(Aus dem physiologischen Institut der Universität Leipzig.)

Beiträge zur Physiologie des Kaltfrosches.

I. Mitteilung.

Über die Erregbarkeit des Kaltfroschnerven.

Von

Dr. med. **Rudolf Dittler**,
Assistent am Institut.

(Mit 2 Textfiguren.)

Es ist eine allen Physiologen bekannte Tatsache, dass die Nerven eines Frosches, der längere Zeit hindurch einer niederen Temperatur ausgesetzt war, die Neigung zeigen, bei Reizung mit dem Kettenstrom in Dauererregung zu verfallen. Diese Erscheinung, die schon Pflüger¹⁾ bekannt war und von ihm zuerst näher studiert wurde, war in der Folge mehrfach der Gegenstand von Untersuchungen, und sowohl Engelmann²⁾, wie Friedrich³⁾, Hering⁴⁾ und v. Frey⁵⁾ verdanken wir eine Reihe wichtiger Beobachtungen über den Schliessungs- und Öffnungstetanus der Kaltfroschnerven.

In den Arbeiten von Pflüger und v. Frey findet sich nun in unmittelbarem Zusammenhang mit der Besprechung des Schliessungstetanus der Hinweis auf die „hochgradige Erregbarkeit“ der Kaltfrösche. Man kann es freilich in gewissem Sinn als ein Zeichen besonderer Erregbarkeit auffassen, wenn ein Nervmuskelpräparat auf einen Reiz, durch den normalerweise eine einfache Zuckung ausgelöst wird, mit lange andauernden klonischen oder sogar tonischen

1) Pflüger, Zur Physiologie des Elektrotonus S. 133 ff. Berlin 1859.

2) Engelmann, Pflüger's Arch. Bd. 3 S. 403. 1870.

3) Friedrich und Hering, Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wissensch. Bd. 72 Abt. III S. 413. 1875.

4) Hering, Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wissensch. Bd. 85 Abt. III S. 248. 1882.

5) v. Frey, du Bois-Reymond's Arch. 1883 S. 43.

Krämpfen antwortet. Wie unter anderem aus Biedermann's¹⁾ Darstellung der erwähnten Verhältnisse hervorgeht, scheint sich aber gerade im Anschluss an die genannten Erörterungen Pflüger's und v. Frey's mit der Zeit die Vorstellung in der Physiologie festgesetzt zu haben, dass Kaltnerven schon durch schwächere Reize erregt zu werden vermögen als Warmnerven²⁾, und dass die Neigung kalt aufbewahrter Frösche zum Tetanus der Ausdruck einer unter dem Einfluss der Kälte erfolgten Steigerung ihrer in diesem Sinne gefassten Erregbarkeit sei. Ob die genannten Autoren wirklich die Ansichten zu vertreten beabsichtigten, die ich ihnen hier unterlegte, ist freilich nicht mit voller Bestimmtheit zu sagen. Denn es ist schwer, aus den verschiedenen Darstellungen mit Sicherheit zu entnehmen, ob mit der „hochgradigen Erregbarkeit“ der Kaltfroschpräparate nur die ungewöhnlich lange Dauer der Reaktion solcher Präparate auf einen sonst nicht so nachhaltig wirkenden Reiz charakterisiert oder zugleich gesagt werden soll, dass Kaltnerven schon auf Reize ansprechen, die bei Warmnerven noch keine Erregung hervorzurufen vermögen.

Gegenüber dieser Unsicherheit scheint es mir wichtig, darauf hinzuweisen, dass die Erregbarkeit der Kaltfroschnerven nach Massgabe von Schwellenbestimmungen, die ich angestellt habe, in Wahrheit nicht nur nicht grösser ist als diejenige von Warmfroschnerven, sondern sogar hinter dieser zurückbleibt. Dies Verhalten trat wenigstens regelmässig in allen Fällen deutlich zutage, bei denen die Reizung in der querschnittsfreien (dem Muskel unmittelbar benachbarten) Strecke des Nerven vorgenommen wurde, bei denen also insofern leicht übersehbare und vergleichbare Bedingungen herrschten, als das Hineinspielen anderweitiger Einflüsse (wie der Querschnittwirkung und ihrer Folgen) vermieden war.

1) Biedermann, Elektrophysiologie S. 541. Jena 1895.

2) Vergleiche dazu vor allem auch die Angaben Steinach's (Pflüger's Arch. Bd. 63 S. 497—499, 1896) über die allgemeinen Erregbarkeitsverhältnisse der Kaltfrösche. Dass seine Befunde über das spezielle Verhalten der Kaltfrösche gegenüber adäquater Reizung sensibler Nervenenden bzw. der Hautsinnesorgane durch meine Ergebnisse nicht unmittelbar berührt werden, da sich meine Versuche auf die künstliche Reizung motorischer Fasern im Verlauf des Nervenstammes beschränkten, bedarf kaum einer besonderen Erwähnung.

E. Pflüger, Archiv für Physiologie. Bd. 126.

Die Versuche, auf die sich meine Angaben gründen, wurden in der Weise angestellt, dass die beiden Nerven der zu vergleichenden Nervmuskelpreparate (Ischiadicus-Gastrocnemius) oder Nervunter-schenkelpräparate sich nebeneinander in demselben Stromkreis befanden, so dass sie immer gleichzeitig und bei gleicher Stromdichte gereizt wurden. Die Anordnung der Nerven auf den Elektroden ist in Fig. 1 wiedergegeben. E_1 und E_2 (Fig. 1) sind zwei unpolarisierbare Tontiefelektroden der gebräuchlichen Form, deren jede ein mit Kochsalzton gefülltes zylindrisches Stück Federkiel trug, wie es zur Fassung kleiner Pinsel Verwendung findet. Die

Fig. 1.

beiden gleich grossen Federkiele waren an den mit 1, 2, 3, 4 bezeichneten Stellen gefenstert, so dass hier der Kochsalzton frei zutage lag. Wurden die Nerven der zu vergleichenden Präparate also derartig über die Elektroden gebrückt, dass die Muskeln sich auf derselben Seite befanden, so wurden sie vom Reizstrom in derselben Richtung durchflossen, und zwar, soweit sich dies überhaupt ermöglichen lässt, mit einer annähernd gleichen Dichte. Im Grunde wäre es freilich einfacher gewesen, die Nerven dicht nebeneinander über die Elektroden zu legen. Dies war mir aber aus technischen Gründen nicht möglich; denn die beiden Muskelhalter mit den Schreibhebeln konnten einander nicht in dem Mass genähert werden, als es bei der Kürze der für mich wichtigen unteren Nervenstrecke

in diesem Fall nötig gewesen wäre. Ich musste die Auflagestellen der Nerven auf den Elektroden also in der angegebenen Weise räumlich auseinanderrücken, wenn diese Anordnung auch den Nachteil mit sich brachte, dass bei ungleicher Dicke der Nerven selbst unter der Voraussetzung, dass die Tonstrecken beiläufig den gleichen Widerstand hatten und die vom Strom durchflossene Strecke für beide Nerven gleich war, die Stromdichte in den beiden Nerven nicht absolut einander gleich gemacht werden konnte, da in den Zweigkreisen ausser den Nerven noch die nicht zu vernachlässigenden Widerstände der Tonstrecken sich befanden.

Diesem Umstand wurde dadurch Rechnung getragen, dass ein Versuch immer erst dann als beweisend betrachtet wurde, wenn das zweite Nervenpaar der beiden Vergleichstiere in umgekehrter Anordnung (so dass jetzt der Warmnerv die Lage einnahm, die zuvor der Kaltnerf innegehabt hatte, und umgekehrt) bei derselben Richtung des Reizstromes dasselbe Ergebnis geliefert hatte. Ich kann gleich hier anführen, dass es sich bei sämtlichen in dieser Weise von mir untersuchten 34 Nervenpaaren als vollkommen belanglos erwies, ob der Kaltnerf über die Elektrodenstellen 1 und 3 oder 2 und 4 gebrückt war. Das Ergebnis der Schwellenbestimmung entschied ausnahmslos für eine höhere Erregbarkeit der Warmnerven. Rückblickend kann ich also sagen, dass die von mir gewählte Methode für den Zweck, dem sie diente, als ausreichend zuverlässig bezeichnet werden darf.

Die durchströmte Nervenstrecke betrug in der Regel höchstens 1 cm, nur bei ganz grossen Fröschen gelegentlich auch mehr. Jedenfalls achtete ich immer darauf, dass die obere Elektrode von dem nächsten Nervenquerschnitt (Oberschenkelast) nicht weniger als 1,5 cm entfernt lag. Dass die untere Elektrode dem Querschnitt des Nervus peroneus, der bei der Herstellung des Gastroknemiuspräparates nicht erhalten werden kann, dabei oft auf weniger als 1 cm genähert war, hatte, wie ich mich in mehreren Fällen durch einen Vergleich mit Präparaten überzeugte, bei denen der ganze Unterschenkel erhalten war, keinen Einfluss auf das Versuchsergebnis, offenbar deshalb nicht, weil jener Querschnitt tief zwischen den Faszien und Bändern des Kniegelenkes versteckt liegt und den Nervus tibialis nicht unmittelbar berührt.

Zur Reizung dienten mir sowohl auf- und absteigende Kettenströme als auch einzelne Induktionsschläge (Schliessungs- und Öffnungs-

schläge beider Stromrichtungen) und tetanisierende Induktionsströme. Dabei kamen zusammen die erwähnten 34 Nervenpaare zur Untersuchung. In sechs dieser Fälle prüfte ich das Ergebnis der elektrischen Reizung noch mit mechanischen Reizen nach, wobei ich mich des Tigerstedt'schen Apparates bediente. Bei vier weiteren Paaren von Unterschenkelpräparaten wurde die Erregbarkeit ausschliesslich mit mechanischer Reizung untersucht. Alle genannten Reizungsarten führten ohne eine einzige Ausnahme zum gleichen Ergebnis.

Dem Vergleich wurden nur Präparate unterworfen, die von etwa gleich grossen Fröschen derselben Spezies stammten. Meist benutzte ich Eskulenten, überzeugte mich aber auch in einigen Versuchen davon, dass die Verhältnisse bei Temporarien ebenso liegen. Des weiteren strebte ich darnach, möglichst nur Tiere desselben Fanges, die sich also gleich lange Zeit, nur unter verschiedenen äusseren Bedingungen, in der Gefangenschaft befanden, miteinander zu vergleichen. Die Kaltfrösche wurden vor dem Versuch 8—14 Tage in einer Temperatur von wenig über 0° entweder in einem Eisschrank oder einfach im kühlen Keller des Instituts aufbewahrt, die Warmfrösche ebensolange in einem gut geheizten Zimmer (bei ca. 17° C). Meine ersten Versuche fielen in die zweite Hälfte des September 1908 und wurden an ganz frisch gefangenen Eskulenten angestellt.

Da die Temperatur bekanntermassen sowohl die elektrische Leitfähigkeit als auch die Erregbarkeit des Nerven in hohem Mass beeinflusst (bei mechanischer Reizung käme natürlich nur das letztere in Betracht), so war es geboten, darauf zu halten, dass die Temperatur der zu vergleichenden Präparate möglichst dieselbe war. Um einen Temperatenausgleich zwischen der atmosphärischen Luft und meinen Präparaten herbeizuführen, glaube ich bei der geringen Dicke und grossen Oberfläche der Nerven damit genug getan zu haben, dass ich die fertigen Präparate immer mindestens 20—25 Minuten (natürlich in der feuchten Kammer) im warmen Zimmer liegen liess, bevor ich mit den Versuchen begann¹⁾. Die zweiten Präparatpaare wurden

1) Hier könnte mir Steinach auf Grund seiner Beobachtungen bei adäquater Reizung der Hautsinnesorgane einwenden, bei meinen Versuchen hätten für die Kaltfroschnerven insofern ungünstige Bedingungen bestanden, als — wie Steinach verallgemeinernd sagt — das in der Kälte „erreichte Maximum der Erregbarkeit (der Kaltfrösche) unter dem Einfluss der Zimmerwärme sehr bald schwindet“ (l. c. S. 499). Diesem Einwande habe

oft erst über eine Stunde nach ihrer Herstellung untersucht, zeigten aber nie ein von dem der erstuntersuchten merklich abweichendes Verhalten.

Sollten sich schliesslich trotz der erwähnten Vorsichtsmassregeln, was allerdings sehr unwahrscheinlich ist, bei meinen Schwellenbestimmungen dennoch Temperaturunterschiede geltend gemacht haben, so wäre dies in unserem Zusammenhang insofern nicht von so weittragender Bedeutung, als es mir am letzten Ende doch darauf ankam, zu beweisen, dass die Neigung der Kaltpräparate, in tetanische Erregung zu verfallen, nicht auf eine Steigerung ihrer Anspruchsfähigkeit auf fremde Reize zurückgeführt werden darf. Diese Neigung aber zeigten meine Kaltnerven in eben dem Zustande, in dem auch ihre Erregbarkeit durch Schwellenbestimmung festgestellt wurde, gerade in ausgesprochener Weise, und zwar bei Verwendung von Stromstärken, bei denen die erregbareren Warmfroschpräparate nur eine einfache Zuckung gaben. Bei beträchtlicher Verstärkung des Stromes, d. h. bei Verwendung der für die Erzeugung des Schliessungstetanus günstigsten Stromintensitäten (Pflüger), gerieten allerdings auch die Warmmuskeln öfters in eine Dauererregung, die aber immer einen mehr klonischen Charakter trug, während die Kaltmuskeln meist schon bei eben wirksamen Strömen in einen glatten tonischen Krampf verfielen. Diese Tatsache, dass bei Eskulenten während der kalten Jahreszeit die Neigung zum Tetanus auch durch lange dauernden Aufenthalt im geheizten Zimmer nicht immer gänzlich zu beseitigen ist, dürfte bekannt sein (Hering). Bei Temporarien ist es nach meinen Erfahrungen ge-

ich dadurch vorgebeugt, dass ich an sechs Präparatpaaren vergleichende Versuche zwischen Kalt- und Warmfroschnerven genau in der auch sonst von mir geübten Weise, aber im kalten Zimmer (bei 4° C.) angestellt habe. Die Präparation der Kalt- und Warmfrösche wurde im selben ungeheizten Raume vorgenommen. Das Resultat dieser Versuchsreihe stimmte mit dem im Warmen von mir gewonnenen durchaus überein. Die Schwellenreize für Kalt- und Warmfroschnerv lagen bei Verwendung auf- oder absteigender Öffnungsinduktionsschläge fast immer um 8—10 cm Rollenabstand auseinander; der Erregbarkeitsunterschied zwischen Warm- und Kaltfroschnerv war also eher noch grösser als im Warmen. Wenn man bedenkt, dass die Erregbarkeit des Warmfrosches bekanntermassen mit sinkender Temperatur gleichfalls sinkt, so darf aus diesem Ergebnis geschlossen werden, dass für mein Versuchsobjekt der von Steinach anderweitig beobachtete „schädigende Einfluss der Erwärmung“ (l. c. S. 515) nicht besteht.

rade umgekehrt; bei ihnen ist es verhältnismässig schwer, durch Aufbewahrung der Tiere im Kalten willkürlich die Bedingungen für das Zustandekommen schöner Schliessungstetani im Nerven zu schaffen. So erhielt ich von kalten Temporarien, deren Nerven sich bei der vorausgehenden Schwellenbestimmung wiederum als weniger erregbar erwiesen hatten, bei Schliessung stärkerer Kettenströme nicht immer eigentliche Tetani, aber doch mindestens immer eine der Schliessungsdauer des Stromes entsprechende deutliche Unruhe, was ich an den von warmen Temporarien gewonnenen Präparaten auch bei Verwendung von Stromstärken, die für die Erzeugung einer Dauerwirkung sonst für die günstigsten gelten, nie beobachtete.

Die von mir gefundene Verschiedenheit der Erregbarkeit von Kalt- und Warmfroschnerven war oft recht bedeutend. Die in den folgenden Tabellen angeführten Beispiele mögen dem Leser einen Begriff von der Grösse der durchschnittlichen Schwellenunterschiede geben. Vorerst kommen von den dort mitgeteilten Schwellenwerten nur diejenigen für uns in Betracht, die bei Reizung am unteren astfreien Nerveustück in möglichster Entfernung von irgendwelchen Querschnitten gewonnen wurden. Man sieht, dass die Reizschwelle für den Warmnerven jedesmal erheblich tiefer liegt als für den Kaltnerven, mochten zur Reizung nun auf- oder absteigende Öffnungs- oder Schliessungsinduktionsschläge einzeln oder in grösserer Zahl verwendet werden (Tab. I). Die Werte der Tabelle Ia und Ib stammen von den beiden Präparatpaaren zweier Frösche, die unmittelbar nacheinander unter Vertauschung ihrer Plätze auf den Elektroden untersucht wurden. Die Stärke der Schwellenreize ist hier in Millimetern Rollenabstand bei 1 Daniell im primären Kreis angegeben.

Tabelle I.

a.

Art des Präparates	Einzelne Öffnungs-Induktionsschläge		Einzelne Schliessungs-Induktionsschläge		Tetanisierende Induktionsströme. Öffnungsschläge aufsteigend	Bemerkungen
	abstgd.	aufstgd.	abstgd.	aufstgd.		
Warmfrosch	270	270	180	165	280	} Reizung in der astfreien, peripheren Nervenstrecke in möglichster Entfernung von irgendwelchen Nervenquerschnitten.
Kaltfrosch	205	190	155	130	210	
Warmfrosch	300	335	180	210	345	} Nach Anlegung eines Querschnittes ca. 3 mm oberhalb der oberen Elektrode.
Kaltfrosch	305	370	165	235	370	

b.

Art des Präparates	Einzelne Öffnungs-Induktions-schläge		Einzelne Schliessungs-Induktions-schläge		Tetanisierende Induktionsströme. Öffnungs-schläge aufsteigend	Bemerkungen
	abstgd.	aufstgd.	abstgd.	aufstgd.		
Warmfrosch	295	280	150	145	285	Reizung in der astfreien, peripheren Nervenstrecke in möglichstster Entfernung von irgendwelchen Nervenquerschnitten.
Kaltfrosch	255	250	125	125	245	
Warmfrosch	310	385	160	200	335	Nach Anlegung eines Querschnittes ca. 3 mm oberhalb der oberen Elektrode.
Kaltfrosch	285	430	150	265	395	

Tabelle II.

Art des Präparates	Konstanter Strom				Bemerkungen.
	absteigend		aufsteigend		
	S.	Ö.	S.	Ö.	
Warmfrosch	18	105	21	102	} Reizung in derastfreien, peripheren Nervenstrecke in möglichstster Entfernung von irgendwelchen Nervenquerschnitten
Kaltfrosch	122	407	118	432	
Warmfrosch	18	20	11	100	} Nach Anlegung eines Querschnittes ca. 3 mm oberhalb der oberen Elektrode.
Kaltfrosch	122	13	8	405	

Die uns zunächst interessierenden Werte der Tabelle II zeigen einen vielleicht noch deutlicheren Unterschied als die der Tabelle I. Bei den in Tabelle II verzeichneten Fällen wurde die Reizung mit dem Kettenstrom herbeigeführt. Im Reizstromkreis war das du Bois-Reymond'sche doppelsaitige Rheochord in Nebenschluss geschaltet. Die Angabe der Stärke der Schwellenreize erfolgt hier nach Millimetern des (bei sonst vollständiger Stöpselung des Apparates und Verwendung von 1 Daniell als Stromquelle) im Nebenkreis eingeschalteten (doppelten) Platindrahtes. Die angeführten Werte wurden wiederum von den beiden Präparatpaaren zweier Frösche gewonnen, und zwar wurde in diesem Falle das eine Nervenpaar mit absteigenden, das andere mit aufsteigenden Strömen gereizt. Bemerkenswert ist bei diesen Versuchen die Tatsache, dass beim Warmpräparat die Öffnungserregung in beiden Stromrichtungen nach höchstens 2—3 Sekunden langer Schliessungsdauer bei geringerer Stromstärke auftrat als die Schliessungserregung des Kaltpräparates. Diese Erscheinung war in den von mir untersuchten Fällen fast regelmässig zu beobachten. —

Auf Grund der bisher mitgeteilten Versuche lässt sich nicht entscheiden, ob die bei Schwellenbestimmungen hervortretenden Unterschiede zwischen Warm- und Kaltfroschpräparaten wirklich auf den Nerven zu beziehen sind oder ob etwa nur die Muskeln der verglichenen Präparate sich in ihrer Anspruchsfähigkeit unterschieden.

Um hierüber Klarheit zu gewinnen, benutzte ich in einer weiteren Reihe von vergleichenden Versuchen (an im ganzen acht Nervenpaaren) den Aktionsstrom des Nerven als Reagens auf eine etwa vorhandene Erregung. Diese Versuche stellte ich am kleinen Einthoven'schen Saitengalvanometer (mit Dauermagneten) an,

Fig. 2.

musste mich freilich wegen der verhältnismässig geringen Empfindlichkeit dieses Instrumentes auf die Beobachtung der negativen Schwankung bei Ableitung von Längs- und Querschnitt und Reizung des Nerven mit tetanisierenden Induktionsströmen beschränken. Dafür bot die Benutzung des kleinen Saitengalvanometers den Vorteil, dass der Längsquerschnittstrom nicht kompensiert zu werden brauchte, da er die Saite nicht aus dem Gesichtsfeld trieb, und sich seine Grösse immer leicht übersehen liess. Durch Umlegen einer Wippe ohne Kreuz konnte ich bald den einen, bald den anderen Nervenstrom der Saite zuführen. Ihre Grösse unterschied sich meist nur um geringe Beträge und blieb ohne nachweisbaren Einfluss auf das Resultat.

Als Reizelektroden dienten (vgl. dazu Fig. 2) bei diesen Versuchen zwei einfache Platinelektroden in ca. 2,0 mm gegenseitigem Abstand. Die Nerven wurden mit ihrem distalen Ende über die Ableitungselektroden gebrückt, und die Reizelektroden bis auf 1,0 bis 1,5 cm herangebracht, so dass die Reizstelle noch innerhalb der querschnittsfreien Nervenstrecke zu liegen kam. Stromschleifen in den Galvanometerkreis waren, wie ich mich durch Kontrollversuche (Durchschneidung des Nerven) mehrfach überzeugte, bei den schwachen Strömen, die zur Verwendung kamen, nicht nachzuweisen. Jedes Nervenpaar wurde einmal so über die Reizelektroden gelegt, dass der Warmnerv den freien Enden der Platinelektroden näher lag, einmal umgekehrt. Ein Umschlag des Versuchsergebnisses in das Gegenteil wurde durch die verschiedene Lagerung nie hervorgerufen. Die Nerven wurden immer dicht aneinander gelegt, so dass sie sich im ganzen Bereich der Reizstrecke innig berührten (Fig. 2).

Diese Versuche führten, wiederum ohne Ausnahme, zu dem Ergebnis, dass die Reizschwelle des Warmnerven tiefer liegt als die des Kaltnerven, wenn anders man nicht annehmen will, dass im Kaltnerven eine Erregung nur deshalb erst bei grösserer Reizstärke nachweisbar wird, weil hier sehr schwache Erregungen infolge eines ungleich stärkeren Dekrementes nicht bis zur Ableitungsstelle gelangen. Für eine solche Annahme liegen aber bis jetzt keinerlei Anhaltspunkte vor. Die Unterschiede, die sich mir bei der Untersuchung der Nervmuskelpreparate von Kalt- und Warmfröschen darstellten, dürfen nach den Befunden an isolierten Nerven also mit grosser Wahrscheinlichkeit auf eine verschiedene Erregbarkeit der Nerven für künstliche Reize bezogen werden. Dabei muss freilich immer noch offen gelassen werden, ob nicht gewisse Verschiedenheiten im Verhalten der Muskeln gegenüber den sie vom Nerven aus treffenden Impulsen die Schwellenunterschiede zwischen Kalt- und Warmnerven unter Umständen grösser erscheinen liessen, als sie tatsächlich waren. Ein direkter Vergleich zwischen den Ergebnissen einerseits der Untersuchung des Nervenmuskelpreparates und andererseits des isolierten Nerven, ist aus äusseren Gründen nicht angängig. Ich möchte aber trotzdem darauf hinweisen, dass mir bei der letzterwähnten Versuchsreihe — bei aller Eindeutigkeit des Ergebnisses — die Schwellenunterschiede zwischen den Kalt- und Warmnerven nicht ganz so

gross zu sein schienen, wie beim Experimentieren mit dem Nerv-muskelpräparat ¹⁾).

Gegenüber dem bisher angeführten ist nun die Tatsache sehr bemerkenswert, dass sich das Verhalten der Erregbarkeit von Kalt- und Warmnerven geradezu umkehrte, wenn ich in der Nähe der oberen Elektrode kurz vor der Untersuchung einen künstlichen Querschnitt anlegte und die Stromrichtung des Reizstromes so wählte, dass die Reizung an der oberen Elektrode stattfand. Fast an allen von mir untersuchten Präparaten stellte ich, nachdem ich die Schwellenbestimmung bei Reizung am intakten Nervenstamm vorgenommen hatte, Versuche dieser Art an.

Dass die Erregbarkeit des Nerven in der Nähe eines frischen Querschnittes immer eine wesentliche Steigerung erfährt, darauf hat schon Heidenhain ²⁾ hingewiesen, und besonders die Arbeiten von Hermann ³⁾, Hering ⁴⁾ und Biedermann ⁵⁾ haben die feineren Verhältnisse der an einem frischen Querschnitt auftretenden Erregbarkeitsveränderungen aufgeklärt. Wie meine Tabellen lehren, trat auch bei meinen Versuchen die genannte Erscheinung immer wieder mit Deutlichkeit hervor. Das Auffallende dabei ist nur, dass die Erregbarkeitssteigerung durch die Querschnittsanlegung beim

1) Man könnte versucht sein, diese Erscheinung wieder zugunsten der Auffassung zu verwerten, dass die Verschiedenheit zwischen Kalt- und Warmnerv durch ein verschieden starkes Dekrement zu erklären sei. Wenn jedoch diesem Faktor wirklich ein so wesentlicher Einfluss zukäme, so hätte er sich doch wohl auch bei meinen übrigen Versuchen, und zwar in der Weise äussern müssen, dass die Schwellenunterschiede zwischen Warm- und Kaltnerve, wenn die Stelle der Reizung an der oberen Elektrode lag, sich als im Durchschnitt merklich grösser herausgestellt hätten, als wenn die Erregung von der unteren Elektrode ausging. Dies war aber nicht der Fall. Es sei ferner noch erwähnt, dass auch die im folgenden zu beschreibenden Versuche bei Reizung in der Nähe eines frischen Querschnittes, wenngleich sich ihre Ergebnisse schliesslich auch unter der Annahme eines Dekrements verstehen lassen, doch keineswegs für die Wahrscheinlichkeit eines solchen Zusammenhanges sprechen.

2) Heidenhain, Allgem. med. Zentralzeitung 1859 Nr. 10, 16 und Stud. d. physiol. Instituts zu Breslau Bd. 1 S. 1. 1861.

3) Hermann, Pflüger's Arch. Bd. 5 und 6. 1871.

4) Hering, Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wissensch. zu Wien Bd. 85 Abt. 3 S. 260 ff. 1882.

5) Biedermann, Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wissensch. zu Wien Bd. 83 Abt. 3 S. 289 ff. 1881.

Kaltnerve in der Regel viel höhere Grade erreichte als beim Warmnerve und, wie gesagt, unter Umständen soweit führen konnte, dass die Erregbarkeit des Kaltnerve, die ein paar Sekunden zuvor noch unter der des Warmnerve lag, oft bedeutend grösser wurde als die des letzteren.

Über diesen verschieden grossen Einfluss der Querschnittsanlegung auf die Erregbarkeit von Warm- und Kaltnerve sowie über die geringere Erregbarkeit des Kaltnerve bei möglichster Ausschaltung von Querschnittseinwirkungen habe ich in der einschlägigen Literatur nichts erwähnt gefunden. Dagegen ist die Tatsache, dass der Kaltnerve in der Nähe eines frischen Querschnitts in der Regel erregbarer ist als der Warmnerve, den Physiologen bekannt gewesen¹⁾, was unter anderem auch daraus hervorgeht, dass man sich an vielen Orten daran gewöhnt hat, bei Versuchen besonders subtiler Art, wie z. B. bei der Demonstration der sekundären Erregung des Nerven und seines Muskels, auch wenn es sich um Herbeiführung einzelner Zuckungen handelt, Kaltfrösche zu benutzen.

Um das verschiedene Mass der Erregbarkeitssteigerung bei Kalt- und Warmnerve deutlich hervortreten zu sehen, muss man es, wie dies schon Hering's und Biedermann's Erfahrungen nahelegen, vermeiden, die Reizstelle dem frisch angelegten Querschnitt allzusehr zu nähern. Denn die Stelle der grössten Erregbarkeitssteigerung liegt nach ihren Angaben nicht am frischen Querschnitt selbst, sondern einige Millimeter von ihm entfernt. Durchschnitten ich also die beiden Nerven unmittelbar auf den (ca. 2 mm breiten) Elektroden, entsprechend den Stellen 1 und 2 (siehe Fig. 1), so stieg die Erregbarkeit beider Präparate für die Schliessung des auf- und die Öffnung des absteigenden Kettenstroms sowie für aufsteigende Induktionsströme zwar auch, aber in der Regel nicht so bedeutend, als wenn der Querschnitt ca. 3 mm von der Reizstelle entfernt lag. Auch glich sich die Erregbarkeit der Kalt- und Warmnerve im ersten Fall gewöhnlich nur eben aus, während bei Innehaltung eines gewissen Abstandes zwischen Querschnitt und Reizstelle die Erregbarkeit des Kaltnerve ganz regelmässig überwog. Zu gross durfte dieser Abstand natürlich auch wieder nicht gemacht werden. Im Bereich der unteren Elektrode, also in der Entfernung von beiläufig 1,5 cm vom Querschnitt, war beispielsweise nur in

1) Hering, l. c. S. 263.

einem Teil der Fälle etwas von einer Änderung der Erregbarkeit zu merken.

Die oben angeführten Tabellen I und II enthalten neben den bereits diskutierten Schwellenangaben auch einige Beispiele, die die Wirkung der Querschnittsanlegung in ihrem typischen Verhalten zeigen.

Bei der in meinen Versuchen üblichen Lagerung der Elektroden (Fig. 1) darf es als Regel gelten, dass bei Kaltfröschen infolge der enormen Erregbarkeitssteigerung durch einen frischen Querschnitt für den absteigenden Strom eine Änderung des Pflüger'schen Zuckungsgesetzes in dem Sinne eintritt, dass die Öffnungserregung schon bei geringeren Stromstärken auftritt als die Schliessungserregung. Auch bei Warmfröschen konnte ich diese Erscheinung öfters beobachten, freilich nicht entfernt mit der Regelmässigkeit wie beim Kaltfrosch.

Je nachdem auch für den Warmfrosch durch die Querschnittsanlegung eine Umkehr des Pflüger'schen Zuckungsgesetzes in dem genannten Sinne hervorgebracht wird oder nicht, erhält man bei absteigendem Strom also entweder zunächst beide Öffnungszuckungen und erst bei Stromverstärkung die Schliessungszuckungen, oder aber es tritt für den Kaltfrosch zuerst die Öffnungs- und für den Warmfrosch zuerst die Schliessungszuckung auf, und man hat dann das auf den ersten Blick etwas befremdende Versuchsergebnis, dass bei einer gewissen Stromstärke der eine Muskel nur bei Schliessung und der andere nur bei Öffnung des Reizstromes zuckt. Wenn bei aufsteigendem Strom dagegen (bei der von mir benutzten Versuchsanordnung) die Kathode in die Nähe des Querschnittes zu liegen kommt, so überwiegt die Reizwirkung der Stromschliessung natürlich um so mehr über die Öffnungswirkung, je mehr die Erregbarkeit des Nerven in der Nähe des Querschnittes in jedem Falle sich erhöhte.

Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung kann ich also dahin zusammenfassen, dass

die Erregbarkeit des Kaltfroschnerven nach Massage von Schwellenbestimmungen immer kleiner ist als die des Warmfroschnerven, wenn man die Reizung an der peripheren, unverzweigten Nervenstrecke in möglichster Entfernung von irgendwelchen Querschnitten vornimmt.

Nach Anlegung eines frischen Querschnittes in mässiger Entfernung von der Reizstelle wird die Erregbarkeit des Kaltnerven dagegen regelmässig grösser als diejenige des ganz gleich behandelten Warmnerven.

Die Neigung der Kaltfroschpräparate zu tetanischer Erregung darf jedoch nicht als Funktion dieser künstlich gesteigerten Erregbarkeit betrachtet werden, da sie auch bei Reizung fernab von irgendwelchen Querschnitten immer deutlich in die Erscheinung tritt.