(Aus dem physiologischen Institut der Universität Strassburg i. E.)

Die Einheitlichkeit der elektrischen Reizgesetze.

I.

Versuche an Fröschen und Kröten.

Von

Martin Gildemeister.

(Mit 12 Textfiguren.)

Ausgangspunkt der Untersuchung. Versuche von Fick und von Schott. Seit beinahe 70 Jahren ist eine unübersehbare Fülle von Arbeiten der Frage gewidmet, durch welche Gesetze die Reaktion tierischer irriter Substanzen mit dem elektrischen Reiz verknüpft sei. Ehe man hierauf zu antworten versucht, kann man eine wichtige Vorfrage aufwerfen: Ist es nach den Tatsachen, die schon bekannt sind, nicht von vornherein aussichtslos, nach allgemeinen Gesetzen zu suchen? Besteht einige Wahrscheinlichkeit dafür, dass es Gesetze gibt, die für alle (oder wenigstens sehr viele) irriter Substanzen gültig sind, oder muss man z. B. bei den rasch reagierenden prinzipiell andere Eigenschaften vermuten als bei den langsamen?

Bekanntlich stehen viele Autoren auf dem zweiten Standpunkte. Und in der Tat scheint es sich um prinzipielle Unterschiede zu handeln, wenn A. Fick¹⁾ angibt, „dass in demselben Stromkreise, der die sekundäre Spirale eines gewöhnlichen (Schlitten-) Induktionsapparates schliesst, ein Froschmuskel in heftigem Tetanus begriffen ist, während der Muschelmuskel keine Spur von Erregung zeigt. Umgekehrt“ (d. h. bei Reizung mit konstantem Strom) „haben wir früher gesehen, dass man im selben Stromkreise einen Muschelmuskel zur energischsten Zusammenziehung bringen kann, während

1) A. Fick, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der irritablen Substanzen. Ges. Schriften Bd. 3 S. 51. Braunschweig 1863.

ein darin aufgenommener Froschmuskel sich nicht regt.“ Ähnlich scheint es mit den von Schott¹⁾ erhobenen Befunden zu stehen, dass sich nämlich die flinken Froschmuskeln (bei mittleren Reizstärken) stärker auf einen Momentanreiz als auf einen Zeitreiz zusammenziehen, während die trägen Krötenmuskeln sich umgekehrt verhalten. Ob ein Reiz wirksamer ist, als ein anderer, scheint also nicht allein von diesem selbst, sondern auch vom gereizten Objekt abzuhängen. Wenn das wirklich so ist, so stehen der Entdeckung allgemeiner Reizgesetze sehr grosse Schwierigkeiten im Wege.

Die Frage scheint mir von grosser theoretischer Wichtigkeit zu sein. Deshalb habe ich zunächst, da Kröten leicht zu beschaffen sind, die von Schott gefundenen Tatsachen nachgeprüft. Über Versuche, welche die Fick'sche Beobachtung betreffen, hoffe ich demnächst berichten zu können.

Wie ich gleich hier sagen will, kann ich das rein Tatsächliche der Schott'schen Angaben bestätigen. Die genauere Analyse zeigte aber, dass sich Unterschiede zwischen Frosch und Kröte nur unter bestimmten Bedingungen zeigen, und dass sie nur quantitativer, nicht qualitativer Natur sind, so dass das Bestehen allgemeiner Reizgesetze dadurch nicht in Frage gestellt wird.

Hier will ich meine Untersuchungen nur so weit referieren, wie zur Aufklärung der fraglichen Punkte nötig ist; die genauere Besprechung der Eigenschaften, die den Frosch- und Krötenmuskeln (und noch anderen irritablen Organen verschiedener Tiere) gemeinsam sind, behalte ich mir für die Begründung einiger von mir früher²⁾ ausgesprochener allgemeiner Reizgesetze vor.

Vereinfachung der Fragestellung. Beide Autoren, Fick und Schott, untersuchen in derselben Versuchsreihe zwei verschiedene Objekte — der eine die Muschel und den Frosch, der andere den Frosch und die Kröte — mit zwei verschiedenen Reizarten. Dadurch wird die Fragestellung recht kompliziert; es empfiehlt sich daher, jedesmal nur ein einziges Objekt ins Auge zu fassen und an diesem die Wirksamkeit verschiedener Reize miteinander zu

1) Schott, Pflüger's Arch. Bd. 48 S. 354.

2) M. Gildemeister, Das allgemeine Gesetz des elektrischen Reizes. Dieses Arch. Bd. 131 S. 199. Ferner: Vortrag auf dem internat. Physiologenkongress Wien 1910, referiert Zentralbl. f. Physiol. Bd. 24 S. 793. Siehe auch Münchener med. Wochenschr. Nr. 21, 23. Mai 1911.

vergleichen. Man erhält dann interessante Resultate, die über die aufgeworfene Frage hinreichend Licht verbreiten. Je nach der Methode, die man bei der Untersuchung befolgt, scheint bald der eine, bald der andere Reiz der wirksamere zu sein.

Die Methode der Schwellenreize. Der Einfachheit wegen werde ein bestimmtes Beispiel gewählt, etwa ein Nervmuskelpräparat der Kröte, das durch Öffnungs- und Schliessungsinduktionsströme gereizt wird¹⁾. Sucht man hier nach den üblichen Methoden die Schwellenreize auf, so ergibt sich, wie bei allen Objekten, die bis jetzt untersucht worden sind, für den Öffnungsschlag ein grösserer Rollenabstand, also eine kleinere Elektrizitätsmenge, als für den Schliessungsschlag. Nach dieser Methode geprüft ist also beim indirekt gereizten Krötenmuskel der Öffnungsschlag der wirksamere Reiz.

Die Methode der gleichen Zuckungen; sie ergibt keine eindeutigen Resultate. Anstatt die Reizschwellen zu ermitteln, könnte man sich die Aufgabe stellen, diejenigen Reize aufzusuchen, welche gleich hohe, aber überminimale Zuckungen hervorrufen. Man wird dann denjenigen Reiz für den wirksameren erklären müssen, der *ceteris paribus* dazu den grösseren Rollenabstand benötigt. Diese Methode führt zu merkwürdigen Konsequenzen. Je nach der Grösse der verlangten Zuckungen erweist sich nämlich bald der Öffnungs-, bald der Schliessungsschlag als der wirksamere. Besonders gut sieht man diese Erscheinungen, wenn der Verlauf des Schliessungsschlages durch besondere Maassnahmen noch verlangsamt wird.

Die schematische Figur 1 wird diese Verhältnisse erläutern. Ein Ischiadicus-Gastrocnemius-Präparat ist bei verschiedenen Rollenabständen (das sind die Abszissen der Figur) mit Öffnungs- und Schliessungsschlägen gereizt, und die Zuckungshöhen sind als Ordinaten aufgetragen. Die Figur zeigt der Übersichtlichkeit wegen nicht die einzelnen Zuckungsstriche, sondern nur die Verbindungslinien ihrer Gipfel, dünn = Schliessung, dick = Öffnung. Die Rollenabstände nehmen nach rechts hin zu.

1) Bei allen Versuchen dieser Arbeit wurden absteigende Reizströme benutzt. Die Technik war die übliche (unpolarisierbare Elektroden, feuchte Kammer). Temperatur 9–14° C., Belastung durch lange Feder von 40–70 g Spannung, so dass die Zuckungen annähernd isotonisch waren.

Der linke Teil der Figur zeigt, dass die grössten Zuckungen des (verlangsamten) Schliessungsschlages diejenigen des Öffnungsreizes an Höhe übertreffen. Gleich hier will ich bemerken, dass dieser Grössenunterschied der grössten Zuckungen anscheinend sehr vom Zustande des Präparats abhängt; er ist wenig oder gar nicht ausgeprägt, wenn das Präparat zu einem sehr lange dauernden Versuch benutzt ist, oder wenn es vor dem Versuche längere Zeit in Lockescher Lösung aufbewahrt ist. Ebenso ist es, wenn das Versuchstier sich in schlechtem Zustande befindet.

Fig. 1. Schematische Darstellung der Zuckungshöhen (Ordinaten) eines indirekt gereizten Krötenmuskels auf Öffnungs- und Schliessungsinduktionsschläge. Die Abszissen sind Rollenabstände, von links nach rechts zunehmend. Rollenabstand bei Öffnungszuckung von der Grösse a grösser als bei Schliessungszuckung a ; aber bei Schliessungszuckung c grösser als bei Öffnungszuckung c , deshalb im ersten Falle Öffnung anscheinend wirksamer als Schliessung, im zweiten umgekehrt.

Der rechte Teil der Figur zeigt, dass, wie schon erwähnt, auch bei der Kröte die Öffnung als Schwellenreiz schon bei grösserem Rollenabstande wirkt als die Schliessung. Der Unterschied zwischen beiden Reizen, gemessen in Rollenabständen, ist nicht ganz so gross wie unter gleichen Umständen beim Frosch; auch Schott hat diese Tatsache beobachtet und drückt das so aus: Der Öffnungsstrom ist bei der Kröte relativ weniger wirksam als der Schliessungsstrom. Diese Formulierung hat zu Missverständnissen Anlass gegeben; in manchen Hand- und Lehrbüchern ist die Schott'sche Angabe ohne das Wort „relativ“ zitiert, wodurch offenbar ein ganz anderer, den Tatsachen nicht entsprechender Sinn entsteht.

Der mittlere Teil der Figur weist eine Kreuzung der Öffnungs- und Schliessungsgipfellinien auf. Daraus ergibt sich folgendes: Den Zuckungen von sehr geringer Höhe, z. B. gleich a , entspricht der grössere Rollenabstand beim Öffnungsreiz; bei Zuckungen von beträchtlicher Höhe, z. B. gleich c , ist es umgekehrt; und bei einer

ganz bestimmten Zuckungshöhe b sind die Rollenabstände gleich. Schott hat seine Untersuchung anscheinend auf die grossen Zuckungen in der Nähe von c beschränkt; dadurch erklärt sich seine oben (S. 610) erwähnte Angabe.

Aus diesen Betrachtungen folgt, dass die Zuckungshöhe allein sich nicht dazu eignet, die Wirksamkeit mehrerer Reize zu charakterisieren.

Versuche über Momentan- und Zeitreize an Krötengastrocnemien. A. Induktionsströme. Ich habe schon erwähnt, dass man die geschilderten Erscheinungen am besten sieht, wenn man sehr langsam verlaufende Schliessungsströme benutzt. Das erzielt man am einfachsten, wenn man ein Induktorium aus zwei sekundären windungsreichen Rollen und einem Eisenkern (ich benutzte einen solchen aus Blumendraht, von 750 g Gewicht) zusammenstellt. Die eine derselben dient als primäre Spirale. Die Rollen können dann natürlich nicht übereinander geschoben werden; Rollenabstand Null bedeutet vielmehr in den folgenden Versuchen Berührung der Spiralen. Aus theoretischen Gründen wurde der Kern bei der Verschiebung, entgegen der üblichen Reizmethodik, mit der sekundären Spirale mitbewegt. (Dadurch behält die letztere immer denselben Selbstinduktionskoeffizienten). Geschlossen und geöffnet wurde der Strom durch einen Platinschlüssel. Wenn man an einem solchen das eine Kontaktstück auf unvollkommen elastischem Material (Kork, Leder) anbringt und die Schliessung nur mässig schnell, aber mit einer gewissen Kraftanwendung vornimmt, so ist sie viel zuverlässiger als mit einem Quecksilberschlüssel. (Selbst ein ausgeglühter Platindraht in reines Quecksilber eingetaucht, gibt bei hoher Spannung, besonders wenn eine grössere Selbstinduktion im Kreise ist, manchmal Schliessungsfunken, ein Zeichen dafür, dass der Strom bald nach dem Eintauchen noch einmal geöffnet wird. Solche Störungen vertragen sich auch durch abnorm hohe Zuckungen; bei dem benutzten Schlüssel waren sie ausgeschlossen.)

Fig. 2 zeigt einen solchen Versuch mit dem oben beschriebenen Induktorium. Die Zahlen bedeuten Rollenabstände in Zentimetern; die dünnen Striche sind Schliessungszuckungen, während die dicken den Öffnungsreizen entsprechen. Ich gebe hier nicht die Originalkurven, sondern in den Grössenverhältnissen treue Kopien, weil die beiden Zuckungsgruppen ohne eine solche Hervorhebung

durch verschieden dicke Striche kein übersichtliches Bild darbieten würden.

Auch wenn man ein gewöhnliches Schlitteninduktorium mit Eisenkern anwendet, dessen Schliessungsschläge nur mässig schnell verlaufen, sieht man bei guten Präparaten dieselben Erscheinungen. Fig. 3 zeigt einen solchen Versuch, der dem in Fig. 2 abgebildeten sehr ähnlich verläuft. Beide Versuche bedürfen wohl keines Kommentars, da sie durch die schematische Fig. 1 hinreichend erläutert sind.

Fig. 2. Zuckungen eines Krötenmuskels. Indirekte Reizung durch Öffnungs- (dick) und Schliessungs- (dünn) Induktionsschläge. Induktorium aus zwei Spiralen von je 0,5 Henry und 100 Ohm (abgerundet) zusammengestellt. Eisenkern von 750 g Gewicht. Die Zahlen sind Abstände der Spiralen in Zentimetern. Im primären Kreise 2 Volt. Es ergeben bei kleinem Rollenabstände die langsamen, bei grossem die schnellen Reize die höhere Zuckung. Ströme immer absteigend.

Fig. 3. Versuch wie Fig. 2, aber gewöhnliches Induktorium mit Eisenkern. Erklärung siehe Fig. 1 und 2.

B. Kondensatorentladungen. Bekanntlich ist der Verlauf von Kondensatorentladungen leicht aus den physikalischen Konstanten des Entladungskreises zu berechnen, während die Form der Induktionsströme (wenigstens derjenigen, die durch Schliessung entstehen) viel schwerer zu übersehen ist. Deshalb benutzte ich im weiteren Verlauf der Untersuchung mehrfach die besagte Reizart.

Rasch verlaufende Entladungen, die physiologisch ebenso wie Öffnungsinduktionsströme wirken, erhält man dadurch, dass man einen vorher mit einer gewissen Ladung versehenen Kondensator sich durch einen induktionsfreien Widerstand entladen lässt. Die Methode ist schon so oft angewendet worden, dass sie als bekannt vorausgesetzt werden kann. Ich möchte nur bemerken, dass ich die

Entladung, wie es im Hermann'schen Laboratorium üblich ist, immer ohne Wippe, durch Öffnung¹⁾ (nicht Schliessung) eines Schlüssels vornahm (s. weiter unten), und dass ich parallel zum gereizten Objekt immer eine Nebenschliessung von relativ kleinem Betrage legte. Dadurch wird der Entladungswiderstand, der die Stromform beeinflusst, unabhängig vom Widerstande des Objektes.

Durch einen von Lapicque²⁾ angegebenen Kunstgriff kann man auch Stromformen erhalten, die den Induktionsschliessungsschlägen ähnlich sind. Man hat dann noch einen zweiten Kondensator einzuschalten, der die von dem ersten abströmende Elektrizität vorübergehend aufnimmt und dadurch den Stromanstieg im Präparatenkreise verzögert. Das Nähere ist aus dem Schaltungsschema (Fig. 4) ersichtlich. Schaltet man aber den Kondensator K_2 durch Lösung der Verbindungen nach den Enden von W_2 aus, so erhält man eine gewöhnliche, steil beginnende Entladung. Wenn weiter nichts an der Schaltung geändert wird, weder die Anzahl der Elemente noch die Widerstände, so bleibt die Elektrizitätsmenge, die durch das Präparat fliesst, in beiden Fällen die gleiche; die beiden Stromstösse unterscheiden sich, wie Öffnungs- und Schliessungsschlag eines Induktoriums bei demselben Rollenabstande, nur durch die Form.

Die Konstanten waren bei der Lapicque'schen Methode so gewählt (K_1 und K_2 je 2 Mikrofara, W_1 und W_2 je 10 000 Ohm), dass der Strom in 0,017 Sekunden sein Maximum erreichte. Näheres ist aus der Anmerkung³⁾ zu ersehen.

1) Das ist offenbar vorteilhaft. Denn eine Stromöffnung kann ohne jede Schwierigkeit in einwandfreier Weise vorgenommen werden; dagegen bedarf es ganz besonderer Hilfsmittel, um einen Strom ohne Klirren zu schliessen. Ferner entsteht bei der obigen Methode kein Elektrizitätsverlust, falls etwa der Kondensator nicht vollständig isolieren sollte.

2) L. Lapicque, Compt. rend. de la soc. biol. t. 64 p. 336.

3) Der Verlauf einer Kondensatorentladung bei der Lapicque'schen Schaltung ist aus den Kirchhoff'schen Sätzen leicht zu berechnen. Hier interessieren nur die Resultate. Besonders einfach ist es, wenn, wie im vorliegenden Fall, die Widerstände W_1 und W_2 und ebenso die Kondensatoren K_1 und K_2 gleiche Grösse haben, und wenn ausserdem der Widerstand des Nebenkreises durch N , also des Nerven, beträchtlich die anderen Widerstände überwiegt. Im letzteren Falle steht nämlich der Reizstrom durch N zu demjenigen, der durch den Widerstand W_2 fliesst, in dem Verhältnis w/N , wobei w den Widerstand zwischen den beiden Punkten bedeutet, von denen zum Nerven abgezweigt

Die Versuche verliefen in folgender Weise: Die Kapazität der Kondensatoren K_1 und K_2 blieb während der ganzen Versuchsreihe konstant, ebenso der Betrag der Widerstände W_1 und W_2 . Die Intensität der Reize wurde allein durch die Verschiebung des Gleitkontaktes bei G variiert. a) Rasche Entladung. Der Kon-

Fig. 4. Vorrichtung, um das tierische Präparat mit Kondensatorentladungen verschiedenen Verlaufs zu reizen. E Elemente, S Platinschlüssel, W_1 und W_2 Widerstände (gewöhnlich je 10 000 Ohm), K_1 und K_2 Kondensatoren (je 2 Mikrofara), G Gleitkontakt auf dem Widerstand W_2 , N Nerv. — Wenn jetzt S geöffnet wird, entladet sich der Kondensator K_1 durch W_2 hindurch relativ langsam; ist vorher K_2 entfernt worden, so erfolgt dieselbe Entladung rasch.

densator K_2 wird nicht eingeschaltet. Durch Schliessung von S lädt sich K_1 (auf dem Wege über W_2) auf die zwischen den Enden von

ist. Es wird dann durch Verschiebung des Gleitdrahtes G nur die Stromintensität geändert, während die Stromform dieselbe bleibt. — Der Strom, welcher durch den Widerstand W_2 fließt, verläuft nach der Formel

$$i = 0,447 \frac{P_0}{W} \left(e^{\frac{-0,382 t}{CW}} - e^{\frac{-2,618 t}{CW}} \right),$$

worin i die Stromstärke in Ampère, P_0 die Anfangsspannung des Kondensators K_1 in Volt, C die Kapazität von K_1 und K_2 in Farad, W den Widerstand von W_1 und W_2 in Ohm, t die Zeit in Sekunden und e die Basis der natürlichen Logarithmen bedeutet. Der Strom beginnt mit Null, erreicht sein Maximum in der Zeit $\vartheta = 0,86 WC$ und fällt dann relativ langsam ab. Setzt man in die letzte Gleichung die Werte $W = 10\,000$ Ohm, $C = 2/1\,000\,000$ Farad, so erhält man für ϑ den im Text angegebenen Wert. — Wird jetzt der Kondensator K_2 ausgeschaltet, so verläuft die Entladung nach der

Gleichung $i = 0,5 \frac{P_0}{W} e^{\frac{-0,5 t}{CW}}$. Der Strom steigt jetzt in unmessbar kurzer Zeit auf sein Maximum, um dann allmählich abzufallen. Die Elektrizitätsmenge, welche durch W_2 fließt, ist in beiden Fällen gleich $P_0 C$.

W_1 bestehende Spannungsdifferenz. Dieser Ladungsstrom wird durch einen auf dem Schema nicht gezeichneten Schlüssel vom Präparat abgeblendet. Nachdem K_1 seine volle Ladung erhalten hat, d. h. nach sehr kurzer Zeit, ist dieser Weg wieder stromlos. Wird jetzt S geöffnet, so entladet sich K_1 , da jetzt keine Spannungsdifferenz zwischen den Enden von W_1 mehr besteht, und sendet einen Stromzweig durch N , der eine Zuckung hervorruft. b) Langsame Entladung. Nun wird der Versuch wiederholt, nachdem die Verbindungen zu beiden Belegen von K_2 hergestellt sind; die Entladung ist jetzt verzögert (es entsteht ein Zeitreiz, während die erste Entladung ein Momentanreiz war), und in der Reaktion des Muskels tritt im allgemeinen eine Änderung ein. Nun wird der

Fig. 5. Zuckungen eines indirekt gereizten Krötenmuskels. Die Reizströme ($\downarrow$) sind rasche (dick) und langsame (dünn) Kondensatorentladungen. Die Zahlen sind den jedesmal in Bewegung gesetzten Elektrizitätsmengen proportional. Links dünn höher als dick, rechts umgekehrt.

Gleitkontakt G verschoben, wodurch sich der Stromanteil ändert, der durch das Präparat fließt; es folgen wieder ein Momentan- und ein Zeitreiz, usw.

Entsprechend der gleichen Quantität wirken die beiden Reize auf ein Galvanometer selbstverständlich vollständig gleichartig. Die physiologische Wirkung ist aber verschieden; sie entspricht genau derjenigen der Induktionsströme, von der im vorigen Abschnitt die Rede gewesen ist. Zur Veranschaulichung kann Fig. 5 dienen. Auch hier sind die „Zeit-zuckungen“ bei starken Reizen grösser, bei schwachen kleiner als die „Momentanzuckungen“.

C. Zeit- und Momentanschliessungen. Bei den vorigen Versuchen handelte es sich um flüchtige elektrische Reize. Ich habe weiter die Wirkung länger dauernder konstanter Ströme, die ihre definitive Höhe teils plötzlich, teils allmählich erreichen, untersucht. Auch hier zeigten sich die gleichen Erscheinungen, wie sie in den vorigen Abschnitten beschrieben sind.

Um die Stromentwicklung zu verzögern, benutzte ich, wie schon in einer früheren Arbeit¹⁾, eine Spirale, deren Selbstinduktion durch Eisenkerne verschiedener Grösse verändert werden konnte. Die Schaltung ist aus Fig. 6 zu ersehen. E ist die Stromquelle, Sp die Spirale (die sekundäre eines gewöhnlichen Schlitteninduktoriums, Widerstand 93 Ohm, Selbstpotential ohne Eisenkern 0,5 Henry), W induktionsfreier Widerstand von 93 Ohm, der durch die Wippe ohne Kreuz K an Stelle von Sp in den Stromverlauf eingeschaltet werden konnte. Rh Rheostat, G Draht von 50 Ohm Widerstand mit Gleitkontakt, N Präparat. Nach den Induktionsgesetzen steigt der Strom im Hauptkreise und auch in der Abzweigung durch N

Fig. 6. Schaltung, um Zeitschliessungen hervorzubringen. E Elemente, S Platinschlüssel, Rh Rheostat, G Widerstandsdraht von 50 Ohm mit Gleitkontakt, N Nerv, Sp Spirale (93 Ohm, 0,5—2,5 Henry), w Widerstand von 93 Ohm, K Umschalter.

momentan an, wenn keine Selbstinduktion im Kreise ist. Dieser Bedingung geschieht hinreichend Genüge, wenn die Wippe nach links liegt, so dass w anstatt von Sp im Kreise ist. Liegt K dagegen nach rechts, so verzögert die Selbstinduktion der Spirale den Anstieg des Stromes; letzterer steigt derartig an, dass er die Hälfte seiner Endintensität in der Zeit $\vartheta = 0,69 \cdot L/w$ erreicht, wo L das Selbstpotential und w der Gesamtwiderstand (also Spirale + Rheostat + Gleitdraht) des Kreises ist. In meinen Versuchen war dieser Widerstand meistens 143 Ohm (d. h. der Rheostat war auf Null gestöpselt); die Spirale hatte ohne Kern 0,5 Henry, mit Drahtkern von 250 g

1) M. Gildemeister, dieses Arch. Bd. 101 S. 203.

Gewicht 1,7 Henry, mit Drahtkern von 750 g 5,5 Henry Selbstpotential. Die halbe Intensität wurde also in 0,0024, 0,0082 oder 0,0265 Sekunden erreicht.

Fig. 7 zeigt einen solchen Versuch mit grösstem Eisenkern, bei dem die Intensität allmählich gesteigert wurde. Die Reizintensität ist durch die jedesmal im stationären Zustand an den Elektroden herrschende Spannungsdifferenz (in willkürlichen Einheiten) charakterisiert. Die dicken Striche bedeuten wieder Zeit-, die dünnen-Momentanreize. Auch hier sind letztere bei grossen Intensitäten den ersteren überlegen. Ich möchte ausdrücklich darauf aufmerksam machen, dass die Schwelle wieder hier bei der Kröte, wie bei allen

Fig. 7. Zuckungen eines Krötenmuskels, der durch Zeit- und Momentanreize indirekt gereizt ist. Zeitreiz: Schliessung eines logarithmisch ansteigenden Stromes (dünne Striche); Momentanreiz: plötzliche Stromschliessung (dicke Striche). Die Zahlen sind den im stationären Zustand an den Elektroden herrschenden Spannungen proportional. Auch hier überwiegen bei sehr starkem Reiz die Zeitzuckungen. Absteigender Strom.

anderen Tieren, für den Momentanreiz viel niedriger liegt. Der v. Kries'sche Reizungsdivisor (Verhältnis der Schwellenreizstärken) beträgt hier, wie man sieht, $^{35}/_{10} = 3,5$.

Versuche mit Induktionsströmen, Kondensatorentladungen und Dauerschliessungen am Frosche. Die bis hierher beschriebenen Versuche beziehen sich alle auf den Krötenmuskel. Um festzustellen, worin der scheinbare Unterschied begründet liegt, habe ich dieselben Methoden auf den Froschmuskel (Gastrocnemius) angewandt. Die Figuren 8—11 veranschaulichen die Ergebnisse.

Man sieht, dass keine prinzipiellen Unterschiede im Vergleich zum Krötenmuskel vorhanden sind. Auch hier veranlassen starke Zeitreize höhere Zuckungen als Momentanreize. Eine kleine Differenz, die in den Figuren naturgemäss nicht zum Ausdruck kommt, ist doch vorhanden: Soll ein Froschmuskel sich auf einen Zeitreiz stärker verkürzen als auf den zugehörigen Momentanreiz, so muss jener ganz besonders verlangsamt sein. Mit einem gewöhnlichen

Induktorium ist die Erscheinung nur in Ausnahmefällen und auch da nur ganz vorübergehend hervorzurufen, so dass es nicht ver-

Fig. 8. Versuch am Froschmuskel. Methodik wie Fig. 2 (Öffnungs- und sehr verlangsamter Schliessungsschlag). Bei $\times$ Eisenkern entfernt, so dass der Schliessungsschlag nur mässig langsam verläuft. Die Zahlen bedeuten Rollenabstände in Zentimetern (s. Fig. 2).

Fig. 9. Zuckungen eines Froschmuskels. Methodik wie Fig. 5 (Kondensatorentladungen).

Fig. 10. Froschmuskel. Methodik wie Fig. 9 und 5 (Kondensatorentladungen).

Fig. 11. Froschmuskel, indirekt gereizt durch plötzliche (dick) und allmähliche (dünn) Stromschliessungen. Methodik wie Fig. 7. Jeder Versuch einmal wiederholt. Bei 100 Vermehrung der Stromstärke durch Einschaltung eines Widerstandes von 100 Ohm in den Hauptkreis.

wunderlich ist, wenn Schott davon nichts bemerkte und einen prinzipiellen Unterschied zwischen Frosch und Kröte feststellen zu können glaubte.

Ich möchte noch darauf hinweisen, dass ich hierher gehörige Beobachtungen schon früher beschrieben habe. In der Zusammenfassung meiner Arbeit: „Untersuchungen über indirekte Muskel-

erregung und Bemerkungen zur Theorie derselben“ (Pflüger's Archiv Bd. 101 S. 216) heisst es: Bei grossen Stromstärken wirken logarithmisch ansteigende Ströme (bei Fröschen) stärker als Momentanschliessungen gleicher Intensität. Nach den hier mitgeteilten Erfahrungen ist es nicht nötig, diese Aussage auf eine bestimmte Stromform und auf den Frosch zu beschränken.

Frequente Reize verschiedener Form. Darüber habe ich keine Versuche angestellt, weil der Tetanus selbst unter einfachsten Versuchsbedingungen dem Verständnis Schwierigkeiten darbietet. Deshalb habe ich kein Urteil darüber, ob nicht vielleicht auf diesem Gebiete tiefgreifende Unterschiede zwischen meinen beiden Versuchstieren bestehen. Nach meiner Meinung lässt man so komplizierte Versuchsbedingungen bei der Aufstellung allgemeiner Reizgesetze vorläufig besser ausser Betrachtung.

Eine abweichende Beobachtung. Unter den vielen Versuchen, die im Verlaufe dieser Arbeit angestellt wurden, bin ich öfters auf Präparate gestossen, die keinerlei Unterschied zwischen Zeit- und Momentanzuckungen auf starken Reiz zeigten. Wie ich schon gesagt habe, scheint mir das ein Zeichen von Schädigung zu sein; denn es handelte sich dann um blasse, schlecht genährte Tiere oder um Objekte, die schon zu längeren Versuchen gedient hatten.

Nur ein einziges Mal habe ich bei einer Kröte die Umkehrung des normalen Verhaltens gesehen: auf sehr starke Öffnungsschläge

Fig. 12. Zuckungen eines indirekt gereizten Krötenmuskels. Methodik wie Fig. 2 (Öffnungs- und sehr verlangsamer Schliessungsschlag). Die Zahlen bedeuten Rollenabstände in Zentimetern. *2i* usw. bedeutet Verstärkung des primären Stromes auf das Doppelte usw. Ausnahmeweise keine Erhöhung der Zeitzuckungen durch Verstärkung des Reizes. Bei sehr starken Reizen werden die Momentanzuckungen wieder kleiner (vgl. *4i* und *5i*). Absteigender Strom.

hin stieg die Zuckungshöhe weiter, während sie für Schliessungsschläge auf dem bisherigen, schon bei mittelstarken Reizen erreichten Niveau blieb. Bei noch weitergehender Verstärkung der Öffnungsreize trat dann, aber nur für diese Reizart, eine Depression ein.

Es macht den Eindruck, als ob hier eine Lücke existierte, obgleich die Öffnungsströme (ebenso wie alle anderen Reize) immer absteigend waren. Der Versuch ist in Fig. 12 abgebildet. Ich kann keine Erklärung dafür geben. Bei den Vorversuchen war das Verhalten eine kurze Zeit lang das normale gewesen.

Das Wesen der gesteigerten Zuckungshöhe auf starke Zeitreize. Versucht man die geschilderten Erscheinungen zu deuten, so erhebt sich zuerst die Frage, weshalb je nach der Intensität bald die eine, bald die andere Reizart eine stärkere Reaktion zur Folge hat.

Dass schwache elektrische Reize desto wirksamer sind, je steiler sie ansteigen, ist eine oft bestätigte Erfahrung. Diese erklären zu wollen, hiesse die Grundprinzipien der Reizphysiologie zur Sprache bringen. Dazu ist hier nicht der Ort; ich verweise deshalb auf meine bisherigen Mitteilungen über die allgemeinen Gesetze des elektrischen Reizes¹⁾ und auf die demnächst in diesem Archiv erscheinende ausführliche Abhandlung über dasselbe Thema.

Hier ist nur zu erörtern, weshalb starke Reize sich umgekehrt verhalten. Bei den abnorm gesteigerten Zuckungshöhen auf starke Zeitreize wird man zuerst an Versuchsfehler, wie etwa unsichern Schluss der Kontakte und dadurch verursachte mehrfache Reizung, denken müssen. Dieser Verdacht ist durchaus von der Hand zu weisen. Denn abgesehen davon, dass frühere Versuche, bei denen ein nach den feinsten physikalischen Methoden geprüfter und als zuverlässig befundener Schliesskontakt²⁾ benutzt wurde, genau dieselben Resultate geliefert hatten, handelt es sich bei einem grossen Teil der Versuche um Öffnungen von sehr schwachen Strömen, wo von störender Funkenbildung u. dergl. keine Rede sein kann. So befanden sich im Kreise des Öffnungskontaktes bei den Versuchen nach Lapique'scher Methode höchstens 6 Volt bei 10 000 Ohm Widerstand! Schliesslich ist nicht einzusehen, weshalb bei Zeitreizen mehr Störungen eintreten sollten als bei Momentanreizen.

Wenn man die Fig. 2, 7, 9, 11 betrachtet, so bemerkt man, dass die Momentanzuckungen (dick gezeichnet) nicht kontinuierlich grösser werden, sondern bei mittelstarken Reizen zuerst auf einer gewissen Höhe verharren, um dann erst bei weiterer Verstärkung

1) S. 610 Anm. Siehe besonders die dort zuletzt zitierte Arbeit Münchener med. Wochenschr. Nr. 21, 23. Mai 1911.

2) M. Gildemeister und O. Weiss, Über einen zuverlässigen Platinschliesskontakt. Ann. d. Physik (4) Bd. 17 S. 174. 1905.

sprungweise wieder zu wachsen. Auch die Fig. 5 zeigt Andeutungen davon. Ich glaube, dass es sich hier um die Fick'schen „übermaximalen Zuckungen“ handelt¹⁾. Bei den Zeitzuckungen (dünn gezeichnet) ist ein solches stufenweises Ansteigen nur andeutungsweise (Fig. 2, 3, 8, 10) oder gar nicht (Fig. 5, 7, 9, 11) zu sehen, so dass hier der Name „übermaximale Zuckungen“ eigentlich nicht zutrifft, da ja hier die Stufe, deren Höhe als Maass der „maximalen Zuckung“ dienen könnte, nicht vorhanden ist. Indessen wird man ihn doch anwenden können, wenn eben die Momentanzuckungen der ersten Stufe als Normalmaass und alle grösseren als „übermaximal“ bezeichnet werden.

Wenn man die Sache von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet, so lautet die Frage, weshalb sich Zeitreize besser zur Hervorbringung von übermaximalen Zuckungen eignen. Nach Abschluss der hier mitgeteilten Untersuchungen²⁾ ist eine Arbeit von P. Hoffmann³⁾ erschienen, welche diese Frage beantwortet. Hoffmann hat gefunden, dass Zeitreize von einer gewissen Intensität an zu mehrfachen Aktionsströmen Anlass geben. Er erwähnt, dass die resultierenden Zuckungen infolge von Superposition dann abnorm hoch werden. Es handelt sich offenbar um dieselbe Erscheinung, die in dieser Arbeit behandelt worden ist. Man könnte allenfalls den Einwand erheben — mir liegt es fern, dies zu tun, aber ich halte es doch für nützlich, dass alle Möglichkeiten erwogen werden —, dass die Zeitreize dieses Autors (hergestellt durch rasche Veränderung eines Flüssigkeitswiderstandes) infolge von kleinen Flüssigkeitswellen vielleicht nicht ganz kontinuierlich gewesen seien. Bis jetzt verfüge ich noch nicht über das nötige Instrumentarium, um die Aktionsströme, welche von den oben beschriebenen, ganz einwandfreien Zeitreizen hervorgebracht werden, zu registrieren.

Noch eine zweite Deutung der abnorm hohen Zeitzuckungen ist möglich. Es könnte die Zuckung jedes einzelnen Muskelquerschnittes eine zeitliche Dehnung erfahren, so dass die Gesamtzuckung, die aus den nacheinanderfolgenden Kontraktionen der einzelnen Querschnitte resultiert, eine grössere Höhe erreicht, in ähnlicher

1) Man vergleiche Fig. 7 dieser Arbeit mit der Fig. 10 auf S. 139 des 3. Bandes der Fick'schen Gesammelten Schriften.

2) Beendigt im April 1910.

3) P. Hoffmann, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1910 S. 247.

Weise, wie es F. W. Fröhlich¹⁾ für die scheinbare Funktionssteigerung bei beginnender Ermüdung annimmt. Freilich ist es nicht recht einzusehen, wie bei indirekter Muskelreizung eine solche Dehnung zustande kommen soll; man müsste schon annehmen, dass der Erregungsprozess im Nerven selbst eine Dehnung erfährt, und das ist (siehe die zitierte Arbeit von P. Hoffmann) höchst unwahrscheinlich.

Mit der Frage, die den Ausgangspunkt dieser Untersuchungen bildet, haben diese Erörterungen nichts zu tun. Es kam darauf an, zu untersuchen, ob Frosch und Kröte prinzipielle Unterschiede aufweisen, und diese Frage muss verneint werden.

Vorschlag einer neuen Nomenklatur. Wenn man die Erscheinungen, die das Thema dieser Abhandlung bilden, kurz beschreiben will, so vermisst man die zutreffenden termini technici. Bei den vielfach verschlungenen Beziehungen zwischen Objekt und Reiz hat man sich bis jetzt vorzugsweise das erstere als veränderlich, den letzteren als konstant gedacht, und von diesem Gesichtspunkt aus die Erscheinungen beschrieben. So beziehen sich die Begriffe „Anspruchsfähigkeit“, „Erregbarkeit“, „Reizbarkeit“, „Leistungsfähigkeit“ alle auf Eigenschaften des Objektes, sei es, dass man die Veränderungen dieser Eigenschaften bei demselben Objekt, sei es, dass man ihre Grösse bei verschiedenen Objekten ins Auge fasst. Der Reiz, durch den diese Qualitäten ermittelt werden, gilt als unveränderlich, als blosser Prüfstein²⁾.

Bei Untersuchungen wie den vorliegenden handelt es sich aber um ein unverändertes Objekt, auf welches verschiedene Reize wirken. Es würde dem feststehenden Sinne der Ausdrücke Reizbarkeit usw. widersprechen, wenn man sie in solchen Fällen anwenden wollte, wenn man also sagte: die Reizbarkeit (Schwellenerregbarkeit) eines Muskels sei grösser für Momentan- als für Zeitreize; die Leistungsfähigkeit (gemessen durch die maximale Funktion) verhalte sich aber umgekehrt. Diese Eigenschaften sind, solange der Muskel sich nicht verändert, auch als unveränderlich anzusehen.

So viel, um zu zeigen, dass hier wirklich die passenden Be-

1) F. W. Fröhlich, Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 9 S. 1.

2) Man vergleiche A. Fick, Gesammelte Schriften Bd. 3 S. 146—148 (Definition von „Anspruchsfähigkeit“ und „Erregbarkeit“). — W. Th. Engelmann, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1900 S. 321 („Reizbarkeit“ und „Leistungsfähigkeit“).

zeichnungen fehlen. Es handelt sich darum, die Eigenschaften der Reize zu charakterisieren. Ich möchte vorschlagen, solche Reize, welche die gleiche Reaktion veranlassen (sei es nun Muskelzuckung, oder Elektrizitäts- oder Wärmeproduktion, oder sonst ein Zeichen der Tätigkeit) *isodynamisch* (*δύναμις* = Wirkung) zu nennen. Ungleich wirksame Reize sind *heterodynamisch*, der wirksamere ist *pleiodynamisch*.

Vergleicht man nun Zeit- und Momentanreize gleicher Elektrizitätsmenge (oder bei Dauerschliessungen: gleicher Endintensität) bei indirekter Anwendung miteinander und wählt als Reagens die Höhe der Muskelzuckung, so hat man zu sagen: Sie sind im allgemeinen, mit Ausnahme einer gewissen mittleren Reizstärke, *heterodynamisch*, und zwar ist bei schwachen Reizen der Momentanreiz, bei starken der Zeitreiz *pleiodynamisch*. Das gilt für den Frosch ebenso wie für die Kröte; derjenige Teil der Aussage, welcher sich auf schwache Reize bezieht, scheint sogar für alle irritablen Substanzen aller Tiere Gültigkeit zu haben.

Diese Ausdrucksweise erklärt nichts, sie dient nur der sprachlichen Bequemlichkeit. Das scheint mir immerhin ein Gewinn zu sein.

Zusammenfassung. In der Literatur findet sich mehrfach (Fick, Schott) die Angabe, dass schnelle Muskeln besser durch schnelle, langsame durch langsame Reize zu reizen sind. Da durch diese Tatsache die Existenz allgemeiner Reizgesetze in Frage gestellt wäre, wurden Frosch- und Krötenmuskeln nach dieser Richtung hin genauer untersucht.

Es wurden nur Einzelreize angewendet. Als Momentanreize dienten Öffnungsinduktionsströme, gewöhnliche Kondensator-entladungen und konstante Ströme mit plötzlichem Anstieg; als Zeitreize Schliessungsschläge, verzögerte Kondensatorentladungen und konstante Ströme mit allmählichem Anstieg. Die Objekte waren Gastrocnemien, die vom Nerven aus gereizt wurden.

Es zeigte sich, dass zwischen Frosch und Kröte in dieser Hinsicht keine prinzipiellen Unterschiede bestehen. Bei geringer Reizstärke sind die durch Momentanreize hervorgerufenen Zuckungen die höheren, bei grosser Reizstärke ist es umgekehrt. Beim Frosch zeigen sich aber diese Erscheinungen nur, wenn die Zeitreize ganz besonders verzögert sind; gewöhnliche Induktionsströme verlaufen dazu nicht

langsam genug. Dadurch finden die abweichenden Angaben von Schott ihre Erklärung.

Die hohen Zuckungen auf starke Zeitreize sind wahrscheinlich als Fick'sche „übermaximale Zuckungen“ anzusehen.

Aus diesen Ergebnissen folgt, dass die Methode, die Wirksamkeit von Reizen durch die Höhe der Zuckung zu charakterisieren, nicht eindeutig ist. Dagegen ist die Methode der Schwellenreize einwandfrei.

Als Schwellenreiz ist bei der Kröte, ebenso wie bei allen bisher untersuchten reizbaren Objekten, der Momentanreiz der wirksamere.

Es werden neue termini technici vorgeschlagen, um die geschilderten Erscheinungen kurz beschreiben zu können.