Experimentelle Beiträge zum Problem der Reizleitung im Nerven.

Von

E. Wilke und **E. Atzler.**

(Mit 4 Textfiguren und Tafel V.)

Seit den ältesten Zeiten beschäftigt das Problem der Reizleitung im Nerven die physiologischen Forscher. Bevor Helmholtz durch seine klassischen Untersuchungen gezeigt hatte, dass die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Reizes weit hinter der des Schalles zurückbleibt, nahm man wohl hauptsächlich eine einfache elektrische Leitung an; mit dem Momente des Erscheinens der Helmholtz'schen Arbeiten musste diese Erklärung des Leitungsvorganges fallen und musste einer Reihe von Auffassungen Platz machen, von denen hier nur kurz die Kernleiter-Theorie erwähnt sei. Es waren in erster Linie Matteucci und später Hermann, welche das Phänomen am Kernleiter auf den Vorgang am reizleitenden Nerven anwendeten und zu einer für den ersten Augenblick geradezu bestechenden Theorie ausbauten. Die immer mehr verfeinerten Beobachtungs- und Messmethoden einerseits und die durch das Fortschreiten der physikalisch-chemischen Forschungen erbrachte Möglichkeit für mathematische und gar rechnerische Betrachtungen haben aber eine Reihe von Tatsachen gezeigt, welche mit dieser Theorie im entschiedenen Widerspruch stehen. Hierher gehört in erster Linie die gleichbleibende Fortpflanzungsgeschwindigkeit, der biphasische Aktionsstrom, die mechanische Reizbarkeit ¹⁾.

In einer früheren Mitteilung ²⁾ hat nun der eine von uns versucht, das Problem der Reizleitung von einem ganz neuen Gesichtspunkte aus zu betrachten.

1) Die Annahme von primären Läsionen durch mechanische Reize und dadurch bewirkte Demarkationsströme, welche dann ihrerseits reizend wirken sollen, erscheint sehr erzwungen.

2) Pflüger's Arch. Bd. 144 S. 35. 1912.

punkt aus zu betrachten. Danach ist das reizleitende Prinzip eine pseudo-akustische Welle. Die vorliegende Arbeit hat den Zweck, durch geeignete Versuche am herausgeschnittenen Nerven und an toten Substanzen die Wahrscheinlichkeit der Theorie zu erhöhen. In dem folgenden theoretischen Teil werden alle notwendigen Berechnungen vorweggenommen, um dann bei der Besprechung der Experimente möglichste Klarheit erzielen zu können.

Theoretischer Teil.

I.

Schon in der Veröffentlichung über die Versuche zur Sichtbarmachung der Reizwelle durch Interferenz¹⁾ ist auf die ausserordentliche Kleinheit der beim Reize eines Nerven in Frage kommenden elektrolytischen Veränderungen hingewiesen worden. In der vorliegenden Arbeit kam es aber zunächst hauptsächlich darauf an, einen Überblick über die zur Verfügung stehenden mechanischen Energien, wenn solche überhaupt vorhanden sind, zu bekommen. Es ist hier natürlich nur möglich, über den maximalen möglichen Wert etwas auszusagen. Bei der elektrischen Reizung wird die elektrische Energie des Reizstromes in erster Linie in zweierlei Weise aufgebraucht: 1. der grösste Teil derselben verwandelt sich in Joule'sche Wärme; 2. der übrige in elektrolytische Arbeit (Konzentrationsverschiebungen). Alle anderen möglichen Energiewege, wie etwa kataphoretische Vorgänge oder Kondensatorwirkungen, sind wohl mehrere Grössenordnungen kleiner und deshalb zu vernachlässigen.

Wir wollen nun die Energieverteilung für den speziellen Fall in unseren Experimenten zahlenmässig berechnen, um daraus zu ersehen, welche maximale Wirkung auf die Beobachtungsapparate zu erwarten sein wird. Als Reizstrom wurde Batteriestrom von 80 Volt angewandt, bei einem Abstand der Reizelektroden von 10 mm. Das entspricht bei einem Nerv von 0,5 mm Durchmesser einer Erwärmung von 0,06° C., wenn die Dauer des Stromschlusses zu 0,01 Sek. angesetzt wird. Nehmen wir jetzt die maximale Polarisationsspannung von 2 Volt an²⁾, dann ist die grösste denkbare Arbeit, welche aus dem elektrolytischen Vorgang resultiert 0,000016 Watt-Sek. Das ist

1) Pflüger's Arch. Bd. 142 S. 372. 1911.

2) Polarisationen wesentlich über 2 Volt sind von naturwissenschaftlicher Seite noch nicht beobachtet worden.

jene Arbeit, welche wir erhalten, wenn wir ein Milligramm 1,3 m herunterfallen lassen. Dies ist schon eine sehr kleine Energie, und davon kann nur ein ganz geringer Teil in mechanische Arbeit umgesetzt werden. Die Wirkung, die man auf Apparaten erkennen wird können, wird also mikroskopisch klein sein. Da der Vorgang nun noch sehr rasch verläuft, so mussten die Apparate derart konstruiert sein, dass die Wirkung auf dieselbe längere Zeit andauert. Wir verwendeten, wie später noch ausführlicher besprochen werden wird,

Fig. 1.

feine Glas- oder besser Quarzfaden, welche durch die Stosswirkung der ankommenden Reizwelle in Oszillationen versetzt wurden, welche längere Zeit anhielten und so dem Auge sichtbar waren.

Die Theorie der schwingenden Saiten und Stäbe lässt hier aber einige Schwierigkeiten erkennen, welche man auf den ersten Blick leicht übersehen kann, und welche wir bei unseren Versuchen recht unangenehm empfunden haben.

Die Deutlichkeit der Vibrationen des Oszillometerfadens ist nichts weiter als die Amplitude seiner Schwingungen und bis zu einem gewissen Grade auch eine Funktion seiner Schwingungsgeschwindigkeit. Beide Grössen ebenso wie die Art der Schwingungen hängen von der Form und der Amplitude des Impulses ab und zwar wird im allgemeinen die Amplitude des Oszillometers um so grösser sein, je

grösser die Amplitude des Impulses ist. Die Form der Oszillometer-schwingung aber, d. h. die Anzahl der Knotenpunkte (Fig. 1) hängt auch davon ab, an welcher Stelle des Fadens der Impuls erteilt wird. Denken wir uns nun die Form des Impulses durch eine Fourrier'sche Reihe dargestellt:

$$x_i = a_1 \sin nt + a_2 \sin 2nt + a_3 \sin 3nt \dots$$

und ebenso die Form der Oszillometerhauptschwingung

$$x_o = b_1 a_1 \sin nt + b_2 \sin 2nt + b_3 \sin 3nt \dots$$

dann wird die optimale Wirkung eintreten, wenn das Verhältnis der Fourrier'schen Koeffizienten

$$\frac{a_1}{b_1} = \frac{a_2}{b_2} = \frac{a_3}{b_3} = \dots = \text{konstant ist,}$$

d. h. wenn das Oszillometer und der Impuls dieselbe Schwingungsform haben. Es tritt Fall 3 (Fig. 1) ein. Je mehr sich obiges Verhältnis ändert, um so ungünstiger wird der Erfolg werden.

Wenn aber der Grundton $a_1 \sin nt$ des Impulses nicht vorhanden ist, sondern die Reihe mit dem zweiten, dritten usw. Gliede beginnt, dann tritt Fall 2, 1 usw. ein. Dann aber ist es sehr wesentlich, den Impuls an der richtigen Stelle angreifen zu lassen. Man sieht leicht, dass eine totale Interferenz beider Schwingungen eintreten kann, d. h. dass das Oszillometer den Impuls verschluckt; dann fällt der beobachtete Punkt mit einem Knotenpunkt überein. Aus dem oben Gesagten ist zu ersehen, dass der Erfolg von einer Reihe von Momenten abhängt, welche nicht vorauszuberechnen sind; man ist auf den Zufall angewiesen, ein geeignetes Oszillometer zu erhalten und dann einen günstigen Angriffspunkt für den Impuls zu finden. Damit die oben überschlagsweise berechneten Energien auch ausreichen, muss natürlich in weitem Maasse Sorge getragen werden, dass das Oszillometer keine allzugrosse Masse hat bei genügender Elastizität. Die letztere hängt sehr von den Abkühlungsgeschwindigkeiten ab. Es sei hier erwähnt, dass wir unter ca. 50 Fäden vielleicht 5 gefunden haben, welche für unsere Beobachtungen geeignet waren.

II.

Dass die Nervenfasern, im speziellen die Achsenzylinder, instande sind, mechanische Impulse fortzuleiten, steht ausser Zweifel, denn jeder elastische Körper ist dazu befähigt. Inwieweit aber solche mechanistische Vorgänge aus den am Nerven wirksamen Reizarten entstehen können, darüber ist in der ersten Abhandlung nur vermutungsweise gesprochen

worden. Der elektrische, wie auch der rein chemische Reiz lässt sich dann im ersten Moment schwer erklären. Und so müssen wir die Eigenschaften der Gallerten etwas näher ins Auge fassen. In erster Linie ist es der Einfluss der Elektrolyte auf die Gallerten, auf welchen wir das Augenmerk richten müssen. Eine Konzentrationsänderung der Elektrolyten bewirkt immer eine Änderung der Elastizitätskoeffizienten und Quellungen der Gallerten. Leick¹⁾ hat darüber eingehende Versuche gemacht. Diese Tatsache gibt direkt eine Erklärung, wie durch elektrische oder chemische Reize meschanische Vorgänge (Stösse) entstehen können. Beim Nerven sind nun in der Tat an den Elektroden sowohl Formveränderungen als auch Elastizitätsänderungen nachgewiesen worden²⁾. Bei gleichen Konzentrationsänderungen werden gleiche Elastizitätsänderungen hervorgerufen. Somit ist der Anschluss an das Nernst'sche Quadratwurzelgesetz gegeben. Es sei schon hier erwähnt, dass wir auch an Gelatinezyllindern durch elektrische Reizung stossweise Bewegungen beobachtet haben.

Nun sei noch der Störungen im Leitungsvorgang gedacht, z. B. der Narkose. Wie soll man sich die Unterbrechung bzw. Hinderung der mechanischen Welle durch geringe Mengen gewisser Körper erklären? Wie die Blockwirkungen beispielsweise an der Anode? Die Antwort darauf ist rasch gegeben: Änderung des Elastizitätskoeffizienten in einer Strecke der Reizleitung oder Änderung der Maxwell-Reiger'schen³⁾ Relaxationszeit setzen immer die Amplitude herab, oder letztere macht den Vorgang aperiodisch. Darüber sehe man die nächsten Abschnitte.

III. Das du Bois-Reymond'sche Gesetz der Erregung und die akustische Theorie.

Das du Bois-Reymond'sche Gesetz lautet bekanntlich dahin, dass nicht der absolute Wert der Stromdichte in jedem Moment für die Grösse des Reizes maassgebend ist, sondern die Geschwindigkeit, mit welcher sich dieselbe ändert. Mathematisch lautet dasselbe:

$$\eta = \int_t^{T_1} F \left(\frac{d\mathcal{A}}{dt} \right) dt$$

1) Leick, Drud. Ann. Bd. 14 S. 139. 1904. Siehe auch Reiger, Phys. Zeitschr. Bd. 2 S. 213. 1901.

2) Munk, Untersuchungen über das Wesen der Nervenregung. — Hermann, Pflüger's Arch. Bd. 67 S. 242. 1897.

3) loc. cit.

Darin bedeutet η = Reizgrösse, $\frac{dA}{dt}$ = Geschwindigkeit der Änderung der Stromdichte, t = Zeit und F eine Funktion, von welcher man nicht viel aussagen kann. Dieses Gesetz ist von verschiedener Seite ¹⁾ angezweifelt worden, wohl deshalb, weil man es in seiner Vollkommenheit nicht erkannt oder missdeutet hat. Solange über die Funktion F nicht bestimmt verfügt wird, kann η ja jeden Wert annehmen. F kann dann auch so gewählt werden, dass η ein Maximum oder Minimum durchläuft.

Die vergleichenden Beobachtungen, welche Fick am Schliessmuskel und am Froschnerven gemacht hat, stehen deshalb noch nicht im Widerspruch mit dem Gesetz. In einem scheinbaren Widerspruch steht dieses Gesetz mit der Nernst'schen Theorie der Nervenreizung, nach welcher es hauptsächlich auf den absoluten Betrag der Stromdichte ankommt. Doch ist dieser Widerspruch nur scheinbar. Das Nernst'sche Quadratwurzelgesetz sagt nur aus, dass für gleiche Werte von $k = \frac{i}{\sqrt{n}}$ gleiche Reizerfolge auftreten; es sagt aber nichts darüber, in welchem Zusammenhang k mit dem du Bois-Reymond'schen η steht. Die akustische Theorie nun gestattet gerade hier interessante Betrachtungen anzuknüpfen. Die Gallerten im allgemeinen, im besonderen, wie sie im Nerven vorkommen (Achsenzylinder), sind keine absolut elastischen Körper, sondern in gewissem Sinne verhalten sie sich wie Flüssigkeiten; durch ihre eigene Schwere fließen sie noch nicht, aber bei Anwendung von Drucken deformieren sie sich und beginnen zu fließen. Wenn man in solchen Körpern Wellenbewegungen erzeugt, dann sind die Bewegungen eines Punktes darin gedämpfte Schwingungen, und es gelten in diesem Fall die aus der Akustik wohlbekannten Formeln. Die Gleichungen für die gedämpften Schwingungen lauten:

$$\frac{d^2x}{dt^2} + 2f \frac{dx}{dt} + q^2x = 0 \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (1)$$

integriert:

$$x = ae^{-ft} \sin \sqrt{q^2 - f^2}t \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (2)$$

1) Pflüger, Untersuchungen über die Physiologie des Elektrotonus. — Fick, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der irritablen Substanzen. — Fick, Untersuchungen über die elektrische Nervenreizung. 1864.

Darin bedeuten x den von einem Punkt zurückgelegten Weg. $2f$ ist der Koeffizient der inneren Reibung, welcher sich durch die Maxwell-Reiger'sche Relaxationszeit bestimmen lässt, und ϱ^2 ist der reziproke Wert des Elastizitätskoeffizienten¹⁾.

Wenn nun $f = 0$ ist, d. h. die innere Reibung $= 0$, dann ist der Vorgang ein rein periodischer, d. h. die fortschreitende Wellenbewegung hat kein Dekrement. Wenn aber $f \geq \varrho$ wird, dann wird der Vorgang rein aperiodisch. Graphisch lässt sich das durch Fig. 2 und 3 darstellen.

Fig. 2.

Fig. 3.

Für die gedämpfte fortschreitende Welle gilt eine partielle Differentialgleichung, deren Integration ausserordentlich kompliziert ist²⁾. Praktisch kann man sich aber auch durch folgende Annahme helfen: Wir können den Einfluss der inneren Reibung auf die Fortpflanzungsgeschwindigkeit zunächst vernachlässigen und setzen die Fortpflanzungsgeschwindigkeit

$$v = \sqrt{\frac{1}{\varrho - 2\delta}} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (3)$$

$$v = \frac{z}{t} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (4)$$

1) Inwieweit man berechtigt ist, für $2f$ direkt die innere Reibung zu setzen, darüber liegen in der Literatur noch zu wenig Angaben vor. Jedenfalls ist dieselbe für die Grösse $2f$ weitgehend maassgebend. Für obige Betrachtungen genügt es, wenn man die innere Reibung direkt einsetzt, dasselbe gilt für ϱ .

2) Reiger, Wiedemann's Ann. [IV] Bd. 31 S. 51. 1910.

Darin bedeutet z den von der Welle zurückgelegten Weg und δ die Dichte der Substanz. In (2) eingesetzt erhält man

$$x = ae^{-fz} \sqrt{v^2 - f^2 \delta} \sin \sqrt{v^2 - f^2 \delta} z \sqrt{\delta v^2 - f^2}$$

Dabei ist aber zu bedenken, dass z der von dem Wellenmaximum zurückgelegte Weg ist, dass also nur jene Momente in Betracht gezogen werden, in denen

$$\sin \sqrt{v^2 - f^2 \delta} z \sqrt{\delta v^2 - f^2} = 1 \text{ ist.}$$

Die Abnahme der Welle mit fortschreitendem Weg lässt sich also durch die Gleichung

$$x = ae^{-fz} \sqrt{v^2 - f^2 \delta} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (5)$$

ausdrücken.

Beim Vorgang im Nerven können nun alle Fälle Anwendung finden. Im allgemeinen aber wird der Vorgang vorwiegend periodischen Charakter haben und nur in einzelnen Fällen, und zwar hauptsächlich bei den langsam leitenden (grosser Elastizitätskoeffizient) Nerven wie beim Olfactorius des Hechtes oder dem Anodonta-Nerv kann der Fall annähernder und totaler Aperiodizität eintreten. Dann kann es aber vorkommen, dass die Reizwellenlänge mit der Distanz zwischen reizausübender Elektrode und Erfolgsorgan kommensurabel wird (Fig. 3); es gelangt nur noch ein ganz kleiner Teil der abklingenden Welle in das Erfolgsorgan. Wie man leicht einsehen wird, hängt dann die Reizgrösse nicht mehr von $\frac{dI}{dt}$ ab, sondern hauptsächlich von der Amplitude des Stromes und nicht zuletzt von der Zeitdauer derselben. Somit wären die beobachteten Abweichungen vom du Bois-Reymond'schen Gesetze¹⁾ begründet.

IV. Der Einfluss der Temperatur.

Wie aus den oben abgeleiteten Gleichungen hervorgeht, wird der Einfluss der Temperatur ein doppelter sein: 1. wird durch die Änderung der Temperatur sich die Elastizität und somit die Fortpflanzungsgeschwindigkeit ändern und 2. wird sich die innere Reibung

1) Siehe hierzu: Schott, Pflüger's Arch. Bd. 48 S. 354. 1891. — Bürker, Über die Erzeugung und physiol. Wirkung schnell und langsam verlaufender magnet-elektrischer Ströme. Dissert. Tübingen 1897. — Plavec, Bull. intern. de l'acad. de Bohême. 1897. — Hoorweg, Pflüger's Arch. Bd. 52 S. 104, Bd. 53 S. 587, Bd. 57, 427.

ändern. Der Einfluss auf die Elastizität wird nicht gross zu erwarten sein, hingegen jener auf die innere Reibung wird um so grösser sein. Somit hängt das Maass der Absorption der Wellen weitgehend von der Temperatur ab und zwar wird Temperaturerhöhung fast immer eine Herabsetzung der inneren Reibung, also auch eine Herabsetzung der Absorption zur Folge haben¹⁾.

Snyder²⁾ hat nun in einer Arbeit, welche an experimenteller Exaktheit nichts zu wünschen übrig lässt, gezeigt, dass bei Zunahme der Temperatur um 10° C. die Leitungsgeschwindigkeit auf den 2—3fachen Wert ansteigt. Der scheinbare Widerspruch mit der Theorie liegt nun aber darin, dass Snyder nicht nur die Veränderung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit gemessen hat, sondern gleichzeitig die Veränderungen der Latenzzeiten des Muskels durch Variation der Reizgrössen, welche durch die bei verschiedenen Temperaturen verschiedenen Wellendekremente gegeben sind. Die gesamte Zeit, welche zwischen zwei Muskelkurven in der Arbeit von Snyder verläuft, ist 0,001 bis maximal 0,002 Sek. Nach den Versuchen von Tigerstedt³⁾ und Biedermann⁴⁾ aber kann die Latenzzeit bis 0,008 Sek. ansteigen. Nach Biedermann nimmt sie deutlich zu, wenn sich der Reiz dem Schwellwert nähert. Sehr charakteristisch für die durch Temperaturänderung hervorgerufene Änderung der inneren Reibung ist das Verhalten der Aktionsströme. Aus den von Burch⁵⁾ erhaltenen Aktionsstromkurven ist deutlich zu ersehen, wie der Prozess des Zurückfliessens der Gallerten bei niederen Temperaturen langsamer vor sich geht. (Siehe den experimentellen Teil.)

V. Narkose.

Es ist bereits erwähnt worden, dass die Erscheinungen der Narkose durch die Veränderungen der inneren Reibung, im all-

1) Poiseuille, *Compt. rend.* t. 15 p. 1167. 1842. — O. E. Meyer, *Wiedemann's Ann.* Bd. 2 S. 387. 1877. — Reiger, *loc. cit.* — Garrett, *Diss.* Heidelberg 1904.

2) Snyder, *Americ. Journ. of. Physiol.* vol. 22 p. 179, 310. 1908.

3) *Arch. f. Physiol. Suppl.* S. 111—265. 1885.

4) Biedermann, *Elektrophysiologie* S. 186. *Wiener Sitzungsberichte* Bd. 79 (3) 27. 1879.

5) Burch, *Proced. Roy. Soc.* vol. 70 p. 194. *Pflüger's Arch.* Bd. 84 S. 407. 1901.

gemeinen durch Erhöhung derselben, ungezwungen erklärt werden können. Es bleibt nun noch zu erörtern, wie sich diese Deutung mit den bisherigen Befunden und Theorien vereinigen lässt¹⁾. Nach den Untersuchungen Verworn's und seiner Mitarbeiter ist einwandfrei festgestellt, dass gewisse Substanzen im Nerven sich in normalem Falle dauernd verändern und dabei ein hohes Sauerstoffbedürfnis zeigen; bei Einwirkung von Narkotika wird die Erregbarkeit und das Sauerstoffbedürfnis herabgesetzt. Der Sauerstoff lässt also nach der Leitungstheorie Substanzen entstehen, welche die innere Reibung erniedrigen, während die in der Narkose entstehenden Stoffe und vielleicht auch das Narkotikum selbst die innere Reibung erhöhen. Nach Gleichung 5 muss die Erregbarkeit nach einer Exponential- (logarithmischen) Kurve mit zunehmender innerer Reibung sinken²⁾.

Experimenteller Teil.

I. Studien an Gelatinezylindern.

In der ersten Abhandlung wurde das Zustandekommen der Aktionsströme aus dem Phänomen der elektrischen Aufladung der Gallerten durch einseitigen Druck theoretisch abgeleitet. Um aber zu zeigen, wie leicht solche aktionsstromartigen Kurven entstehen können, haben wir dahingehende Versuche gemacht und zwar an Gelatinezylindern. Es wurden Gelatinezylinder von ca. 1,5—2 cm Durchmesser und ca. 25 cm Länge gegossen. Am geeignetsten erwiesen sich solche aus 20—30 % Gelatine. Es wurden dann an diese Zylinder zwei Metallelektroden im Abstand von ca. 3—4 cm leicht angelegt, aber immerhin schon so, dass ein guter elektrischer Kontakt gesichert war, und mit einem Edelmann'schen Saitengalvanometer mit einer Empfindlichkeit von $1 \cdot 10^{-6}$ direkt verbunden. Da die Elektroden identisch waren, floss zunächst kein Strom durch das Instrument; wenn man nun aber in dem Gelatinezylinder durch schwaches Klopfen auf eine der beiden Stirnflächen eine Stosswelle erzeugte; dann zeigte das Instrument deutlich einen Strom an, dessen Verlauf aber mit dem Auge nicht genau genug beobachtet werden konnte.

1) Die Literatur über Narkose ist zu gross, um hier detailliert wiedergegeben zu werden; ich verweise deshalb auf den Vortrag, gehalten von M. Verworn auf der „Harvey Society“ in New York, erschienen 1912 bei Gustav Fischer, Jena.

2) Lodholz s. Verworn, Narkose. Jena 1912.

Deshalb und um mit den auf gleiche Weise erhaltenen Aktionsstromkurven am lebenden Nerven vergleichen zu können, schritten wir zur photographischen Registrierung. Die erhaltenen Photogramme sind in den folgenden Tafeln wiedergegeben. Wie man sieht, sind die absteigenden Äste der Kurven fast immer sehr langgestreckt und erreichen dieselben die Abszisse erst nach sehr langer Zeit. Dies illustriert die schon in der ersten Abhandlung flüchtig erwähnten Nachwirkungen der Gallerten.

Nach der oben weiter ausgebauten Theorie rühren diese Verzögerungen von der inneren Reibung her. Die Aufnahmen wurden bei Zimmertemperatur gemacht; wären dieselben bei höheren Temperaturen gemacht worden, dann wäre diese Verzögerung nicht so gross gewesen. Wenn wir diese Resultate mit den von Burch¹⁾ erhaltenen Kurven vergleichen, dann sieht man, dass die mit fallender Temperatur zunehmende innere Reibung die Aktionsströme verlangsamt, d. h. die Kurven abflacht. Die Kurven sind, mit Ausnahme von XVII, XVIII, XIX und XX, alle von rechts nach links zu lesen. Die zeitschreibende Stimmgabel machte 500 doppelte Schwingungen in der Sekunde. In den Kurven XV—XX sind die reflektierten Wellen noch registriert worden. Als Typus eines reinen biphasischen Aktionsstromes kann Kurve XXIV angesehen werden. Es kann nun noch der Einwand gemacht werden, dass bei dem Nerven keine Metallelektroden nötig sind, wie in unseren Versuchen. Um demselben auch noch zu begegnen, führen wir in folgendem eine Reihe von Versuchen an, welche jeden Zweifel in dieser Richtung beseitigen werden.

II. Versuche an zweiphasigen elektrolytischen Ketten und das Verhalten gedrückter Gallerten.

Schon vor längerer Zeit haben wir in Gemeinschaft mit Herrn Dr. Siebeck Versuche an zweiphasigen Ketten gemacht. Wir haben damals die Resultate nicht mitgeteilt, da es uns nicht gelungen ist, die Potentialdifferenzen unter gleichen Bedingungen zu reproduzieren. Im Prinzip ist das Problem der zweiphasigen Ketten zwar schon von Nernst und seinen Mitarbeitern gelöst worden. Immerhin erschien es interessant, auch solche Konzentrationsketten zu konstruieren, in welchen nur die im Organismus vorkommenden Ionenarten vertreten sind. Als zweite mit Wasser nicht mischbare

1) Burch, loc. cit.

Phase verwendeten wir Calcium-Barium-Magnesiumseifen in Chloroform und Ammoniumseifen in Äther gelöst. Die folgenden Tabellen sollen einen Überblick über die gewonnenen Resultate und über die Grössenordnung der so erhaltenen Potentialdifferenzen geben.

Tabelle I.

Normalelektrode I	konz. wässrige Lösung	Calcium- seife in Chloroform	verd. wässrige Lösung	Normalelektrode II
Salz	Konzentrations- verhältnis		Potentialdifferenz in Millivolt	
NaCl	{	1 : 1000	90	
		1 : 100	82	
		1 : 10	44	
KCl	{	1 : 10	46	
		1 : 100	72	
		10 : 100	28	
KBr		1 : 100	20	
KJ		1 : 100	6	

Tabelle II.

Normalelektrode I	konz. wässrige Lösung	Ammonium- seife in Äther	verd. wässrige Lösung	Normalelektrode II.
Salz	Konzentrations- verhältnis		Potentialdifferenz in Millivolt	
NaCl	{	1 : 1000	{	118
				↓
				108
NaCl	{	1 : 100	{	88
				↓
				74
NaCl	{	1 : 100	{	62
		1 : 10	{	20
		1 : 100	{	48
		1 : 100	{	24

Die NaCl-Lösungen wurden vor der Messung mit NH₄-Seife gesättigt.

Wie zu entnehmen ist, hängt die elektromotorische Kraft, abgesehen von der Konzentration der wässrigen Lösungen, auch in weitem Maasse von der Beschaffenheit und den Eigenschaften der zweiten Phase ab. Es ist uns deshalb bisher noch nicht gelungen, halbwegs reproduzierbare Werte zu erhalten; für die nächsten Betrachtungen aber genügen die oben wiedergegebenen qualitativen Ergebnisse.

Erwähnt sei noch, dass man solche Grenzflächen zwischen zwei Phasen leicht polarisieren kann, indem man einen Strom hindurchschickt; genauer ausgedrückt, kann man eine symmetrische zweiphasige Kette asymmetrisch machen, indem man in irgendeiner Richtung einen Strom hindurchschickt. Wir haben so mit Leichtigkeit Ströme über 100 Millivolt erhalten.

Es bleibt nun noch zu erörtern, wie sich eine Grenzfläche Gallerte-Ätherphase bei Kompression verhält. Nach unseren Versuchen in dieser Richtung tritt, ebenso wie bei den Versuchen mit Metallelektroden eine neue Potentialdifferenz auf. Es scheint, als ob sich in der zusammengepressten Gallerte Konzentrationsvektoren ausbilden würden, d. h. dass die Konzentration in der Richtung des Druckes grösser ist als in der Richtung normal zu der Druckrichtung¹⁾.

III. Oszillationen in Gallerten hervorgerufen durch den Strom.

Um zu zeigen, dass an einer Grenzfläche Gallerte-Äther-Chloroformphase beim Durchgang des Stromes mechanische Stösse auftreten, welche sich dann in der Gallerte wellenförmig fortpflanzen, haben wir folgenden Versuch gemacht: An einem Gelatinezylinder von den oben angeführten Dimensionen wurden zwei napfförmige Elektroden — derart angelegt, dass das eine Ende des Zylinders in den einen Napf, welcher mit Kochsalzlösung gefüllt war, hineinhing, während der Zylinder über den anderen Napf, welcher die Äther-Ammoniumseifen enthielt, gelegt war. Mit Hilfe eines Wattebausches, welcher mit dieser ätherischen Lösung getränkt war, wurde der Kontakt mit dem Zylinder hergestellt. Das andere Ende desselben wurde mit dem unten noch genauer besprochenen Oszillometer in Berührung gebracht. Die beiden Näpfe wurden mit den Polen einer Batterie mittels eines Tastkontaktes in Verbindung gebracht. Beim Schliessen des Stromes und beim Öffnen desselben oszillierte der Faden.

IV. Oszillationen am lebenden Nerven durch elektrische Reizung.

Nach diesen Modellversuchen und den oben ausführlich behandelten theoretischen Betrachtungen gehen wir zu den Versuchen am überlebenden Froschnerven über. Es bestand die Aufgabe, die äusserst feinen Oszillationen des Nerven, wenn solche überhaupt existierten,

1, Verhandl. d. d. phys. Gesellsch. Bd. 14 S. 398. 1912.

auf einen sehr empfindlichen Apparat derart zu übertragen, dass ein einzelner Impuls einen relativ langen Ausschlag an demselben hervorrief. Am einfachsten und vielleicht auch am zweckmässigsten dafür erwiesen sich feine Glas- oder besser Quarzfäden, welche in Oszillationen versetzt wurden, wenn der Nerv gereizt wurde. Es sei hier nochmals wiederholt, dass es nicht leicht war, einen geeigneten Faden zu er-

Fig. 4.

halten. Wenn wir aber einen solchen hatten, dann glückte der Versuch fast immer. Die Oszillationen des Fadens wurden mit einem Mikroskop beobachtet. Da eine solche Vorrichtung ausserordentlich empfindlich war, so wurden alle Erschütterungen im Hause, durch blosses Gehen auf den Korridoren oder durch laufende Maschinen hervorgerufen, von denselben wiedergegeben. Wir waren auf diese Weise ge-

fortzusetzen. Um die Koinzidenzen der Reizmomente mit dem Beginn der Oszillationen genauer beobachten zu können, bedienten wir uns der photographischen Registrierung.

Fig. 4 zeigt die Anordnung des Oszillometers. A und A_1 sind die den Reizstrom vermittelnden Klemmschrauben, von welchen aus der Strom durch zwei Messinglamellen den beiden Tonröhren a und a_1 , welche mit physiologischer Kochsalzlösung getränkt waren, zugeführt wurde. D ist ein Hartgummideckel, welcher den Glaskasten K abschloss, und an welchem sowohl die Elektroden als auch das eigentliche Oszillometer O befestigt war. Durch Heben des Deckels konnte die ganze Vorrichtung aus dem Kasten gehoben werden. Der Oszillometerfaden F bestand aus Quarz; er war 60 mm lang, am festen Ende, welches mit Siegelack an einem Glasstab befestigt war, 0,06 mm und an der Spitze 0,04 mm dick. Der Nerv wurde über die beiden Elektroden a und a_1 gelegt und in der Entfernung ein Sechstel der Fadenlänge am Faden durch seine eigene Klebrigkeit befestigt. Der Glaskasten hatte den Zweck, den Faden vor Luftströmen und den Nerv vor Austrocknung zu schützen; am Boden des Kastens befand sich ein wenig Wasser. Um den Nerv auch noch vor übermässiger Belichtung und Erwärmung durch die Projektionslampe zu schützen, war an der Rückseite des Kastens ein Stück Filz befestigt. M ist das Mikroskop (es wurde durch die Glaswand betrachtet). C ist der Kondensor der Projektionslampe. Dieser ganze Apparat stand auf einem Stativ ganz unabhängig von dem Registrierapparat und der Projektionslampe, welche beide je auf einem separaten Tische standen. Auf dem Tisch des Registrierapparates befand sich noch die zeitschreibende Stimmgabel, das Signal und der den Reizstrom (und gleichzeitig das Signal) schliessende Taster. Von dem Taster aus wurde der Strom durch eine ca. 10 m lange Litze, welche teils lose gerollt dalag, teils befestigt war, auf die Klemmen A und A_1 übertragen, so dass eine eventuelle Fortleitung der Erschütterungen durch das Tasten ausgeschaltet war. Die Mikroprojektion der Fadenspitze wurde auf den Schlitz des Registrierapparates fallen gelassen, ebenso wie der Schatten der Stimmgabelspitze und des Signals.

Der Nerv wurde nicht ganz knapp am Muskel abgeschnitten, sondern einige Millimeter davon entfernt; ebenso am Rückgrat.

In der folgenden Tafel sind einige solche Aufnahmen wiedergegeben. Die oberste Kurve bedeutet das Signal, die mittlere die

Oszillometerschrift, die unterste die Zeitschreibung (500 doppelte Schwingungen pro Sekunde). Die Buchstaben *S* und *Ö*¹⁾ bedeuten Schliessung und Öffnung des Stromes. Die charakteristischste Aufnahme ist Kurve II. Man sieht, dass sowohl Schliessung als auch Öffnung des Stromes eine Oszillation zur Folge hat. Bei II., zweite Schliessung, wurde das bereits in Schwingungen befindliche Oszillometer durch die ankommende Schliessungszuckung zum Stillstand gebracht, während die darauffolgende Öffnung dasselbe wieder in Schwingungen versetzt. Bei II., dritte Öffnung, wollte der Zufall, dass sich die Wirkung von Schliessung und Öffnung addierten, daher die starke Schwankung. Leider hatte der Faden eine zu langsame Eigenschwingung, und deshalb ist der Beginn derselben nur ungenau festzustellen. Es wäre auf diese Weise möglich gewesen, die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Stosswelle zu messen. Wenn dann diese Fortpflanzungsgeschwindigkeit mit jener der Reizleitung übereingestimmt hätte, dann wäre die Wahrscheinlichkeit der Theorien wohl sehr erhöht worden. Vielleicht gelingt es durch derbe mechanische Reize und durch rasch reagierende Apparate, die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der elastischen Wellen zu messen und dieselben dann zu vergleichen mit den auf anderem Wege erhaltenen Werten. Immerhin scheint es von einigem Interesse, dass der Nerv durch elektrische Reize in mechanische Bewegung versetzt wird. Dass die im theoretischen Teil besprochene Erwärmung durch den Strom Anlass zu diesen Bewegungen gegeben hat, erscheint äusserst unwahrscheinlich, denn dann könnte die Öffnung des Stromes keine solche Wirkung haben, wie sie in den Photogrammen deutlich zu sehen ist²⁾.

Schluss.

Nach dem oben Gesagten wird die neue Theorie vielleicht doch so viel Wahrscheinlichkeit erhalten haben, dass sie zu einigen Arbeiten auf dem Gebiete Anlass geben wird. Es wäre vielleicht nicht ganz undankbar, wenn von rein physiologischer Seite die Elastizitätskoeffizienten der verschiedenen Nerven bestimmt werden würden.

1) Sämtliche vier Aufnahmen sind von links nach rechts zu lesen.

2) Über mechanische Veränderungen der Nerven beim Reizen siehe auch Rose, *Comparative Electro-Physiology*. New York, Bombay und Calcutta 1907 Chap. vol. 35 p. 530. — Harless, *Abh. d. Bayer. Akad. B.* 8 S. 549. 1858. Kronthal, *Zentralbl. f. Physiol.* Bd. 7 S. 5.

Es müssten dann die Fortpflanzungsgeschwindigkeiten umgekehrt proportional den Quadratwurzeln aus den Elastizitätskoeffizienten sein. Dabei ist allerdings zu bedenken, dass nur die Elastizität des reizleitenden Teiles interessiert. Man müsste also nicht pro gesamten Querschnitt des Nerven berechnen, sondern pro Summe aller Querschnitte der Achsenzylinder.

Zusammenfassung.

1. Es wurde in einem theoretischen Teil neben einigen Berechnungen die akustische Theorie der Reizleitung im Nerven in mathematische Formen gebracht.

2. Die Abweichungen vom du Bois-Reymond'schen Gesetz wurden durch die Theorie erklärt.

3. Der Einfluss der Temperatur aber, sowie die Erscheinung der Narkose lassen sich durch die Änderung der inneren Reibung erklären.

4. In dem experimentellen Teil wurden Studien an Gelatine gemacht, und zwar

a) Aufnahme von Aktionsströmen;

b) es wurden Oszillationen an Gelatine wahrgenommen, wenn man den Strom in geeigneter Weise applizierte.

5. Es wurden Studien an zweiphasigen elektrolytischen Ketten gemacht und Polarisationsversuche an der Grenzfläche zweier heterogener Phasen.

6. Es wurden Versuche an überlebenden Froschnerven gemacht und gefunden, dass elektrische Reizung mit sogenannten unpolarisierbaren Elektroden feine Oszillationen im Nerven zur Folge hat.