(Aus dem physiologischen Laboratorium in Zürich.)

Ueber E. v. Fleischl's zweite vermeintliche Widerlegung meiner Theorie des Electrotonus.

Von

L. Hermann.

Seit dem Erscheinen der Band XIX. S. 416 dieses Archivs abgedruckten Notiz, welche einen Einwand E. von Fleischl's gegen meine Electrotonustheorie als hinfällig erwies, ist eine zweite Arbeit desselben Autors erschienen, welche wiederum letztere Theorie zu widerlegen, und die du Bois'sche zu stützen bestimmt ist ¹⁾.

Der Kern des diesmaligen Beweises ist folgendes: Ueberbrückt man die extrapolare, zur Boussole abgeleitete Strecke $e e'$ eines polarisirten Nerven oder eines Matteucci'schen Kernleitermodells durch einen zweiten ableitenden Bogen $\varepsilon \varepsilon'$ von grösserer Spannweite, so vermindert dies stets den electrotonischen Strom in $e e'$, und die Verminderung geht unter Umständen bis zur Umkehrung. Die Verminderung ist um so stärker, je näher an ε (dies ist der von der durchflossenen Strecke entferntere Fusspunct des Bogens $\varepsilon \varepsilon'$) die Mitte des Bogens $e e'$ liegt. In einer gewissen Lage des letzteren wird sein Strom durch den Einfluss des Bogens $\varepsilon \varepsilon'$ grade annullirt. Diese Lage findet nun v. Fleischl beim Nerven und beim Kernleiter verschieden, beim Nerven diesseits, beim Kernleiter jenseits der Mitte des grösseren Bogens (von der durchflossenen Strecke EE' aus gerechnet). Verf. rechnet heraus, dass das Verhalten des Nerven zur du Bois'schen, das des Kernleiters zu meiner Theorie des Electrotonus stimme, für den Nerven also nur erstere richtig sein könne.

Was zunächst die theoretische Erörterung des Verfs. betrifft, so ergiebt sich bei näherer Prüfung, dass sie unzureichend ist. v. F. behandelt den Kernleiter nach den Principien blosser Stromverzweigung, ohne Berücksichtigung der gradezu die Erscheinungen bedingenden Polarisirung; seine Betrachtung würde allenfalls passen für einen mit Zinklösung umhüllten amalgamirten Zinkdraht; aber v. F. sollte doch aus der Lectüre von Matteucci's

1) E. v. Fleischl, Untersuchung über die Gesetze der Nervenirregung. V. Abhandl. Die Theorie des Electrotonus. Aus dem LXXVIII. Bande der Sitzungsber. d. Wiener Acad. 3. Abth. 16 S. 2 Taf.

und meinen Arbeiten wissen, dass ein solcher überhaupt gar keine electrotonische Stromausbreitung zeigt!

Den in seinen Versuchen vorliegenden Fall würde v. F. besser theoretisch übersehen haben, wenn er sich die Mühe genommen hätte, die vor 6—7 Jahren erschienene Arbeit, welche er zu widerlegen unternimmt, genau zu lesen; denn er ist in jener Arbeit im Grunde schon, und zwar erschöpfend, behandelt. Wie Band VII dieses Archivs S. 311 und 321 entwickelt ist, lässt sich die neue Spannungsvertheilung, welche ein extrapolar angelegter indifferenter leitender Bogen hervorbringt, einfach und elegant in der Weise darstellen, dass man den in ihn sich ergiessenden Stromzweig wie einen zweiten polarisirenden Strom betrachtet, und die durch diesen bewirkte electrotonische Spannungsvertheilung zu der schon bestehenden algebraisch summirt. In Taf. V Fig. 2 des genannten Bandes ist dies schematisch verdeutlicht.

Die genannte Arbeit, sowie die ihrem theoretischen Theile zu Grunde liegende mathematische Untersuchung von H. Weber ¹⁾ enthält auch die erforderlichen Gleichungen für die analytische Behandlung des v. F.'schen Versuchs, d. h. es lässt sich, ausgedrückt durch Leitungsvermögen, Polarisationsconstante und Dimensionen des Kernleitersystems, angeben, erstens unter welchen Bedingungen, bei symmetrischer Lage beider Bögen, der Strom im inneren Bogen durch den äusseren nur geschwächt, annullirt oder umgekehrt wird, und zweitens, welche Lage bei gegebenen Verhältnissen der innere Bogen haben muss, damit einer dieser Erfolge eintrete. Hätte v. F. diese Berechnungen ausgeführt, so würde er gefunden haben, dass meine Theorie die von ihm für unmöglich gehaltene Umkehrung bei symmetrischer Lage sehr wohl unter bestimmten Bedingungen zulässt.

Allein zum Glück ist es nicht nöthig, diese etwas umständliche Rechnung hier vorzuführen. Die Haltlosigkeit des v. F.'schen Widerlegungsversuchs lässt sich auf höchst schlagende Weise unmittelbar durch den Versuch darthun.

Der Verf. behauptet, das Kernleitermodell könne bei symmetrischer Lage der Bögen weder theoretisch Stromumkehr ergeben, noch zeige sich dieselbe experimentell. Ich will nun ganz einfach Herrn v. F. die Bedingungen angeben, unter welchen er zu seiner Ueberraschung auch beim Modell so gut wie beim Nerven die schönste Stromumkehr sehen wird. Es kommt ganz allein

1) H. Weber, in Borchardt's Journ. f. Mathematik. Bd. LXXVI. S. 13.

darauf an, dass erstens der Widerstand des Kerndrahts nicht zu klein sei im Verhältniss zu dem der Hüllenflüssigkeit, zweitens die ableitenden Strecken der durchflossenen möglichst nahe liegen; dass der Widerstand des überbrückenden Bogens möglichst klein sein muss, ist selbstverständlich.

Man nehme also ein recht weites Glasrohr, von etwa 1 cm Durchmesser im Lichten, versehen mit einer Anzahl seitlicher Ansätze, wie ich sie früher beschrieben, und neuerdings abgebildet ¹⁾ habe. Die Ansätze haben gleichmässige Abstände, nur an einer Stelle sind zwei sehr nahe (bis auf etwa 1 cm) aneinandergerückt (ϵ' und ϵ in dem Schema); durch das Rohr wird ein äusserst feiner, etwa haarstarker Platindraht als Kern gezogen, und das

Lumen wie gewöhnlich mit gesättigter neutraler Zinklösung gefüllt. Die Zu- und Ableitung geschieht mit amalgamirten Zinkhaken.

Leitet man nun bei E und E' einen schwachen Strom zu (Bruchtheil eines Daniell's; sobald nämlich das Polarisationsmaximum überschritten wird, werden die Verhältnisse unregelmässig und theoretisch unübersehbar), und leitet man von e und e' zur Boussole ab, so erhält man gleichsinnige electrotonische Ströme; schliesst man dagegen zwischen ϵ und ϵ' einen leitenden Bogen von verschwindend kleinem Widerstand (dicke Drähte, Quecksilbernäpfchen; oder auch ein einziger Zinkbügel, der bei ϵ und ϵ' eingetaucht wird), so ist der Strom zwischen e und e' dem polarisirenden entgegengesetzt. Mit andern Worten: Das Kernleitermodell zeigt in der gegebenen Gestalt das von v. F. am Nerven gefundene Verhalten (welches letztere ich übrigens bestätigen kann).

Man könnte vielleicht einwenden, die Lage von e e' zu ϵ ϵ' sei wegen Ungenauigkeit des Glasbläfers nicht streng symmetrisch, sondern gegen ϵ hin verschoben. Um diesem Einwand zuvorzukommen, habe ich das Hauptrohr zwischen ϵ und e durchgeschnitten und durch Einschaltung einer Kautschukverbindung die Strecke ϵ e um einen Centimeter länger gemacht als ϵ' e'; auch so gelang der Versuch aufs Schönste ²⁾.

1) Vgl. dies Archiv Bd. VI S. 312; ferner das von mir herausgegebene Handbuch der Physiologie Bd. II. 1. S. 175, Fig. 22 (das abgebildete Rohr ist enger als das oben erwähnte).

2) Ich hatte die Freude den Versuch meinem Freunde Herrn Professor Adolf Fick aus Würzburg auf das Ueberzeugendste demonstrieren zu können.

Der Versuch giebt auch dann das gleiche Resultat, wenn man die Spannweite des Bogens $\varepsilon \varepsilon'$ vergrößert, und dem Bogen $e e'$ irgendwelche symmetrische Lage zwischen seinen Fusspunkten ertheilt; nur muss der Fusspunct ε' nahe der Electrode E bleiben.

v. F.'s Widerlegungsversuch fällt somit in Nichts zusammen. Es wird aber nützlich sein, zu sehen, wodurch sein Urheber irreführt worden ist.

v. F. sucht die Ursache des von ihm am Nerven gefundenen, und, wie er nun sieht, auch am Kernleitermodell reproducirbaren Verhaltens begreiflicher Weise in der Gestalt der Curve der Spannungen längs des polarisirten Nerven. Ist dieselbe der Art, dass sie von den Electroden aus mit stets abnehmender Steilheit verläuft, so ist das gefundene Verhalten unter gewissen Umständen (besonders sehr geringer Widerstand des Bogens $\varepsilon \varepsilon'$) möglich. In der That findet nun v. F. die erwartete Gestalt der Curve der Spannungen, und bildet dieselbe Taf. II Fig. 6 seiner Arbeit ab. Er hält diese Curve für dem Nerven eigenthümlich, und übersieht gänzlich, dass ich dieselbe Curve, nämlich eine Exponentialcurve von der Gleichung $u = \alpha J e^{-\beta x}$ ganz allgemein für den Kernleiter nachweise und abbilde, ersteres auf Grund der Weber'schen Untersuchungen. v. F. kennt eben, worauf ich stets wieder zurückkommen muss, meine Arbeit nicht, daher auch seine Identificirung meiner Theorie mit der Grünhagen'schen ¹⁾, die Meinung, dass meine Theorie gut leitende Kerne voraussetze ²⁾, die Nichtbeachtung der Polarisation und daher die Einführung des Grundsatzes, dass die Intensität der Stromfäden in der Hülle deren Länge proportional sei, während ich doch ausführlich entwickelt habe, dass jeder Stromfaden noch einen beträchtlichen von der Länge unabhängigen Uebergangswiderstand besitzt ³⁾, u. s. f.

Hätte also v. F. gewusst, dass meine Theorie für den Kernleiter eine ähnliche Curve der Spannungen postulirt, wie er sie für den Nerven findet, so wäre er nie auf den Gedanken gekommen, den Einfluss des indifferenten auf den Boussolbogen, der

1) Ueber die Grünhagen'sche Theorie des Electrotonus, welche, in ihren mannigfachen mit der Zeit erlittenen Wandlungen, von der meinigen stets fundamental verschieden geblieben ist, vgl. das citirte Handbuch Bd. II. 1. S. 181 f.

2) Diesen Irrthum v. F.'s habe ich schon in meiner vorigen Notiz, Bd. XIX S. 417, gerügt; s. auch die zweitnächste Anmerkung.

3) Vgl. die v. F.'sche Arbeit S. 6, und dagegen dies Archiv, Bd. V S. 269, VII S. 305.

doch allein von der Curve der Spannungen herrührt, beim Kernleiter anders zu erwarten als beim Nerven, und ein so verfehltes Experimentum crucis aufzustellen. Er hätte dann vielmehr seine Kernleiterversuche so lange modificirt, bis auch sie das Verhalten des Nerven zeigten, er hätte sich, mit andern Worten, gesagt: Der mit Zinklösung umhüllte Platindraht ist zwar im Allgemeinen ein Modell des polarisirbaren Nerven, aber hinsichtlich der Dimensions- und Widerstandsverhältnisse von Kern und Hülle ein so stark abweichendes, dass man sich in Dingen, bei denen alles auf quantitative Verhältnisse ankommt, über Abweichungen vom Nerven nicht eher wundern darf, als bis man alle Möglichkeiten, das Modell zu variiren, durchexperimentirt hat.

Folgende Ueberlegung hätte ihn dann sogleich zum Ziele geführt. Das Modell unterscheidet sich vom Nerven vor Allem dadurch, dass bei jenem der Kern im Vergleich zur Hülle fast unendlich gut leitet, beim Nerven aber ein solcher Unterschied im Widerstand vielleicht kaum vorhanden, jedenfalls kein Grund zu seiner Annahme ist ²⁾. Bei sehr gut leitendem Kern verläuft aber, wie die Theorie ergiebt, die Curve der Spannungen schon in sehr geringem Abstände von der Electrode mit äusserst geringer Krümmung, während bei schlechter leitendem Kern merkliche Krümmung der Exponentialcurve, welche die eigentliche Bedingung des Versuchs darstellt, in einer ziemlichen Strecke des Leiters vorhanden ist, ein Verhalten, das auch beim Nerven sich wiederfindet.

Will man also das von v. F. am Nerven beobachtete Verhalten an einem Kernleiter wiederfinden, so ergeben sich folgende drei Bedingungen: 1. möglichste Reducirung des Missverhältnisses zwischen Widerstand des Kerns und der Hülle; da man aber in der Wahl der Substanzen nicht frei ist, muss man sich an die Dimensionen halten, d. h. den Kerndraht so fein wie irgend möglich, den Flüssigkeitscyliner aber recht dick nehmen; man erhält dann ein Modell, bei dem der Electrotonus mit zunehmender Entfernung von der durchflossenen Strecke rasch abnimmt, so wie es beim Nerven der Fall ist (v. F. hat umgekehrt den Hüllencyliner, von einer unrichtigen Voraussetzung ausgehend, so widerstandsreich wie möglich genommen, d. h. einen, vermuthlich

1) Vgl. dies Archiv Bd. VI S. 346 ff., 350; ferner die angeführte Weber'sche Arbeit S. 14 ff.

noch dazu ziemlich dicken, Platindraht mit einer sehr dünnen befeuchteten Seidenschicht überzogen; kein Wunder, dass er das Verhalten des Nerven nicht fand; selbst mein älteres Glasrohr zeigt es nicht, weil es zu eng ist; ich musste, um es zu erhalten, sowohl ein weiteres Rohr, als auch einen sehr feinen Draht nehmen); 2. möglichste Annäherung des einen Fusspuncts des Bogens $\varepsilon \varepsilon'$ an die durchflossene Strecke (v. F. hat ohne Zweifel hierauf nicht geachtet, da er keinen Grund dazu sah, und das Modell in der Form, in der er es anwandte, noch in grosser Entfernung von der durchflossenen Strecke kräftigen Electrotonus zeigt; am Nerven ist er dagegen mit dem Fusspunct ε' der Electrode E bis auf 1 mm nahe gekommen, hat also hier unbewusst die günstigste Bedingung für Umkehrung hergestellt); 3. möglichst geringer Widerstand des Bogens $\varepsilon \varepsilon'$. Dass bei Herstellung dieser drei Bedingungen der Versuch leicht gelingt, haben wir oben gesehen.

Schliesslich kann ich meine Verwunderung nicht unterdrücken, dass v. F., selbst wenn er, durch Irrthümer verleitet, meine Theorie des Electrotonus widerlegt zu haben glaubte, sich mit der Moleküldrehungstheorie befriedigt fühlt. Woher nimmt Herr v. F. noch heute das Recht, im Nerven electromotorische Molekeln anzunehmen? Will er etwa Herrn Tschirjew's ¹⁾ Genosse sein, der eine Präexistenz- und Moleculartheorie des Nervenstroms auf die von Holmgren am Augapfel gefundenen Ströme gründet, Ströme für die ich mindestens zehn ebenso berechnete Erklärungen aufzustellen mir getraue, wie die, dass sie Negativität der unversehrten natürlichen Enden des Opticus bedeuten sollen? Oder weiss er, wie gewisse Anhänger der Moleculartheorie, keinen anderen Grund, als dass diese Theorie, weil einmal aufgestellt, bestehen bleiben müsse, auch wenn sie zur Erklärung der Erscheinungen längst nicht mehr nöthig ist, bis Jemand nachweist, dass es unmöglich ist, sich solche Molekeln zu denken? Woher ferner nimmt Herr v. F. die Berechtigung, den von ihm angenommenen Molekeln Drehbarkeit zuzuschreiben? Warum giebt er nicht endlich einmal die so lange vermisste exacte und discutirbare physicalische Theorie dieser Drehungen ²⁾? Er wird sich doch wohl

1) S. das Citat in meiner vorigen Notiz, Bd. XIX d. Arch.

2) Der Umstand, dass v. F. von diesen Drehungen nicht ausdrücklich spricht, darf nicht irre machen; er nimmt Molekeln an, die jedesmal im Sinne des zugeleiteten Stromes stehen.

erinnern, dass er selber für die intrapolare Strecke das entgegengesetzte Verhalten findet als das, welches die Theorie behauptete ¹⁾; und für die extrapolaren Strecken, für welche theoretische und experimentelle Stromrichtung übereinstimmen, wäre es gar nicht schwer, theoretisch auch die entgegengesetzte Stromrichtung zu deduciren, wenn diese experimentell gefunden wäre ²⁾. Dass eine so wandelbare, in der Luft schwebende, bei jeder Erscheinung auch für ihr Gegentheil modifieirbare Theorie ³⁾ auch mit einer Exponentialcurve der Spannungen sich vereinigen lässt, wer wollte sich darüber wundern?

Bemerkung über das Verhalten kernloser, homogener Cylinder. Auch an einem gewöhnlichen cylindrischen Leiter, welchem ein Strom in einem Theile eines Meridians zugeleitet wird, ist die Curve der Spannungen längs dieses Meridians eine Exponentialcurve ⁴⁾, so dass auch hier das von v. F. beobachtete Verhalten sich unter geeigneten Umständen wie am Nerven zeigen muss. Man kann sich hiervon überzeugen, indem man in dem oben beschriebenen Versuche den feinen Kerndraht ganz entfernt. Man beobachtet freilich dann meistens zwischen e und e' überhaupt keinen merklichen electrotonischen Stromzweig; schliesst man aber den Bogen $\varepsilon \varepsilon'$, so findet man in $e e'$ einen sehr deutlichen, dem polarisirenden Strome entgegengesetzten Strom. Natürlich sind bei vorhandenem Kerndraht beide Ströme in $e e'$, sowohl bei offenem als bei geschlossenem Bogen $\varepsilon \varepsilon'$, ungleich stärker, ein Beweis, dass wir es in unserem Versuche wirklich mit durch Polarisation vergrößerter Stromschleifenverbreitung zu thun hatten.

1) Der bezügliche Versuch v. F.'s enthält freilich keine neue Thatsache; sondern ich habe schon lange vorher auf die gleiche Thatsache den gleichen Schluss gegründet (vgl. dies Archiv Bd. VI S. 566).

2) Vgl. das cit. Handbuch II. 1. S. 172.

3) Man dürfte wohl auch verlangen, dass Jemand, der diese Theorie vertheidigt, u. A. die Einwände widerlegt, welche ich in verschiedenen Arbeiten gegen dieselbe erhoben habe (eine kurze Zusammenstellung derselben s. in dem cit. Handbuch II. 1. S. 171 ff.).

4) Vgl. die citirte Weber'sche Arbeit S. 2 ff.; ferner dies Archiv, Bd. VI S. 339 ff.