sich durch sorgfältigste Behandlung der durchschnittliche Fehler in der Bestimmung des zwischen Schliessung und Öffnung verfliessenden Zeitraumes auf 0,00000129 Sek. herabdrücken. So gross war die Präzision bei den vorliegenden Untersuchungen nicht, da bei physiologischen Versuchen, wo durch die immer zu befürchtenden Veränderungen in der Erregbarkeit des Präparates grösste Eile geboten ist, die bei physikalischen Untersuchungen erlaubte bedächtige Arbeitsweise ausgeschlossen ist. Immerhin übersteigt der durchschnittliche Fehler der angegebenen Zeiten sicher nicht den Wert von 0,000004 Sek. Daraus ergibt es sich von selbst, dass die Dauer der kürzesten Stromstösse und -pausen nicht unter einen gewissen Wert herabsinken darf. Da wir nur sicheres Material mitteilen wollen, haben wir von allen Versuchen,

1) M. Gildemeister und O. Weiss, Pflüger's Arch. Bd. 94 S. 512. 1903.

2) M. Gildemeister und O. Weiss; Annalen der Physik Bd. 17 S. 174. 1905.

die unter 0,000 012 Sek. herabgehen, diesen unsicheren Teil unberücksichtigt gelassen. Nebenbei wollen wir bemerken, dass es eine untere Grenze für die Dauer eines wirksamen Stromstosses nicht zu geben scheint, wenn die Intensität nur gross genug ist.

Bei so kurzen Zeiten könnte man Störungen durch Öffnungsfunken befürchten. Jedoch waren bei 4 Volt nie weniger als 5000 Ohm im Kreise, wodurch derartige Störungen vollständig ausgeschlossen waren. Wie das in den Ann. d. Physik Bd. 17 S. 178 abgedruckte Versuchsprotokoll zeigt, waren nennenswerte Deformationen der theoretischen Stromkurve nicht zu bemerken.

Wie es allgemein üblich ist, haben wir solche Reize als gleichwertig betrachtet, auf die der Muskel mit einer Minimalzuckung reagiert. Über diesen Begriff muss noch einiges gesagt werden.

Wenn man behauptet, dass ein gewisser Reiz S eine Minimalzuckung hervorbringe, so will man damit sagen, dass ein um eine gewisse Grösse δ schwächerer nicht denselben Erfolg hat. Genau genommen kann man dann nur sagen, der Minimalreiz liege zwischen S und $S - \delta$. Da über die Grösse von δ keine Vereinbarung besteht, ja sich gewöhnlich nicht einmal eine Angabe darüber findet — in vielen Fällen, wo es sich nicht um feinere quantitative Untersuchungen handelt, kommt es auch gar nicht so sehr darauf an —, ist die Bestimmung der Minimalzuckung mit einer gewissen Willkür behaftet. Deshalb haben wir hier einen vom allgemeinen Gebrauch etwas abweichenden Weg¹⁾ eingeschlagen: Zuerst wurde diejenige Reizstärke aufgesucht, durch die in zwei Versuchen zweimal eine möglichst kleine Zuckung zu erzielen war. Sodann wurde der Reiz so weit abgeschwächt, dass der Muskel zweimal hintereinander in Ruhe blieb. Beide Reizstärken finden sich in unseren Tabellen angegeben, ausserdem diejenigen (die natürlich zwischen diesen beiden Werten liegen), die nur einmal von einer Zuckung begleitet waren, während diese das andere Mal ausblieb. Wenn R Ruhe und Z Zuckung bedeutet, ist es nun klar, was in den Tabellen die Überschriften ZZ , ZR , RR , besagen sollen.

Auf diese Weise haben wir also nicht bestimmte Werte für die Minimalreize gefunden, sondern obere und untere Grenzen für dieselben. Da aber dadurch die subjektive Färbung der Resultate verschwindet, und da überdies die Grenzen gewöhnlich sehr nahe beieinander liegen, halten wir unser Verfahren für besser als das übliche.

1) In der Psychologie ist dies Verfahren ganz gebräuchlich.

I. Stromstösse.

Hier stellten wir uns die Aufgabe, das Gesetz zu ermitteln, das zwischen der Intensität und der Dauer eines zur Erregung gerade ausreichenden Stromstosses besteht. Die Versuchsanordnung war dabei die folgende: Der von zwei Akkumulatorzellen gelieferte Strom wurde durch den Schliess- und den Öffnungskontakt des Pendels und durch zwei Rheostaten geleitet. Von den Endklemmen des einen Rheostaten wurden Drähte zu den Elektroden abgezweigt. Durch Stöpselung der Rheostaten konnte die Spannungsdifferenz zwischen den Abzweigestellen dann in den Grenzen 0 und 4 Volt beliebig variiert werden.

Wir begnügten uns damit, die Spannungsdifferenz jedesmal zu bestimmen, ohne die Intensität des Nervenstromes festzustellen. Wenn der Nerv sich verhält wie ein selbstinduktions- und kapazitätsfreier Widerstand, so sind beide Grössen einander proportional. Ob diese Annahme bei kurzen Stromstössen zulässig ist, steht nicht fest. Indem wir diese Frage unentschieden liessen, beschränkten wir uns auf die Feststellung des Gesetzes zwischen Spannung und Dauer eines Minimalstromstosses.

Wenn die Rheostaten auf eine gewisse Spannung gestöpselt waren, suchten wir, wie schon eben gesagt, die minimale Dauer der wirksamen und die maximale des unwirksamen Stromstosses auf. Ausserdem wurde, wenigstens bei den ersten Versuchen, durch einfache Öffnung und Schliessung desselben Stromes ermittelt, welche Stufe des Zuckungsgesetzes vorlag. Später verzichteten wir auf diese Feststellung, weil das Präparat dadurch manchmal geschädigt wurde.

Die Versuche waren nicht alle von Erfolg begleitet. Hin und wieder sank die Erregbarkeit des Präparates sehr schnell, oder es trat Öffnungs- oder Schliessungstetanus ein. Wenn das der Fall war, wurde der Versuch von da an verworfen.

In folgender Tabelle 1 sind unsere Resultate mitgeteilt. In der ersten Spalte ist die Spannung p in Volt angegeben, in der zweiten die Dauer t des eben wirksamen (ZZ) und des eben unwirksamen (RR) Stromstosses; RZ bedeutet, wie schon gesagt, dass der Stromstoss einmal zu einer Zuckung führte, einmal nicht. Die Einheit der Zeit ist $\sigma\sigma$, d. h. $\frac{1}{1\,000\,000}$ Sek. In der dritten Spalte findet sich das Produkt der Spalten 1 und 2, und zwar sowohl $p \times t_{RR}$ als auch $p \times t_{ZZ}$. Wenn p proportional der Intensität i des Nervenstromes ist, wie vorläufig angenommen werden soll, so sind die hier angegebenen Zahlen proportional der Elektrizitätsmenge, die den Nerven

durchströmt hat. Diese Spalte trägt deshalb auch die Überschrift Quantität, obgleich pt von einer anderen physikalischen Dimension ist als it . Sollten spätere Untersuchungen zeigen, dass zwischen p und i andere Beziehungen bestehen, so sind entsprechende Korrekturen anzubringen.

Die letzte Spalte, überschrieben mit Energie p^2t , ist das Produkt der ersten und des rechten Teiles der dritten Spalte.

Tabelle 1.

Volt p	Zeit t in sec ⁻⁶			Quantität pt		Energie p^2t ZZ
	RR	RZ	ZZ	RR	ZZ	

Versuch 2. Absteigender Strom. Elektrodendistanz 7 mm. Nur Schliessungszuckung, keine Öffnungszuckung.

0,08	1155		1238	92,4	99,0	7,9
0,096	743	784	825	71,4	79,2	
0,112	578		619	64,7	69,3	
0,128	396	413	429	50,7	54,9	
0,144	231		248	33,3	35,7	
0,160	182	{ 198 }	231	29,1	37,0	↓ fallend
		{ 215 }				
0,176	149	165	182	26,2	32,0	
0,192	116		132	22,3	25,4	
0,208	99	107	116	20,6	24,1	4,8
0,224	91		99	20,4	22,2	
0,240	74	83	91	17,8	21,8	
0,280	63		74	17,6	20,7	
0,320	46	55	63	14,7	20,2	↓ steigend
0,400	38		46	15,2	18,4	
0,480	30		38	14,4	18,2	
0,640	22		30	14,1	19,2	
0,800	13		22	10,4	17,2	13,8

Versuch 5. Aufsteigender Strom. Elektrodendistanz 6 mm. Schwellenreiz¹⁾ 0,24 Volt. Schliessungs- und Öffnungszuckung.

0,28	736		818	206,1	229,0	64,1
0,32	365		406	116,8	129,9	
0,40	175	{ 191 }	224	70,0	99,6	↓ fallend
		{ 208 }				
0,48	92	101	109	44,2	52,3	
0,56	68	76	84	38,1	47,1	
0,64	51		59	32,6	37,8	24,2
0,72	35	43	51	25,2	36,7	26,4

Versuch 8. Aufsteigender Strom. Elektrodendistanz 4,5 mm. Schwellenreiz¹⁾ 0,104 Volt. Nur Schliessungszuckung.

0,112	886	969	1051	99,2	117,7	131,0
0,128	474	556	639	60,7	81,8	
0,144	432	474	515	62,2	74,2	
0,160	391		432	62,6	69,1	
0,176	259	276	292	45,6	51,4	90,5
0,192	226		259	43,4	49,7	
0,208	210		226	43,7	47,0	97,8

1) Für Schliessung eines Dauerstromes.

Volt <i>p</i>	Zeit <i>t</i> in sec ⁻⁶ <i>RR</i> <i>RZ</i> <i>ZZ</i>			Quantität <i>pt</i> <i>RR</i> <i>ZZ</i>		Energie <i>p</i> ² <i>t</i> <i>ZZ</i>
Versuch 18. Aufsteigender Strom. Elektrodendistanz 10 mm. Schwellenreiz ¹⁾ 0,048 Volt.						
0,80	38	46	55	30,4	44,0	35,2
0,64	46	55	63	29,4	40,3	
0,56	63		71	35,3	36,1	
0,48	71		79	34,1	37,9	
0,40	79		88	31,6	35,2	
0,32	112		129	35,8	41,3	
0,28	129		145	36,1	40,6	
0,24	162		178	38,7	42,7	↓ fallend
0,20	195		211	39,0	42,2	
0,16	244	261	277	39,0	44,3	
0,12	376	418	459	45,1	55,1	
0,096	541	624	706	51,9	67,8	
0,08	789		871	63,1	69,7	5,6
0,064	1449		1531	92,7	98,0	6,3
0,12	442		525	} Kontrollversuche		
0,40	71	112	154			
0,80	38	46	55			
Versuch 21. Absteigender Strom. Elektrodendistanz 10 mm. Schwellenreiz ¹⁾ 0,056 Volt.						
0,80	17	{ 26 33 }	41	13,6	32,8	26,2
0,64	26	41	50	16,6	32,0	
0,56	41		50	23,0	28,0	
0,48	41	50	58	19,7	27,8	
0,40	58	66	74	23,2	29,6	
0,32	74		83	23,7	26,6	
0,24	99		116	23,8	27,8	↓ fallend
0,20	116	132	149	23,2	29,8	
0,16	165	182	198	26,4	31,7	
0,12	264		305	31,7	36,6	
0,10	347	388	429	34,7	42,9	
0,08	512		594	41,0	47,5	3,8
0,06	842	1007	1172	50,5	70,3	4,2
0,80	17		41	} Kontrollversuche		
0,16	182		198			
Versuch 22. Absteigender Strom. Elektrodendistanz 6 mm. Schwellenreiz ¹⁾ 0,04 Volt.						
0,80	26		33	20,8	26,4	21,1
0,72	26		33	18,7	21,6	
0,64	26		33	16,6	21,1	
0,56	33	41	50	18,5	28,0	
0,48	33	41	50	15,8	24,0	
0,40	50	58	66	20,0	26,4	
0,32	66		74	21,1	23,7	
0,24	83	91	99	19,9	23,8	↓ fallend
0,20	99		116	19,8	23,2	
0,16	149		165	23,8	26,4	
0,12	182	215	248	21,8	29,8	
0,10	231		264	23,1	26,4	
0,08	347	388	429	27,8	34,3	
0,06	594		677	35,6	40,6	2,4
0,40	50		66	} Kontrollversuche		
0,80	33		41			
0,48		50				

1) Für Schliessung eines Dauerstromes.

Um das Zahlenmaterial übersichtlicher zu machen, trugen wir die Werte von p und t in ein Koordinatensystem ein. Da zeigte sich, dass die erhaltene Kurve fast genau mit einer gleichseitigen Hyperbel zusammenfällt, deren Asymptoten einerseits die p -Achse, andererseits eine zur t -Achse parallele Linie sind, etwa so, wie es die Fig. 1 zeigt. Wenn b der Abstand der Parallelen von der t -Achse und a eine zweite für jedes Präparat charakteristische Konstante bedeuten, so folgt daraus das gesuchte Gesetz

$$(p-b) t = a.$$

Durch eine kleine Umformung erhält man daraus das Gesetz in der auch von G. Weiss ausgesprochenen Form $pt = a + bt$, oder, da pt als Maass der Elektrizitätsmenge Q betrachtet werden soll,

$$Q = a + bt.$$

Diese Formulierung ist insofern besser, als Abweichungen von diesem Gesetz, das durch eine gerade Linie dargestellt wird, ohne besondere Messung durch den blossen Augenschein festgestellt werden können. Deshalb haben wir hier den Wert oder vielmehr die beiden Grenzen für den Wert von pt ausgerechnet und in der dritten Spalte angegeben.

Konstruiert man jetzt Kurven aus pt und t , wie es in Fig. 2 (S. 336) für die Versuche 2 und 21 geschehen ist, so sieht man, dass das Gesetz von G. Weiss sich nicht in allen Fällen bewährt. Manchmal (Versuch 2) steigt die Quantität mit der Dauer des Stromstosses nicht geradlinig an, sondern in einer gegen die Zeitachse ein wenig konkaven Kurve, wie es ja auch schon von Lapicque gefunden ist. Versuch 21 dagegen zeigt keine wesentliche Krümmung. Die in der Tabelle 1 mitgeteilten Versuche verlaufen (ausser Versuch 2) alle wie Versuch 21; man findet bei 8 und 18 höchstens eine kleine Andeutung einer Krümmung. Bei anderen Versuchen, die wir aber wegen Erregbarkeitsänderungen nicht für zuverlässig halten, war die Krümmung deutlicher.

Von dem G. Weiss'schen Gesetze gibt es aber noch eine andere Abweichung, die unseres Wissens von anderer Seite noch nicht bemerkt ist und auch noch nicht bemerkt sein kann, weil noch niemand bisher mit so kurzen Stromstössen Versuche gemacht hat.

Fig. 1.

Die pt -Kurve zeigt nämlich in ihrem Anfangsteil deutlich die Tendenz, der Zeitachse parallel zu werden. Das sieht man auf Fig. 2 an

Fig. 2. Minimal-Stromstösse. Die Ordinaten sind „Elektrizitätsmengen“, die Abszissen „Zeiten“ (Einheit $\sigma\sigma = 1/1000000$ Sekunde). Die Zahlen 2, 18, 21, 22 bezeichnen die Versuchsnummer. Von jedem Kurvenpaar bedeutet der obere Linienzug den eben wirksamen, der untere den eben unwirksamen Stromstoss. $\times$ Stelle des Energieminimums.

Versuch 2 nur angedeutet (wobei der oberen Grenze natürlich das grössere Gewicht beizulegen ist); deutlicher ist es bei Versuch 22 und 18 (Fig. 2). Jedenfalls zeigt die pt -Kurve durchaus keine Tendenz, durch den Nullpunkt zu geben.

Dasselbe zeigt sich bei folgenden Versuchen, die in ihrem weiteren Verlaufe durch Störungen unbrauchbar wurden.

Tabelle 2.

Volt <i>p</i>	Zeit <i>t</i> in sec ⁻⁶			Quantität <i>pt</i>	
	<i>RR</i>	<i>RZ</i>	<i>ZZ</i>	<i>RR</i>	<i>ZZ</i>
Versuch 9. Absteigender Strom. Schwellenreiz 0,092 Volt. Nur Schliessungszuckung.					
0,32	78		94	25,0	30,1
0,36	61		78	22,0	28,1
0,40	53		61	21,2	24,4
0,48	36	{ 45 }	61	17,3	29,3
		{ 53 }			
0,56	28	36	45	15,7	25,2
0,64	18	23	28	11,5	17,9
0,72	23	{ 28 }	38	16,6	27,4
		{ 33 }			
0,80	18	23	28	14,4	22,4
0,96	18	23	28	17,3	26,9

Versuch 19. Absteigender Strom. Elektrodendistanz 12 mm.

0,80	38	46	55	30,4	44,0
0,64	55		63	35,2	40,3
0,56	71		79	39,8	44,2
0,48	71	79	88	34,1	42,2

Versuch 20. Absteigender Strom. Elektrodendistanz 16 mm.

0,80	50	58	66	40,0	52,8
0,64	66		74	42,2	47,4
0,56	83		91	46,5	51,0
0,48	91		99	43,7	47,5
0,40	107	116	124	42,8	49,6
0,32	140		157	44,8	50,2

In Tabelle 3 sind die Zeiten, bis zu welchen die Elektrizitätsmenge einigermassen konstant bleibt, zusammengestellt. Dabei sind auch die

Tabelle 3.

Versuch Nr.	<i>t</i> Einheit sec ⁻⁶
2	74
5	59
18	277
21	198
22	264
9	78
19	88
20	157

unteren Grenzen, die sich hier als sehr nützlich erweisen, gehörig berücksichtigt worden. — Man sieht, dass hier die Werte für *t* ziemlich stark schwanken; aber bei physiologischen Versuchen sind feste Konstanten auch nicht zu erwarten.

Was die Energie anbetrifft, so hat diese ein deutliches Minimum (Tabelle 1, Spalte 4). Der zugehörige Stromstoss kann sehr verschiedene Länge haben (60—870 $\sigma\sigma$).

Die Energie der kürzesten Stromstösse, die wir angewendet haben, ist bis zu achtmal so gross als die optimale. Es gibt übrigens eine sehr einfache graphische Methode, um

in den Kurven die Lage des Minimums zu bestimmen; verlängert man nämlich, wie es in Fig. 2 mit Versuch 2 geschehen ist, die pt -Kurve geradlinig nach links, bis sie die Abszissenachse links vom Nullpunkt 0 bei β schneidet, so liegt das Minimum ebenso weit rechts von der Ordinatenachse wie β links¹⁾.

Auf diese Weise kann man der Fig. 2 S. 336 entnehmen, dass bei Versuch 22 das Minimum höchstens erreicht, aber sicher nicht überschritten ist, was mit der letzten Spalte der Tabelle 1 übereinstimmt²⁾.

Tabelle 4.

Volt	Zeit $\sigma\sigma$
0,048	3795
0,064	3330
0,080	2310
0,096	2640
0,120	2805
0,160	1305
0,200	810
0,240	604
0,320	183

Die mitgeteilten Versuche sind durchweg an solchen Präparaten angestellt, die schwachen Strömen gegenüber das normale Verhalten zeigten, d. h. nur auf Schliessung reagierten. In einem Falle untersuchten wir aber ein Präparat, das von schwachen Strömen nur bei Öffnung erregt wurde. Dieser Versuch, dessen Verlauf aus der Tabelle 4 zu entnehmen ist, scheint uns besonders bemerkenswert zu sein. Er zeigt, dass ein Strom, dessen Öffnung erregen soll, vorher erst eine gewisse Zeit den Nerven durchflossen

1) Der Beweis ist leicht zu führen. Wenn $p = \frac{a}{t} + b$, so ist $p^2t = \frac{a^2}{t} + 2ab + b^2t$. Differenziert man diesen Ausdruck und setzt ihn $= 0$, so hat man für das Minimum $t = \pm \frac{a}{b}$. Setzt man dagegen in der Gleichung $pt = a + bt$, $pt = 0$, so bekommt man für den Schnittpunkt mit der t -Achse gleichfalls $t = -\frac{a}{b}$.

2) Der numerische Wert der Konstanten a und b der Gleichung $pt = a + bt$, ausgerechnet bei den Versuchen der Tabelle 1, ist recht verschieden. a hat in den dortigen Einheiten etwa den Wert 15–30. Eigentlich bedeutet diese Grösse die Minimalquantität (für sehr kurze Stromstösse). Diese ist aber wegen des eigentümlichen Anfangsverlaufs der Kurve in Wirklichkeit 10–20% grösser.

b soll den Grenzwert des p für wachsendes t , d. h. für Dauerschliessung bedeuten. (Das ergibt sich aus der Gleichung $p = a/t + b$, wenn man $t = \infty$ setzt.) Tatsächlich ist a immer 10–20% kleiner als der am Kopfe der Versuche angegebene Schwellenwert der Spannung. Da andererseits b die Neigung der Kurve $pt = a + bt$ bedeutet, und da diese, wie gesagt, für $t = \infty$ in Wirklichkeit grösser ist, als der Verlauf des untersuchten Teiles erwarten lässt, so folgt daraus, dass die pt -Kurve gegen die t -Achse konvex werden muss, wenn wir sie noch weiter nach rechts verfolgen.

haben muss. Diese Zeit ist desto länger, je schwächer der Strom ist. Bei 0,320 Volt wurde hier auch die Schliessung wirksam; die Folge davon ist, dass die Dauer des Stromstosses plötzlich sehr stark sinkt.

Die Stromstösse verhielten sich in jeder Beziehung wie andere elektrische Reize. So werden sie bei Erwärmung des Nerven (im Ölbad) wirksamer, d. h. bei einer gewissen Spannung bedurfte es einer geringeren Dauer. Bei Abkühlung war es umgekehrt. Die Temperatur wurde dabei zwischen 11 und 31 Grad variiert. Ferner wurde die minimale Dauer geringer, wenn die gereizte Stelle in Katelektrotonus versetzt wurde, während der anelektrotonische Zustand entgegengesetzt wirkte.

In anderen Versuchen steigerten wir die Stromdauer bei konstanter Spannung über die minimale hinaus. Auch dann zeigten sich keine Unterschiede gegenüber anderen Reizen: die Zuckungsdauer wuchs erst schneller, dann langsamer zu einem Maximum. Die Maximalzuckung trat ein, wenn das $(1,3-2)(-3)$ fache der Minimaldauer erreicht war. Hätten wir noch länger dauernde Ströme benutzt, so hätten wir das Gebiet der Fick'schen Lücke¹⁾ erreichen müssen; zu so langen Schliessungen war aber unser Apparat damals nicht eingerichtet.

Nebenbei mag erwähnt werden, dass die Figur auf Seite 46 der Fick'schen Arbeit, die auch die Beziehung zwischen Intensität und Stromdauer darstellt, mit unserer Figur 1 auf Seite 335 grosse Ähnlichkeit hat. Daraus könnte man schliessen, dass dieser Forscher schon das G. Weiss'sche Gesetz gekannt hat. Klar formuliert hat er es nicht, wie überhaupt der damaligen Zeit genauere quantitative Untersuchungen fern lagen.

II. Strompausen.

In diesem Teil unserer Untersuchung sollte festgestellt werden, ob auch zwischen der Dauer einer eben zur Erregung führenden Lücke in einem konstanten Strom und der Intensität dieses Stromes eine einfache Beziehung bestände. Wir erwarteten ein ähnliches Gesetz zu finden, wie es sich bei Stromstössen gezeigt hatte, da der zu untersuchende Vorgang ja auch so aufgefasst werden kann, als ob

1) Adolf Fick, Untersuchungen über elektrische Nervenreizung. Braunschweig 1864.

durch dieselbe Nervenstrecke ein kurzer Strom entgegengesetzter Richtung, aber gleicher Intensität geschickt wird, der sich mit dem Dauerstrom zu Null ergänzt. Jedoch waren auch beträchtliche Abweichungen nicht ausgeschlossen; denn die Kathode dieses fingierten Stromstosses fällt ja mit der Anode des polarisierenden Stromes zusammen.

Die Versuche verliefen in folgender Weise: Zuerst wurde mit der Hand ein Schlüssel in Tätigkeit gesetzt, so dass der Strom in den Nerven hereinbrach. Nach genau einer Sekunde fiel das Pendel und schloss eine gutleitende Nebenschliessung zum Nerven, die nach sehr kurzer Zeit durch den Öffnungskontakt wieder unterbrochen wurde.

Alle unsere Angaben beziehen sich auf den Intervall von 1" zwischen Strombeginn und Pause. Verkürzung dieses Zeitraumes scheint die Pause wirksamer zu machen und umgekehrt. Jedoch fehlen uns ausgedehntere Versuche über diesen Punkt.

Unsere Ergebnisse finden sich in der Tabelle 5. Der Einfachheit halber ist hier die Vorstellung eines Stromstosses festgehalten worden; in diesem Sinne sind die Überschriften Quantität und Energie zu verstehen. Wie bei den Stromstößen ist auch hier angenommen worden, dass die Intensität der Spannungsdifferenz proportional sei. Über diesen Punkt haben wir uns auf S. 332 ausgesprochen.

Tabelle 5.

Volt <i>p</i>	Zeit <i>t</i> in sec ⁻⁶			Quantität <i>pt</i>		Energie <i>p</i> ² <i>t</i>	Zuk- kungen ¹⁾
	<i>RR</i>	<i>RZ</i>	<i>ZZ</i>	<i>RR</i>	<i>ZZ</i>	<i>ZZ</i>	
Versuch 10. Aufsteigender Strom.							
0,08	1155		1238	92,4	99,0	↓ steigend	SÖ
0,12	660		784	79,2	94,1		SÖ
0,16	289		330	46,2	52,8		SÖ
0,24	198		215	47,5	51,6		S
0,32	182		215	58,2	68,9		S
0,40	149	198	182	59,6	72,8		S
0,56	116	165	192	65,1	73,9		S
0,80	(41)		(50)	(32,8)	(40,0)		SÖ
Versuch 11. Aufsteigender Strom.							
0,40	83		91	33,2	36,1	↓ steigend	SÖ
0,60	41	{ 50 58 }	66	24,6	39,6		SÖ
0,80	41	50	58	32,8	46,4		SÖ
4,00	23		31	92,0	124,0		Ö

1) S. Schliessungszuckung, Ö. Öffnungszuckung.

Volt <i>p</i>	Zeit <i>t</i> in sec ⁻⁶ <i>RR</i> <i>RZ</i> <i>ZZ</i>			Quantität <i>pt</i> <i>RR</i> <i>ZZ</i>		Energie <i>p²t</i> <i>ZZ</i>	Zuk- kungen
Versuch 12. Aufsteigender Strom.							
0,40	59		76	23,6	30,4	↓ steigend	S
0,32	125		142	40,0	45,4		S
0,24	258		291	61,9	69,8		S
0,16	802		884	128,3	141,4		S
0,12	2452	{ 2617 2782 2947 }	3112	174,2	373,4		S
Versuch 13. Absteigender Strom.							
0,08	5074		5404	405,9	432,2	34,6	S
0,12	1774	1939	2104	212,8	252,5	30,3	S
0,16	866		949	138,6	151,8	24,3	S
0,24	413		454	99,1	109,0	26,2	S
0,32	248		289	79,4	92,5	↓ steigend	S
0,40	190		206	76,0	82,4		S
0,56	107		124	59,9	69,4		S
0,80	74		83	59,2	66,4		S
4,00	83	{ 91 99 107 }	124	332,0	496,0		198,4
Versuch 14. Absteigender Strom,							
0,40	140	157	173	56,0	69,2	↓ steigend	S
0,80	74	91	107	59,2	85,6		S
2,00	58	91	124	116,0	248,0		S
Versuch 15. Absteigender Strom.							
0,16	1939		2104	310,2	336,6	53,9	S
0,20	949		1114	189,8	222,8	44,6	S
0,24	701		784	168,2	188,2	45,2	S
0,32	413		454	132,2	145,3	46,5	S
0,40	190	248	289	76,0	115,6	46,2	S
0,56	157	173	190	87,9	106,4	↓ steigend	S
0,80	107		124	85,6	99,2		S
0,32	[413	454	495]	← Kontrollversuch			S
2,00	74	83	91	148,0	182,0		SÖ
4,00	91	107	124	364,0	496,0		1984,0
Versuch 16. Aufsteigender Strom.							
0,08	1031		1114	82,5	89,1	↓ steigend	S
0,12	536	{ 619 701 }	784	64,3	94,1		S
0,16	454		536	72,6	85,8		S
0,24	248	{ 289 330 371 }	413	59,5	99,1		S
0,32	190		248	60,8	79,4		S
0,40	124		165	49,6	66,0		S
0,60	107		124	64,2	74,4		S
0,80	91		107	72,8	85,6		SÖ
0,40	[165		190]	← Kontrollversuch			SÖ
4,00	41	58	74	164,0	296,0		O
Versuch 17. Absteigender Strom.							
2,00	41	50	58	82,0	116,0		

1) Sehr kleine Öffnungszuckung.

Diese Zahlen sind nicht ganz leicht zu übersehen. Es machen sich offenbar zwei Einflüsse geltend, die bei den Stromstössen nicht zu bemerken waren: erstens die Stromrichtung, zweitens die elektrotisierenden Wirkungen des Dauerstromes.

Während ein Stromstoss, d. h. eine Schliessung und eine gleich darauf folgende Öffnung, einen unveränderten Nerven trifft, ist der Vorgang hier ganz anders. Hier wird der Nerv erst der Wirkung eines eine Sekunde lang fliessenden konstanten Stromes unterworfen, wodurch bekanntlich seine Erregbarkeit sich ändert. Dann wird der polarisierende Strom unterbrochen und kurz darauf wieder geschlossen. Es kommt also darauf an, welche Erregbarkeit er bei der zweiten Schliessung an der Kathode antrifft, ob die Leitungsfähigkeit nicht vorher gelitten hat usw. Man wird also die beiden Stromrichtungen und bei diesen wieder die drei Stufen des Pflügerschen Zuckungsgesetzes gesondert ins Auge fassen müssen.

a) Aufsteigender Strom (Versuche 10, 11, 12, 16). Mit steigender Spannung nimmt die minimale Dauer des erregenden Stromstosses ab. Das gilt für alle drei Stufen des Zuckungsgesetzes. Ein Vergleich mit Tabelle 1 S. 333 lehrt, dass bei gleicher Spannung eine erregende Pause durchschnittlich drei- bis viermal so lange dauern muss als ein Stromstoss.

Die Quantität nimmt nicht wie bei den Stromstössen mit wachsender Spannung ab, sondern sie hat bei mittlerer Spannung (0,24—0,40 Volt) ein Minimum. Versuch 11 und 12 zeigen, wie sie von 0,40 Volt zu höheren und niederen Spannungen hin zunimmt. (Den Schluss des Versuches 10 möchten wir ausser Betrachtung lassen, weil das Präparat anscheinend geschädigt war. Das zeigte sich daran, dass es kurz darauf in Öffnungstetanus verfiel). Welche Stufe des Zuckungsgesetzes erreicht ist (Versuch 16, alle drei Stufen), scheint dabei gleichgültig zu sein.

Die Energie scheint mit steigender Spannung zuzunehmen. Freilich macht davon Versuch 12 eine Ausnahme. Unser Material reicht nicht aus, um diesen Punkt sicherzustellen.

Ob die Pause immer weiter sich verkürzt, wenn die Spannung über 4 Volt hinaus gesteigert wird, darüber fehlen uns Versuche.

b) Absteigender Strom (Versuche 13, 14, 15, 17). Auch hier nimmt die Pausenlänge mit wachsender Spannung ab, aber nur bis zu einer gewissen Grenze. Bei sehr starken Strömen nimmt

sie wieder zu; sie hat also ein Minimum. Wahrscheinlich hängt das mit dem Fortfall oder dem Kleinerwerden der Öffnungszuckung zusammen (Versuch 15).

Die Quantität hat auch ein Minimum, das nicht mit dem Zeitminimum zusammenzufallen braucht (Versuch 15).

Ebenso durchläuft die Energie ein Minimum, das bei ziemlich niedrigen Spannungen liegt (Versuche 13 und 15, 0,16 und 0,20 Volt).

Die Analyse der Tabelle 5 lehrt, dass man auch bei graphischer Veranschaulichung der Versuche zwischen den verschiedenen Stufen des Zuckungsgesetzes wird unterscheiden müssen. Die einfachsten Verhältnisse sind bei der ersten Stufe zu erwarten. Deshalb sind die Versuche 12, 13 und 15 in Fig. 3 dargestellt mit Weglassung der Werte für 2 und 4 Volt, und zwar wieder wie in Fig. 1, die Quantität als Funktion der Zeit. Die unteren Grenzwerte sind fortgelassen. (In Versuch 16 ist die Erregbarkeit offenbar nicht konstant geblieben, wie der regellose Gang der dritten Spalte zeigt.)

Fig. 3. Minimal-Strompausen. Die Ordinaten bedeuten „Elektrizitätsmengen“, die Abszissen „Zeiten“ (Einheit $\sigma\sigma = \frac{1}{1000000}$ Sekunde). Die Zahlen 12, 13 und 15 sind Versuchsnummern (s. Tabelle 5).

Man sieht denn auch, dass die Quantitätskurve eine einfache Form hat, deren Ähnlichkeit mit den Stromstosskurven in die Augen springt. Auf eine mathematische Formulierung, die auch der leichten Krümmung Rechnung trägt, verzichten wir; nach

unserer Meinung genügt die Feststellung, dass die Kurve eine geringe, aber gesetzmässige Abweichung von der Geraden aufweist.

An den mitgeteilten Tatsachen lässt sich einigermaassen ein Bild von der Erregbarkeitsänderung an den Elektroden gewinnen. Wollten wir uns aber darüber aussprechen, so würden wir damit den Boden der Tatsachen verlassen und unserem Vorhaben, hier von allen theoretischen Erörterungen abzusehen, untreu werden. Deshalb verschieben wir das auf eine spätere Gelegenheit.

Zum Schlusse wollen wir noch erwähnen, dass wir wie die Stromstösse, so auch die Pausen über die Minimaldauer verlängert haben. Dann wuchs auch hier die Grösse der Zuckung, um bei schwachen Strömen in der 1,5- bis 3fachen Zeit das Maximum zu erreichen. Bei starken Strömen jedoch (1 Volt und mehr) war das Maximum manchmal selbst bei zehnfacher Dauer nicht zu erzielen.

Zusammenfassung.

Mit Hilfe eines Helmholtz'schen Pendels wurden Nerv-muskelpräparate vom Frosch durch kurze Stromstösse und Strompausen gereizt, deren Zeitdauer bis auf $\frac{1}{1000000}$ Sekunden herabging. Die Spannung des Reizstromes wurde dabei zwischen 0,08 und 4 Volt variiert.

Um jede Willkür in der Bestimmung des Minimalreizes auszuschliessen, wurde dieser zwischen zwei Grenzen eingeschlossen. Es wurden also bestimmt: erstens ein eben wirksamer Reiz, zweitens ein möglichst in der Nachbarschaft des ersten liegender, unwirksamer. Der wahre Minimalreiz liegt dann zwischen beiden.

Bei Stromstössen bewährte sich innerhalb gewisser Grenzen das (uns zur Zeit dieser Untersuchung unbekannte) G. Weiss'sche Gesetz, dass die Elektrizitätsmenge aus zwei Teilen besteht, einem konstanten und einem proportional der Stossdauer zunehmenden. Abweichungen von diesem Gesetz zeigten sich darin, dass erstens die Quantität manchmal mit der Zeit nicht geradlinig, sondern ein wenig konkav gegen die Abszissenachse ansteigt. Zweitens ist sie für sehr kurze Stromstösse (von der Grössenordnung $100\text{--}250\text{ sec}^{-6}$) anscheinend konstant. Die Energie durchläuft ein sehr ausgeprägtes Minimum.

Bei Strompausen gilt für nicht zu starke Ströme der von uns schon früher ausgesprochene Satz: „In einem stärkeren Strom

bedarf es zu demselben Erregungseffekte einer kürzeren Pause als in einem schwächeren.“¹⁾ Diese Regel hat nur bei hohen Spannungen (über 2 Volt) und absteigendem Strom eine Ausnahme; in diesem Falle nimmt die Dauer wieder etwas zu, so dass ein Minimum existiert.

Betrachtet man die Pausen als (negative) Stromstösse, die sich einem Dauerstrom superponieren, so kann man auch hier von Quantität und Energie sprechen. Die Quantität hat bei beiden Stromrichtungen ein Minimum, das ungefähr der Intensität zukommt, bei der die mittlere Stufe des Zuckungsgesetzes beginnt. — Die Energie durchläuft anscheinend ebenfalls bei beiden Stromrichtungen ein Minimum.

Eine Pause muss, um zu wirken, etwa drei- bis viermal so lang sein als ein Stromstoss gleicher Intensität.

Die Kurve, welche die Quantität einer Minimalpause als Funktion ihrer Dauer darstellt, hat bei schwachen Strömen, unabhängig von der Richtung, Ähnlichkeit mit der analogen bei Stromstössen. Auch sie steigt mit wachsender Dauer und lässt (im Gegensatz zu den Stromstössen nicht nur manchmal, sondern immer) eine schwache konkave Krümmung gegen die Abszissenachse erkennen.

Theoretische und historische Bemerkungen über die Befunde sollen an anderer Stelle gemacht werden.

1) M. Gildemeister, l. c.