DIE NATURWISSENSCHAFTEN

WOCHENSCHRIFT FÜR DIE FORTSCHRITTE DER NATURWISSENSCHAFT, DER MEDIZIN UND DER TECHNIK

HERAUSGEGEBEN VON

DR. ARNOLD BERLINER UND PROF. DR. AUGUST PÜTTER

Achter Jahrgang.

25. Juni 1920.

Heft 26.

Das Gesetz der Reizschwelle.

Von A. Pütter, Bonn.

Die Reizvorgänge an Tier und Pflanze scheinen einem Versuch, Lebensvorgänge in gesetzmäßige Abhängigkeit von physikalischen oder chemischen Bedingungen zu bringen, ganz besondere Schwierigkeiten zu bieten. In der bunten Mannigfaltigkeit der Erregungs- und Lähmungsvorgänge scheint viel eher unübersehbare Willkür als strenge Gesetzmäßigkeit zum Ausdruck zu kommen. Es soll die Aufgabe dieser Zeilen sein, an einem Beispiel zu zeigen, welche wichtigen Schritte auch auf diesem Gebiet schon gemacht sind in der Richtung auf eine physikalisch-chemische Analyse der Lebensvorgänge.

1. Die Schwellenreizung durch den elektrischen Strom.

Der elektrische Strom kann in sehr verschiedener Form als Reiz angewandt werden. Man kann konstante Ströme oder Wechselströme, kann Kondensatorentladungen oder Induktionsschläge benutzen. Für jede Art der Reizung steht die experimentelle Forschung vor der Aufgabe, die Bedingungen festzustellen, unter denen ein reizbares System (meist ein peripherer Nerv oder ein Muskel) den Reiz gerade noch oder gerade nicht mehr mit einer Erregung beantwortet. So ist bei einem konstanten Strom festzustellen, welche *Zeit* bei einer gewissen *Stromstärke* erforderlich ist, damit die Schwellenreaktion eintritt. Bei Wechselströmen handelt es sich darum, die Beziehung zwischen der Anzahl der *Polwechsel* in der *Sekunde* und der geringsten *Stromstärke*, die noch eine Erregung bewirkt, zu ermitteln. Bei Kondensatorentladungen muß festgestellt werden, in welcher Beziehung das *Potential* und die *Kapazität* des Kondensators stehen müssen, damit seine Entladung eine Schwellenerregung bewirkt.

Die experimentellen Resultate waren wenig durchsichtig, so daß es nicht möglich war, eine Bedingung anzugeben, die für alle die genannten Fälle als notwendig und hinreichend zur Kennzeichnung des Zustandes gelten konnte, bei dem eine Erregung eintritt. Den großen grundsätzlichen Fortschritt in der Frage nach der Bedingung der Schwellenerregung brachte die Untersuchung von *Nernst* (3) über die Theorie des elektrischen Reizes. Die außerordentlich fruchtbare Grundvorstellung, von der er ausging, war die, daß eine eben merkliche Erregung dann eintritt, wenn an einer Stelle in dem erregbaren Gebilde die *Konzentration* bestimmter Stoffe eine

gewisse Erhöhung gegenüber dem ungereizten Zustande erfahren hat. Für den elektrischen Strom konnte diese sehr allgemeine Vorstellung näher bestimmt werden. Als die Stoffe, deren Konzentrationsänderung zur „Erregung“ führt, betrachtet *Nernst* die *Elektrolyte* der lebenden Systeme. Diese Annahme ist unbedingt die nächstliegende, denn alle lebenden Zellen und Gewebe sind „Leiter zweiter Ordnung“, d. h. Leiter, die den elektrischen Strom nur unter Stoffverschiebung leiten. Diese Stoffverschiebung besteht in einer Wanderung der Ionen zu den Stellen, an denen der Strom in die lebenden Systeme eintritt (physiologische Anode) und an denen er sie verläßt (physiologische Kathode). Durch diese Ionenverschiebung kommt es aber zu einer Konzentrationsänderung nur da, wo *Membranen* sich der Wanderung der Ionen entgegenstellen. In allen lebenden Systemen finden sich Membranen oder Grenzschichten mit Membraneigenschaften, wie diese Theorie sie erfordert, reichlich vor.

Die Frage, welche Konzentrationsänderungen beim Durchgang des Stromes durch ein lebendes System entstehen, wird in dieser Formulierung zu einer speziellen Aufgabe der Lehre von der Polarisation an Membranen. Die theoretische Physik ist in der Lage, die Frage zu beantworten, wie groß die Konzentrationsänderung in der Nähe der Membran, an der die Polarisation stattfindet, in einem beliebigen Zeitpunkte ist. *Nernst* hat zunächst nicht die strenge Theorie dieser Konzentrationsänderung entwickelt, sondern nur eine angenäherte Theorie, die sich durch große Einfachheit der Resultate auszeichnet. Der Grundgedanke der Theorie ist der: die Verschiebung der Ionen nach den Polen erfolgt proportional der jeweiligen *Stromstärke*; der Konzentrationszunahme an den Membranen wirkt aber entgegen die *Diffusion*, die die Ionen wieder von der Membran, in deren Nähe sie in höherer Konzentration vorhanden sind, hinwegführt. Die tatsächliche Konzentrationszunahme ist also von dem Verhältnis der beiden Vorgänge abhängig, von denen der eine ein Konzentrationsgefälle zu schaffen, der andere es auszugleichen strebt.

Sehr schwierig werden die Verhältnisse dadurch, daß die Membranen, durch die der Strom hindurchgeht, in sehr geringer Entfernung voneinander stehen. Da einer Konzentrationszunahme an einer Membran stets eine Konzentrationsabnahme der gleichen Ionen an der anderen (dem anderen Pol entsprechenden) Membran entspricht, so entstehen sehr verwickelte Bedingun-

gen für die Diffusion. Wären die beiden Membranen, an denen die Pole liegen, unendlich weit voneinander entfernt, so würden die Diffusionsvorgänge an ihnen sich gegenseitig nicht stören. Das gäbe eine große Vereinfachung in der theoretischen Behandlung der Frage, und diese Vereinfachung hat *Nernst* eingeführt. Es ist dadurch von vornherein ausgeschlossen, daß die Formeln, die *Nernst* entwickelt, für Reize gelten können; die längere Zeit einwirken, denn in diesem Falle müssen sich die Konzentrationsänderungen in merklicher Weise über den ganzen Abstand der Membranen erstrecken; das vereinfachte Gesetz ist das Gesetz der Momentanreizung.

Die Nernstschen Gesetze lassen sich in folgender Weise aussprechen. Gleiche Konzentrationsänderungen werden in den reizbaren lebenden Systemen durch elektrische Ströme unter folgenden Bedingungen hergestellt:

a) Für konstanten Strom, wenn das Produkt aus der Stromstärke (i) und der Wurzel aus der Durchströmungszeit (t) einen bestimmten (für das einzelne System charakteristischen) Wert erreicht hat, wenn also die Gleichung gilt:

$$i\sqrt{t} = \text{konst.} \quad (1)$$

b) Für Wechselströme (reine Sinusströme), wenn der Quotient der Stromstärke (i) und der Wurzel aus der Zahl der ganzen Polwechsel pro Sekunde (m) einen bestimmten Wert erreicht hat, wenn also die Gleichung gilt:

$$\frac{i}{\sqrt{m}} = \text{konst.} \quad (2)$$

c) Für Kondensatorentladungen, wenn das Produkt aus dem Potential (r) und der Wurzel der Kapazität (C) einen bestimmten Wert erreicht hat, wenn also die Gleichung gilt:

$$r\sqrt{C} = \text{konst.} \quad (3)$$

Diese gleichen Konzentrationsänderungen bewirken die gleichen Veränderungen an den reizbaren Systemen, nämlich eine eben merkliche Erregung.

Eine große Zahl experimentell ermittelter Tatsachen konnte durch diese Gesetze in einheitlicher Weise erklärt werden, und wie auch der weitere Ausbau der Theorie die Gleichungen verwickelter gestalten mag: als Näherungsformeln und damit für didaktische Zwecke werden sie stets wertvoll bleiben. Wer aber nach größerer Schärfe in der Ableitung der Theorie strebt, der wird schon den Umstand störend empfinden, daß diese Näherungsformeln die Grenzfälle nicht richtig geben. Es ist eine feststehende Beobachtungstatsache, daß ein konstanter Strom, um überhaupt eine Erregung bewirken zu können, eine gewisse mindeste Stärke haben muß, die durch langdauernde Einwirkung nicht verkleinert werden kann. Nach der Gleichung (1) aber müßte bei sehr langdauernder Einwirkung eine minimale, von Null kaum verschiedene Stromstärke zur Erregung hinreichen. Ähnlich liegen die Dinge bei der Reizung durch Wechselströme und Kon-

densatorentladungen. Hier setzt die Erweiterung der Nernstschen Theorie durch *Hill* (6) ein, die auf die Vereinfachung verzichtet, die *Nernst* gemacht hatte (s. o.) und die Wirkung berücksichtigt, die es hat, daß die Pole an den beiden Membranen in endlicher Entfernung (a) voneinander liegen.

Für den konstanten Strom gibt diese genauere Theorie nicht mehr die Bedingung

$$i\sqrt{t} = \text{konst.}$$

sondern die recht verwickelte:

$$i \left[\frac{v}{k} \left(\frac{a}{2} - b \right) - \frac{4v}{k} \cdot \frac{a}{\pi^2} \cdot \cos \frac{\pi b}{a^2} e^{-k \frac{a^2}{\pi^2} t} \right] = \text{konst.}$$

In dieser Gleichung kommen außer der Stromstärke (i) und Reizdauer (t) noch vier Konstanten vor, nämlich: der Abstand der beiden polarisierten Membranen (a), die Entfernung von der Membran, in der der Punkt liegt, für den die Konzentrationsänderung berechnet werden soll (b), der Diffusionskoeffizient der wirksamen Ionenart (k) und die Zahl v , die die Wirkung der Einheit des Stromes mißt. Der Zahlenwert von v ist umgekehrt proportional der Valenz der wirksamen Ionenart. Da man $b = 0$ setzen kann, behält man noch drei Konstanten, von denen die Konzentration in unmittelbarer Nachbarschaft der Membran abhängt.

Für Wechselstrom und Kondensatorentladungen werden die Gleichungen noch wesentlich verwickelter, sie sollen hier nicht mitgeteilt werden. Was die Anwendung der Theorie betrifft, so geht zunächst aus ihr hervor, daß bei unendlich langer Reizzeit ($t = \infty$) eine endliche Stromstärke nötig ist, um Erregung zu bewirken, eine Stromstärke, die sich (für $b = 0$) aus der Gleichung

$$i = \text{konst.} \cdot \frac{2k}{v \cdot a}$$

berechnen läßt. Die Übereinstimmung zwischen Theorie und Beobachtung ist sehr befriedigend, sie versagt nicht, wie die vereinfachte Nernstsche Theorie, bei längeren Reizzeiten. Die folgende Tabelle 1 mag dies an einem Beispiel erläutern. Als Objekt diente der Nervus Ischiadicus der Kröte. Die Überlegenheit der Darstellung nach *Hill* ist höchst augenfällig.

Tabelle 1.

Reizzeit ¹⁾ $t \cdot 10^6$	Reizstärke i beobachtet nach <i>Keith</i> <i>Lucas</i>	Reizstärke i berechnet	
		nach <i>Nernst</i> $i = \frac{52}{\sqrt{t}}$	nach <i>Hill</i> $i = \frac{0,086}{1 - (0,73)(0,758)^{1000t}}$
430	$i = 0,245$	0,250	0,244
870	0,179	0,176	0,201
1700	0,152	0,126	0,158
3500	0,119	0,0878	0,119
7000	0,091	0,0621	0,096
∞	0,086	0	0,086

¹⁾ Als Zeiteinheit ist hier also 1 millionstel Sekunde = $\frac{1}{1000000}$ s gewählt.

In entsprechender Weise ist die Hillsche Ableitung für Wechselströme und Kondensatorentladungen der einfacheren Nernstschen überlegen.

Bis hinab zu Reizzeiten von etwa $0,07 \sigma^1$ stehen die beobachteten Werte der Reizstärke in bester Übereinstimmung mit der Theorie. Für noch kürzere Reizzeiten treten dagegen, gleichviel ob man nach *Nernst* oder *Hill* berechnet, typische Unterschiede zwischen den beobachteten und berechneten Werten hervor, und zwar sind stets größere Reizstärken erforderlich, als die Theorie vorhersagt. Ein Beispiel (*Nervus Ischiadicus* des Frosches), bei dem die Reizzeiten bis etwa $0,02 \sigma$ hinuntergehen, mag die Grenzen der Theorie deutlich machen.

Tabelle 2.

Reiz- zeit $t \cdot 10^6$	Reiz- stärke be- obachtet von <i>Gilde- meister</i> u. <i>Weiß</i> (5) $i =$	Reizstärke berechnet	
		a) nach <i>Hills</i> Formel $i = \frac{0,0585}{1 - (0,82)(0,35)^{1000t}}$	b) mit Korrektur für kürzeste Reizzeiten $i = \frac{0,0585 \cdot e^{550 \cdot t^{-2}}}{1 - (0,82)(0,35)^{1000t}}$
0	—	0,325	∞
17 ²⁾	0,800 {	0,308	2,05
22 ²⁾		0,303	0,934
26	0,640	0,293	0,631
34	0,480	0,280	0,454
42	0,400	0,276	0,377
55	0,320	0,260	0,312
68,5	0,280	0,246	0,277
83	0,240	0,234	0,253
95	0,224	0,224	0,238
107	0,208	0,216	0,226
124	0,192	0,209	0,215
165	0,176	0,190	0,190
207	0,160	0,172	0,172
239	0,144	0,160	0,160
413	0,128	0,124	0,124
598	0,112	0,105	0,105
784	0,096	0,092	0,092
1197	0,080	0,082	0,082
∞	—	0,0585	0,0585

Die Abweichungen (für die Zeiten, die kleiner als $83 \cdot 10^{-6}$ sind) zwischen der Berechnung nach *Hill* und der Beobachtung sind aus dem Vergleich zwischen dem zweiten und dritten Stab leicht zu ersehen. Ihre Erklärung dürfte in der Richtung zu suchen sein, daß die einfache Annahme, wonach die Schwellenreizung eintritt, wenn eine gewisse Konzentration erreicht ist, noch einer Ergänzung bedarf; etwa derart, daß diese Konzentration in einem gewissen *Raum* herrschen, oder eine gewisse *Zeit* hindurch bestehen bleiben muß. Eine genaue Formulierung dieser Annahme und eine darauf fußende mathematische Ableitung der

¹⁾ 0,07 tausendstel Sekunden = 70 millionstel Sekunden.

²⁾ Bei den kürzesten Reizzeiten macht sich der mittlere Fehler der Zeitmessung, der $4 \cdot 10^{-6}$ Sekunden beträgt, stark geltend. Einer Intensität von 0,8 würde eine Reizzeit von $22,9 \cdot 10^{-6}$ entsprechen.

Bedingungsgleichung für die Schwellenerregung liegt bisher noch nicht vor. Näherungsweise kann man den angedeuteten Bedingungen dadurch Rechnung tragen, daß man den Wert von i mit einem Faktor (φ) multipliziert, der die Form hat $\varphi = e^{kt^{-2}}$. Wie der letzte Stab der Tabelle 2 zeigt, erhält man eine sehr vollständige Übereinstimmung zwischen Beobachtung und Berechnung, wenn man $k = 550$ setzt. Führt man diesen Faktor ein, so erhält man auch einen richtigen Grenzwert für eine Reizung, deren Dauer $t = 0$ ist. Nach *Hill* würde für $t = 0$ der Wert von $i = 0,325$ sein, während er sinngemäßerweise ∞ werden muß, was nach Einführung des Faktors φ der Fall ist. Es würden nach dieser erweiterten Gleichung bei ganz kurzen Reizzeiten sehr große Reizstärken erforderlich sein, z. B. für $t = 0,015 \sigma$ würde $i = 0,4$ sein, für $t = 0,01 \sigma$ $i = 80,0$, für $t = 0,009 \sigma$ $i = 290$, für $t = 0,008 \sigma$ $i = 1650$ und für $t = 0,007 \sigma$ $i = 23\,000$. Über die Wirkung konstanter Strömung von so kurzer Dauer liegen keine Beobachtungen vor, aber die Erfahrungen über die Wirkungslosigkeit von Wechselströmen mit sehr hohen Unterbrechungszahlen sprechen dafür, daß die physiologische Wirkung bei Reizzeiten von der Größenordnung $\frac{1}{100\,000}$ Sekunde und weniger rapide abnimmt.

2. Die Schwellenreizung durch Licht.

Im Jahre 1908 fand *Fröschel* (2) an den Keimpflanzen der Gartenkresse (*Lepidium sativum*) und 1909 unabhängig von ihm *Blaauw* (4) an den Keimpflanzen des Hafers (*Avena sativa*) eine sehr bemerkenswerte Gesetzmäßigkeit in bezug auf die Wirkung des Lichtes. Die Untersuchungsobjekte der beiden Forscher krümmen sich bei einseitiger Belichtung nach der Lichtquelle hin, und zwar erfolgt diese Krümmung immer dann, wenn eine gewisse *Lichtmenge* die Keimpflanze getroffen hat. Ob diese Lichtmenge in kurzer oder langer Zeit zugeführt wird, ist für den Reizerfolg gleichgültig, erfordert wird nur, daß das Produkt von Lichtstärke und Belichtungsdauer konstant ist. Nennen wir die Lichtstärke J und die Belichtungszeit („Präsentationszeit“) t , so ist also die Bedingung für den Eintritt der Reizung ausgedrückt durch die Gleichung:

$$J \cdot t = \text{konst.}$$

In *Blaauws* Versuchen wuchsen die Zeiten der Belichtung von $\frac{1}{1000}$ Sekunden bis zu 43 Stunden (also im Verhältnis von 1 : 155 Millionen), die Lichtstärken, die notwendig waren, um eine Schwellenreizung hervorzurufen, nahmen dabei von 26 520 Meterkerzen bis auf 0,000 17 Meterkerzen ab (also im Verhältnis von 1 : 146 Millionen). Das Produkt von Lichtstärke und Belichtungszeit war annähernd konstant und betrug im Mittel 21 Meterkerzensekunden. Die Genauigkeit dieser Zahl ist allerdings nicht sehr groß, denn die tatsächlich beobachteten Werte lagen zwischen 16,2 und 27,5 M.K.S., d. h. der höchste Wert war

um 70 % höher als der geringste. Immerhin erwies sich die Regel von der Konstanz der Lichtmenge, die zur Schwellenreizung nötig ist, als sehr bedeutsam und hat dementsprechend auch in der Pflanzenphysiologie eine große, ja vielleicht eine zu große, Wertschätzung errungen.

Wenn Licht auf eine photographische Platte einwirkt, so ist die Stärke der Schwärzung, d. h. die *Menge* der durch das Licht chemisch veränderten Substanz, entsprechend dem Gesetz von *Bunsen* und *Roscoe* proportional der *Lichtmenge*. Es tritt also eine Schwärzung bestimmter Stärke ein, wenn das Produkt von Lichtstärke und Belichtungszeit einen gewissen Wert erreicht. Die Pflanzen, die unter der Wirkung einer bestimmten Lichtmenge eine eben merkliche Krümmung zeigen, scheinen sich also nicht anders zu verhalten als photographische Platten, in denen durch eine gewisse Lichtmenge eine bestimmte Menge photochemischer Umwandlungsprodukte entstanden ist, und wir könnten das Schwellengesetz für Lichtreizung so zu fassen versuchen, daß wir sagen: eine Lichtreizung erfolgt, wenn in dem reizbaren System eine bestimmte Menge photochemischer Umwandlungsprodukte entstanden ist.

Wenn wir aber versuchen, die einfache Form des Schwellengesetzes, die wir bei den Pflanzen fanden, auf die Lichtreizung des menschlichen Auges zu übertragen, so versagt es in einer ganz bestimmten Weise. Die Untersuchungen über die Abhängigkeit zwischen Lichtstärke und Einwirkungszeit, die zu einer eben merklichen Helligkeitsempfindung erforderlich sind, führen zu keiner einfachen Formulierung.

Es ist ja eine allbekannte Beobachtungstatsache, daß dem menschlichen Auge die Fähigkeit fehlt, die Wirkung der Lichtmengen, die es in längerer Zeit treffen, zu summieren. Wenn der Astronom mit gut ausgeruhtem (völlig dunkeladaptiertem) Auge ins Fernrohr blickt, so sieht er die Sterne, die das Rohr unter den gegebenen Umständen zu zeigen vermag, sogleich. Was er nicht binnen der ersten Sekunde erkennen kann, erkennt er auch in Stunden nicht, und so bleibt die Unzahl der lichtschwachen Objekte dem Auge unzugänglich, während die photographische Platte geduldig die Lichtspuren viele Stunden lang ansammelt, bis endlich eine erkennbare Schwärzung eingetreten ist.

Die genauere Untersuchung führt zu dem Ergebnis, daß die geringste Lichtstärke, die zur merklichen Erregung des Auges nötig ist, schon bei einer Belichtungsdauer von 0,5 bis 0,6 Sekunden erreicht wird. Längere Belichtungsauern machen keine geringeren Lichtstärken wahrnehmbar.

Beträgt die Belichtungszeit etwa 0,5 bis 0,05 Sekunden, so besteht, wie *v. Kries* (1) feststellte, eine verwickelte Abhängigkeit zwischen Lichtstärke und Belichtungszeit. Diese Beziehung ist zwar derart, daß der kürzeren Belichtungszeit die größere Reizstärke entspricht, aber das Produkt

dieser beiden Größen ist nicht konstant, es ist vielmehr um so größer, je geringer die Lichtstärke ist. Erst wenn die Belichtungszeit kürzer als 0,05 Sekunden wird, gilt auch für das Auge die Regel von der Konstanz der Lichtmenge. Die Gültigkeit dieser Regel ist bis zu Belichtungszeiten von 0,002 Sekunden (2σ) hinab geprüft und bestätigt worden.

Wie erklärt sich dieser Unterschied zwischen der Reizwirkung des Lichtes bei der Pflanze und im Auge des Menschen? Ein Verständnis hierfür können wir gewinnen, wenn wir die Vorgänge, die bei der Lichtreizung ablaufen, etwas näher verfolgen. Die Wirkung, die das Licht in den lebenden Systemen bei der Reizung ausübt, besteht darin, daß es die Geschwindigkeit einer Reaktion erhöht, in der bestimmte Stoffe ineinander übergehen. Um die Vorstellungen etwas greifbarer zu gestalten, wollen wir die Stoffe, die unter der Wirkung des Lichtes rascher umgewandelt werden, als „*sensible Stoffe*“ oder „*S-Stoffe*“ bezeichnen, die Verbindungen, die dabei entstehen als „*Erregungsstoffe*“ oder „*R-Stoffe*“. Die *Menge* der *R-Stoffe*, die in der Zeiteinheit entsteht, muß proportional der zugeführten *Lichtmenge* sein (Grundgesetz der Photochemie), muß aber außerdem noch von der jeweilig vorhandenen Konzentration der *S-Stoffe* abhängen. Die *S-Stoffe*, die bei dem photochemischen Vorgang aufgebraucht werden, müssen ständig nachgeliefert werden. Wir wollen das Ausgangsmaterial, aus dem sie entstehen, als *A-Stoffe* bezeichnen. (Pütter 8.)

Die Reaktionen zwischen den *A*-, *S*- und *R*-Stoffen sollen dem Massenwirkungsgesetz folgen. Sie laufen in einem bestimmten, räumlich begrenzten, Teil der lebenden Systeme ab, den wir uns durch eine Membran abgegrenzt denken und als Reizraum bezeichnen. Die nächstliegende Annahme, die wir über die Beziehung der gekennzeichneten stofflichen Umwandlungen zum Reizvorgang machen können, ist die, daß eine eben merkliche Erregung eintritt, wenn die *Konzentration* der *R-Stoffe* im Reizraum eine gewisse Höhe erreicht hat. Jeder Konzentrationserhöhung wirkt die *Diffusion* entgegen; wir werden daran denken müssen, daß die *R-Stoffe* durch die Membran, die den Reizraum umgibt, hinausdiffundieren, so daß die wirklich herrschende Konzentration der *R-Stoffe* bestimmt ist durch das Verhältnis der durch das Licht beschleunigten Reaktion einerseits und der Diffusion andererseits.

Faßt man diese Vorstellungen über den Reizvorgang mathematisch, so erhält man einen Ausdruck, der die Beziehungen zwischen der Konzentration der *R-Stoffe*, der Lichtstärke (*J*) und der Reizzeit (*t*) darstellt. Da die Konzentration der *R-Stoffe* einen konstanten Wert erreichen soll, wenn die eben merkliche Erregung eintritt, so erhalten wir die Bedingungsgleichung:

$$\frac{q}{r(1+q)} \left(100 + \frac{c \cdot r}{r-1-q} \cdot e^{-(1+q)t} + d \cdot e^{-rt} \right) = \text{konst.}$$

In dieser Gleichung ist $q = q_0 (1 + J)$ und bedeutet die Reaktionskonstante, die die Geschwindigkeit der Umwandlung der S -Stoffe in die R -Stoffe mißt, und deren Größe von der Lichtstärke J abhängt (q_0 bedeutet den Wert dieser Reaktionskonstante bei Abwesenheit von Licht); r ist der Diffusionskoeffizient für die R -Stoffe, die durch die Membran des Reizraumes hindurch diffundieren. Die Buchstaben c und d bedeuten Integrationskonstanten, deren Zahlenwert durch die Anfangsbedingungen bestimmt ist. Mit Hilfe dieser Gleichung¹⁾ lassen sich nun in der Tat die scheinbar so grundverschiedenen Erfahrungen über die Schwellenreizung des menschlichen Auges und der Pflanzen einheitlich beschreiben.

Während nach der Regel der konstanten Lichtmengen ($J \cdot t = \text{konst.}$) bei genügend langer Reizdauer eine minimale Lichtstärke zur Schwellenreizung hinreichen soll, läßt die theoretisch abgeleitete Gleichung erkennen, daß auch bei unendlicher Reizzeit eine endliche Lichtstärke nötig ist, die sich aus der Gleichung

$$\frac{100 q}{r(1 + q)} = \text{konst.}$$

ergibt. Es folgt ferner aus der Gleichung, daß für kleine Werte von t , d. h. für kurze Reizzeiten, das Produkt von $J \cdot t$ merklich konstant wird, während für große Werte von t nicht das Produkt $J \cdot t$, sondern die Intensität J praktisch konstant wird.

Zwischen die beiden Gebiete, die dadurch ausgezeichnet sind, daß in dem einen die Lichtstärke, die zur Schwellenreizung nötig ist, umgekehrt proportional der Zeit ist, in dem anderen dagegen ganz unabhängig von der Zeit, schiebt sich ein Gebiet, in dem zwischen der Reizzeit und der Reizstärke eine verwickelte Abhängigkeit besteht. Gerade dieses Gebiet wird am besten den Wert der Theorie zeigen, wenn es gelingt, die undurchsichtigen Zahlenverhältnisse von Lichtstärke und Belichtungszeit, die die Beobachtung ergibt, aus der Theorie richtig abzuleiten. Das ist in der Tat der Fall, wie die folgende Zusammenstellung zeigt. Die beobachteten Werte stammen von v. Kries (1).

Schwellenreizung des Auges.

Reizintensität J	Produkt $J \cdot t$	
	beobachtet nach v. Kries	berechnet nach Pütter
1,00 (1,15) ²⁾	2,17	∞ (2,17)
1,31	1,96	1,92
1,45	1,65	1,74
1,72	1,59	1,52
1,99	1,51	1,39
2,24	1,27	1,36
5,06	1,14	1,13

¹⁾ Die ausführlichere Entwicklung der Gleichung und der in ihr benutzten besonderen Einheiten für die Konzentration der R -Stoffe, die Zeit und die Reizstärke sind zu vergleichen bei Pütter (8).

²⁾ Der Reizstärke $J = 1,0$ entspricht nach der Definition die Reizzeit $t = \infty$, dem Produkt $J \cdot t = 2,17$ würde eine Reizstärke $J = 1,15$ entsprechen.

Sind damit die Verhältnisse am menschlichen Auge aufgeklärt, so bleibt noch die Frage zu beantworten, warum die Experimentalforschung bei den Pflanzen nicht über das Gebiet hinausgekommen ist, in dem näherungsweise eine konstante Lichtmenge zur Schwellenreizung erforderlich ist. Es liegt dies einmal daran, daß die Verminderung der Konzentration der R -Stoffe durch die Diffusion bei den Pflanzen in der Tat viel geringer ist als beim Menschen, was auf die größere Dicke der Membranen, die den Reizraum abschließen, und auf die viel erheblichere absolute Größe der lichtreizbaren Elemente der Pflanze zurückzuführen ist. Für eine Zapfenzelle der Fovea centralis des menschlichen Auges ist der „Reizraum“ durch das Außenglied des Zapfens gegeben, dessen Dicke, bei zylindrischer Gestalt und ca. 40 μ Länge, nur 0,6 bis 0,7 μ beträgt. Die Reizräume der Pflanzen können wir zwar nicht so genau abgrenzen, doch ist ihre Lineardimension wohl eher nach Hunderten μ zu messen, also mehrere hundert mal größer. Der zweite Grund, weshalb die Abweichungen von der Regel der konstanten Lichtmenge bei den Pflanzen nicht so augenfällig werden, liegt in der geringeren Genauigkeit der pflanzenphysiologischen Feststellungen. Wenn man mit einem Beobachtungsfehler von 70 % rechnen muß, so kann eine Abweichung von der Regel der konstanten Lichtmengen erst bei Lichtstärken deutlich werden, die die absolute Schwellenintensität nur um einige Zehntel übertreffen. Wenn auf diese Verhältnisse genauer geachtet wird, werden sich aber auch bei Pflanzen die Abweichungen von der Regel der konstanten Lichtmengen bei geringen Lichtstärken finden, ja der folgende Fall der Lichtreizung des Pilzes *Phycomyces nitens*, ein Fall, in dem die Genauigkeit der Beobachtung größer zu sein scheint, zeigt schon nach den Zahlen von Blaauw eine solche Abweichung: bei der Reizzeit von 100 Sekunden ist die Lichtmenge um $\frac{1}{2}$ höher, als in den Fällen der kurzen Reizzeiten bis 1,58 Sekunden.

Schwellenreizung von *Phycomyces nitens*.

Zeit der Reizung in Sekunden	Lichtstärke in Meterkerzen	$I \cdot t$ in relativ. Werten
0,0025	44 000	100
0,010	11 000	100
0,044	2 444	97
1,580	73	105
100,0	1,46	133

Die Regel der konstanten Lichtmengen stellt also nur eine Näherungsformel dar, die in der Nähe der absoluten Schwellenintensität nicht gilt.

Alle Beobachtungen aber führen zu dem einheitlichen Ergebnis, daß eine eben merkliche Erregung eintritt, wenn die Konzentration der photochemischen Umsetzungsprodukte im Reizraum eine bestimmte Höhe erreicht hat.

3. Das allgemeine Gesetz der Schwellenreizung.

Die beiden Einzelfälle eines Gesetzes der Schwellenreizung, wie sie eben entwickelt sind,

zeigen sehr bemerkenswerte gemeinsame Züge. Beide verwenden die Vorstellung, daß die Veränderungen, die der Reiz hervorruft, in einem Raum (Reizraum) vor sich gehen, der durch eine *Membran* abgegrenzt ist. Durch diesen Ansatz tragen sie dem Umstande Rechnung, daß jedes lebende System, ja jedes Plasmateilchen, ein *heterogenes System* ist. Dadurch, daß die Dimension des Reizraumes bzw. das Verhältnis seines Volumens zu seiner Oberfläche in die Bedingungsgleichung eingeht, kommt die Bedeutung der *absoluten Größe* und der *Form* für die Erregbarkeit zum Ausdruck. Beide machen die Annahme, daß die *Menge* der Stoffe, die unter der Wirkung des Reizes eine Veränderung erleiden, proportional dem Produkt aus Reizstärke und Reizzeit, also der *Reizmenge*, ist. Beide erkennen *nicht die Menge* dieser Stoffe, die unter Wirkung der Reize sich verändern, als wirksam für den Eintritt der Reaktion an, sondern nur deren *Konzentration*, d. h. die Menge in der Einheit des Raumes. Beide sehen in der *Diffusion* den Vorgang, durch den die Konzentrationszunahme begrenzt wird.

Aus diesen ganz gleichen Grundannahmen werden sehr verschiedene Gleichungen abgeleitet, die alle dasselbe aussagen; die alle nichts weiter sind, als der Ausdruck für die Bedingungen, unter denen an mindestens einer Stelle eine gewisse, für alle verglichenen Fälle *konstante* „Konzentration der wirksamen Stoffe“ erreicht wird. Der Unterschied in der Art der Wirkung des elektrischen Reizes und des Lichtreizes liegt wesentlich darin, daß bei der Lichtreizung *in allen Teilen des Reizraumes* gleichzeitig und mit gleicher Geschwindigkeit die wirksamen Stoffe entstehen, so daß ihr Konzentrationszuwachs im Zeitdifferential überall gleich ist, während der elektrische Reiz *nur an zwei Flächen* des Reizraumes Konzentrationsänderungen (entgegengesetzter Art) bewirkt, so daß ein höchst verwickeltes Gefälle der wirksamen Stoffe im Reizraum resultiert.

Wenn wir versuchen, diese Grundvorstellungen auch auf die übrigen möglichen Reizarten auszudehnen, so muß für jede Reizart die Besonderheit ihrer Wirkung berücksichtigt werden.

Für den Schwerkraftreiz, oder allgemeiner für den Reiz, den eine Massenbeschleunigung ausübt (also auch die Zentrifugalkraft), dürften die Verhältnisse ganz analog liegen, wie beim Lichtreiz, so daß wir die Geltung eines Gesetzes von gleicher Form erwarten können. Diese Erwartung trifft zu, wie die Erfahrungen der Pflanzenphysiologie zeigen. Die Reizung durch Massenbeschleunigung wird merkbar, wenn das Produkt von Reizstärke (J) und Reizzeit (t) einen konstanten Wert erreicht. Das wäre wieder das Reizmengengesetz. Es erleidet ebenso wie bei der Reizung durch Licht eine Änderung, wenn die Reizstärken der Intensitätsschwelle nahe kommen, dann steigt das Produkt $J \cdot t$, wie es die Theorie erfordert, die das Reizmengengesetz nur als Grenzfall er-

kennen läßt. Wenn die Abweichungen nicht in allen Versuchsreihen deutlich werden, so liegt das daran, daß die Genauigkeit, mit der die Schwelle bestimmt wird, keinen hohen Grad erreicht.

Solange Licht, Massenbeschleunigung oder elektrischer Strom als Reize verwendet werden, besteht für die Reizversuche die Möglichkeit, den Reiz momentan in voller Stärke einwirken zu lassen und ihn auch momentan wieder auszuschalten. Dadurch ergibt sich eine wesentliche Vereinfachung der Aufgabe, die jedesmal zu lösen ist: nämlich anzugeben, nach welcher Zeit eine bestimmte Konzentration wirksamer Stoffe an einer bestimmten Stelle (Reizraum) erreicht wird. Werden dagegen chemische, osmotische oder Wärmereize angewandt, so tritt eine neue Verwicklung dadurch ein, daß der Reiz erst nach einer gewissen Zeit in voller Stärke wirkt. Bei der chemischen Reizung ist es die Diffusion der Stoffe zum Ort der Reizwirkung (Reizraum) hin, bei der Wärmereizung die Wärmeleitung, die eine gewisse Zeit erfordert, so daß jede Reizung mit geringen Reizstärken beginnt und erst in merklicher Zeit zu ihrer vollen Stärke anschwillt. Zwei Reize verschiedener Stärke sind also bei diesen Reizarten auch stets in bezug auf die Geschwindigkeit verschieden, mit der sie ihrem vollen Werte zustreben. Die Bedingungsgleichungen für die Schwellenreizung bei derartigen anschwellenden Reizen sind nicht ohne weiteres anzugeben, es wird weiterer theoretischer Untersuchungen bedürfen, um sie in strenger oder auch nur in vereinfachter, angenäherter Form zu entwickeln. Welche große Mannigfaltigkeit der Bedingungen besonders bei chemischen Reizen zu berücksichtigen ist, darüber liegen schon einige Betrachtungen vor (Pütter 9). Ganz besonders schwierig zu behandeln wird der Fall, in dem der Zustand eines lebenden Systems, d. h. also die Konzentration der wirksamen Stoffe (R -Stoffe) in ihm, als Reiz auf ein zweites System einwirkt (10). Dann handelt es sich um Reize von sehr verwickeltem zeitlichen Verlauf, und vorläufig läßt sich nur näherungsweise angeben, wie hoch unter solchen Bedingungen die Konzentration der R -Stoffe in dem zweiten System zu einer bestimmten Zeit ist, bzw. nach welcher Zeit eine bestimmte Konzentration der R -Stoffe in ihm erreicht wird. Gerade dieser Fall aber beansprucht das allergrößte Interesse, da die Bedingungen für solche Einwirkungen eines lebenden Systems auf ein anderes ganz allgemein im Nervensystem verwirklicht sind. Hier wird die Physiologie die Hilfe der theoretischen Physik anrufen müssen, da die völlige Beherrschung des mathematischen Rüstzeuges dieser Grundwissenschaft dazu gehört, um die Formen anzugeben, in denen die einzelnen experimentell feststellbaren Größen miteinander verbunden sein müssen, wenn auch im Nervensystem der Satz gilt, daß eine bestimmte Konzen-

tration wirksamer Stoffe erreicht werden muß, damit eine Schwellenerregung eintritt. Tritt — wie es für den elektrischen Reiz wahrscheinlich gemacht werden konnte — noch die weitere Bedingung hinzu, daß diese Konzentration eine gewisse Zeitlang oder in einem Raum gewisser mindester Größe bestehen muß, so wird die Aufgabe noch verwickelter.

Das allgemeine Gesetz der Schwellenerregung ist demnach grundsätzlich nicht durch eine einzige Gleichung auszudrücken, nicht einmal für eine Reizart, wie wir beim elektrischen Reiz sahen, aber alle die höchst verschiedenen Gleichungen, die für die einzelnen Reizformen die Bedingung der Schwellenerregung zum Ausdruck bringen, sagen alle dasselbe aus. Wir dürfen hoffen, daß wir für eine immer größere Zahl von Reizarten den Nachweis werden erbringen können, daß die notwendige und hinreichende Bedingung der Schwellenerregung sich so fassen läßt: Eine Erregung erfolgt in einem lebenden System, wenn in ihm oder an einer bestimmten Stelle in ihm die Konzentration bestimmter wirksamer Stoffe für eine gewisse Zeit eine für das einzelne System und die einzelne Reizart konstante Höhe erreicht.

Literatur.

1. 1907. v. Kries, Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 41, S. 373—394.
2. 1908. Paul Fröschel, Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien, Math.-nat. Kl. Bd. 117, Abt. 1.
3. 1908. W. Nernst, Zur Theorie des elektrischen Reizes, Pflügers Arch. Bd. 122, S. 275—314.
4. 1909. A. H. Blaauw, Die Perception des Lichtreizes, Recueil des Travaux Botaniques Néerlandais Vol. 5, S. 209.
5. 1909. M. Gildemeister und O. Weiß, Pflügers Arch. Bd. 130, S. 329—345.
6. 1910. A. V. Hill, Journal of Physiology Bd. 40, S. 190—224.
7. 1911. A. Pütter, Vergleichende Physiologie, G. Fischer, Jena.
8. 1918. A. Pütter, Studien zur Theorie der Reizvorgänge I—IV, Pflügers Arch. Bd. 171, S. 201—261.
9. 1919. A. Pütter, Studien zur Theorie der Reizvorgänge VI, Pflügers Arch. Bd. 176, S. 39 bis 69.
10. 1920. A. Pütter, Studien zur Theorie der Reizvorgänge VII, Pflügers Arch. Bd. 180, S. 260—290.

Die Mathematik und die Naturwissenschaften in Spenglers „Untergang des Abendlandes“¹⁾.

Von P. Riebesell, Hamburg.

Das Aufsehen erregende Werk Spenglers ist für den Mathematiker und Naturwissenschaftler insofern von großer Bedeutung, als es zum ersten Male unternimmt, eine Kulturgeschichte vom mathematischen Standpunkt aus zu schreiben. Nicht

nur, daß der Verfasser mit den neuesten mathematischen und physikalischen Forschungen durchaus vertraut ist und die Bedeutung der Mathematik für die Kulturgeschichte in umfassender Weise dargelegt wird, sondern auch das umgekehrte Problem, der Einfluß der übrigen Kultur-elemente auf Mathematik und Naturwissenschaft, wird zu lösen versucht. Spengler hat es sich zur Aufgabe gemacht, eine neue Art von Geschichte, eine Weltgeschichte der Kulturen, zu schreiben. Er will aber nicht nach der alten Methode der Aneinanderreihung von Tatsachen verfahren, sondern die Kulturen als organische, gleichsam biologische Objekte behandeln. Eine Kultur ist für ihn eine Einheit, für die es ein Entstehen, ein Wachsen, eine Blütezeit und ein Vergehen gibt. In jeder Kultur wiederholen sich dieselben Vorgänge, und sobald es erreicht ist, die Naturgeschichte der Kultur bis in alle Einzelheiten dargelegt zu haben, kann man in der Kulturgeschichte naturwissenschaftlich verfahren und die Zukunft voraussagen. Spengler behauptet denn auch gleich im ersten Satz, daß er zum ersten Male den Versuch gemacht habe, Geschichte vorzubestimmen. In diesem gewaltigen Vorsatz liegt die Stärke, aber auch die Schwäche, seines Werkes.

Nach Spengler gibt es zwei grundverschiedene Möglichkeiten, die Welt zu betrachten, einmal *das Gewordene* zu beschreiben — das soll Aufgabe der Naturwissenschaft sein — und zweitens *das Werden der Welt* zu erkennen — das soll die richtig verstandene Aufgabe der Geschichte sein. Um letztere in Angriff nehmen zu können, soll eine Morphologie der Weltgeschichte aufgebaut werden. Dazu ist es nötig, die Tatsachen der Geschichte nicht als solche, sondern als Symbole aufzufassen. „Wer weiß es“, sagt Spengler, „daß zwischen der Differentialrechnung und dem dynastischen Staatsprinzip der Zeit Ludwigs XIV., zwischen der antiken Staatsform der Polis und der euklidischen Geometrie, zwischen der Raumperspektive der abendländischen Malerei und der Überwindung des Raumes durch Bahnen, Fernsprecher und Fernwaffen, zwischen der kontrapunktischen Instrumentalmusik und dem wirtschaftlichen Kreditsystem ein tiefer Zusammenhang der Form besteht? Selbst die realsten Formen der Politik nehmen, aus dieser Perspektive betrachtet, einen höchst transzendenten Charakter an, und es geschieht vielleicht zum ersten Male, daß Dinge wie das ägyptische Verwaltungssystem, das antike Münzwesen, die analytische Geometrie, der Scheck, der Suezkanal, der chinesische Buchdruck, das preußische Heer und die römische Straßenbautechnik *gleichmäßig* als Symbole aufgefaßt und als solche gedeutet werden.“ An vielen Stellen nimmt der Verfasser Bezug auf Goethes Lehre von der Metamorphose der Pflanzen, und in ähnlicher Weise wie Goethe die Idee der Pflanze zum Ziel seiner Forschung machte, so ist es bei Spengler die Idee der Kultur.

¹⁾ O. Spengler, Der Untergang des Abendlandes. Umriss einer Morphologie der Weltgeschichte. Bd. 1: Gestalt und Wirklichkeit. 7.—10. Auflage. München 1920.