(Aus dem physiologischen Institut der Universität Bonn.)

Über den Sauerstoffbedarf des markhaltigen Nerven.

Von

Walter Thörner.

(Mit 1 Textfigur.)

Einleitung.

Über den Sauerstoffwechsel des markhaltigen Nerven haben wir eigentlich erst während des letzten Jahrzehntes und besonders durch die Arbeiten in Verworn's Laboratorium eingehendere Kenntnis erhalten. Während man früher vielfach dazu neigte, den Prozess der Erregungsleitung im Nerven als auf rein physikalischen Prinzipien beruhend anzusehen und sich wenig darum kümmerte, ob der Nerv einen Stoffumsatz besitze und welche Rolle dieser beim Leitungsprozess spiele, hat zuerst v. Baeyer¹⁾ gezeigt, wie ausserordentlich eng die Funktionstüchtigkeit des Nerven an die Anwesenheit von Sauerstoff geknüpft ist. In einem sauerstofffreien Medium verliert der Nerv allmählich, in dem Maasse, wie der in ihm noch enthaltene Sauerstoff (Reservesauerstoff) verbraucht wird, seine Erregbarkeit und ist nach einer gewissen Zeit weder imstande, Erregungen aufzunehmen noch solche fortzuleiten. Bei Sauerstoffzufuhr gewinnt er diese Fähigkeit in kurzer Zeit zurück. Der Nerv bedarf also schon zu seinem Ruhestoffwechsel unbedingt des Sauerstoffes. Man kann nun das Sauerstoffbedürfnis des Nerven noch wesentlich steigern, wenn man ihn durch anhaltende tetanische Reizung in angestrengte Tätigkeit versetzt. Auf Grund dieser Erkenntnis gelang es dann auch, den Nerven zu ermüden²⁾, wenn man

1) v. Baeyer, Das Sauerstoffbedürfnis des Nerven. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 2. 1902.

2) W. Thörner, Die Ermüdung des markhaltigen Nerven. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 8. 1908. — Derselbe, Die Ermüdung und Erholung unter Ausschluss von Sauerstoff. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 10. 1910.

ihn in einem sauerstofffreien Medium arbeiten liess. Nachdem man jedoch die Ermüdungserscheinungen genauer studiert und feiner differenziert hatte, zeigte es sich, dass eine Ermüdung des Nerven auch in atmosphärischer Luft möglich war¹⁾, ja dass hierzu schon wenige Reize in langsamer Folge genügten. Ist nun tatsächlich das Sauerstoffbedürfnis des Nerven so gewaltig, dass ihm sogar der Sauerstoffgehalt der Luft überhaupt nicht ausreicht, um selbst bei mässiger Tätigkeit seine volle Leistungsfähigkeit zu bewahren? Oder verläuft nur sein Stoffumsatz nicht rasch genug, so dass er den zwar in genügender Menge gebotenen Sauerstoff nur nicht schnell genug verwerten könnte und daher in der Zeit zwischen zwei Reizen keine vollständige Erholung einträte?

Das letztere Moment kommt sicher in Betracht. Denn wenn man den Stoffumsatz des Nerven durch Erhöhung der Temperatur beschleunigt, so kommt (wenigstens innerhalb gewisser Grenzen der Temperatur und Zeitdauer) eine Ermüdung durch erregende Reize weniger leicht zustande²⁾. Es lassen sich an Kaltblüternerven bei 32° C. und an Warmblüternerven bei Körpertemperatur durch eine kräftige tetanische Reizung in Luft schon kaum noch Ermüdungserscheinungen hervorrufen. Andererseits ist es klar, dass der Sauerstoff um so schneller in die lebendige Substanz eintritt, resp. um so rascher gewisse lähmend wirkende Zerfallsprodukte oxydieren kann, je grösser sein Partiardruck in der Umgebung ist. Und tatsächlich gewann ich in älteren Untersuchungen oft genug den Eindruck, dass die Erholung nach einer Ermüdung unter Sauerstoff rascher vollendet war als in Luft. Also sowohl erhöhte Temperatur wie erhöhter Partiardruck sind imstande, die Einfügung und Verwendung des Sauerstoffs in der lebendigen Substanz zu beschleunigen und die Erholungszeit abzukürzen.

Erhöhte Temperatur und Sauerstoffpartiardruck haben noch einen anderen gemeinsamen gleichgerichteten Einfluss auf den Nerven. Sie erhöhen die Erregbarkeit des ruhenden, im Stoffwechselgleich-

---

1) W. Thörner, Die Ermüdung in Luft und die scheinbare Erregbarkeitssteigerung. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 10. 1910.

2) Derselbe, Über den Einfluss der Temperatur auf die Erregbarkeit, Erstickbarkeit und Ermüdbarkeit des Kaltblüternerven. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 13. 1912. — Derselbe, Die Erstickung und Ermüdung des Warmblüternerven und ihre Beeinflussung durch die Temperatur. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 13. 1912.

gewicht befindlichen Nerven. Von der Temperatur ist das lange bekannt. Für den erhöhten Sauerstoffpartialdruck beweisen es die folgenden Versuche. Hier erkennen wir, dass jene erste obige Frage ebenfalls zurecht besteht, dass der Nerv, und zwar der ruhende, in Luft tatsächlich noch nicht das Maximum seiner Leistungsfähigkeit erreichen kann, sondern dass diese in reinem Sauerstoff noch gesteigert wird. Die Erregbarkeit des ruhenden Nerven ist in Sauerstoff höher als in Luft.

Versuche.

Die dieser Arbeit zugrunde liegenden Beobachtungen wurden bei Gelegenheit einer Versuchsreihe gemacht, in der es sich darum handelte, das Verhalten der Erregbarkeit und Leitfähigkeit des Nerven bei den höchsten, noch nicht tödlichen Temperaturen zu studieren, und die an anderer Stelle veröffentlicht werden wird¹⁾. Dort wird auch die gemeinsame Versuchsanordnung eine genauere Beschreibung erfahren, so dass hier nur kurz das Wesentliche angegeben zu werden braucht.

Als Versuchsobjekt diente das gewöhnliche Nervmuskelpräparat von *Rana temporaria*. Der Nervus ischiadicus wurde quer durch eine doppelwandige Glaskammer hindurchgezogen und an den Durchtrittsstellen durch die Wandungen mit feuchter Watte abgedichtet. Der Unterschenkel ruhte in gleicher Höhe neben der Kammer auf einer Glasplatte. Auf diese Weise wurde es ermöglicht, eine bestimmte Strecke des Nerven, nämlich die innerhalb der Kammer befindliche, auf die wir allein unsere Beobachtungen beziehen wollten, verschiedenen Einflüssen zu unterwerfen. Einerseits konnte man das Gasgemisch variieren und dem Nerven in der Kammer Luft oder reinen Sauerstoff nach Belieben zuführen, anderseits wurde es durch Umspülung des inneren Kammerraumes mit Wasser von bestimmter Temperatur ermöglicht, die der Beobachtung unterliegende Nervstrecke je nach Absicht zu erwärmen oder abzukühlen, ohne dass die ausserhalb der doppelwandigen Kammer befindlichen Teile des Präparates, das zentrale Nervenende und die Muskeln des Unterschenkels, wesentlich beeinflusst wurden. Die Temperatur wurde innerhalb der Kammer durch ein dem Nerven dicht anliegendes,

---

1) W. Thörner, Studien über die Wärmelähmung des Nerven usw., wird in kurzem veröffentlicht in Zeitschr. f. allgem. Physiol. 1914.

sehr empfindliches Thermometer gemessen; gleichzeitig wurde durch je ein Thermometer ausserhalb der Kammer die Temperatur am eintretenden und austretenden Nerven kontrolliert. Zur Reizung des Nerven dienten zwei Platinelektrodenpaare, eins innerhalb der Kammer, zur Prüfung der Erregbarkeit der beeinflussten Strecke, eins ausserhalb, zentral vor der Kammer, zur Prüfung der Leitfähigkeit. Die Feststellung des jeweiligen Grades von Erregbarkeit und Leitfähigkeit geschah durch Beobachtung der Reizschwelle, also durch Reizung mit Schwellenwerten für Induktionsöffnungsschläge, wobei in den Protokollen die Reizschwelle sowohl durch den Rollenabstand in Millimetern (eingeklammert) als auch in Kronecker's Einheiten für das geaichte Induktorium angegeben ist.

Zunächst wurden die Versuche bei Zimmertemperatur ausgeführt. Ein frisch angefertigtes Präparat wurde in die oben beschriebene Anordnung eingefügt, und ein langsamer Luftstrom umspülte den Nerven innerhalb der Kammer. Die Temperatur betrug innen wie aussen durchschnittlich 18° C. Nun wurde die Reizschwelle für die Erregbarkeit an den inneren, für die Leitfähigkeit an den äusseren Elektroden mit Induktionsöffnungsschlägen festgestellt, derart, dass eine eben noch wahrnehmbare Zuckung bestimmter Muskelfasern als Indikator galt. Diese Reizschwelle blieb, es wurde von 5 zu 5 Minuten geprüft, mit kleinen Schwankungen konstant, solange Luft die Kammer durchstrich. Eine Beschleunigung des Luftstromes hatte keinen Einfluss (s. Protokoll Nr. 54). Wohl aber änderte sich das Bild sofort, wenn man statt Luft nun reinen Sauerstoff durch die Kammer schickte. Während die Leitfähigkeit keine Veränderung zeigte, was auf Grund unserer Kenntnis von der Gültigkeit des „Alles- oder Nichts-Gesetzes“ für den Nerven¹⁾ zu erwarten ist, stieg die Erregbarkeit in der vom Sauerstoff umgebenen Nervenstrecke an (vgl. Protokoll Nr. 28, 51, auch Nr. 37 und 54). Ein wesentlich schwächerer Reiz, durchschnittlich um 10—14 Einheiten Kronecker's, genügte hier jetzt, um dieselbe schwächste Muskelzuckung auszulösen wie vorher. Diese Erregbarkeitszunahme unter dem Einfluss von Sauerstoff war in ca. 95 % aller Versuche deutlich zu be-

---

1) Vészi, Untersuchungen über die Ermüdbarkeit des markhaltigen Nerven und über die Gültigkeit des Alles- oder Nichts-Gesetzes bei demselben. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 13 S. 322. 1912. — Lodholz, Über die Gültigkeit des Alles- oder Nichts-Gesetzes für die markhaltige Nervenfasern. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 15 S. 269. 1913.

obachten. In ihrer Grösse unterlag sie erheblichen individuellen Schwankungen. Während sie durchschnittlich 12 Einheiten betrug, erreichte sie in einzelnen Versuchen über 20.

Protokoll Nr. 28.

Versuch bei 20° C. Frisch gefangener Frosch. 26. Mai 1913.

Zeit in Min.	Tem- peratur am Muskel ° C.	Tem- peratur am Nerven inner- halb der Kammer ° C.	Tem- peratur am Nerven zentral vor der Kammer ° C.	Erregbarkeit, aus- gedrückt durch die Reizschwelle des in der Kammer gesetzten Öffnungs- schlages		Leitfähigkeit, aus- gedrückt durch die Reiz- schwelle des zentral vor der Kammer gesetzten Öffnungsschlages	Bemerkun- gen über das in der Kammer zirkulierende Gas
				in Milli- meter R.-A.	in Kron- ecker's Einheiten		
0	20	20	20	(345)	44	(400)	Luft
5	20	20	20	(346)	44	(400)	Sauerstoff
10	20	20	20	(370)	34	(400)	Luft
15	20	20	20	(350)	42	(400)	Sauerstoff
20	20	20	20	(370)	34	(400)	Luft
25	20	20	20	(354)	40	(400)	Luft

Protokoll Nr. 51.

Versuch bei 19° C. Frischer Herbstfrosch. 26. Oktober 1913.

Zeit in Min.	Tem- peratur am Muskel ° C.	Tem- peratur am Nerven inner- halb der Kammer ° C.	Tem- peratur am Nerven zentral vor der Kammer ° C.	Erregbarkeit, aus- gedrückt durch die Reizschwelle des in der Kammer ge- setzten Öffnungs- schlages		Leitfähigkeit, aus- gedrückt durch die Reiz- schwelle des zentral vor der Kammer gesetzten Öffnungsschlages	Bemerkun- gen über das in der Kammer zirkulierende Gas
				in Milli- meter R.-A.	in Kron- ecker's Einheiten		
0	19	19	19	(340)	47	(380)	Luft
5	19	19	19	(340)	47	(380)	Sauerstoff
10	19	19	19	(354)	40	(380)	Sauerstoff
15	19	19	19	(360)	36	(380)	Sauerstoff
20	19	19	19	(360)	36	(375)	Luft
25	19	19	19	(350)	42	(375)	Luft
30	19	19	19	(340)	47	(375)	Luft

Verdrängte man nach einem solchen Erfolge den Sauerstoff durch Luft, so nahm die Erregbarkeit in kurzer Zeit nahezu um den gewonnenen Wert wieder ab, um bei erneuter Sauerstoffzufuhr abermals anzusteigen. Dieses Wechselspiel konnte man an vielen

Nerven mehrere Male wiederholen, wobei sich aber niemals die Leitfähigkeit beteiligte.

Der Nerv ist demnach imstande, in seinem Stoffwechsel noch mehr Sauerstoff zu verwerten, als er aus atmosphärischer Luft aufzunehmen vermag. Wie gestalten sich nun diese Verhältnisse, wenn man die Intensität des Stoffumsatzes im Nerven ändert, wenn man sie z. B. durch Abkühlung vermindert. Auch hierüber wurde eine grössere Zahl von Versuchen angestellt. Sie nahmen folgenden Verlauf (vgl. Protokoll Nr. 37): Zunächst wurde wiederum der Erregbarkeitsgrad des Nerven bei Zimmertemperatur festgelegt und dann die in der Kammer befindliche Nervenstrecke auf ca. 6° C. abgekühlt, während Luft durchgeleitet wurde. Die Erregbarkeit sank infolge der Abkühlung um einen gewissen Betrag, stellte sich aber bald auf ein bestimmtes Niveau ein. Führt man nun bei der niedrigen Temperatur Sauerstoff statt Luft dem Nerven zu, so trat ebenfalls eine Steigerung der Erregbarkeit ein, die an Grösse nur wenig hinter der bei 18° C. erreichten zurückblieb. Bei 6° C. betrug die Zunahme der Erregbarkeit unter dem Einfluss reinen Sauerstoffs durchschnittlich 9 Einheiten Kronecker's.

Protokoll Nr. 54.

Versuch bei 18 und 30° C. Herbstfrosch. Datum: 27. Oktober 1913.

a	b	c	d	e	e'	f	f'	g
Zeit in Min.	Tem- peratur am Muskel	Tem- peratur am Nerven inner- halb der Kammer	Tem- peratur am Nerven zentral vor der Kammer	Erregbarkeit, ausgedrückt durch die Reizschwelle des in der Kammer gesetzten Öffnungs- schlages		Leitfähigkeit, aus- gedrückt durch die Reizschwelle d. zentral vor der Kammer gesetzten Öffnungs- schlages		Be- merkungen über das in der Kammer zirkulierende Gas
	° C.	° C.	° C.	in Milli- meter R.-A.	in Kron- ecker's Einheiten	in Milli- meter R.-A.	in Kron- ecker's Einheiten	
0	20	21	20	(335)	50	(390)	28	Luft
5	18	18	18	(315)	64	(385)	29	Luft
10	18	18	18	(315)	64	(390)	28	stärkerer Luftstrom
15	18	18	18	(315)	64	(390)	28	Sauerstoff
20	18	18	18	(340)	47	(390)	28	Sauerstoff
25	18	18	18	(345)	44	(385)	29	Luft
30	18	18	18	(330)	53	(385)	29	Luft
35	18	18	18	(320)	59	(385)	29	Luft
40	21	30	20	(363)	38	(400)	25	Luft
45	21	30	20	(350)	42	(395)	26	Luft
50	21	30	20	(350)	42	(390)	28	Sauerstoff
55	21	30	20	(374)	33	(390)	28	Sauerstoff
60	21	30	20	(374)	33	(390)	28	Luft
65	21	30	20	(350)	42	(390)	28	Luft
70	18	18	18	(305)	70	(380)	31	Luft

Protokoll Nr. 37.

Versuch bei 6 und 18° C. Frisch gefangener Frosch. Datum: 3. Juni 1913.

Zeit in Min.	b Tem- peratur am Muskel ° C.	c Tem- peratur am Nerven inner- halb der Kammer ° C.	d Tem- peratur am Nerven zentral vor der Kammer ° C.	e Erregbarkeit, ausgedrückt durch die Reizschwelle des in der Kammer gesetzten Öffnungs- schlages		f Leitfähigkeit, aus- gedrückt durch die Reiz- schwelle des zentral vor der Kammer gesetzten Öffnungsschlages	g Be- merkungen über das in der Kammer zirkulierende Gas
				in Milli- meter R.-A.	in Kron- ecker's Einheiten		
0	16	16	16	(310)	67	(340)	Luft
5	15	6	13	(305)	71	(325)	Luft
10	15	6	12,5	(295)	80	(325)	Luft
15	15	6	12	(290)	86	(320)	Luft
20	15	6	12	(288)	88	(315)	Sauerstoff
25	15	6	12	(295)	80	(315)	Sauerstoff
30	15	6	12	(300)	76	(310)	Luft
35	15	6	12,5	(288)	88	(296)	Luft
40	15	6	13	(290)	86	(300)	Sauerstoff
45	15	6	13	(300)	76	(290)	Luft
48	16	16	16	(300)	76	(310)	Luft
50	16	18	16,5	(306)	79	(315)	Luft
55	17	18	17	(320)	59	(300)	Luft
60	17	18	17	(314)	64	(300)	Sauerstoff
65	17	18	17	(345)	44	(300)	Sauerstoff
70	17	18	17	(360)	36	(300)	Luft
75	17	18	17	(320)	59	(300)	Sauerstoff
80	17	18	17	(344)	45	(300)	Sauerstoff
85	17	18	17	(365)	36	(298)	Sauerstoff
90	17	18	17	(365)	36	(298)	Luft
95	17	18	17	(325)	56	(298)	Luft
100	17	18	17	(323)	57	(296)	Luft
105	15	5,5	14	(310)	67	(260)	Luft
110	15	6	13	(303)	72	(255)	Luft
115	15	6	13	(303)	72	(255)	Sauerstoff
120	15	6	13	(320)	59	(260)	Sauerstoff
125	15	6	13	(330)	53	(260)	Sauerstoff
130	15	6	13	(330)	53	(260)	Luft
135	15	6	13	(303)	72	(260)	Sauerstoff
140	15	6	13	(310)	67	(260)	Sauerstoff
145	17	18	17	(365)	36	(280)	Luft
150	17	18	17	(326)	55	(280)	Luft

Um schliesslich auch den Einfluss erhöhten Sauerstoffpartialdruckes auf den stark beschleunigten Stoffwechsel des Nerven zu beobachten, wurden Versuche, wie sie oben beschrieben, bei ca. 30° C. angestellt (vgl. Protokoll Nr. 54). Höhere Temperaturen durften wir nicht anwenden, da der Nerv von *Rana temporaria* bereits bei 33—34° C. der Wärmelähmung verfällt. Mit anderen Froscharten, z. B. *Rana esculenta*, deren motorische Nerven erst bei

40—42° C. ihre Erregbarkeit verlieren ¹⁾, würde man auch bei höheren Wärmegraden noch zuverlässige Resultate erhalten haben. Bevor also die Erwärmung auf 30° C. erfolgte, wurde erst bei Zimmertemperatur der Einfluss der Zufuhr reinen Sauerstoffs auf die Erregbarkeit des Nerven im Gegensatz zu Luft in obiger Weise geprüft und die Grösse der Erregbarkeitszunahme festgestellt. Erst dann wurde derselbe Nerv auf 30° C. erwärmt und nun wieder zunächst in Luft, darauf in reinem Sauerstoff die Reizschwelle für die Erregbarkeit bestimmt. Es ergab sich auch bei dieser hohen Temperatur eine Zunahme der Erregbarkeit unter der Einwirkung des Sauerstoffes,

Fig. 1 ist angefertigt nach den Zahlenwerten des Protokoll Nr. 37 und stellt das Verhalten der Erregbarkeit des Nerven dar (obere Kurve), und zwar befindet sich der Nerv bei ---- in Luft, bei ——— in reinem Sauerstoff. Auf der Abszisse ist die Zeit in Minuten, auf der Ordinate sind die Reizschwellenwerte für die Erregbarkeit in Kronecker'schen Einheiten abgetragen. Die untere Kurve gibt die Temperatur an. Man erkennt deutlich, wie stets in Sauerstoff die Reizschwelle absinkt, d. h. die Erregbarkeit ansteigt und in Luft das Umgekehrte eintritt. Andererseits steigt die Reizschwelle, d. h. die Erregbarkeit wird kleiner, bei Temperaturerniedrigung und umgekehrt.

und zwar nahezu von derselben Grössenordnung wie bei 18° C. Bei 30° C. lag die Reizschwelle für die Erregbarkeit in reinem Sauerstoff um durchschnittlich 11 Einheiten Kronecker's höher als in Luft, also vielleicht im allgemeinen um etwas weniger als bei Zimmertemperatur.

Gleichzeitig erleidet die Leitfähigkeit keine Veränderungen. Wohl teilt sich bei den starken Temperaturveränderungen (um ca. 12° C.) der in der Kammer gelegenen Nervenstrecke eine geringe Erwärmung resp. Abkühlung (von ca. 2° C.) auch jenem ausserhalb

1) W. Thörner, Unterschiede in der Widerstandsfähigkeit gegen hohe Temperaturen bei den markhaltigen Nerven verschiedener Froscharten, wird in kurzem veröffentlicht in Zeitschr. f. allgem. Physiol. 1914.

der Kammer befindlichen Punkte des Nerven mit, an dem die Elektroden zur Prüfung der Leitfähigkeit anliegen. Infolgedessen ändert sich hier die Erregbarkeit, was in den Protokollen eine Beeinflussung der Leitfähigkeit vortäuschen kann (z. B. in Protokoll Nr. 37 und 54). Tatsächlich bleibt, wie aus anderen Versuchen, in denen eine Temperaturbeeinflussung der ausserhalb der Kammer gelegenen Nerventeile ausgeschlossen war, hervorgeht, die Leitfähigkeit der beeinflussten Nervenstrecke bei den von uns innerhalb der Kammer angewandten Temperatur- und Gasunterschieden durchaus von konstanter Grösse, während die Erregbarkeit die besprochenen Schwankungen aufweist.

Die Erregbarkeit des markhaltigen Nerven von *Rana temporaria* ist in reinem Sauerstoff grösser als in atmosphärischer Luft. Dieser Unterschied beträgt bei ca. 6° C. durchschnittlich 9, bei 18° C. etwa 12 und bei 30° C. etwa 11 Einheiten Kronecker's. Ein deutlicher Einfluss der Temperatur besteht demnach nicht. Wohl aber scheint der Ernährungszustand der Versuchstiere eine Rolle zu spielen. Als nämlich zur Bestätigung der im Frühjahr gewonnenen Resultate im Spätherbst eine grössere Reihe von Kontrollversuchen gemacht wurde, ergab sich, dass die Nerven der Herbstfrösche mit absoluter Regelmässigkeit jenen Erregbarkeitszuwachs unter dem Einfluss reinen Sauerstoffs und meist sogar einen grösseren als die schlechter ernährten Frühjahrsfrösche zeigten.

Gleichzeitig mit diesen Untersuchungen wurden in Verworn's Laboratorium von Sanders¹⁾ Beobachtungen über den Einfluss der Temperatur auf das Sauerstoffbedürfnis des markhaltigen Nerven gemacht, die in gewisser Hinsicht eine Ergänzung unserer Resultate bedeuten. Sanders benutzte die beiden Nervmuskelpreparate ein und desselben Frosches, *Rana temporaria*, und brachte eine bestimmte Strecke des einen Nervus ischiadicus unter den Einfluss reinen Sauerstoffs, eine gleiche Strecke des anderen Nerven beobachtete er in atmosphärischer Luft. Erwärmte er nun gleichmässig beide Nervenstrecken, so verlor der in der Luft liegende Nerv seine Leitfähigkeit bereits bei einer etwas niedrigeren Temperatur als der in Sauerstoff befindliche. Setzte er andererseits von

---

1) Sanders, Die Wärmelähmung des Nerven, wird in kurzem in Zeitschr. f. allgem. Physiol. 1914 erscheinen.

vornherein beide Präparate der gleichen, erhöhten, konstant bleibenden Temperatur aus, so behielt ebenfalls der mit reinem Sauerstoff versorgte Nerv seine Leitfähigkeit länger als der andre, dem nur Luft zur Verfügung stand. Mit zunehmender Erwärmung geht natürlich ein gesteigerter Stoffumsatz und daher auch ein vermehrter Sauerstoffverbrauch des Nerven einher, und es wird schliesslich in der Höhe der Temperatur und in der Versuchsdauer ein bestimmter Punkt erreicht, wo der Sauerstoffgehalt der Luft nicht mehr, wohl aber reiner Sauerstoff genügt, alle Funktionen des Nerven aufrecht zu erhalten. Wir erkennen also auch aus diesen Versuchen, dass der Nerv imstande ist, sich einen höheren Sauerstoffpartiardruck, als dem der Luft entspricht, nutzbar zu machen.

Kehren wir zur Betrachtung unserer Versuche zurück. Sie haben ergeben, dass die Erregbarkeit des Nerven in reinem Sauerstoff grösser ist als in atmosphärischer Luft. Bei einem Nerven, der reinen Sauerstoff atmet, genügt ein geringerer Reiz, um dieselbe Erregung hervorzurufen wie bei einem in Luft befindlichen Nerven. Die Reizstärke, die bei diesem letzteren den Schwellenwert vorstellte, würde, umgekehrt betrachtet, für den mit reinem Sauerstoff versorgten Nerven nicht mehr an der Schwelle liegen, sondern überschwellig sein und einen grösseren Erfolg, eine stärkere Erregung hervorrufen.

Die Bedeutung dieses Resultates liegt nicht allein darin, dass es uns ein weiteres Beispiel für die ausserordentlich strenge Abhängigkeit der Erregbarkeit des Nerven von der Sauerstoffversorgung im allgemeinen bietet, sondern es veranschaulicht uns auch die Tatsache, dass der Nerv in Luft, d. h. bei dem dieser entsprechenden Sauerstoffpartiardruck, unter welchem wir im allgemeinen unsere Untersuchungen am Nerven auszuführen pflegen, noch nicht das Maximum seiner Leistungsfähigkeit erreichen kann.

Diese Erscheinung ist um so bemerkenswerter, als wir wissen, dass der Nerv aus der Luft erheblich mehr Sauerstoff in sich aufnimmt, als zur Erreichung seines gewöhnlichen Erregbarkeitsgrades für Luft nötig ist. Aus älteren Untersuchungen Fröhlich's¹⁾, ganz besonders deutlich aber aus neuen, noch nicht abgeschlossenen Versuchen von Gottschalk²⁾, in denen sich zeigte, dass eine zweite

---

1) Fröhlich, Das Sauerstoffbedürfnis des Nerven. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 3 S. 131. 1904.

2) Die Arbeit wird in Zeitschr. f. allgem. Physiol. 1914 erscheinen.

Erstickung des Nerven in Stickstoff sich um so länger hinzieht, je mehr Zeit zur Erholung in Luft von einer ersten Erstickung dem Nerven noch nach völliger Wiederherstellung der Anfangserregbarkeit zur Verfügung steht, ergibt sich, dass nicht aller aus Luft überhaupt in den Nerven aufnehmbare Sauerstoff zur Erhöhung der Erregbarkeit benutzt wird, sondern dass, nachdem diese einen für Luft bestimmten Höchstgrad erreicht hat, noch eine weitere Menge als Reservesauerstoff im Nerven aufgespeichert wird. Dieser Reservesauerstoff ist zwar imstande, eine Erstickung des Nerven zu verzögern, hat aber keinen Einfluss auf den Grad der Erregbarkeit.

Da nun die Menge des in den Nerven eintretenden Gases vom Partiardruck desselben in der Umgebung abhängt, so nimmt der Nerv in reinem Sauerstoff mehr davon in sich auf, als er in Luft vermag. Dadurch wird vielleicht einerseits die Menge des Reservesauerstoffs vergrößert werden. Jedoch wissen wir darüber Bestimmtes noch nicht und es kommt diese Frage, über die Untersuchungen bereits im Gange sind ¹⁾, hier nicht in Betracht. Andererseits aber steigt, wie diese Versuche beweisen, die Erregbarkeit des Nerven. Es wird demnach unter höherem Partiardruck jedenfalls mehr Sauerstoff für die Erhöhung der Erregbarkeit des Nerven verwendet.

Wie wir uns jedoch den feineren Mechanismus dieser erregbarkeitssteigernden Wirkung des Sauerstoffs in der lebendigen Substanz vorzustellen haben, darüber lassen sich vorläufig wohl mancherlei mehr oder weniger gut gestützte Vermutungen äussern, irgendeine einigermaassen gesicherte Entscheidung aber nicht treffen. Wir können nur sagen, dass durch den gegenüber Luft erhöhten Partiardruck des Sauerstoffs eine Mehraufnahme dieses Gases in den Nerven ermöglicht wird und dass dieses Plus an Sauerstoff eine grössere Zerfallsfähigkeit der lebendigen Substanz auf einen Reiz hin hervorruft. Da wir weiterhin annehmen müssen, dass bei einer Steigerung der Zerfallsfähigkeit auch der Zerfall der lebendigen Substanz in Zeit und Raumeinheit, den wir als Erregung bezeichnen, an Intensität zunimmt, so können wir ergänzend hinzufügen, dass auch die Grösse der Erregung durch eine Mehraufnahme von Sauerstoff noch über das in Luft erreichbare Maass hinaus günstig beeinflusst wird.

---

1) Anmerkung während der Korrektur: Die Frage ist neuerdings durch Gottschalk in negativem Sinne entschieden. Durch reinen Sauerstoff gegenüber Luft wird nur die Geschwindigkeit der Anhäufung des Reservesauerstoffs, die absolute Menge desselben aber nicht beeinflusst.

Zum Schluss sei noch daran erinnert, dass es nicht gelang, durch Variierung der Versuchstemperatur einen nennenswerten Einfluss auf die Grössenzunahme der Erregbarkeit, die bei Verdrängung der Luft durch reinen Sauerstoff am Nerven beobachtet wurde, nachzuweisen. Wie besonders deutlich aus Protokoll Nr. 37 und Fig. 1 hervorgeht, addieren resp. subtrahieren sich die Wirkungen von Temperatur- und Sauerstoffpartiardruckveränderung unabhängig von einander. Ist z. B. durch Temperaturerhöhung in Luft bereits ein höherer Grad von Erregbarkeit des Nerven erreicht, so steigt bei Zufuhr reinen Sauerstoffs die Erregbarkeit noch weiter an und diese Steigerung gewinnt denselben Umfang, als wenn sie bei einer niedrigeren Temperatur auf einem geringeren Niveau der Erregbarkeit sich aufgesetzt hätte.

Die beschriebenen Versuche haben einen weiteren Beitrag geliefert zur Frage nach dem Sauerstoffbedarf des Nerven. Als ihr Ergebnis ist dem bereits vorhandenen reichen Material die Tatsache — es sei erlaubt, hier kurz nochmals zusammenzufassen — hinzuzufügen, dass der ruhende markhaltige Nerv unter der Einwirkung reinen Sauerstoffs gegenüber der atmosphärischen Luft eine Erhöhung seines Erregbarkeitsgrades erfährt, und dass die Temperatur auf dieses Verhalten keinen nennenswerten Einfluss ausübt.