(Aus dem physiologischen Laboratorium in Zürich.)

Ueber die Geschwindigkeit, mit welcher sich der Electrotonus im Nerven verbreitet.

Von

stud. med. **Valerius v. Baranowski** aus Odessa
und **Carl Garrè** aus St. Gallen.

I. Vorbemerkungen von L. Hermann.

Die Frage nach der Etablirungsgeschwindigkeit des Electrotonus, deren Stand ich vor Kurzem resümiert habe¹⁾, ist von Herrn Tschirjew im vorigen Jahre einer erneuten Untersuchung unterworfen worden²⁾, deren Resultat von den bisherigen Ansichten fundamental abweicht. Da der Verf. am Schlusse seiner Arbeit theoretische Folgerungen aus derselben in Aussicht stellt, schien es um so mehr geboten, die Resultate derselben auf ihre Haltbarkeit zu prüfen.

Die bisher verbreitete Meinung, dass der Electrotonus im Momente der Stromschliessung gleichzeitig an allen Punkten des Nerven beginne, beruht wesentlich auf zwei Versuchen.

Der erste, von Helmholtz 1854 veröffentlichte, besagt, dass zwischen dem Eintritt der primären und der secundären Zuckung vom Nerven aus keine nachweisbare Zeitdifferenz sei, wenn der secundär wirkende Nerv ebenso hoch über der Berührungsstelle beider Nerven gereizt wird wie der primär wirkende.

Die Beweiskraft dieses Versuches (den er trotzdem nach einem nicht ersichtlichen Benennungsprincip als „classisch“ bezeichnet) erkennt Herr Tschirjew nicht an; er wendet ein, dass die Strecke, über welche der Electrotonus sich auszubreiten hatte, um den Muskelnerven zu erregen, so klein gewesen sei, dass eine der Ausbreitungszeit entsprechende Verlängerung des Latenz-

1) Handbuch der Physiologie Bd. II. 1. S. 48, 161 ff.

2) Archiv f. (Anat. u.) Physiol. 1879. S. 525.

stadiums innerhalb der Fehlergrenzen lag. Diese Meinung ist unbegründet; und vor Allem entspricht die Zeichnung, welche Herr Tschirjew vom Helmholtz'schen Versuche giebt, den Helmholtz'schen Angaben nicht; denn letzterer sagt ausdrücklich, dass die untere Hälfte beider Nerven an einander lag (die von mir in meinem Handbuch gegebene Zeichnung ist die den Helmholtz'schen Angaben entsprechende). Da nun die Enden gereizt wurden, so hatte der Electrotonus eine Strecke von mindestens 1 cm. zu durchlaufen; Herr Tschirjew wird doch aber nicht behaupten wollen, dass das Helmholtz'sche Myographion nicht die Leitungsgeschwindigkeit des Nervenprinzips (mit der nach ihm die des Electrotonus von gleicher Ordnung ist) bei einer Streckendifferenz von 1 cm zu messen im Stande sei. Herrn Tschirjew's Einwand würde also die Helmholtz'sche Schlussfolgerung nicht umstossen.

Dagegen habe ich schon vor der Tschirjew'schen Arbeit bei der Discussion des Helmholtz'schen Versuchs auf ein Bedenken hingewiesen. Die beiden Nerven N_1 und N_2 , von denen ersterer seinen Muskel M hat, werden bei a_1 resp. a_2 durch Schliessung eines (offenbar absteigenden) Stromes gleich stark erregt. Macht nun die Schliessung des Stromes in a_2 bei c_2 durch Electrotonus einen so starken galvanischen Vorgang, dass dieser durch einfache Leitungsübertragung den Nerven N_1 bei c_1 secundär erregt, so muss offenbar, wenn der gleiche Strom in a_1 geschlossen wird, der Nerv N_1 in c_1 mindestens ebenso stark galvanisch verändert sein, der Electrotonus also ihn in seinem unteren Ende direct erregen. Man wird daher nur dann einen Zeitunterschied zu Gunsten der primären Zuckung erwarten dürfen, wenn der electrotonische Vorgang sich langsamer fortpflanzt als die Nervenirregung; denn dann würde die in c_1 anlangende, von a_1 ausgegangene Erregungswelle im Vorsprung sein vor dem in c_1 anlangenden und dort direct erregenden Catelectrotonus. Da nun kein Unterschied der Latenzzeiten sich ergibt, so beweist der Versuch, dass die Ausbreitungsgeschwindigkeit des Electrotonus nicht geringer ist als die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung. Ob und in

welchem Grade sie aber grösser ist, kann der Versuch nicht entscheiden.

Ein zweiter Versuch ist von Grünhagen ¹⁾ angestellt worden. Er besteht darin, den primären Strom eines Inductionsapparats zum aufsteigenden Polarisiren, den Schliessungs-Inductionsstrom zum infrapolaren Reizen eines Nerven zu benutzen. Ist der Anelectrotonus an der Reizstelle im Momente der Schliessung schon vorhanden, so wird sich sein Effect auf die gleichzeitige Reizung durch Verminderung oder Unterdrückung der Zuckung zu erkennen geben, und dies ist nach Grünhagen in der That der Fall. Um die Wirkung der Reizung ohne Polarisation feststellen zu können, muss der Nerv in eine Abzweigung des primären Stromes gebracht werden, welche beim Controllversuch geöffnet wird. Selbstverständlich kann der Versuch nur mit Anelectrotonus angestellt werden, weil der polarisirende Strom selbst keine Schliessungszuckung geben darf, also aufsteigend sein muss ²⁾.

Herr Tschirjew lässt auch diesen Versuch nicht gelten. Er wendet nämlich ein, der Reizstrom sei im Falle des Electrotonus schwächer als im Controllversuch, weil er im letzteren Falle voll durch die primäre Spirale geht, im eigentlichen Versuch aber einen Zweig an den Nerven abzugeben hat.

Dieser Einwand ist aber in Anbetracht der Widerstandsverhältnisse ohne Belang. Für den Strom in der primären Spirale, deren Widerstand kaum 1 oder 2 Siemens'sche Einheiten beträgt, kann es unmöglich etwas ausmachen ob ein Nebenzweig, der den Nerven mit seinen 40000 bis 70000 Einheiten enthält, geschlossen oder geöffnet ist. Herr Tschirjew hätte besser gethan, statt eines so nichtssagenden Einwandes den Grünhagen'schen Versuch zu wiederholen, der jedenfalls einer der besten ist, um zunächst die Frage, ob der Electrotonus schon im Moment der Schliessung vorhanden ist oder nicht, zu entscheiden.

Das Bedenken des Herrn Tschirjew lässt sich übrigens, wenn man ihm wirklich Bedeutung beilegen will, auf die einfachste Weise beseitigen, indem man nämlich im Controllversuch,

1) Dies Archiv IV. S. 550.

2) Grünhagen giebt a. a. O. an, dass der polarisirende Stromzweig schwach sein muss, um nicht selbst zu erregen. Es scheint vielmehr, dass er stark sein muss, um keine Schliessungszuckung zu geben.

statt den polarisirenden Stromzweig zu öffnen, ihn durch Umlegen einer Wippe in ein fremdes Nervenstück von gleichem Widerstande eintreten lässt.

Die Herren v. Baranowski und Garrè haben, wie unten mitgetheilt wird, auf meine Veranlassung diesen Versuch angestellt, und ausserdem andere noch ungleich beweisendere hinzugefügt (ein wirklicher Einwand gegen die Beweiskraft des Grünhagen'schen Versuchs ist nämlich von Herrn Tschirjew anscheinend übersehen worden; s. unten). Aus diesen Versuchen geht, wie sich zeigen wird, mit vollster Bestimmtheit hervor, dass der Anelectrotonus im Momente der Schliessung des Stromes bereits vorhanden ist.

Der diametrale Widerspruch dieses Resultates mit demjenigen des Herrn Tschirjew, welcher dem Electrotonus eine verhältnissmässig geringe Fortpflanzungsgeschwindigkeit, etwa von der Ordnung der Erregungsleitung, zuschreibt, legt uns die Pflicht auf, die Grundlagen der Tschirjew'schen Angaben sorgfältig zu prüfen.

Ich beginne mit derjenigen Versuchsreihe, welche, nach einem zuerst von Czermak vorgeschlagenen Verfahren, den polarisirenden Strom in messbaren Zeiten vor Ertheilung des erregenden Oeffnungsinductionsschlages schliesst, und das Zeitintervall ausprobiert, bei welcher die erste anelectrotonische Zuckungsschwächung sich zu erkennen giebt. Herr Tschirjew verwendet dazu den Siemens'schen Fallhammer, der den polarisirenden Strom in Quecksilber schliesst und den primären Strom des Inductionsapparats durch Auffall einer Spitze auf einen federnden Contacthebel öffnet; die Spitze ist an einer Micrometerschraube befestigt, deren Senkung die Oeffnung zeitlich vorrückt.

Die Zeiten zwischen Quecksilber- und Spitzencontact, um welche es sich in Herrn Tschirjew's Versuchen handelt, betragen $\frac{1}{5000}$ bis etwas über $\frac{1}{2000}$ Secunde (s. d. Tabelle a. a. O. S. 540). Diese Zeiten werden in folgender Weise bestimmt: Am Fallklotz des Hammers wird eine berusste Glastafel vertical befestigt, auf welcher ein festgestellter Stift schreiben kann. Der Hammer wird allmählich gesenkt und im Augenblick, wo die Metallspitze in das Quecksilber eintaucht, resp. dadurch ein zu einer Boussole geleiteter Strom geschlossen wird, durch eine mit der Hand ausgeführte seitliche Bewegung des Stiftes auf der Glasplatte ein horizontaler

Strich gezogen. Ganz ebenso wird der Moment der Oeffnung des Platincontacts, indem auch dieser in einen Boussol- und Kettenkreis eingeschaltet wird, durch einen zweiten horizontalen Strich markirt; die letztere Bestimmung wird natürlich für die verschiedenen Stellungen der Schraube des Platincontactes, welche die Versuche ergeben hatten, ausgeführt. Der verticale Abstand der gemachten Horizontalstriche wird dann auf Fallzeiten reducirt, indem die Schreibspitze, welche an einer verticalen Stimmgabel befestigt ist, nach Anreissung der letzteren, eine Curve auf die Platte des jetzt frei fallenden Hammers zeichnet, und die Abstände der Horizontalstriche längs der Schwingungscurve zeitlich auswerthet werden.

Das Alles liest sich sehr schön, und die auf solche Bestimmungen gegründete Tabelle (S. 540) sieht recht vertrauenerweckend aus. Ganz anders aber ist es, wenn man der Sache auf den Grund geht. Nach der von Gad gegebenen Abbildung des Siemens'schen Fallhammers ¹⁾ beträgt die grösste an demselben mögliche Fallhöhe bis zum Contactspiel etwa 5,5 cm, die grösste verwendbare Geschwindigkeit also etwa 1 Meter. Der ganze Bereich der Strichabstände in den Versuchen beträgt demnach $\frac{1}{5}$ bis $\frac{1}{2}$ mm. Nun bedenke man, dass diese Striche im Momente eines Kettenschlusses, der an der Boussole beobachtet wird, mit der Hand hergestellt werden. Ist wohl da die Genauigkeit hinreichend, um Messungen innerhalb eines Bereiches von im Ganzen $\frac{1}{5}$ bis $\frac{1}{2}$ mm zu rechtfertigen? Aber noch mehr. Jene zeitliche Graduirung der Contactstellungen erfolgt einmal am Schlusse jeder Versuchsreihe. Darf man nun wirklich voraussetzen, dass der Schluss in Quecksilber in den einzelnen Fallversuchen genau zur gleichen Zeit stattgefunden habe? Man bedenke, dass eine Aenderung des Quecksilberniveau's da, wo der Stift eintaucht, um ein Fünftel Millimeter, sei es durch eine geringe Erschütterung, sei es durch leichtes Verspritzen, schon die ganzen Resultate umstösst. Ja nicht einmal die Solidität der auf die Contactfeder beim Fall aufschlagenden Platinspitzen und die der Axe des Fallhammers darf ohne Weiteres gross genug angenommen werden, um so subtile Zeitmessungen zu rechtfertigen. Es ist mir unbegreiflich, wie man auf solche Versuche, ohne jede Controlle, ein Resultat gründen

1) Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1877. S. 42.

konnte, das für die ganze allgemeine Nervenphysik eine so bedeutende Tragweite hat.

Man wird hoffentlich nicht annehmen, dass ich dem Siemens'schen Apparate hierdurch einen Vorwurf machen will. Sein Erfinder würde aber selber protestiren, wenn man den Apparat zu Messungen, bei denen Zehntausendstel Secunde eine Rolle spielen, verwenden wollte. Die Benutzung des Apparates durch Gad, bei welcher es sich um mindestens 10 mal so grosse Zeiten handelte, und ausserdem das Quecksilbergefass gar nicht zur Anwendung kam, war der Leistungsfähigkeit des Apparates gewiss völlig angemessen, aber nicht die durch Herrn Tschirjew. Ich würde aber selbst die Tschirjew'schen Versuche nicht dieser Kritik zu unterwerfen Veranlassung gehabt haben, wenn nicht die unter meinen Augen angestellten Versuche mit einem so einfachen und einwandfreien Verfahren, wie das zweite und dritte unten anzuführende, Resultate ergeben hätten, die denen des Herrn Tschirjew total widersprechen; so wurde es zur Pflicht, diese letzteren gründlich zu revidiren.

Die andere Methode des Herrn Tschirjew, die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Electrotonus festzustellen, beruht auf galvanischen Zeitmessungen, hält aber einer Prüfung ebensowenig Stand.

Der electrotonische Zustand einer Nervenstrecke ist bekanntlich in der Zeit veränderlich und grade über den ersten Moment wissen wir absolut Nichts. Zwar wissen wir durch du Bois-Reymond, dass im Allgemeinen der Anelectrotonus in Zunahme, der Catelectrotonus in Abnahme begriffen ist; aber sehr richtig lässt du Bois-Reymond den Beginn seiner Curven¹⁾ völlig hypothetisch, indem er ihn durch punktirte Linien darstellt; hier könnte sehr wohl (wie auch in der That du Bois-Reymond es zeichnet) auch der Catelectrotonus anwachsen.

Herrn Tschirjew's galvanischen Messungen liegt aber eine Voraussetzung zu Grunde, welche er, wie es scheint, gänzlich übersehen hat: nämlich dass der Electrotonus gleich im ersten Momente seiner Entstehung die volle Intensität habe; diese Voraussetzung ist nicht allein unbewiesen, sondern nach dem ganzen Habitus des Electrotonus (und auch nach du Bois-Reymond's Curven) zweifellos unrichtig.

1) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1867. Taf. XII. Fig. 6.

Verfolgen wir einen der Versuche, auf welche sich Herrn Tschirjew's Behauptungen stützen.

Damit der Electrotonus vom Momente seines Entstehens bis zur Oeffnung seines Kreises einen Ausschlag von 1 sc. gebe (die Boussole ist, nach einem von mir angegebenen und geprüften Verfahren, natürlich ohne Nennung meines Namens, für schwache Momentanströme empfindlich gemacht; vgl. oben S. 431), muss die Oeffnung des Boussolkreises 0,00186 sec. nach der Schliessung des polarisirenden Stromes erfolgen. Der volle Ausschlag des Electrotonus betrage n sc. Herr Tschirjew hat nun in Vorversuchen ermittelt, wie viel Zeit ein constanter Strom, der einen Ausschlag von n sc. giebt, geschlossen sein muss, um einen Ausschlag von 1 sc. zu geben; die betreffende Zeit (welche Verfasser als „Zeitverlust in Folge der Trägheit des Magnetes“ bezeichnet) beträgt im erwähnten Versuch 0,00141 sec. Herr Tschirjew schliesst hieraus, dass der Electrotonus 0,00141 sec. auf den Magneten gewirkt habe, dass er also erst 0,00186—0,00141 = 0,00045 sec. nach Schliessung des polarisirenden Stromes in die abgeleitete Strecke hineingebrochen sei. Und aus solchen Zahlen¹⁾ berechnet Herr Tschirjew die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Electrotonus.

Man sieht sofort, wie unberechtigt diese Folgerung ist; sie wäre richtig, wenn festgestellt wäre, dass der Electrotonus zu einer gewissen Zeit plötzlich in voller Stärke entstände, wie der zum Controllversuch benutzte Strom bei seiner Schliessung. Wäre aber der Electrotonus in den ersten 1—2 Tausendstel Secunden seines Auftretens schwächer als später (wie es du Bois-Reymond's punktirter Curvenanfang andeutet), wäre die mittlere Ordinate z. B. nur halb so gross als später, so betrüge die abziehende Zeit, statt 0,00141, 0,00282 sec., und die Fortpflanzungszeit des Electrotonus wäre eine negative! Gesetzt, der Electrotonus beginne momentan, so liesse sich dies mit dem Tschirjew'schen Resultat vollkommen vereinigen, sobald nur die mittlere Ordinate des Electrotonus während der ersten 1—2 Tausendstel Secunde sich zu dem späteren Betrage verhielte wie 0,00141:0,00186, d. h. wie 7:9, oder wie 0,76:1. Die übrigen Versuche würden

1) Herr T. übersieht übrigens die enorme Unsicherheit dieser relativ kleinen Differenzzahlen, welche in obigem Beispiel über 7mal so gross ist, als die an sich nicht kleine der beiden Originalzahlen.

ergeben 0,76 : 1; 0,76 : 1; 0,84 : 1; 0,86 : 1; 0,75 : 1; 0,96 : 1; 0,98 : 1. Niemand wird zu behaupten wagen, dass dies unmöglich ist.

Die galvanischen Versuche beweisen also vor der Hand Nichts. Wenn der Electrotonus in der ersten Zeit nach seinem Entstehen nur um $\frac{1}{4}$ seines Betrages schwächer ist als später, so sind sie mit einem momentanen Entstehen ebensogut vereinbar. Bestenfalls¹⁾ bestätigen die Versuche, was schon der Helmholtz'sche Versuch mit viel grösserer Zuverlässigkeit ergab, nämlich dass die Ausbreitungsgeschwindigkeit des Electrotonus wenigstens nicht kleiner ist als die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung. — Das Gleiche gilt natürlich von den Repetitionsversuchen mit dem Differential-Rheotom, über welche sich sonst noch Manches bemerken liesse.

Die galvanometrischen Zeitmessungen auf diesem Gebiet scheitern also an unserer Unkenntniss des zeitlichen Verlaufs des Electrotonus in seinen allerersten Stadien.

Dasselbe gilt nun aber auch von den Versuchen nach der Czermak'schen Methode. Sucht man die Zeit, welche nach der Schliessung des polarisirenden Stromes vergehen muss, damit der Anelectrotonus an einer entfernten Nervenstelle stark genug sei um die Zuckung zu unterdrücken, so ist diese Zeit durchaus nicht nothwendig identisch mit derjenigen, welche vergehen muss, damit der Anelectrotonus an jener Nervenstelle überhaupt beginne. Vielmehr ist höchstwahrscheinlich letztere Zeit kleiner, d. h. die Versuche ergeben nur einen Minimalwerth für die Ausbreitungsgeschwindigkeit; dieselbe kann beträchtlich grösser und selbst unendlich gross sein. Die unten mitzutheilenden Versuche ergeben nun direct das Letztere und sind daher um so beweisender.

Ausserdem ist noch ein sehr wesentlicher Punkt zu beachten. Der Electrotonus ist, gänzlich abweichend von der Erregung, eine Erscheinung, welche mit zunehmender Entfernung von der durchflossenen Strecke rasch abnimmt. Der Electrotonus ist also überhaupt nur in einem gewissen Bereich jenseits der Electroden nachweisbar. Ist er aber im ersten Augenblick noch nicht voll-

1) Auffallend ist auch, dass Herr T. den Umstand gar nicht berücksichtigt, dass die extrapolaren electrotonischen Ströme nach Bernstein und mir durch die Erregung eine negative Schwankung erleiden. Im Falle des Catelectrotonus muss dieser Umstand die Versuche bedeutend beeinflussen, wenn wirklich der Electrotonus sich nicht schneller als die Erregung fortpflanzt.

ständig entwickelt, so wird die Strecke in welcher er in diesem ersten Augenblick nachweisbar ist, noch kleiner sein müssen, als die Strecke der definitiven Nachweisbarkeit. Wenn also, wie in den unten mitgetheilten Versuchen, jene Nachweisbarkeit bis 16,5 mm reicht, so ist mit grösster Wahrscheinlichkeit anzunehmen, dass der Electrotonus schon im ersten Moment grössere Strecken als 16,5 mm ergreift, hier aber noch zu schwach ist um nachgewiesen zu werden. Es wird auch gut sein, sich gegenwärtig zu halten, welch' grosse Multiplication von Fehlern jene nothwendige Beschränkung auf kurze Strecken zur Folge hat, wenn es wirklich eine Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Electrotonus gäbe, und es gälte dieselbe zu messen; ganz abgesehen von etwaiger Ungleichmässigkeit derselben, wie sie Herr Tschirjew selber gefunden zu haben meint.

II. Versuche über die Ausbreitungsgeschwindigkeit des Anelectrotonus, von V. v. Baranowski und C. Garrè.

Auf Veranlassung und unter Leitung des Herrn Prof. Hermann wiederholten wir zunächst den oben S. 448 f. besprochenen Grünhagen'schen Versuch, mit den ebendasselbst angegebenen Modificationen.

Der Ischiadicus A des Versuchsmuskels (Gastrocnemius) befand sich unter der Glocke des modificirten Pflüger'schen Myographions, auf vier unpolarisirbare Electroden von der Hermann'schen Form gelegt, deren unteres Paar zur Reizung, deren oberes zur Polarisation diente¹⁾. Ein zweiter Ischiadicus B, ohne Muskel, war einem dritten Electrodenpaar von derselben Beschaffenheit aufgelegt; die Spannweite dieses Electrodenpaares war stets gleich gross wie die des polarisirenden Paares von Nerv A. Durch eine Wippe ohne Kreuz konnte der polarisirende Strom abwechselnd den Nerven A und B zugeleitet werden.

In den Kreis einer Kette von 9—18 kleinen Zink-Kohle-Elementen war der Schliesscontact (s. unten), ferner ein du Bois'sches Rheochord, und die primäre Spirale eines Magnetelectromotors eingeschaltet. Der vom Rheochord abgezweigte Strom diente zur Polarisirung, und war der oben erwähnten Wahlwippe zugeleitet; er war im Nerven A aufsteigend. Der secundäre Strom des

1) In allen Versuchen dieser Arbeit war die Länge der polarisirenden Strecke etwa 11 mm, die der Reizstrecke etwa 4 mm.

Magnetelectromotors diene dagegen zur Reizung. Alle Zuckungen wurden auf dem berussten Papier der Schreibplatte verzeichnet, mit Ausnahme der Oeffnungszuckung des polarisirenden Stromes, während welcher die Schreibspitze von der Platte zurückgezogen war.

Als Schliesscontact diene, um Uniformität des Schliessungsvorgangs zu sichern, der punctförmige Contact auf der Schliessseite der Helmholtz'schen Wippe, deren Hebel festgestellt war. Bei geringer Uebung gelingt es leicht, den Schlüssel stets so niederzudrücken, dass die Inductionszuckungen durchaus gleichmässig ausfallen. Die Oeffnungsinductionszuckungen wurden mittels eines du Bois'schen Schlüssels S vom Nerven abgeblendet.

Der Verlauf eines Versuches ist nun folgender. Zuerst wird bei geschlossenem Schlüssel S, so dass keine Inductionsreizung des Nerven eintritt, am Rheochord eine Stromstärke aufgesucht, welche keine Schliessungs-, sondern nur Oeffnungszuckung giebt. Jetzt wird der Rheochordstrom durch Umlegen der Wippe in den Nerven B geleitet und nunmehr der Schlüssel S während der Schliessungen offen gehalten. Durch Verschieben der secundären Spirale des Magnetelectromotors wird nun diejenige Intensität des Schliessungsinductionsstroms aufgesucht, welche eine Minimalzuckung mit grösster Regelmässigkeit hervorbringt. Diese Spiralstellung wird natürlich während der Versuchsreihen beständig corrigirt.

Die Vorbereitungen sind hiermit beendet, und die eigentlichen Versuche können beginnen. Dieselben bestehen in der Vergleichung der Schliessungs-Inductionszuckungen bei beiden Lagen der Wahlwippe, d. h. 1) ohne polarisirenden Strom in A, und 2) während gleichzeitig mit der Schliessungsinduction der aufsteigende polarisirende Strom in A hereinbricht.

Zuerst wird die Reizstrecke der intrapolaren sehr nahe angebracht. Der regelmässige Erfolg bei frischen Präparaten ist der, dass der Versuch 1 Zuckung giebt, und im Versuch 2 die Zuckung ausbleibt.

Nun wird die Reizstrecke immer weiter von der polarisirten entfernt, und jedesmal die Versuche wiederholt. Der Erfolg bleibt Anfangs derselbe. Bei einer gewissen Entfernung tritt in Versuch 2 ebenfalls Zuckung ein, dieselbe ist aber schwächer, als in Versuch 1. Endlich bei noch grösserer Entfernung fallen beide Zuckungen gleich hoch aus.

Diese Versuchsreihen wurden an einer sehr grossen Anzahl von Präparaten wiederholt. Die grösste Entfernung, in welcher noch deutliche Schwächung der Zuckung durch den Anelectrotonus auftrat, betrug in unsern Versuchen 15,5 mm.

Am Schlusse jeder Versuchsreihe wurde zur Controlle die Reizstrecke der polarisirten wieder soweit genähert wie im Anfang, das Verschwinden der Zuckung in Versuch 2 nochmals constatirt, und nun der Nerv zwischen beiden Strecken mit scharfer, befeuchteter Scheere durchschnitten, und beide Schnittflächen sorgfältig mit einander vereinigt. Jetzt gab regelmässig der polarisierende Strom für sich, auch bei der Oeffnung, keine Zuckung mehr, und die beiden Schliessungsinductionszuckungen in Versuch 1 und 2 fielen genau gleich aus. Dieser Controllversuch beweist, dass die Schwächung und Aufhebung der Zuckung in Versuch 2 nicht etwa von einfachen Stromschleifen des polarisirenden Stromes, welche durch Isolationsmängel bewirkt sein könnten, herrührte. Uebrigens wurde selbstverständlich bei den ganzen Versuchen auf sorgfältigste Isolation alle erdenkliche Aufmerksamkeit gerichtet, und zahlreiche Controllen, z. B. Abheben einer oder beider Reizelectroden vom Nerven, beständig gehandhabt.

Diese Versuche bestätigen also den Grünhagen'schen Versuch, mit Ausschliessung des von Herrn Tschirjew gegen dessen Beweiskraft erhobenen (übrigens an sich ziemlich gegenstandslosen, s. oben) Einwandes. Sie beweisen mit voller Bestimmtheit, dass selbst in einer Entfernung von 15,5 mm von der Anode der Anelectrotonus zur Zeit des Schliessungsinductionsschlages schon vorhanden ist, wenn der primäre Strom selber mittels eines Zweiges die Polarisation bewirkt.

Indess lässt sich gegen die weitere Folgerung aus diesem Versuch, nämlich die von Grünhagen gezogene, dass der Electrotonus im Augenblick der Schliessung schon vorhanden ist, ein sehr gewichtiger Einwand machen, welcher auch Herrn Tschirjew entgangen zu sein scheint. Der Schliessungsinductionsstrom entsteht nämlich nicht in voller Stärke im Momente der Schliessung, sondern wird verzögert durch den Einfluss des Extracurrent, und wenn die primäre Spirale mit Eisenkern versehen ist, auch durch die zur vollen Magnetisirung des letzteren erforderliche Zeit.

Dieser Einwand liesse sich beseitigen, wenn man die ableitende Strecke sehr beträchtlich verlängern könnte und das Resultat trotz-

dem das gleiche bliebe. Allein, worauf schon oben Herr Prof. Hermann hingewiesen hat, diesem Bemühen steht der Umstand entgegen, dass der Electrotonus mit zunehmendem Abstand von den Electroden sehr rasch an Grösse abnimmt.

Wäre Herrn Tschirjew's Angabe richtig, dass der Electrotonus sich mit etwa der gleichen Geschwindigkeit wie die Erregung fortpflanzt, so würde er zur Erreichung des Abstandes von 15,5mm die Zeit von 0,0006 sec. brauchen. Um also unsere Ergebnisse mit der Behauptung des Herrn Tschirjew zu vereinbaren, müsste der erregende Theil des Schliessungsinductionsschlages erst 0,0006 sec. nach der Schliessung des primären Stromes erfolgen, — ein Verzögerungsbetrag der mindestens als höchst unwahrscheinlich betrachtet werden muss.

Indess sieht man, dass der Grünhagen'sche Versuch in der That aus den von uns angegebenen Gründen die Frage nicht endgültig zu entscheiden vermag. Herr Prof. Hermann gab uns deshalb eine neue Methode an, welche von solchen Einwänden frei ist.

Dieselbe besteht ganz einfach darin, mittels der bekannten Helmholtz'schen Wippe gleichzeitig auf der Schliessseite den polarisirenden Strom zu schliessen, und auf der Oeffnungsseite durch Beseitigung einer Nebenschliessung dem Nerven einen Reizstrom zu appliciren.

Der aufsteigende polarisirende Strom bestand aus der vollen Wirkung einer Kette von 9—18 kleinen Zinkkohleelementen. Der Reizstrom wurde von einem Daniell'schen Elemente geliefert, von welchem ein mittels des du Bois'schen Rheochords abgezwigter Strom zuerst zum (punctförmigen) Ruhecontract der Helmholtz'schen Wippe, und von da (aufsteigend) zur Reizstrecke des Nerven ging. Ein Quecksilbernäpfchen im Kreise des polarisirenden Stromes gestattete die Reizung mit oder ohne Schliessung des polarisirenden Stromes vorzunehmen.

Die von uns benutzte Helmholtz'sche Wippe hat zur Erhöhung ihrer Solidität einen messingnen Hebel, der in Spitzenlagern sich bewegt. Das Stäbchen des Ruhecontacts ist vom Metall des Hebels durch eine Hülse aus Kammmasse isolirt. Um den Schliesscontact, welcher in unsern Versuchen eine Nebenschliessung zum Nerven bildet, mit genügendem Druck geschlossen zu halten, musste die niederdrückende Feder durch eine kräftigere ersetzt

werden. Das Niederdrücken des Schlüssels geschah stets mit grosser Energie.

Die Versuche bestehen nun in folgendem. Zuerst überzeugt man sich, dass der polarisirende Strom für sich nur Oeffnungs-, und keine Schliessungszuckung giebt. Hierauf wird bei permanent mittels des Quecksilberhakens geöffnetem polarisirenden Strome der Reizstrom mittels des Rheochords so abgestuft, dass die Oebnung des Ruhecontacts eine sichere Schliessungszuckung giebt. Und nun wird die Grösse dieser Schliessungszuckung verglichen: 1) bei geöffnetem und 2) bei geschlossenem Quecksilberhaken.

Die Einrichtung des Präparates ist so wie in den früheren Versuchen, nur dass natürlich Nerv B wegfällt. Auch hier wurde mit kleinen Abständen beider Strecken begonnen, und der Abstand dann so lange vergrössert, als noch Wirkung des Anelectrotonus sichtbar war. Zum Schluss wurde zum ersten Abstand zurückgekehrt, und der Controllversuch mit Durchschneidung des Nerven angestellt.

Der sichere Erfolg dieser Versuche ist nun der, dass selbst bei grossen Abständen die Zuckung des Versuchs 2 ausbleibt, oder schliesslich kleiner ist als in Versuch 1. Es gelang uns, deutliche anelectrotonische Verkleinerung festzustellen bis zu einem Abstand von 16,5 mm. Offenbar sind die Verhältnisse hier günstiger als beim Grünhagen'schen Versuch, weil der volle polarisirende Strom angewandt werden kann, während bei jenem eine Abzweigung durch das Rheochord unabweisliche Bedingung ist (schon weil der Widerstand des Nerven eine genügende Durchströmung der primären Spirale unmöglich machen würde); wenn trotzdem die Grenze der Ausführbarkeit des Versuchs nur um 1 mm weiter hinausgerückt erscheint, so deutet dies darauf, dass in der That beim Grünhagen'schen Versuch eine wenn auch geringe Verzögerung des Inductionsstromes sich als Fehler einmischt.

Es war nun noch zu untersuchen, ob Schliessung und Oeffnung an der Helmholtz'schen Wippe wirklich gleichzeitig erfolgen. Zu diesem Zwecke wurde das schon von Helmholtz¹⁾ eingeschlagene Verfahren angewandt, beide Contacte hinter einander in den Kreis einer Kette einzuschalten, welcher ausserdem ein Galvanometer enthielt. Bei mässigen Stromstärken erhielten wir

1) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1850. S. 296.

ebensowenig wie Helmholtz eine Ablenkung bei energischem Niederdrücken des Schlüssels. Als aber die Kette auf 18 Zinkkohlenelemente verstärkt wurde, entstand eine Ablenkung, welche beweist, dass die Wippe doch ein kleines Intervall zwischen Schliessung auf der einen und Oeffnung auf der andern Seite hat. Dies Intervall wurde durch weiter unten anzugebende Versuche mit dem Fallrheotom ermittelt, und ergab sich etwas kleiner als 0,0001 sec.

Die Versuche mit der Wippe beweisen also nur, dass die Ausbreitungsgeschwindigkeit des Anelectrotonus jedenfalls grösser ist als $10000 \cdot 16,5$ mm, d. h. grösser als 165 Meter.

Um nun aber das Intervall zwischen Schliessung des polarisirenden Stromes und Reizung des Nerven wirklich Null und selbst negativ machen zu können, stellten wir auf Veranlassung des Herrn Prof. Hermann noch eine dritte Versuchsreihe nach der von Czermak zuerst vorgeschlagenen, von Herrn Tschirjew mit unzureichenden Mitteln ausgeführten Methode an.

Wir bedienten uns des Hermann'schen Fall-Rheotoms¹⁾, dessen mittels eines Zügels verschiebbarer Schliesscontact X den starken polarisirenden Strom von 18 Zinkkohlenelementen schloss, während der feste Oeffnungscontact O dem Nerven einen minimal erregenden Oeffnungs-Inductionsschlag, ohne Drahtkerne in der primären Spirale, ertheilte. Die beiden Electrodenpaare am Nerven hatten einen festen Abstand von 10 mm. Wir unterlassen es, die einfachen Hülfsvorrichtungen und Vorversuche nochmals zu beschreiben, durch welche wir erstens uns jedesmal versicherten, dass die Schliessung des polarisirenden Stromes keine Zuckung gab, zweitens der Rollenabstand für Minimalzuckung aufgesucht und beständig corrigirt wurde, drittens die Controllversuche, welche vor Stromesschleifen u. dgl. sicherten. Zu den Versuchen sind durchaus frische Nerven nothwendig.

In jedem Versuch wurde das Intervall zwischen Polarisirung und Reizung, durch Senkung des Zügels, so lange verkürzt, als noch im Versuch 2 (mit der Bedeutung wie oben) die Zuckung unterdrückt oder kleiner war als in Versuch 1. Dann wurden die den Zügelstellungen entsprechenden Intervalle in folgender Weise ausgemittelt. Die beiden Contacte X und O, sowie ein empfindliches Galvanometer wurden in den Kreis einer starken Kette (18

1) Vergl. dies Archiv, Bd. XV. S. 194 und Tafel II.

Zinkkohlenelemente) aufgenommen, und die beim Fall eintretenden Ablenkungen notirt. Dann wurden auch noch, um zugleich das Intervall der Helmholtz'schen Wippe zu ermitteln, statt der Contacts des Rheotoms die Contacts der Wippe eingeschaltet, und die Ablenkung beim energischen Niederdrücken des Schlüssels ebenso notirt. Um kleine Unterschiede in den Widerständen der Rheotomcontacts und der Wippencontacts unschädlich zu machen, war in allen Zeitmessungsversuchen noch ein Widerstand von mehreren Hundert Einheiten in den Kreis eingeschaltet.

Wir theilen aus einer grösseren Reihe von Versuchen zwei Beispiele mit.

1. Beispiel. Die Zuckungen wurden unterdrückt bis Zügelstellung 1329,5 und noch deutlich vermindert bis 1329,75.

Ablenkung (sc.) bei Zügelstellung 1330:	0	0	0
1329,5	0	0	0
1329	1,25	1,25	1,25
1328,5	2,5	2	2
1328	3,5	3	3
1327,5	5	5	6
1327	8	8,5	8,5
1326,5	10,5	10,5	11
1326	12	13	13,5

Ablenkung durch die Wippe: 1,25 1,0 1,25 1,0

2. Beispiel. Deutliche anelectrotonische Wirkung bis 1330.

Ablenkungen ¹⁾ : 1330:	0	0,5	0	0
1329,5	25	24	25	
1329	45	47	46	
1328,5	70	75	71	
1328	100	100	101	

Wippe: 19 20 19

Aus der arithmetischen Reihe der Ablenkungen, welche im zweiten Beispiel besonders regelmässig ist, ergibt sich als diejenige Zügelstellung, bei welcher Schliessung von X und Oeffnung von O zeitlich zusammenfällt, im ersten Beispiel 1329,5, im zweiten 1330. Jeder halbe Millimeter Verschiebung des Zügels entspricht an unserm Fall-Rheotom genau einer Zeit von 0,0001 sec.²⁾. Beide

1) Der eingeschaltete Widerstand war in diesem Versuch kleiner und die Kette stärker.

2) Vergl. die Tabelle in diesem Archiv, Bd. XV. S. 202. Diese Tabelle

Versuche ergeben also übereinstimmend das Contactintervall der Helmholtz'schen Wippe als etwas kleiner als 0,0001 sec.

Was nun die Hauptfrage betrifft, so ergeben die Versuche (und ebenso die zahlreichen übrigen) mit vollster Bestimmtheit Anelectrotonus an einer 10 mm entfernten Nervenstelle im Momente der Schliessung des polarisirenden Stromes.

Das erstgenannte Beispiel deutet darauf hin (was wir mehrere Male gesehen haben), dass anelectrotonische Zuckungsverminderung auch bei negativem Intervall auftreten kann, d. h. dass der mit unmessbar grosser Geschwindigkeit sich ausbreitende Anelectrotonus die im Ablauf begriffene Erregung überholen kann (ein Punct, den schon Herr Tschirjew, S. 541 seines Aufsatzes, berührt, und in negativem Sinne entschieden zu haben glaubt). Indess legen wir auf dies Ergebniss, weil es nicht regelmässig auftritt und an der Grenze der Wahrnehmbarkeit steht, keinen grossen Werth, und schätzen uns, in Anbetracht der oben S. 453 von Herrn Professor Hermann hervorgehobenen Umstände, schon glücklich, dass es gelungen ist, ein so frühes Stadium des Anelectrotonus, im Momente der Schliessung selbst, überhaupt nachzuweisen.

Der Anelectrotonus entsteht also im ganzen Nerven, soweit er überhaupt nachweisbar ist, im Momente der Schliessung des polarisirenden Stromes. Obwohl sich für den Katelectrotonus ein ähnlicher Beweis nicht führen lässt, ist doch kein Grund vorhanden hier nicht das Gleiche zu vermuthen. Was aber für die electrotonische Wirkung auf die Reizerfolge feststeht, gilt auch für den galvanischen Ausdruck des Electrotonus.

Der Electrotonus ist also kein Vorgang, der sich mit einer gewissen Geschwindigkeit von Stelle zu Stelle fortpflanzt. Die Gründe, welche die Irrthümer des Herrn Tschirjew veranlasst haben, sind schon oben entwickelt.

Das theoretische Resultat aus unsern Versuchen liegt so auf der Hand, dass wir nicht darauf einzugehen brauchen.

Schliesslich erlauben wir uns, unserm hochverehrten Lehrer für die Anregung und beständige Unterstützung dieser Arbeit unseren innigsten Dank auszusprechen.

bleibt, da die Fallhöhe des Apparats nicht geändert ist, auch jetzt noch gültig, obgleich die Werthe der Zeitintervalle zwischen X und O wegen Abänderung des Hebels von X sich seitdem geändert haben, und überhaupt jedesmal neu zu bestimmen sind.