(Aus dem physiologischen Institut der Universität Kiel.)

Messungen der inneren Leitfähigkeit von Zellen.

III. Mitteilung.

Von

Rudolf Höber.

(Mit 11 Textfiguren.)

Vor kurzem wurde eine Methode beschrieben¹⁾, die es möglich macht, das Innere lebender Zellen bezüglich ihres Gehaltes an freien Elektrolyten zu analysieren. Das Prinzip der Methode ist das folgende: Wenn man in einem Kapazität und Selbstinduktion enthaltenden Leiterkreis elektrische Schwingungen zustandekommen lässt, so hängt deren Dämpfung unter anderem von der Leitfähigkeit eines in der Selbstinduktion befindlichen Kerns ab; die Dämpfung ist um so grösser, je grösser die Leitfähigkeit. Die Dämpfung kommt auch zustande, wenn man als Kern eine Suspension von lebenden Zellen verwendet, obwohl sich die Zellen gegenüber dem gewöhnlichen Wechselstrom — offenbar, weil ihre Elektrolyte durch eine stromundurchlässige Zellhülle isoliert sind — wie Nichtleiter verhalten. Der Grad der Dämpfung durch die Zellsuspension kann als ein Maass für die Grösse des Leitvermögens des Zellinhaltes angesehen werden.

Die Methode hat in der bisher ihr gegebenen Form mehrere Schwächen, auf welche in der vorangegangenen Mitteilung auch hingewiesen wurde²⁾. Vor allem leiden die Dämpfungsmessungen durch eine unzumutbare Energiezufuhr an Unsicherheit. Dazu kommt, dass die Methode un bequem grosse Zellmengen, nämlich ca. 100 ccm, er-

1) R. Höber, Pflüger's Arch. Bd. 148 S. 189. 1912; siehe auch Bd. 133 S. 237. 1910.

2) Siehe l. c. bes. S. 205 u. 206.

fordert. Gegen das erste Übel konnte auch jetzt noch mangels der geeigneten Apparate keine Abhilfe geschaffen werden. Dagegen kann ich jetzt über erfolgreiche Versuche, die Messmethode für kleine Zellmengen umzuarbeiten, berichten. Dieser Fortschritt ermöglichte es dann auch, die Messung der inneren Leitfähigkeit auf die Muskeln auszudehnen.

Die Messung der inneren Leitfähigkeit kleiner Mengen von Zellen.

I. Bei den bisherigen Messungen füllte die Zellsuspension den Innenraum einer Glasschale aus, welche in die Hauptselbstinduktion des Schwingungskreises hineinpasste (s. l. c. Fig. 10 S. 204). Um die Empfindlichkeit gegen Dämpfung durch Änderungen in der Selbstinduktion möglichst zu steigern, wurde die letztere ziemlich gross genommen (s. S. 202); dadurch wurde aber auch ein ziemlich grosses Gefäss für die Zellsuspension als Kern erforderlich. Die Versuche lehrten sodann, dass die Dämpfung durch die in die Schale hineingegebene Elektrolytlösungen nur dann stark wurde, und dass vor allem nur dann deutliche Dämpfungsunterschiede bei kleinen Änderungen der Elektrolytkonzentration zu erkennen waren, wenn nicht bloss der Boden der Schale mit Lösung bedeckt, sondern wenn die Schale gefüllt war, und das erforderte eben ca. 100 ccm (s. l. c. S. 208). Es lag nun am nächsten, zuerst nichts weiter abzuändern als die Art der Füllung der Schale auf Grund folgender Überlegung: Die magnetische Induktion innerhalb einer Spule ist, wenn der Kern leitet, bei oszillierendem Strom im Gegensatz zum stationären Strom inhomogen; die Induktionslinien werden auf die Oberfläche des zylindrischen Kerns zusammengedrängt; es besteht also eine Art Skineffekt (s. l. c. S. 203). Die Inhomogenität ist im allgemeinen um so grösser, je grösser die Leitfähigkeit und die magnetische Permeabilität des Kerns und je grösser die Wechselzahl. Man könnte demnach daran denken, an Stelle eines zylindrischen Kerns von Zellen nur einen der Selbstinduktionsspule innen anliegenden Ring von Zellen zu verwenden, d. h. in die Schale eine kleinere Schale zu stellen und nur den Zwischenraum zwischen beiden mit den Zellen zu füllen. Aber diese Möglichkeit, zu einem kleineren Zellvolumen zu gelangen, lässt sich, wenigstens mit der mir bis jetzt zur Verfügung stehenden Apparatur, nicht realisieren, weil bei Elektrolyten das Leitvermögen und namentlich die magnetische Permeabilität zu klein ist, als dass sich die Ungleichförmigkeit

in der Verteilung der magnetischen Kraftlinien genügend geltend machte.

II. Erfolgreicher waren Versuche, in welchen der dämpfende Elektrolyt aus der Selbstinduktion des Sekundärkreises herausverlegt und die Dämpfung statt dessen in die Kapazität gebracht wurde. Der Sekundärkreis wurde folgendermaassen aufgebaut:

Fig. 1.

s_1 und s_3 sind die Koppelungsspulen für den Primär- und für den Tertiärkreis (s. 1. c. Fig. 10 S. 204), s_2 die Hauptselbstinduktion und c_1 als Hauptkapazität ein Drehplattenkondensator. Diesem ist parallel geschaltet die folgende kleine Kapazität c_2 (in der Figur im Querschnitt): aus zwei Glasplatten und aus Hartgummileisten ist ein flacher oben offener Trog von 60 mm Höhe, 60 mm Breite und 6 mm Tiefe hergestellt, den die Breitseiten bildenden Glasplatten sind als Kondensatorbelegungen zwei Messingbleche von 58×58 mm angedrückt. Der Trog dient zur Aufnahme des Elektrolyten, sei es einer Lösung, sei es der Zellen.

Die Füllung dieses kleinen Trogs macht sich dann im wesentlichen in folgender Art geltend: Angenommen, bei Füllung mit Wasser sei der Sekundärkreis auf Resonanz mit dem Primärkreis eingestellt, dann wird bei Ersatz des Wassers durch Elektrolyt die Kapazität des Kreises geändert, weil nun, wie die folgenden zwei Schemata andeuten, an die Stelle des einen kleinen Kondensators mit den Dielektrika Glas-Wasser-Glas sozusagen zwei Kondensatoren getreten sind, welche durch Elektrolyt hintereinander geschaltet sind:

1.	Leiter
(metallisch)	Glas	Wasser	Glas	Leiter
(metallisch)
2.	Leiter
(metallisch)	Glas	Leiter
(Elektrolyt)	Glas	Leiter
(metallisch)

Es wird also durch die Füllung mit dem Elektrolyt eine Verstimmung der beiden Schwingungskreise gegeneinander eintreten müssen; der Stromeffekt, welcher durch Thermodetektor und Galvanometer des Tertiärkreises angezeigt wird, wird bei der jetzigen Einstellung des Drehkondensators also nicht mehr maximal sein. Der Stromeffekt steigt aber natürlich wieder, wenn man jetzt durch entsprechende Kapazitätsänderung des Drehkondensators von neuem auf Resonanz einstellt. Füllt man nunmehr den Trog mit Elektrolytlösungen verschiedener Konzentration, so ändert sich zwar die Resonanzlage nicht mehr wesentlich, wohl aber wird der Galvanometerausschlag dennoch verschieden je nach der Elektrolytkonzentration, und zwar wird er um so grösser, je grösser die Konzentration. Das ist vorauszusehen. Denn der Elektrolyt ist ja nach der eben gegebenen Darstellung sozusagen leitende Verbindung zwischen zwei in Serie geschalteten kleinen Kondensatoren, und die Dämpfung in einem Schwingungskreis ist um so kleiner, je kleiner der Ohm'sche Widerstand (s. l. c. S. 192).

Es war nun zu prüfen, ob diese Anordnung genügend empfindlich ist, kleine Unterschiede in den Elektrolytkonzentrationen anzuzeigen. Dazu wurde der Sekundärkreis so dimensioniert, dass er relativ viel Selbstinduktion enthielt, nämlich 14 Windungen von 12 cm Durchmesser bei einer Spulenhöhe von 5 cm; unter diesen Umständen machen kleine absolute Änderungen innerhalb der Selbstinduktion relativ viel aus. Um den Mangel einer ausreichenden Regelmässigkeit in der Energiezufuhr zum Schwingungskreis, welcher sich in einem die Genauigkeit der Messungen störenden Hin- und Herschwanken des Galvanometerzeigers äussert (s. l. c. S. 205 und 207), nach Möglichkeit zu bekämpfen, wurden statt einer Messung des Stromeffekts bei jeder Füllung der kleinen Parallelkapazität mehrere Messungen unter kleiner Variierung der Kapazität um die Resonanzlage herum ausgeführt; man erhält dann eine zu der jeweiligen vorhandenen Elektrolytkonzentration zugehörige „Resonanzkurve“. Die Fig. 2 gibt ein Beispiel für den Gang eines Versuches: Die kleine Parallelkapazität war mit je 15 ccm Kochsalzlösung gefüllt; die Abszissenwerte in der Figur sind Werte für die Feinstellung des

Drehplattenkondensators, die Ordinaten bedeuten Galvanometerausschläge. Man sieht erstens, dass die Kurvenmaxima merklich über dem gleichen Abszissenpunkt liegen, d. h. dass die Resonanzlage bei verschiedenen Elektrolytkonzentrationen merklich gleich

Fig. 2.

ist, zweitens, dass die Dämpfung um so geringer, der Galvanometerausschlag um so grösser ist, je grösser die Elektrolytkonzentration, drittens, dass eine ziemlich feine Abstufung der Konzentrationen möglich ist, da sich unter günstigen Umständen zehntel Prozente Kochsalz unterscheiden lassen. Viertens lehrt die Figur, dass ein

Fig. 3.

im Verhältnis zu den übrigen Kurven unregelmässiger Verlauf einer der Resonanzkurven (0,4 ‰) Unregelmässigkeiten durch mangelhafte

Fig. 4.

Energiezufuhr, also die Ungenauigkeit einer Ablesung erkennen lässt. Ein Hauptmangel der Methode bei meiner Anordnung besteht darin, dass bei der relativ grossen Selbstinduktion die Galvanometerausschläge ziemlich klein sind, und dass sich infolgedessen die

thermischen Nachwirkungen im Thermodetektor durch Änderung der Nulllage des Galvanometerzeigers störend geltend machen, und dies umsomehr, als die Aufnahme der Resonanzkurven eine grössere Anzahl von Messungen erfordert.

III. Es wurde deshalb noch eine weitere methodische Abänderung versucht: Der Elektrolyt wurde nicht der Hauptkapazität, sondern der Hauptselbstinduktion parallel geschaltet, und zwar in folgender Weise: Die Selbstinduktion, bestehend aus 30 auf Glas gewickelten Windungen von 12 cm Durchmesser, wurde durch Anlöten von Drähten *a*, *b*, *c* (s. das Schema Fig. 3) unterteilt. Die Elektrolytlösungen bzw. die Zellen kamen in eine Röhre von der Form der Fig. 4. Die Länge der Röhre beträgt 27 cm, der innere Durchmesser 9 mm, die Füllung von Elektrode zu Elektrode beansprucht ca. 7,5 cm, die Elektroden bestehen aus Platin. Diese Röhre wird der Selbstinduktion durch Verbindung mit zweien der Abzweigungen parallel geschaltet, deren Abstand so gewählt ist, dass Dämpfung durch Energieverzerung sowie Verstimmung nicht zu gross und nicht zu klein sind. Die Form der Röhre ist deshalb gewählt, damit erstens der Widerstand gross ist, sonst wirkt die Röhre als Kurzschluss, und es entstehen gar keine Schwingungen; zweitens muss die Kapazität klein sein, sonst wird der Schwingungskreis total gegen den Primärkreis verstimmt und schwingt deshalb nicht mehr.

Die Brauchbarkeit der Methode für die Erkennung von Konzentrationsunterschieden bei Kochsalzlösungen erhellt aus folgendem Protokoll:

	Galvanometerausschlag
Röhre leer	47,5
Röhre gefüllt mit Wasser	46,5
" " " 0,05 % NaCl	38,5
" " " 0,1 % "	33,5
" " " 0,2 % "	29
" " " 0,3 % "	26,5
" " " 0,4 % "	24,5
" " " 0,5 % "	23
" " " 0,6 % "	22
" " " 0,7 % "	20,5

Die Galvanometerausschläge sind also um so kleiner, je grösser das Leitungsvermögen.

Diese Methode, welche aus der Fortentwicklung der zuvor genannten entstanden ist, ist von den bisherigen Verfahren wesentlich verschieden darin, dass zwischen Elektroden und Elektrolyt kein

Dielektrikum mehr liegt, sondern dass die Schwingungen dem Elektrolyten direkt zugeleitet werden. Wir haben also jetzt im Prinzip dieselbe Stromzuführung wie bei den Leitfähigkeitsbestimmungen nach Kohlrausch; nur geschieht die Messung mit hochfrequentem statt mit niedrigfrequentem Wechselstrom. Wie dieser Unterschied der Methode sich bei Füllung der Röhre mit Zellen an Stelle von Elektrolytlösungen äussert, das wird nachher zu besprechen sein.

Messung der inneren Leitfähigkeit von Blutkörperchen mit den neuen Methoden.

I. Messungen bei Füllung der Teilkapazität mit Zellen. (S. das Schema Fig. 1.)

Die Resultate der Messung nach diesem Verfahren sind in Form von Resonanzkurven wiedergegeben. Die Kurven für die Kochsalzlösungen sind gestrichelt, die Kurven für die intakten Blutkörperchen ausgezogen, die für die mit Saponin hämolysierten Blutkörperchen strich-punktiert gezeichnet. Über die Bedeutung der Saponinzusätze siehe die frühere Mitteilung.

Versuch 1 vom 18. Juli 1912.

Blutkörperchen vom Rind, mit isotonischer Rohrzuckerlösung gewaschen: Fig. 5.

Die Kohlrausch'sche Leitfähigkeit war kurz vor den Dämpfungsmessungen geringer als die einer 0,01 % igen NaCl-Lösung, unmittelbar nach dem Saponinzusatz gleich der einer 0,17 % igen NaCl-Lösung.

Das Ergebnis ist also:

Innere Leitfähigkeit vor Saponinzusatz = 0,2 % NaCl. Kohlrausch'sche Leitfähigkeit = < 0,01 % NaCl.

Innere Leitfähigkeit nach Saponinzusatz = 0,2 % NaCl. Kohlrausch'sche Leitfähigkeit = 0,17 % NaCl.

Fig. 5.

Versuch 2 vom 16. Juli 1912.

Blutkörperchen vom Schwein, mit isotonischer Rohrzuckerlösung gewaschen: Fig. 6.

Die innere Leitfähigkeit ist nach dem Saponinzusatz diesmal also ein wenig gestiegen. Die Kohlrausch'sche Leitfähigkeit war kurz vor der Dämpfungsmessung gleich < 0,03 % NaCl, eine halbe Stunde nach dem Saponinzusatz gleich 0,3 %.

Das Ergebnis ist also:

Innere Leitfähigkeit vor Saponinzusatz = 0,1–0,2 % NaCl. Kohlrausch'sche Leitfähigkeit = 0,03 % NaCl.

Innere Leitfähigkeit nach Saponinzusatz = 0,1–0,2 % NaCl.

Versuch 3 vom 9. September 1912.

Blutkörperchen vom Schwein, mit isotonischer Rohrzuckerlösung gewaschen. Die innere Leitfähigkeit wird zuerst nach der früheren Methode gemessen, bei welcher die Blutkörperchen in einer Glasschale den Kern der früher beschriebenen Selbstinduktion bilden (l. c. Fig. 10 S. 204), danach nach der neuen Methode der Parallelkapazität.

Fig. 6.

Fig. 7.

a) Blutkörperchen innerhalb der Selbstinduktion.

Dämpfungsmessung 1.

Galvanometerausschlag

0,1 % NaCl	76,25
0,2 % NaCl	73,0
0,4 % NaCl	65,5
Blutkörperchen	74,5

Blutkörperchen = 0,15 % NaCl.

Dämpfungsmessung 2.

Galvanometerausschlag

0,2 % NaCl	69,5
0,1 % NaCl	75,0
Blutkörperchen	73,5
0,2 % NaCl	69,0
0,4 % NaCl	64,0
0,7 % NaCl	64,0

Blutkörperchen = 0,13 % NaCl.

b) Blutkörperchen innerhalb der Parallelkapazität: Fig. 7.

Das Ergebnis ist also:

Innere Leitfähigkeit bei a) = 0,13—0,15 ‰ NaCl. Kohlrausch'sche Leitfähigkeit = ca. 0,02 ‰ NaCl.

Innere Leitfähigkeit bei b) = ca. 0,17 ‰ NaCl.

Versuch 4 vom 10. September 1912.

Blutkörperchen vom Schwein, mit isotonischer Rohrzuckerlösung gewaschen. Wie Versuch 3.

a) Blutkörperchen innerhalb der Selbstinduktion.

Dämpfungsmessung 1.

Galvanometerausschlag

0,1 ‰ NaCl	63,5
0,4 ‰ NaCl	57,4
0,2 ‰ NaCl	62,6
0,1 ‰ NaCl	62,9
Blutkörperchen	63,2

Blutkörperchen = 0,1 ‰ NaCl.

Dämpfungsmessung 2.

Galvanometerausschlag

0,1 ‰ NaCl	61,7
0,2 ‰ NaCl	60,0
0,4 ‰ NaCl	56,2
Blutkörperchen	60,9

Blutkörperchen = 0,1—0,2 ‰ NaCl.

Dämpfungsmessung 3.

Galvanometerausschlag

Blutkörperchen	60,4
0,1 ‰ NaCl	62,2
0,2 ‰ NaCl	60,3
Blutkörperchen	60,1

Blutkörperchen = 0,2 ‰ NaCl.

Dämpfungsmessung 4.

Galvanometerausschlag

0,4 ‰ NaCl	57,8
0,1 ‰ NaCl	63,2
Blutkörperchen	60,4
0,2 ‰ NaCl	61,1
0,4 ‰ NaCl	57,4

Blutkörperchen = > 0,2 ‰ NaCl.

Fig. 8.

b) Blutkörperchen innerhalb der Parallelkapazität: Fig. 8.

Das Ergebnis ist also:

Innere Leitfähigkeit bei a) = 0,1—0,2 ‰ NaCl. Kohlrausch'sche Leitfähigkeit = 0,015 ‰ NaCl.

Innere Leitfähigkeit bei b) = 0,15 ‰ NaCl.

In Versuch 1 und 2 wurde also, ähnlich wie früher, geprüft, ob eine Zerstörung der Blutkörperchen durch Saponin die innere Leitfähigkeit ändert. Es zeigt sich wiederum, dass das Saponin ohne Einfluss ist oder mindestens ohne Einfluss sein kann. Die Saponinversuche wurden früher ausgeführt, um den Einwand zu prüfen (s. l. c. S. 198 und 210), ob die Unterteilung der Zellelektrolyte nicht vielleicht die Vergleichbarkeit mit Elektrolytlösungen ausschliesst, weil durch die Unterteilung die Foucault-Ströme in Wegfall kommen. Hier innerhalb des parallel geschalteten kleinen Kondensators kommen bei dem prismatischen elektrischen Feld Foucault-Ströme überhaupt nicht wesentlich in Frage; man hat also von vornherein auch weniger mit einem Saponineinfluss zu rechnen. Wenn die Foucault-Ströme übrigens bei der früheren Methode eine Rolle spielten, dann hätte man auch zu erwarten gehabt, dass die frühere und die jetzige Methode verschiedene Werte für die innere Leitfähigkeit der Blutkörperchen ergeben. Die Versuche 3 und 4 lehren jedoch, dass das nicht der Fall ist. Auch dies spricht dafür, dass die Unterteilung der Zellelektrolyte methodisch unwesentlich ist. Die neue Methode bestätigt also die Ergebnisse der früheren Messungen.

II. Messungen bei Schaltung der Zelleitfähigkeit parallel zur Selbstinduktion.

Versuch 5 vom 29. Juli 1912.

Blutkörperchen vom Schwein, mit isotonischer Rohrzuckerlösung gewaschen, in die Röhre Fig. 4 (S. 19) gefüllt. 14 Windungen einer Spule nach dem Schema der Fig. 3 (S. 19) liegen im Sekundärkreis, die Röhre ist fünf Windungen davon parallel geschaltet.

	Galvanometerausschlag	Kohlrausch'sche Leitf.
10 h 34' Blutkörperchen	24,9	3200 Ohm = < 0,005 % NaCl
0,05 % NaCl	24,0	
0,03 % NaCl	26,1	
0,1 % NaCl	19,8	
Blutkörperchen = < 0,05 % NaCl		
11 h 15' Blutkörperchen	23,5	2900 Ohm
Dann zwei Tropfen Saponin in den Blutkörperchenbrei.		
11 h 23' Blutkörperchen	15,7	
11 h 26' Blutkörperchen	14,8	
0,03 % NaCl	25,6	
0,05 % NaCl	24,0	
0,1 % NaCl	20,4	
0,2 % NaCl	15,1	
Blutkörperchen	—	57 Ohm
Blutkörperchen = ca. 0,2 % NaCl.		

Das Ergebnis ist also:

Blutkörperchen vor Saponinzusatz = $< 0,05\%$ NaCl.

Blutkörperchen nach Saponinzusatz = ca. $0,2\%$ NaCl.

Versuch 6 vom 30. Juli 1912.

Blutkörperchen vom Schwein, mit isotonischer Rohrzuckerlösung gewaschen.
Messung wie in Versuch 5.

	Galvanometerausschlag	Kohlrausch'sche Leitf.
9 h 41' Blutkörperchen	30,1	3500 Ohm
Dann zwei Tropfen Saponin in den Blutkörperchenbrei.		
9 h 52' Blutkörperchen	24,1	60,0 Ohm
9 h 55' Blutkörperchen	24,4	55,5 „
0,03 % NaCl	34,3	
0,05 % NaCl	31,8	
0,1 % NaCl	24,9	
0,2 % NaCl	17,6	

Das Ergebnis ist also:

Blutkörperchen vor Saponinzusatz = ca. $0,07\%$ NaCl.

Blutkörperchen nach Saponinzusatz = ca. $0,11\%$ NaCl.

Versuch 7 vom 20. Dezember 1912.

Blutkörperchen vom Schwein, mit isotonisch. Rohrzuckerlösung gewaschen.
Die innere Leitfähigkeit wird zuerst in der der Selbstinduktion parallel geschalteten Röhre, darauf in dem dem Drehkondensator parallel geschalteten Trog gemessen.

a) Blutkörperchen in der Röhre.

	Galvanometerausschlag
9 h 56' Blutkörperchen	24,7
0,1 % NaCl	22,3
0,05 % NaCl	27,0
0,15 % NaCl	20,0
10 h 10' Blutkörperchen	25,2

Dann drei Tropfen Saponin in den Blutkörperchenbrei.

10 h 17' Blutkörperchen 20,5

Blutkörperchen vor Saponinzusatz

= $0,07\%$ NaCl.

Blutkörperchen nach Saponinzusatz

= $0,15\%$ NaCl.

b) Blutkörperchen in der Parallel-

kapazität: Fig. 9.

Fig. 9.

Das Ergebnis ist also:

Innere Leitfähigkeit bei a) = 0,07 % NaCl, nach Saponinzusatz = 0,15 % NaCl.

Innere Leitfähigkeit bei b) = 0,15–0,2 % NaCl, nach Saponinzusatz = 0,2 % NaCl.

Versuch 8 vom 11. September 1912.

Blutkörperchen vom Schwein, mit isotonischer Rohrzuckerlösung gewaschen.
Die innere Leitfähigkeit wird zuerst in der der Selbstinduktion parallel geschalteten Röhre, sodann in der den Kern der Selbstinduktion bildenden Schale gemessen.

a) Blutkörperchen in der Röhre.

	Galvanometerausschlag
Blutkörperchen	23,0
0,05 % NaCl	27,4
0,1 % NaCl	23,1
0,15 % NaCl	19,6
0,2 % NaCl	16,8
Blutkörperchen	23,9

Blutkörperchen = 0,1 % NaCl.

b) Blutkörperchen in der Schale.

Dämpfungsmessung 1.	Dämpfungsmessung 2.
Galvanometer- ausschlag	Galvanometer- ausschlag
0,05 % NaCl 79,5	0,2 % NaCl 71,8
0,1 % NaCl 78,25	Blutkörperchen 73,4
0,2 % NaCl 75,3	0,1 % NaCl 77,3
Blutkörperchen 76,8	

Blutkörperchen = 0,15 % NaCl.

Blutkörperchen = 0,17 % NaCl.

Dämpfungsmessung 3.

	Galvanometerausschlag
0,4 % NaCl	67,9
0,1 % NaCl	76,0
0,2 % NaCl	72,7
Blutkörperchen	74,3

Blutkörperchen = 0,15 % NaCl.

Kohlrausch'sche Leitfähigkeit = 0,03 % NaCl.

Versuch 9 vom 12. September 1912.

Blutkörperchen vom Schwein, mit isotonischer Rohrzuckerlösung gewaschen.
Messung wie in Versuch 8.

a) Blutkörperchen in der Schale.

Dämpfungsmessung 1.	Dämpfungsmessung 2.
Galvanometer- ausschlag	Galvanometer- ausschlag
Blutkörperchen 77,4	Blutkörperchen 77,9
0,4 % NaCl 72,8	0,2 % NaCl 79,2
0,2 % NaCl 78,25	0,4 % NaCl 73,5
0,1 % NaCl 81,0	0,1 % NaCl 82,7
Blutkörperchen = > 0,2 % NaCl.	Blutkörperchen = > 0,2 % NaCl.

Dämpfungsmessung 3.		Dämpfungsmessung 4.	
	Galvanometer- ausschlag		Galvanometer- ausschlag
0,4 % NaCl	73,7	0,1 % NaCl	82,6
Blutkörperchen	77,0	0,2 % NaCl	80,7
0,2 % NaCl	79,8	0,4 % NaCl	74,6
Blutkörperchen = 0,3 % NaCl.		Blutkörperchen	76,7
		Blutkörperchen = > 0,3 % NaCl.	

Dämpfungsmessung 5.	
	Galvanometerausschlag
Blutkörperchen	75,2
0,4 % NaCl	72,1
0,1 % NaCl	82,5
0,2 % NaCl	79,8
Blutkörperchen = > 0,3 % NaCl.	

Danach b) Blutkörperchen in der Röhre.

Messung 1.		Messung 2.	
	Galvanometer- ausschlag		Galvanometer- ausschlag
Blutkörperchen	25,9	Blutkörperchen	29,4
0,1 % NaCl	31,2	0,1 % NaCl	32,5
0,2 % NaCl	23,0	0,2 % NaCl	25,3
Blutkörperchen = 0,17 % NaCl.		Blutkörperchen = 0,15 % NaCl.	

Wir erhalten also jetzt bei der Schaltung der Leitfähigkeit parallel zur Selbstinduktion andere Resultate als bei den bisherigen Anordnungen, bei denen der dämpfende Elektrolyt entweder den Kern der Hauptselbstinduktion oder die Füllung zwischen den Belegungen der Parallelkapazität bildete, nämlich erstens ist die Zerstörung der Blutkörperchen durch das Saponin jedesmal von Einfluss auf ihre innere Leitfähigkeit — die Leitfähigkeit nimmt mit der Hämolyse zu —, und zweitens finden wir jetzt niedrigere Werte für die innere Leitfähigkeit, als bei den beiden anderen Verfahren. Woran liegt das?

Es wurde bereits (S. 21) darauf aufmerksam gemacht, dass diese Methode eigentlich nichts anderes ist als eine für hochfrequenten Wechselstrom spezialisierte Methode von Kohlrausch. Gehen wir nun in unseren Betrachtungen von den üblichen Kohlrausch'schen Messungen mit niedrigfrequentem Wechselstrom aus: dabei verhalten sich Blutkörperchen bekanntlich wie Nichtleiter. Dies wird auf Grund der Beobachtungen über die Polarisierbarkeit von lebenden Geweben, wie sie namentlich von Hermann herrühren, gewöhnlich

so gedeutet, dass die Blutkörperchen bzw. ihre Plasmahaut nicht wirklich Nichtleiter sind, sondern dass sie sich, dank den verschiedenen Verteilungskoeffizienten der Ionen inbezug auf Zelle und Zellumgebung, ähnlich wie Metalle verhalten, die in eine Elektrolytlösung eintauchen und an deren Oberfläche bei Stromdurchgang eine Polarisierung eintritt, welche durch Entwicklung einer gegenelektromotorischen Kraft scheinbar den Ohm'schen Widerstand vergrößert. Dieser „Übergangswiderstand durch Grenzpolarisierung“ ist, wie Theorie und Experiment besagen, um so grösser, je kleiner die Wechselzahl. Daher verhalten sich bei der gewöhnlich geringen Wechselzahl der Kohlrausch-Methode die Blutkörperchen ebenso, als ob sie sich an der Stromleitung durch das Blut nicht beteiligten. Je grösser die Wechselzahl aber genommen wird, um so weniger wird sich die Grenzpolarisierung geltend machen, um so kleiner muss also der Widerstand werden. Und so ist es zunächst verständlich, dass mit der Kohlrausch'schen und der beschriebenen neuen Wechselstrommethode die ganz verschiedenen Leitfähigkeitswerte erhalten werden. Zur besseren experimentellen Erläuterung dieses notwendigen Zusammenhangs zwischen Wechselzahl und Widerstand werde ich demnächst Mitteilungen über Messungen an Blutkörperchen machen, bei denen die Leitfähigkeit bei einer Serie kontinuierlich ansteigender Frequenzen bestimmt ist. Man braucht zu dem Zweck nur die gewöhnliche Kohlrausch-Methode in der Weise zu modifizieren, dass man an die Stelle des Induktoriums irgendeine Schwingungen erzeugende Vorrichtung und an die Stelle des Telefons einen Detektor setzt. Aber auch vor Mitteilung dieser in Gang befindlichen Messungen lässt sich das Zutreffen der gemachten Annahmen durch ein physiologisches Beispiel, nämlich an Hand der bekannten von Nernst entwickelten Beziehungen zwischen Reizstromstärke und Wechselzahl, einigermaßen demonstrieren. Nach Nernst kommt es bei Stromdurchgang durch ein erregbares Gebilde infolge der Änderung, welche das Verhältnis der Wanderungsgeschwindigkeiten der Ionen beim Übertritt in die Substanz der physiologischen Membranen erfährt, zu einer Konzentrationsänderung an den Phasengrenzen, und Nernst nimmt an, dass Erregung dann eintritt, wenn diese polarisatorische Konzentrationsänderung an den Membranen ein gewisses Maass überschritten hat. Bei gleichbleibender mittlerer Stromstärke muss dann der Wechselstrom um so unwirksamer werden, je frequenter er ist, bzw. je frequenter der Wechselstrom ist, um so grösser muss die

mittlere Stromstärke genommen werden, damit die zur Erregung führende Konzentrationsänderung eintritt. Dies ist in der Tat durch die Messungen von Nernst und v. Kries gezeigt worden. Ganz entsprechend muss also auch das Leitvermögen mit steigender Wechselzahl zunehmen, und zwar entsprechend der Nernst'schen Quadratwurzelbeziehung und unter der Voraussetzung einer konstanten mittleren Stromstärke anfangs rasch, dann langsamer und langsamer, und wird einem Maximum zustreben, das bei der inneren Polarisierung gleich 0 erreicht ist. Bei welcher Wechselzahl das sein wird, muss für jeden Fall experimentell entschieden werden. An Nerven und Muskeln wurde von v. Zeynek und v. Bernd¹⁾ eine Erregung mit 10^5 Schwingungen pro Sekunde bei der grösstmöglichen Stromentnahme an ihrer Apparatur nicht mehr erzielt. Meine Leitfähigkeitsmessungen sind mit 10^6 — 10^7 Schwingungen pro Sekunde ausgeführt, und damit ist vielleicht das Maximum des Leitvermögens noch nicht erreicht. So wenigstens deute ich mir vor der Hand die Tatsache, dass die Leitfähigkeitswerte bei direkter Durchleitung des hochfrequenten Wechselstroms zwar viel höher sind als die bei niedrig frequentem (s. Versuch 5 u. 6), aber immer noch nicht so hoch wie diejenigen Werte, die mit den beiden anderen Verfahren gewonnen sind, welche, wenn auch die Wechselzahl bei ihnen ebenfalls 10^6 — 10^7 beträgt, doch wesentlich verschieden sind und eigentliche Dämpfungsmessungen darstellen. Für diese Deutung spricht auch die Beobachtung, dass jetzt (s. Versuch 5—7) die Auflösung der Membranen durch Saponin, im Gegensatz zu den früheren Messungen, regelmässig doch von einer Zunahme des Leitvermögens begleitet ist. —

Zur Illustrierung des eben Gesagten mag noch eine kurze Einschaltung dienen: Es wurde, zum Vergleich mit den Messungen an den Blutkörperchen, die Leitfähigkeit von Milch, von Hühnereidotter und Hühnereiweiss bei hoher und bei niedriger Frequenz bestimmt, mit dem auf der folgenden Seite unter Versuch 10 mitgeteilten Ergebnis.

Hier finden wir also in allen drei Fällen, bei Milch, bei Eidotter und bei Eiweiss, bei hoher und bei niedriger Frequenz das gleiche Leitvermögen, wie man es nach dem Vorausgegangenen bei Mangel beschränkter durchlässiger Membranen zu erwarten hat. Also gilt auch umgekehrt: weil die erhaltenen Werte gleich sind, so

1) v. Zeynek und v. Bernd, Pflüger's Arch. Bd. 132 S. 20. 1910.

Versuch 10 vom 14. September 1912.

Leitfähigkeit in der Röhre, der Selbstinduktion parallel geschaltet.

a) Milch		b) Eidotter		c) Eiweiss	
Galvanometer-ausschlag		Galvanometer-ausschlag		Galvanometer-ausschlag	
Milch	21,4	Eidotter	29,2	Eiweiss	9,4
0,1 % NaCl	34,2	0,1 % NaCl	35,2	0,2 % NaCl	16,2
0,2 % "	26,0	0,15 % "	30,7	0,4 % "	10,6
0,3 % "	21,0	0,2 % "	27,7	0,5 % "	9,3
0,4 % "	17,5			0,7 % "	7,1
Milch	21,8				
Innere Leitfähigkeit = 0,3 % NaCl.		Innere Leitfähigkeit = 0,15 % NaCl.		Innere Leitfähigkeit = 0,5 % NaCl.	
Kohlrausch'sche Leitfähigkeit = 0,3 % NaCl.		Kohlrausch'sche Leitfähigkeit = 0,15 % NaCl.		Kohlrausch'sche Leitfähigkeit = 0,5 % NaCl.	

lehren die Versuche, dass in den untersuchten Flüssigkeiten keine von Membranen eingeschlossenen Elektrolyte vorhanden sind. Dass das etwas Selbstverständliches ist, das nicht erst eines Beweises bedarf, gilt nicht allgemein von vornherein für ausgemacht. So zählt — und zunächst auch gewiss mit Recht — Stewart¹⁾ zu den Möglichkeiten für die Erklärung der relativ geringen Leitfähigkeit von Eidotter die mechanische Isolierung eines Teiles der Elektrolyte durch die Fettsubstanzen des Dotters. Diese Erklärung kann nun ausgeschlossen werden.

Messung der inneren Leitfähigkeit von Muskeln.

Nachdem nun eine Methode zur Messung der inneren Leitfähigkeit kleinerer Zellmengen ausgearbeitet war, konnte auch mit dem Studium anderer lebender Objekte, als den Blutkörperchen, begonnen werden. Ich teile im folgenden die ersten Ergebnisse von Messungen an Muskeln mit.

I. Messungen bei Füllung der Teilkapazität mit den Muskeln.

Der kleine prismatische Trog, der dem Drehkondensator parallel geschaltet wurde (s. Fig. 1 S. 17), fasst ca. 18 ccm. Dies Muskelvolumen wird von etwa drei Oberschenkeln und drei bis vier Gastrocnemien von Fröschen mittlerer Grösse geliefert.

1) Stewart, Journ. of Pharmacol. and experim. Therap. vol. 1 p. 49. 1909.

Um die Oberschenkelmuskulatur einigermaßen intakt und frei von Knochen zu gewinnen, verfuhr ich folgendermaßen: nach Enthäuten der Schenkel werden die Reste der Obliqui und Recti entfernt, die Ansätze von Tensor fasciae latae und Gluteus magnus am Becken durch Abkratzen vom Periost des Darmbeins gelöst und die schmale Sehne des Ileofibularis am Darmbein sowie der N. ischiadicus durchschnitten. Dann wird die Ischiadicusfurche eröffnet, der Nerv und der Pyramiformis weggenommen und die Sehne des Iliacus externus vom Trochanter abgelöst. Danach wird die Gelenkkapsel des Femurkopfes aufgeschnitten, der Iliacus internus vom Becken abgetrennt und er sowohl wie die kleinen tiefen Muskeln des Oberschenkels von ihrer Ansatzstelle am Femur losgeschabt, bis etwa zwei Drittel des Femur frei sind. Nun wird vom Knie aus vorgegangen: die Sehnen von Sartorius, Graciles und Triceps werden durchschnitten und die Ansätze der Adductoren vom Femur abgelöst. Dann wird das Femur aus dem Muskelrohr herausgezogen. Endlich wird die Symphyse durchtrennt, das Darmbein abgeschnitten und vom restierenden Becken mit Pfanne so viel wie möglich mit der Schere entfernt.

Die Muskeln wurden nach der Präparation in 7%ige Rohrzuckerlösung gelegt. Für die Messung der inneren Leitfähigkeit wurde der Trog so dicht wie irgend möglich mit Muskeln vollgestopft unter Vermeidung von Luftblasen; die Zwischenräume zwischen den Muskeln waren von der Rohrzuckerlösung erfüllt. Die Füllung liess sich so dicht ausführen, dass nur 6—8% des angefüllten Raumes aus Lösung bestanden; die übrigen 92—94% waren Muskelmasse.

Ich gebe folgende Beispiele von Messungen:

Versuch 11 vom 19. Juli 1912.

16 ccm Muskeln, 1,4 ccm isotonische Rohrzuckerlösung: Fig. 10.

Die innere Leitfähigkeit der Muskulatur liegt also zwischen 0,1 und 0,2% NaCl.

Versuch 12 vom 25. September 1912.

17 ccm Muskeln, 1 ccm isotonische Rohrzuckerlösung: Fig. 11.

Die innere Leitfähigkeit entspricht also ca. 0,17% NaCl.

Die Genauigkeit dieser Leitfähigkeitswerte wird später noch erörtert werden.

II. Messungen bei Schaltung der Muskeln parallel zur Selbstinduktion.

Die früher (Fig. 4 S. 19) beschriebene Röhre zur Aufnahme der Zellen fasst von Elektrode zu Elektrode ca. 7,5 ccm. Sie wurde so dicht wie möglich mit den Gastrocnemien ausgesucht kleiner Frösche vollgestopft; es füllten davon erst 28 Stück die Röhre aus. Trotz ihrer Kleinheit liessen sich die Muskeln in der Röhre relativ

schlecht zusammendrängen; der tote Raum betrug immerhin 16 bis 17 % des Gesamtraums. Darauf ist bei der Beurteilung der gemessenen Werte später Rücksicht zu nehmen.

Bevor die Muskeln in die Röhre eingelagert wurden, wurden sie 5—6 Stunden lang in 7 %iger Rohrzuckerlösung unter öfterem Umschütteln und öfterem Lösungswechsel gewaschen. Dies geschah zu dem Zweck, die interstitiellen Elektrolyte aus den Blut- und Lymphräumen nach Möglichkeit zu entfernen. Bei den Blutkörperchen diente dem gleichen Zweck das scharfe Zusammenzentrifu-

Fig. 10.

Fig. 11.

gieren; wir konnten annehmen, dass danach die gemessene innere Leitfähigkeit quantitativ auf die Blutkörperchen zu beziehen ist. Bei den Muskeln ist es viel schwieriger, etwas Ähnliches zu erreichen. In den Trogversuchen (Versuch 11 u. 12) wurde von vornherein darauf verzichtet; die verwendeten Muskeln sind zu massig zum Auswaschen, und mit kleineren Muskeln den Trog zu füllen, kostete zu viele Frösche. Hier dagegen wurde der Versuch gemacht, möglichst ausschliesslich von

den in den Fasern enthaltenen Elektrolyten die Leitung übernehmen zu lassen, um eben allein die innere Leitfähigkeit der Muskelfasern zu bestimmen. Nach den Erfahrungen von *Urano*¹⁾ und *Fahr*²⁾ ist es ja in der Tat möglich, durch lange fortgesetztes Auswaschen die Blut- und Lymphsalze ziemlich vollständig aus den Muskeln zu entfernen. Die gelungensten Analysen von *Fahr*, die an *Sartorien* ausgeführt sind, ergaben z. B. folgendes:

	Asche	Na	K
Frische Muskeln	1,036 %	0,066	0,34
Muskeln nach 6 Stunden in Rohrzuckerlösung	0,927 %	0,007	0,32

Wohl mit Recht schliesst *Fahr* hieraus, dass die Einbusse an Aschenbestandteilen so gut wie ganz auf Rechnung der Blut- und Lymphsalze zu setzen ist; denn die notorisch in Blut und Lymphe enthaltenen Na-Salze sind aus den Muskeln weitgehend ausgelaugt, während der Gehalt an K-Salzen, welche in Blut- und Lymphflüssigkeit fast ganz mangeln, dagegen in den Muskelfasern reichlich enthalten sind, nur ganz wenig gesunken ist. Sechsstündiges Auswaschen in Rohrzuckerlösung genügt also für *Sartorien*; ein längeres Auswaschen ist nach den Angaben von *Fahr* überflüssig, und nicht nur das, sondern sogar schädlich, weil dann auch — offenbar als Ausdruck beginnender Schädigung der Muskelfasern — K-Salze vom Muskel in stärkerem Maasse losgelassen werden.

Diesen Erfahrungen gemäss habe ich auch die kleinen *Gastrocnemien*, die ich benutzte, 5—6 Stunden ausgelaugt. Ob das zur Entfernung der Blut- und Lymphsalze auch bei den *Gastrocnemien* genügte, weiss ich nicht; Aschenanalysen habe ich bisher nicht ausgeführt.

An den in dieser Weise ausgelaugten Muskeln wurde nun im Rohr die innere Leitfähigkeit mit der Schwingungsmethode und zugleich die *Kohlrausch'sche* Leitfähigkeit in der üblichen Weise mit niedrigfrequentem Wechselstrom gemessen; das *Telephonminimum* war im letzteren Fall infolge der Grenzpolarisation ziemlich verwaschen, doch wurde bei diesen grob orientierenden Experimenten kein Versuch gemacht, durch Parallelschaltung von Kapazität die Messung zu verschärfen. Ich erhielt so folgende Werte:

1) *Urano*, Zeitschr. f. Biol. N. F. Bd. 32 S. 212. 1908, und Bd. 33 S. 483. 1908.

2) *Fahr*, Zeitschr. f. Biol. N. F. Bd. 34 S. 72. 1908.

Versuch 13 vom 7. September 1912.

Im Rohr 6,3 ccm Muskeln, 1,3 ccm Zwischenflüssigkeit.

Galvanometerausschlag	Kohlrausch'sche Leitf.
Muskeln 36,0	0,03 % NaCl ca. 45 000 Ohm
0,03 % NaCl 53,7	0,04 % NaCl ca. 40 000 "
0,05 % NaCl 50,5	0,05 % NaCl ca. 30 000 "
0,1 % NaCl 40,0	0,07 % NaCl ca. 20 000 "
0,15 % NaCl 35,0	Muskeln ca. 37 000 "
0,2 % NaCl 31,5	

Das Ergebnis ist also:

Innere Leitfähigkeit der Muskeln = ca. 0,14 % NaCl, Kohlrausch'sche Leitfähigkeit = ca. 0,043 % NaCl.

Versuch 14 vom 21. September 1912.

Im Rohr 6,4 ccm Muskeln, 1,2 ccm Zwischenflüssigkeit.

a) Nach vierstündigem Liegen in Zuckerlösung:

Galvanometerausschlag	Kohlrausch'sche Leitf.
Muskeln 27,8	0,01 % NaCl ca. 128 000 Ohm
0,1 % NaCl 27,2	0,02 % NaCl ca. 70 000 "
0,05 % NaCl 33,4	0,03 % NaCl ca. 47 000 "
0,2 % NaCl 20,6	0,05 % NaCl ca. 30 000 "
	Muskeln ca. 53 000 "

b) Nach sechsstündigem Liegen in Zuckerlösung:

Galvanometerausschlag	Kohlrausch'sche Leitf.
Muskeln 30,7	Muskeln ca. 75 000 Ohm
0,05 % NaCl 34,9	
0,1 % NaCl 29,7	

Das Ergebnis ist also:

Innere Leitfähigkeit der Muskeln bei a) = 0,1 % NaCl, Kohlrausch'sche Leitfähigkeit = < 0,03 % NaCl.

Innere Leitfähigkeit der Muskeln bei b) = ca. 0,09 % NaCl, Kohlrausch'sche Leitfähigkeit = < 0,02 % NaCl.

Die in dieser Weise mit Schwingungen gemessenen Werte 0,14 % und 0,1 bzw. 0,09 % NaCl sind nun zweifellos kleiner, als der wahren inneren Leitfähigkeit entspricht. Denn erstens enthält der Raum zwischen den Elektroden der Röhre ja nicht bloss Muskulatur, sondern zwischen den Muskeln befinden sich die nicht zu vernachlässigenden Quanta von, wie gesagt, 1,3 bzw. 1,2 ccm Rohrzuckerlösung, welche vom Gesamtraum 17—16 % ausmachen. Dazu kommt aber noch, dass ein nicht geringer Bruchteil des Muskelvolumens von den Blut- und Lymphräumen repräsentiert wird, die nach der Auslaugung der Muskeln als mit Rohrzuckerlösung erfüllt anzusehen

sind. Nach den Analysen von Urano und Fahr ergibt die Berechnung für diese Räume bis zu einem Fünftel bis einem Viertel des ganzen Muskelvolumens. Infolgedessen enthält der Raum zwischen den Elektroden an leitender Muskelmasse in Versuch 13 in Wirklichkeit statt 7,6 ccm im Minimum nur 4,7 ccm und in Versuch 14 statt 7,6 ccm im Minimum nur 4,8 ccm. Die wahre durch die Schwingungen ermittelte innere Leitfähigkeit wäre danach in Versuch 13 zu $\frac{0,14 \cdot 7,6}{4,7} = 0,22\%$ und in Versuch 14 zu $\frac{0,1 \cdot 7,6}{4,8} = 0,16$ bzw. $\frac{0,09 \cdot 7,6}{4,8} = 0,14\%$ NaCl anzusetzen. Ein dritter Versuch (15) ergab, in der gleichen Weise gemessen und berechnet, eine innere Leitfähigkeit von 0,2% NaCl.

Die Leitfähigkeitsmessungen an Froschmuskeln ergaben also bisher mit den zwei beschriebenen Schwingungsmethoden folgendes:

Versuch Nr.	Leitfähigkeit bei hochfrequenten Schwingungen (innere Leitfähigkeit) in Prozent NaCl	Leitfähigkeit bei niedrigfrequenten Schwingungen (Kohlrausch'sche Leitf.) in Proz. NaCl	Bemerkungen
11	0,1—0,2 %	—	} nicht ausgelaugte Muskeln
12	0,17 %	—	
13	0,22 %	0,043 %	} mit Zuckerlösung ausgelaugte Muskeln
14	0,14 %	< 0,02 %	
15	0,2 %	0,04 %	

Aus den vorausgegangenen Erörterungen ist ersichtlich, dass den genannten Werten aus mehr als einem Grunde einige Unsicherheit anhaftet. Die ersten zwei Werte können etwas zu hoch sein, weil die Muskeln nicht ausgelaugt sind. Die anderen drei Werte, die mit der Rohrmethode gewonnen sind, müssen einerseits zu niedrig sein, weil die Rohrmethode, wahrscheinlich wegen der Polarisierung an den Zelloberflächen, zu niedrige Werte gibt (s. S. 27), andererseits ist $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$ Volumen Zwischenflüssigkeit in den Muskeln vielleicht zu hoch gerechnet¹⁾ und dementsprechend die zur Korrektur vorgenommene Umrechnung über das Ziel hinausgegangen. Trotzdem liegen, wie die Zusammenstellung zeigt, die gefundenen Werte ziemlich nahe beieinander, und man kann danach vorderhand die innere Leitfähigkeit der Froschmuskeln zu 0,1—0,2 %

1) Siehe Urano, l. c. Bd. 32 S. 212.

NaCl ansetzen — Werte, welche die Kohlrausch'sche Leitfähigkeit der Muskeln um das Fünffache und mehr übertreffen.

Was für Schlüsse sind daraus auf den Zustand der Salze in den Muskeln zu ziehen?

Den Angaben von Katz¹⁾ über die Aschenbestandteile der Muskeln entnehme ich für die Froschmuskeln folgende Daten: In 1000 g frischer Muskeln sind an Metallen enthalten:

3,0797 g K, 0,5523 g Na, 0,1566 g Ca, 0,2353 g Mg.

Die Hauptsache ist danach das Kali. Zudem lehren die zitierten Versuche von Urano und Fahr, dass das Natrium überhaupt nicht eigentlich den Muskeln, sondern der Zwischenflüssigkeit angehört. Sehen wir von Ca und Mg, welche hinter der Menge des K zurücktreten, zunächst einmal ganz ab, und berechnen wir den Salzgehalt der Muskelfasern so, als ob die Salze als Halogenalkali, etwa als NaCl, in den Muskeln enthalten wären. Wir haben dann die 3,0797 g K, 4,62 g NaCl äquivalent zu setzen. Nehmen wir nun noch mit Urano und Fahr an, dass nur vier Fünftel des Muskelvolumens Muskelmasse, das übrige Fünftel Blut- und Lymphraum ist, so bedeuten die 3,0797 g K eine äquivalente NaCl-Konzentration von 0,578 %. Nach den Analysen von Fahr enthalten die Sartorien vom Frosch noch etwas mehr K, nämlich 0,34 %; auf Kochsalz in der gleichen Weise umgerechnet bedeutet das 0,637 % NaCl. Vergleichen wir mit diesen Werten die für die innere Leitfähigkeit gewonnenen Äquivalent-Kochsalzwerte, 0,1—0,2 % NaCl, so wird eine grosse Diskrepanz offenbar, für welche eine Erklärung zu suchen ist. Es mag sein, dass diese Daten lehren, dass ein grösserer Teil der Muskelsalze so in den Muskeln gebunden ist, dass er für die Elektrizitätsleitung in Wegfall kommt. Es kann aber auch die relativ geringe Leitfähigkeit der Muskelmasse wenigstens zum Teil auch darauf beruhen, dass die 20 % Eiweisskörper, die in den Muskelfasern enthalten sind, durch Vergrösserung der inneren Reibung einen geringeren Gehalt an freien Elektrolyten vortäuschen, als in Wirklichkeit vorhanden sind. Die frühere Mitteilung (l. c. S. 216 ff.) lehrt, dass der Einfluss der Viskosität auf die innere Leitfähigkeit erst nach eingehenderen Untersuchungen, als ich bisher

1) Katz, Pflüger's Arch. Bd. 63 S. 1. 1896.

ausführen konnte, abgeschätzt werden kann. Dass wenigstens bei der hier geschilderten Rohrmethode die Viskosität die gleiche Rolle spielen muss wie bei den gewöhnlichen Leitfähigkeitsbestimmungen, folgt aus den auf Seite 30 beschriebenen Versuchen, nach denen eiweissreiche Flüssigkeiten, wie Eidotter, Hühnereiweiss, Milch, bei Durchgang hoch- und niedrigfrequenter Schwingungen die gleiche Leitfähigkeit aufweisen.

Wie dem aber auch sein mag — die Hauptfrage für mich, die zum guten Teil den Anlass für die Messungen der inneren Leitfähigkeit gab, ob die lebenden Zellen eine erheblichere innere Leitfähigkeit besitzen, d. h. ob ein erheblicher Teil der in ihnen enthaltenen Salze als frei gelöst angesprochen werden kann, muss nach den bisherigen Messungen, insbesondere denjenigen an den Blutkörperchen (siehe die frühere Mitteilung S. 219), aber auch denjenigen an den Muskeln, im positiven Sinn beantwortet werden.

Man wird vielleicht sagen, dass dies Ergebnis nicht erst des Beweises durch die Messung der inneren Leitfähigkeit bedurfte, dass das gleiche schon auf anderem und einfacherem Wege gezeigt war. Ein kurzer Überblick über die bisher in dieser Sache geäusserten Ansichten wird jedoch zeigen, dass dem nicht so ist.

Von direkten Argumenten für das Vorhandensein von Ionen im Zellinnern kommt vielleicht allein die Tatsache der Polarisierbarkeit der lebenden Zellen in Betracht. Denn die Polarisierbarkeit inkludiert Stromleitung, und zwar Stromleitung durch ein mehrphasiges System, die Zelle als die eine Phase betrachtet. Aber dies Argument kann nur dafür angezogen werden, dass überhaupt Stromleitung stattfindet; über die Quantität der leitenden Bestandteile ist nichts ausgesagt. Viel weniger Sicherheit gibt ein zweites Argument, nämlich die Existenz der Aktions- und das Zustandekommen der Ruhestrome. Dafür, dass erheblichere Mengen von freien Ionen in den intakten Zellen vorhanden sind, dafür liefern erst die von mir beschriebenen Anordnungen den ersten Beweis und führen sogar so weit, dass man sagen kann: in den Blutkörperchen ist wahrscheinlich der grösste Teil der Aschenbestandteile als freier Elektrolyt vorhanden.

Dieser Nachweis hat dann einen weiteren wichtigen Schluss im Gefolge: Da die innere Leitfähigkeit der untersuchten

Zellmassen weit grösser ist als ihre Kohlrausch'sche Leitfähigkeit, und da insbesondere die Zellen ihre innere Leitfähigkeit behalten, auch wenn sie in Nicht-leiterlösung suspendiert werden, so muss die Zelloberfläche für die Ionen ein Diffusionshindernis bilden, es muss eine für die Ionen beschränkt permeable Plasmahaut vorhanden sein.

Auch das wird vielen als eines erneuten Beweises nicht bedürftig vorkommen. Wie weit diese Ansicht zutreffend ist, wird sich abermals ergeben, wenn wir die Gründe revidieren, welche bisher für eine beschränkte Salzdurchlässigkeit angeführt wurden.

Erstens stützt man sich dafür auf die mancherlei diosmotischen Experimente. In Kochsalzlösungen, deren Konzentration grösser ist als 0,65—0,7 %, schrumpfen z. B. Froschmuskeln und nehmen für lange Zeit ein konstantes, geringeres Gewicht an, als der Norm entspricht; in Lösungen von geringerer Konzentration als 0,65—0,7 % geschieht das Gegenteil. Und ersetzt man die physiologische Kochsalzlösung durch eine mit ihr isotonische Lösung eines anderen indifferenten Salzes, z. B. von Kaliumsulfat oder sekundärem Kaliumphosphat, so kann das Ausgangsgewicht bis zu 50 Stunden fast ungeändert bleiben [Overton¹⁾]. Das sind Erscheinungen, die in der Tat weitaus am einfachsten durch die Hypothese einer Undurchlässigkeit für die Salze erklärt werden können.

Zugunsten der gleichen Hypothese kann man des weiteren einen Versuch von Otto Warburg²⁾ anführen: Aus verschiedenen Gründen ist anzunehmen, dass die Plasmahaut für die Gruppe der Narkotika, im Gegensatz zu den Salzen, durchlässig ist. Nun hemmen nach Warburg die Narkotika bei geeigneter Konzentration die Oxydationsprozesse, welche in den Blutkörperchen von Gänsen vor sich gehen; dagegen Salze, die sonst auf Zellen toxische Wirkungen entfalten, in gewisser Hinsicht aber auch den Narkotika ähnlich wirken³⁾, wie BaCl_2 und CaCl_2 , sind in isotonischer Konzentration ohne jeden Einfluss auf die Oxydationsgeschwindigkeit. Wenn das daran liegt, dass die Narkotika eindringen können,

1) Overton, Pflüger's Arch. Bd. 92 S. 115. 1902, und Bd. 105 S. 176. 1904.

2) O. Warburg, Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 70 S. 413. 1911.

3) Höber, Pflüger's Arch. Bd. 120 S. 513. 1907.

während die Salze von der Plasmahaut zurückgehalten werden, so ist zu erwarten, dass die Oxydationsprozesse der Blutkörperchen salzempfindlich werden, wenn man die Plasmahaut der Blutkörperchen, etwa durch Gefrieren, defekt macht. Dies trifft nach Warburg in der Tat zu.

Vielleicht am häufigsten wird für die Salzdurchlässigkeit die ungleiche Verteilung der Aschenbestandteile auf Zellen und Zellumgebung angeführt, also vor allem der K-Gehalt vieler tierischer Zellen gegenüber dem Na-Gehalt ihres Mediums. Man hat gerade da aber schon des öfteren eine andere Erklärung versucht: dank spezifischen Affinitäten sollen gewisse Zellbestandteile aus dem anorganischen Milieu eine Auslese treffen, also z. B. Kalium anziehen und durch organische Bindung oder durch Adsorption festlegen. Ich kann hier nicht wiederholen, für wie wenig sicher ich die bisherige Fundamentierung dieser Ansicht halte¹⁾; die Hauptsache ist: solche feste organische Bindungen, wie etwa die Bindung des Chlors im Chloroform, sind für die Alkalien in der Physiologie nicht bekannt, und die Bindungen, die man kennt, die dissoziierten Eiweiss-salze, die aus der Verbindung von Eiweiss mit Säure oder mit Lauge resultieren, können wegen ihrer Hydrolysierbarkeit²⁾ hier nicht in Frage kommen; das Alkali bzw. die Säure müssten leicht, z. B. beim Waschen der Zellen mit Rohrzuckerlösung, ausgewaschen werden können.

Aber in letzter Zeit sind noch wieder neue Versuche gemacht worden, die Plasmahauthypothese zu erschüttern und gerade speziell zu zeigen, dass die Annahme einer beschränkten Durchlässigkeit bzw. Undurchlässigkeit für die Salze ganz überflüssig ist.

Roaf³⁾ verweist hauptsächlich auf die interessanten theoretischen Erörterungen von Donnan⁴⁾. Nach den thermodynamischen Ableitungen, die Donnan gibt, resultieren eigenartige, von den gewöhnlich beobachteten weit abweichende Verteilungsgleichgewichte, wenn man durch eine Membran, wie z. B. Pergament, ein Salz, dessen eines Ion nicht dialysierfähig ist (also z. B. ein Eiweiss-salz),

1) Siehe Höber, Physik. Chemie der Zelle und der Gewebe, 3. Aufl. 1911, bes. S. 244, 249 ff.

2) Siehe Roaf, Quarterly Journ. of experim. Physiol. vol. 3 p. 171. 1910. — Handovsky, Biochem. Zeitschr. Bd. 25 S. 510. 1910. — Höber, l. c.

3) Roaf, Quarterly Journ. of experim. Physiol. vol. 5 p. 131. 1912.

4) Donnan, Zeitschr. f. Elektrochemie 1911 S. 572.

von einem gewöhnlichen Elektrolyten trennt. Unter anderem erörtert Donnan folgenden Fall: Auf der einen Seite der Membran — der Seite 2 — befinde sich etwa KCl in der Konzentration c_2 , auf der anderen — Seite 1 — ein Elektrolyt MR mit dem Metall M als Kation und dem nicht dialysierenden Radikal R , also z. B. Eiweiss, als Anion, in der Konzentration c_1 . Das Diffusionsgleichgewicht ist dann — vollständige Dissoziation und gleiche Lösungsvolumina auf beiden Seiten der Membran vorausgesetzt — nach Donnan definiert durch die Gleichung:

$$\frac{[M^+]_1}{[M^+]_2} = \frac{[K^+]_1}{[K^+]_2} = \frac{[Cl^-]_2}{[Cl^-]_1} = \frac{c_1 + c_2}{c_2} = r$$

Darin bedeuten die in eckige Klammern eingeschlossenen Zeichen die Konzentrationen der Ionen in den Lösungen 1 und 2, nachdem der Diffusionsausgleich zustande gekommen ist. Daraus folgt, dass, „wenn zu einer Seite einer Membran eine elektrolytisch dissoziierte Substanz mit nicht dialysierbarem Anion in genügend grosser, relativer Konzentration vorhanden ist, sie das Kation eines zweiten, ganz verschiedenen (und sonst völlig dialysierbaren) Elektrolyten scheinbar stark ‚anziehen‘, das Anion desselben in gleichem Maasse scheinbar ‚vertreiben‘ wird“. Denn setzen wir z. B. $c_1 = 10$, $c_2 = 1$, so ist $r = 11$, wir haben dann also:

Konzentration			
ursprünglich:		nach dem Ausgleich:	
10 R	1 Cl	10 R	—
10 M	1 K	9,17 M	0,83 M
(1)	(2)	0,917 K	0,083 K
		0,083 Cl	0,917 Cl
		(1)	(2)

K muss also von der Lösung mit nicht dialysierfähigem Anion sozusagen angesogen, Cl abgestossen werden. Diese thermodynamischen Schlussfolgerungen sind experimentell durch Donnan und Harris¹⁾ und durch Bayliss²⁾ an Systemen mit Kongorot als Kolloid verifiziert worden.

Es ist nun sehr wohl möglich, dass diese Erscheinungen so, wie Donnan meint, einmal für die Physiologie eine grosse Bedeutung gewinnen können. Dass sie aber gerade für den speziellen Fall, für

1) Donnan und Harris, Transact. of the Chemical Soc. vol. 99 p. 1554. 1911.

2) Bayliss, Proc. of the Royal Soc. of London. Ser. B. vol. 84 p. 229. 1912.

den sie Roaf mit einem blossen kurzen Hinweis heranzieht, Klärung bringen können, ist mir nicht ersichtlich. Denn wollte man etwa die Anreicherung von K im Muskel im Verhältnis zu seiner Umgebung auf ein Donnan'sches Gleichgewicht von der eben genannten Art zurückführen, so wäre erstens zu fordern, dass der Innenelektrolyt mit dem undialysablen Anion in zehnmal grösserer Konzentration vorhanden wäre als der Aussenelektrolyt; dafür fehlt jede Handhabe. Zweitens: suchte man einen Repräsentanten für M im Na^+ , so müsste im Muskelinnern elfmal mehr Na vorhanden sein als aussen. Drittens: wenn man die Aussenelektrolyte, etwa durch Auslaugung mit isotonischer Rohrzuckerlösung, entfernte, so müssten die Innenkonzentrationen sich ändern. Viertens: dem Kongorot entsprechende, d. h. erheblich dissoziierte, aber nicht hydrolysierende Elektrolyte mit dialysierungsfähigem Anion sind in den Zellen bisher nicht bekannt.

Roaf zitiert ferner Donnan, um der von Harvey¹⁾ beobachteten Erscheinung, dass Ammoniak rascher in Zellen eindringt als Natronlauge, eine andere Erklärung zu geben als die Erklärung durch Permeabilitätsdifferenz. Roaf geht dabei von der Voraussetzung aus, dass ausserhalb der Zelle NaOH in geringer Konzentration, innerhalb ein Elektrolyt NaR mit nicht dialysierfähigem Anion R in viel grösserer Konzentration anwesend ist; dann würde nach Donnan der Durchtritt von NaOH fast verhindert werden. Aber Roaf vergisst, dass die ganze Parallelisierung hinfällig wird, wenn aussen neben NaOH grössere Mengen von NaCl vorhanden sind, wie es bei dem Nachweis der verschiedenen Permeabilität für Ammoniak und Natronlauge an Zellen von Meeresorganismen zutrifft.

In seiner Kritik der Plasmahauthypothese verweist Roaf des ferneren darauf, dass der hohe Widerstand, den lebende Zellen dem elektrischen Strom entgegensetzen, auch ohne die Voraussetzung einer Impermeabilität für die anorganischen Salze zu verstehen sei. Er erinnert dafür an die Untersuchungen von Bayliss²⁾, nach welchen das System Kongorotlösung | Pergament | Salzlösung wegen der Impermeabilität der Membran für das kolloide Kongorot-Anion

1) Harvey, Journ. Experim. Zool. vol. 10 p. 507. 1911, ferner Science vol. 32 p. 565. 1910.

2) Bayliss, l. c. — Siehe ferner Höber, Physikal. Chemie der Zelle und der Gewebe, 3. Aufl., S. 493. 1911.

Gleichrichterfunktion haben kann, und folgert daraus, dass ein System Salzlösung | Pergament | Kongorotlösung | Pergament | Salzlösung für Strom in jeder Richtung, also z. B. auch für Wechselstrom, undurchlässig sein muss, trotz Durchlässigkeit des Pergamentes für das Salz. Dies gilt aber doch offenbar nur, solange kein Salz in die Kongorotlösung hineindiffundiert, was nach Donnan allein bei sehr starkem Überwiegen der molekularen Konzentration der Kongorotlösung über die Salzkonzentration möglich ist. Da nichts für derartige Verhältnisse bei den Zellen spricht, so kann das von Roaf angeführte System auch nicht als Modell einer Zelle, die danach quasi ein mit Alkalialbuminat gefülltes Pergamentsäckchen wäre, gelten.

Nicht weniger anfechtbar als die Roaf'schen Äusserungen sind die Argumente, mit denen M. H. Fischer in seiner häufig zitierten Schrift: „Das Ödem“¹⁾, gegen die Plasmahautlehre operiert. Da ich die Auffassung von Fischer schon einmal kritisiert habe²⁾, so gehe ich an dieser Stelle nur kurz auf das ein, was über die Permeabilität der Muskeln für Salze gesagt wird. Nach M. H. Fischer³⁾ ist das Wasser des Muskels Quellungswasser; der Muskel ändert seinen Wassergehalt, in verschiedene Lösungen eingelegt, nur dann, wenn die Lösungskomponenten, welche freien Zutritt zum Muskelinnern haben, den Quellungszustand der Muskelkolloide verändern; es bedarf also nicht der Annahme einer beschränkt permeablen Plasmahaut, um mit Hilfe der osmotischen Gesetze den verschiedenen Wasseraustausch, welcher die Muskeln in verschiedenen Lösungen betrifft, verständlich zu machen. Diese Anschauung begründet Fischer in der Hauptsache durch folgende Ausführungen: 1. In Wasser schwillt der ausgeschnittene Muskel, weil er Säure produziert, welche die Kolloide zur Aufquellung bringt, und weil die Salze, welche die Säurequellung hemmen können, herausdiffundieren. 2. Die Konzentration der physiologischen Kochsalzlösung ist dadurch definiert, dass die Konzentration gerade gross genug ist, dass das in die Muskeln eingedrungene Kochsalz die Quellung durch die postmortal sich bildende Säure zu hemmen vermag. 3. In der Lösung eines Nichtleiters, wie z. B. Methylalkohol, schwillt der Muskel, weil Nichtleiter die Säurequellung nicht so

1) Martin H. Fischer, Das Ödem. Dresden 1910.

2) Höber, Biol. Zentralbl. Bd. 31 S. 575. 1911.

3) Siehe besonders l. c. S. 160 ff.

wie die Salze, zu hemmen vermögen und weil die Salze des Muskels herausdiffundieren.

Dazu ist zu sagen: ad 1. Die Schwellung der Muskeln in Wasser kann gerade so gut als Osmose durch semipermeable Membranen, welche die Muskelfasern umhüllen, gedeutet werden. ad 2. Die genannte Auffassung der physiologischen Kochsalzlösung ist unrichtig, weil die Muskeln in dieser und noch besser in Ringer-Lösung stunden- und tagelang die gleiche normale Wassermenge gebunden halten können, und weil auch Zuckerlösungen, wenn sie den gleichen osmotischen Druck haben wie die Salzlösungen, den Wassergehalt der Muskeln nicht ändern, obwohl sie die Säurequellung nicht zu hemmen vermögen. ad 3. Obwohl alle Nichtleiter die Säurequellung nicht hemmen, verhalten sich die Muskeln in deren isosmotischen Lösungen doch ganz verschieden: wie Methylalkohol verhalten sich alle einwertigen Alkohole, ferner Ketone, Aldehyde, Ester u. a., kurz die lipoidlöslichen nach Overton; dagegen die Zucker, die Hexite, die Aminosäuren u. a., nämlich die lipoidunlöslichen, verhalten sich wie die Salze. Also ist auch der dritte der genannten Fischer'schen Sätze unrichtig. Dazu kommt endlich, dass sich Fischer über das ganze fundamentale Problem der Verschiedenheit der Salzverteilung auf Zelle und Zellumgebung in wenigen Sätzen mit den blossen Schlagworten Adsorption und Verteilung hinwegsetzt¹⁾. Es ist also nicht daran zu denken, dass „bei dieser Auffassung, welche die Kolloide als die maassgebenden Faktoren für die Bestimmung der von den Geweben festgehaltenen Wassermengen betrachtet, jede Notwendigkeit, irgendwelche Membranen anzunehmen, vollkommen fortfällt“²⁾.

In Summa ergibt sich also, dass keiner der neuen Gegengründe gegen die Annahme der beschränkten Durchlässigkeit der Zelloberfläche für Salze Stich hält. Wohl aber liefern die Ergebnisse meiner Messungen der inneren Leitfähigkeit den sicheren positiven Beweis für das Vorhandensein solch einer Diffusionsbeschränkung der Salze durch die Zellmembranen.

Die beschriebenen Messungen beweisen allerdings nicht, dass, wenn die anorganischen Bestandteile auf Zelle und Umgebung so

1) l. c. S. 96.

2) l. c. S. 89.

ungleichmässig verteilt sind, die Konstanz dieses Zustandes allein in der Existenz einer relativ semipermeablen Oberflächenschicht begründet ist. Die bisherigen Messungen, die, wie wir sahen, zum Teil eine im Verhältnis zu dem Aschengehalt der Zellen geringe innere Leitfähigkeit ergaben, deuten vielmehr darauf hin, dass ein Teil der Zellsalze irgendwie gebunden sein kann. Aber welcher Art diese Bindung ist, darüber lassen sich meiner Meinung nach keine bestimmten Vorstellungen entwickeln.

Übrigens kann ich nur wiederholen, dass die angegebenen Werte für die innere Leitfähigkeit bis zu einem gewissen Grad als provisorische zu betrachten sind, weil den Methoden noch offenbare Mängel anhaften, welche der notwendigen und, wie wir früher sahen, auch möglichen Korrektur harren. Ist diese ausgeführt, dann wird es an der Zeit sein, bestimmten weiteren angreifbaren Fragen näher zu treten. So ist zu untersuchen, ob sich die innere Leitfähigkeit bei der Betätigung, z. B. bei der Betätigung von Muskeln, ändert, eine Frage, welche im Hinblick auf die Theorie der bioelektrischen Ströme von Interesse ist; die Versuche, die ich in dieser Richtung angestellt habe, haben bisher ein negatives Ergebnis gehabt, was aber auf Rechnung der noch nicht genügenden Empfindlichkeit meiner Methoden gesetzt werden kann. Es wäre ferner von Interesse, festzustellen, ob sich mit der Entwicklung des Eies, von der Befruchtung angefangen, die innere Leitfähigkeit ändert; Backman¹⁾ hat mit Runnström und Sundberg jüngst Versuche veröffentlicht, denen zufolge die Befruchtung der Froscheier von einer starken Reduktion des osmotischen Druckes bis auf ein Zehntel des ursprünglichen Wertes und die weitere Entwicklung der Embryonen von einer allmählichen Rückerhebung des osmotischen Druckes begleitet ist; die Druckverminderung wird von den Autoren vermutungsweise mit der Adsorption von Salzen in Zusammenhang gebracht. Die Methoden der Messung der inneren Leitfähigkeit werden wohl erlauben, diese interessanten Entwicklungsvorgänge weiter aufzuklären. Es wäre ferner zu untersuchen, wie sich die innere Leitfähigkeit beim Reifungsprozess von Früchten, wie bei der Turgorregulation von Pflanzenzellen, Anatonose und Katatonose, wie bei dem Import und Export von Salzen von seiten der Pflanzenzellen gestaltet. Die weitere

1) Backman, Runnström und Sundberg, Pflüger's Arch. Bd. 144 S. 287. 1912; Bd. 146 S. 185. 1912; Bd. 148 S. 141. 1912.

Durchbildung der Methodik wird also voraussichtlich für die Physiologie von allgemeinerer Bedeutung sein.

Zum Schluss erlaube ich mir, wiederum dem Direktor des physikalischen Institutes der Universität, Herrn Geheimrat *Dieterici*, für die bereitwillige Gewährung der Mittel seines Institutes zur Förderung meiner Untersuchungen und Herrn Privatdozent Dr. *Zahn* für manchen Ratschlag bei der Ausarbeitung der Versuchstechnik an dieser Stelle meinen besten Dank auszusprechen.

Zusammenfassung.

1. Die früher beschriebene Methode, die innere Leitfähigkeit von Zellen aus der Dämpfung von elektrischen Schwingungen zu bestimmen, wird so abgeändert, dass statt 100 ccm zur Messung schon ca. 15 ccm Zellen ausreichen. Die früher an Blutkörperchen gewonnenen Ergebnisse werden mit dem modifizierten Verfahren bestätigt.

2. Es wird eine Art *Kohlrausch'sche* Leitfähigkeitsmessung beschrieben, bei welcher an Stelle des niedrigfrequenten Wechselstroms Schwingungen verwendet werden. Die Leitfähigkeit der Blutkörperchen ist bei dem hochfrequenten Wechselstrom viel grösser als bei dem niedrigfrequenten; ihr Wert nähert sich dem durch die Dämpfungsmessungen gefundenen Wert für die innere Leitfähigkeit. Zur Messung genügen wenige Kubikzentimeter Zellen.

3. Mit beiden Methoden wird die innere Leitfähigkeit von Frostmuskeln bestimmt; dieselbe entspricht der Leitfähigkeit einer 0,1—0,2%igen Kochsalzlösung.

4. Es wird eine Anzahl neuer Einwände gegen die Annahme einer beschränkten Permeabilität der Zelloberfläche, der Plasmahaut, kritisiert und darauf hingewiesen, dass die Tatsache einer erheblichen inneren Leitfähigkeit, welche die gewöhnliche *Kohlrausch'sche* Leitfähigkeit weit übersteigt, den direkten Beweis der beschränkten Permeabilität der Plasmahaut bedeutet.