

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Göttingen.)

## Zur Geschichte und Kritik der neueren bioelektrischen Theorien,

nebst einigen

Bemerkungen über die Polemik in der Elektrophysiologie.

Von

Prof. **H. Boruttau.**

In den letzten Jahren scheint die Diskussion der Frage nach der Entstehung der bioelektrischen Erscheinungen (elektromotorische Kräfte resp. elektrische Ströme tierischer und pflanzlicher Gewebe) in ein neues Stadium getreten zu sein. Die Molekulartheorie Du Bois-Reymond's, nach dessen Tode (Ende 1895) wohl nur noch von Rosenthal<sup>1)</sup> und in modifizierter Form („elektrochemische Molekulartheorie“) von Bernstein<sup>2)</sup> aufrechterhalten, hatte um das Ende des vorigen Jahrhunderts fast allgemeiner Anerkennung der Hermann'schen Alterationstheorie Platz gemacht, besonders in der erweiterten Form, welche ihr Ewald Hering gegeben hat in dem Sinne, dass in jedem Gewebe jede Stelle mit gegen die Umgebung verstärkter dissimilatorischer Phase des Stoffwechsels (absteigende Allonomie) sich gegen jene „negativ“ — im Sinne des Zinks im galvanischen Element, mit Rücksicht auf den äusseren Schliessungsbogen, wofür endlich die Bezeichnung „elektropositiv“ allgemein angenommen werden sollte — verhält und umgekehrt jede Stelle mit verstärkter assimilatorischer Stoffwechselphase gegen die Umgebung „positiv“ — richtiger „elektronegativ“.

Bei dem so vielfachen Bestreben in der Biologie, die modernen molekularphysischen Anschauungen der „physikalischen

1) Allgem. Physiologie der Muskeln und Nerven, 2. Aufl., S. 238, 239. Leipzig. 1899.

2) Untersuchungen aus dem physiol. Institut Halle Heft 1 S. 27. 1888 und spätere Erscheinungen.

Chemie“, welche in so reichlichem Masse neue Erkenntnis und an der Hand neugefundener Sätze quantitative Berechnungsmöglichkeiten gefördert haben, auch auf die Vorgänge des lebenden Organismus anzuwenden, konnte es nicht ausbleiben, dass man dieselben auch zur Erklärung der bioelektrischen Erscheinungen heranzuziehen suchte. Da die lebendigen Gewebe nur aus Elektrizitätsleitern zweiter Klasse — Elektrolyten — zusammengesetzt zu sein scheinen, in welchen ein elektrischer Strom in der Wanderung der Ionen mit ihren entgegengesetzten elektrischen Ladungen (resp. Elektronen) besteht, so schien Entstehung elektromotorischer Kräfte resp. von Strömen in ihnen selbst einzig und allein nach dem Prinzip der Konzentrationsketten denkbar; und in der Tat: nachdem wohl zuerst Ostwald<sup>1)</sup> den Gedanken einer Zurückführung der bioelektrischen Erscheinungen auf dieses Prinzip, und zwar speziell auf die elektrischen Eigenschaften halbdurchlässiger Membranen, ausgesprochen hatte, erschienen teils rein theoretische, teils experimentell begründete Veröffentlichungen in diesem Sinne seitens Autoren der verschiedensten Nationalitäten, im allgemeinen in so geringem zeitlichem Abstände und in solcher Unabhängigkeit voneinander, dass ich bei der Reihenfolge folgender Aufzählung keinerlei Andeutung von Priorität beabsichtigen konnte.

Im Mai 1898 hat in noch unklaren Ausdrücken Cybulski<sup>2)</sup> die Annahme angedeutet, dass an der Faseroberfläche der Muskeln und Nerven ein osmotischer Austausch von As- und Dissimilationsprodukten stattfinde, durch welche diese Oberfläche zum Sitz nach aussen gerichteter elektromotorischer Kräfte werde, deren Ausgleich bei Verbindung der Faseroberfläche mit dem Querschnitt durch einen Schliessungsbogen zum „Ruhestrom“, deren Verminderung durch Verminderung der Assimilation (!) an tätigen Stellen zu den Erscheinungen des Aktionsstroms resp. der negativen Schwankung des Ruhestroms führe.

Schon 1896 hatte Tschagowetz<sup>3)</sup> eine vorläufige Mitteilung erscheinen lassen, nach welcher sich die Muskel- und Nervenströme als Konzentrationsströme deuten lassen, dadurch hervorgerufen,

1) Zeitschr. f. physik. Chemie Bd. 6 S. 71. 1890.

2) Anzeiger der Krakauer Akademie S. 231. Mai 1898.

3) Journ. d. russ. physik.-chem. Gesellsch. Bd. 28 S. 430 u. 657. 1896.

dass saure Stoffwechselprodukte, besonders Kohlensäure, an den verschiedenen Stellen des Präparats je nach seiner äusseren Gestalt (!) verschieden schnell an die Oberfläche diffundierten. Die neuestens (1903) in Buchform<sup>1)</sup> (russisch) erschienene ausführliche Mitteilung der recht primitiven Modellversuche und Schlüsse aus der analogen Grössenordnung der elektromotorischen Kräfte in diesen mit denjenigen der Ruheströme von Muskeln und Nerven macht leider keinen besonders beweisenden Eindruck.

Sie erinnert vielmehr an die ersten älteren Versuche — Ranke's Säure-Alkalikette u. a. —, die bioelektrischen Erscheinungen „chemisch“ zu erklären, und unterscheidet sich von ihnen nur eben durch die Einfügung moderner „physikalisch-chemischer“ Ausdrücke und den Versuch der quantitativen Analogie.

Auch die Cybulski'sche „Theorie“ reproduziert nur die älteren Versuche, den Ruhestrom aus einem elektromotorischen Gegensatze zwischen Hülle und Faserinhalt herzuleiten, zwischen welchen eine Diffusionsmembran eingeschaltet gedacht wurde: Buff (1854), Grünhagen<sup>2)</sup> in seinen Versuchen mit Tonröhren, nach welchen der Ruhestrom als Diaphragmastrom (Quincke) erschien, Kunkel<sup>3)</sup> und andere; nur dass bei Cybulski noch von „Osmose“ und „Assimilation“ die Rede ist, deren Verminderung auch den Aktionsstrom erklären soll!

Einen Schritt weiter gehen die Versuche, welche durch Einschaltung von Wasser resp. Lösungen verschiedener Konzentration zwischen Gewebe und Ableitungselektroden und Messung der nunmehr vorhandenen Potentialdifferenzen den Beweis für die Natur der bioelektrischen Ströme als solcher von Konzentrationsketten führen wollen; solche sind anscheinend unabhängig von einander unternommen worden von Macdonald<sup>4)</sup> und von Oker-Blom<sup>5)</sup>. Gegen die Beweiskraft ihrer anscheinend für die Konzentrations-

---

1) Betrachtung der elektr. Erscheinungen in tier. Geweben vom Standpunkt der neuen physik.-chem. Theorien. Petersburg 1903 (russisch).

2) Königsberger med. Jahrb. Bd. 4 S. 199. 1866. Dieses Archiv Bd. 8 S. 573. 1874.

3) Dieses Archiv Bd. 25 S. 342. 1883.

4) Proceedings roy. soc. t. 67 p. 310. 1900. Arbeiten des Thompson-Yate Laboratory in Liverpool Bd. 4 Teil 2. 1902.

5) Dieses Archiv Bd. 84 S. 191. 1901.

kettentheorie sprechenden Ergebnisse sind neuestens Einwände erhoben worden, auf welche ich weiter unten eingehen werde, ebenso wie bald von der verschiedenen Stellung der beiden Autoren zur Alterationstheorie die Rede sein wird.

Eine Entscheidung der Frage, ob die bioelektrischen Ströme überhaupt auf das Konzentrationskettenprinzip zurückgeführt werden können oder nicht, sucht neuestens Bernstein<sup>1)</sup> in der Untersuchung der Abhängigkeit ihrer elektromotorischen Kräfte von der Temperatur. Schon in der Beobachtung, dass am tätigen Nerven und elektrischen Organ von Torpedo keine merkliche Erwärmung nachweisbar ist, sieht er den Hinweis darauf, dass es sich wahrscheinlich nicht um eine chemische, „exotherm“ arbeitende Kette handle; und die Konstatierung, dass an beiden Organen die elektromotorischen Kräfte im allgemeinen proportional der Temperatur steigen und sinken (beim Nerven freilich nur unterhalb  $+ 18^{\circ}$ ), erscheint ihm völlig beweisend dafür, dass es sich hier um Konzentrationsketten handelt, für welche die Theorie die Proportionalität der EMK mit der Temperatur verlangt. Was nun das Zustandekommen der Konzentrationskette betrifft, so hat Oker-Blom die Konzentrationsdifferenz für den „Demarkationsstrom“ durch das Freiwerden von Elektrolyt an der Querschnittsfläche infolge gesteigerter Dissimilation erklärt, also ganz im Sinne der Alterationstheorie (ebenso wie auch Tschagowetz seine Kohlensäureproduktion), wogegen Macdonald diese bekämpft und für „Präexistenz“ der Konzentrationsdifferenz dies- und jenseits der Fasergranzschicht (Hülle, „Membran“) eintritt; in letzterem Sinne, doch ohne Macdonald zu erwähnen, entscheidet sich auch Bernstein:

„Die Entstehung der Konzentrationsströme liesse sich auf zweierlei Weise deuten:

a) nach der Alterationstheorie durch Bildung eines organischen Elektrolyten im Querschnitt, dessen Ionen in der Faser und Hülle verschiedene Beweglichkeiten und Überföhrungszahlen haben; b) nach der Membrantheorie mit Hilfe der in der Faser (Fibrille) präexistierenden Elektrolyte, welche der Hauptmenge nach aus unorgani-

---

1) Dieses Archiv Bd. 92 S. 521. 1902. Bernstein und Tschermak, Sitzungsber. d. Berl. Akad., 11. Februar 1904.

schen Salzen bestehen, unter der Annahme, dass die lebenden Plasmamembranen der Fasern oder Fibrillen für das eine der beiden Ionen schwer oder gar nicht durchgängig sind. Diese Theorie ist daher zugleich eine Präexistenztheorie. Man kann natürlich die Membrantheorie auch mit der Alterationstheorie verbinden, da ja überhaupt zwischen der Annahme verschiedener relativer Beweglichkeiten (Überführungszahlen) und Halbdurchlässigkeit der Membranen für die Ionen nur ein gradueller Unterschied besteht.“ Bernstein bevorzugt aber die „Membrantheorie“, indem er in Anlehnung an du Bois-Reymond eben an der „Präexistenz“ festhält, und indem jene nach seiner Meinung sich leicht aus seiner „elektrochemischen Molekulartheorie“ mit geringen Änderungen entwickeln lässt, welche selbst er aber nunmehr definitiv aufzugeben scheint. Zur Stütze der Präexistenztheorie sucht er in neuen Versuchen<sup>1)</sup> mit einem Fallhammer gegen Hermann<sup>2)</sup> und S. Garten<sup>3)</sup> zu zeigen, dass der Strom nach Anlegung des Querschnitts sofort vorhanden sei und keine „Entwicklungszeit“ besitze.

Es sei ferner daran erinnert, dass auf Grund der in seinem Laboratorium ausgeführten Versuche von Zeynek<sup>4)</sup>, nach deren Ergebnissen bei Nervenreizung durch Wechselströme die Reizschwelle innerhalb gewisser Grenzen mit dem Quadrat der Wechselzahl ansteige, Nernst<sup>5)</sup> schon 1899 den Erregungsvorgang bei elektrischer Reizung an eine Grenzfläche vom Charakter der halbdurchlässigen Membran verlegte, weil jene Proportionalität dem Diffusionsgesetz entspricht.

Aber in keiner der bisher erwähnten Arbeiten findet man eine ausdrückliche Erwähnung der Beziehungen der „Membran“, welche bei der Entstehung der bioelektrischen Erscheinungen einwirken soll, zu der Grenzfläche innerhalb der Nervenfasern, auf welche seinerzeit Matteucci und Hermann die Ausbreitung des Elektrotonus zurückgeführt hatten, und deren wahrscheinliche Bedeutung für die wellenförmige Fort-

---

1) Dieses Archiv Bd. 103 S. 67. 1904.

2) Dieses Archiv Bd. 15 S. 191. 1877.

3) Abhandl. der Sächs. Gesellsch. d. Wissensch., math.-phys. Klasse Bd. 26 Nr. 5. 1901.

4) Nachrichten der Göttinger Gesellsch. d. Wissensch. 1899 Heft 1.

5) Ebendasselbst.

pflanzung der Erregung bereits Hermann<sup>1)</sup> geahnt hatte. Seine zusammen mit Samways ausgeführten Versuche über wellenartige Vorgänge an sogenannten Kernleitern erfuhren von mir<sup>2)</sup> eine weitgehende Bestätigung; ja, es war die Übereinstimmung der von Meissner und mir an geeigneten Kernleitern beobachteten Erscheinungen mit denjenigen des Nerven eine so frappante, dass ich zunächst den Eindruck gewann, dass die leitende Funktion des Nerven unabhängig von seinem Stoffwechsel nur in seiner Kernleiterstruktur begründet sei, zumal da die damals allgemein anerkannte Unermüdbarkeit des Nerven, das Fehlen nachweisbarer Wärmebildung, vor allem die von uns beobachtete lange Persistenz der Erregungserscheinungen am Nerven zu einer Zeit, wo die Muskeln längst abgestorben waren<sup>3)</sup>, diese Ansicht aufs höchste bekräftigten. Natürlich wurde dagegen bald zum Teil sehr heftiger Widerspruch laut, so von Cybulski<sup>4)</sup>, welchem die Wiederholung der Kernleiterversuche wegen mangelhafter Technik misslang, und von Biedermann<sup>5)</sup>, als Vertreter der Hering'schen Anschauung, welche die Alterationstheorie in der eingangs erwähnten Fassung zur Erklärung sämtlicher bioelektrischer Erscheinungen für genügend hält, auch für den Elektrotonus die von Hermann festgehaltene Zurückführung auf eine polarisierbare Grenzschicht ablehnt und nur für gewisse, sonst als ordinäre Stromschleifen bezeichnete Erscheinungen den Ausdruck des „physikalischen Elektrotonus“ beibehält.

Dagegen wurden die Kernleiterversuche bestätigt durch Hoorweg<sup>6)</sup>, Radzikowski<sup>7)</sup>, welcher sie wiederum im Sinne Herzen's in extremer Weise dahin deutete, dass die elektrischen Aktionsphänomene nichts mit der physiologischen Funktion des Nerven

---

1) Dieses Archiv Bd. 35 S. 1. 1884.

2) Dieses Archiv Bd. 58 S. 1; Bd. 59 S. 47. 1894.

3) Die Stelle ist vielfach so aufgefasst worden, als ob ich die beobachteten Erscheinungen dem abgestorbenen Nerven zugeschrieben hätte, wovon von vornherein nicht die Rede war!

4) a. a. O. und Verhandlungen der Krakauer Akad. 1897.

5) Elektrophysiologie S. 656 ff. Jena 1895.

6) Dieses Archiv Bd. 71 S. 128. 1898.

7) Travaux de l'Institut Solvay t. 2 p. 1. 1899.

zu tun hätten, und neuerlich in interessanter Weise durch Hermann<sup>1)</sup> modifiziert, — gewisser sonderbarer, ohne jede Literaturkenntnis von H. R. Lehmann in Kopenhagen<sup>2)</sup> veröffentlichter, hier einschlagender Modellversuche gar nicht zu gedenken. Ferner erwiesen sich die von Biedermann gegen die polarisatorische Kernleitertheorie des Elektrotonus eingewendeten Verhältnisse am marklosen Nerven in Versuchen von mir<sup>3)</sup> und von Mendelssohn<sup>4)</sup> als nur graduell, aber nicht prinzipiell verschieden von denjenigen am markhaltigen Objekt<sup>5)</sup>, — Erfolge, welche ein selbst hartnäckiges Festhalten an der reinen Kernleiterfunktion des Nerven eine Zeitlang noch rechtfertigen konnten.

Indessen konnte, worauf ich damals durch die Herren Nernst und des Coudres aufmerksam gemacht wurde, an einer „Polarisation“ an der Grenzfläche zweier Elektrolyten zur Begründung dieser Kernleiterfunktion nicht festgehalten werden, und ich habe zuerst<sup>6)</sup> nach Ostwald's Andeutung diese der Grenzfläche zwischen Metall und Elektrolyt am Modell entsprechende Grenzfläche oder besser Grenzschrift der Nervenfasern oder besser -fibrillen als „semipermeable Membran“ angesprochen und gezeigt<sup>7)</sup>, dass sogar die von Hermann aufgestellte Formel<sup>8)</sup> für die Entstehung der Erregungswelle im Nerven ihre volle Gültigkeit behält, wenn die Polarisation durch die infolge des Reizstroms an der semipermeablen Membran entstehende Konzentrationsdifferenz der Ionen ersetzt wird; ausserdem kann solch eine Konzentrationsdifferenz, worauf auch die meisten neueren Autoren hinweisen, ja auch durch jeden anderen „Reiz“ gesetzt gedacht werden.

Indessen zeigte Hermann, welcher schon früher in seinem Handbuch<sup>9)</sup> betont hatte, dass ein einfaches Polarisationschema

1) Annalen der Physik 4. Folge (Drude) Bd. 12 S. 932. 1903.

2) Dieses Archiv Bd. 97 S. 148. 1903.

3) Dieses Archiv Bd. 66 S. 285. 1897.

4) Comptes rendus, 17. Juni 1901.

5) Die von Garten gewonnenen Ergebnisse am Olfactorius des Hechts gedenke ich auch am marklosen Cephalopodennerven nachzuprüfen um dann seine bezüglich des Elektrotonus gezogenen Schlüsse gelegentlich zu besprechen.

6) Dieses Archiv Bd. 76 S. 628 ff. 1899.

7) Dieses Archiv Bd. 76 S. 628 ff. 1899.

8) Dieses Archiv Bd. 75 S. 574. 1899.

9) Bd. 2 Abt. 1 S. 123.

nicht zur Erklärung sämtlicher elektrischer Eigenschaften des Nerven genüge, dass zur Gewinnung einer Wellengleichung die blosse Einführung des Polarisationsbegriffs in den Ansatz nicht genügt, vielmehr auch ein besonderer Erregungsbegriff dazu gehört; zum gleichen Ergebnis war schon vorher Waller<sup>1)</sup> gelangt auf Grund zahlreicher, interessanter Beobachtungen über die Veränderungen der bioelektrischen Erscheinungen am Nerven durch chemische, insbesondere narkotische Agentien, — Beobachtungen, welche ich seitdem vielfach bestätigt und weiter ausgedehnt habe; endlich fand auch Cremer<sup>2)</sup> auf rechnerischem Wege, dass am polarisierbaren Kernleiter nur sog. „Pseudowellen“ zustande kommen können; und da die phasischen Aktionsstämme des Nerven echten Wellen viel näher stehen, so tritt auch er, sogar mit dem nämlichen Ausdruck wie Waller, für die Annahme einer besonderen „physiologischen Polarisation“ am Nerven, neben der „rein physikalischen“ (welche ich ja nunmehr auch durch die Einführung des Konzentrationsunterschieds an einer halbdurchlässigen Membran ersetzt habe), ein: ihr Wesen beruht nach beiden Autoren in den eigenen physikalisch chemischen Veränderungen im lebenden Nerven, also kurz, in dessen **Stoffwechsel**.

Auch ich war ganz von selbst durch die Erfahrung, dass die Wellenerscheinungen in ihrer vollen Analogie zum Nerven — „Negativitätswelle“ bei Überwiegen des festen Anelektrotonus über den Katelektrotonus — nur an bestimmten labilen Kernleiterkombinationen zu erhalten sind, sowie durch meine zahlreichen Beobachtungen über die Narkose<sup>3)</sup> usw. schliesslich zu derjenigen Ansicht gelangt, welche in meinen letzten einschlägigen Arbeiten niedergelegt ist: dass nämlich der lebendige Nerv ein aus höchst komplizierten und labilen chemischen Ver-

1) Observations on isolated Nerve. Croonian Lecture in Philos. Transact. 1897.

2) Zeitschr. f. Biol. Bd. 37 S. 550.

3) Natürlich lassen sich auch Kernleitermodelle denken, welche durch chemische Agentien, wie Narkotika, dauernd oder temporär so verändert werden, dass sie die sonst an ihnen zu beobachtenden Erscheinungen nicht zeigen; ja, Bürker (dieses Archiv Bd. 91 S. 373. 1902) hat dies bezüglich des Elektrotonus in gewisser Form realisiert. Bezüglich der Kritik dieser Dinge ergibt sich aber alles Nötige aus dem Nachstehenden wie auch aus Bürker's Auseinandersetzung mit Biedermann (dieses Archiv Bd. 102 S. 249. 1904), auf welche ich verweise.



bindungen aufgebauter Kernleiter ist — denselben, aus denen alle lebendige Substanz besteht —, in welchem stetige Veränderungen — eben die Stoffwechselvorgänge — stattfinden, und ich gebe jetzt gern, wie Garten in seiner grossen Arbeit über die Erscheinungen am marklosen Nerven<sup>1)</sup> vorausgesagt hat, zu, dass dieselben bei der Erregungsleitung insofern beteiligt sind, als der zersetzlich gedachte Kernleiter „bei jeder Leitung der Erregung eine zwar sehr geringe, aber doch wirklich durch zahllose Reize allmählich merklich werdende Zersetzung in seiner ganzen Ausdehnung erleidet“.

Diese Vorstellung ist in der Tat nicht von der Hand zu weisen angesichts der zuerst von Garten in der gedachten Arbeit an der Hand des Aktionsstroms gezeigten raschen Ermüdung des marklosen Hechtolfactorius, angesichts ferner der von H. v. Baeyer<sup>2)</sup> im hiesigen Institut nachgewiesenen Erstickung und desgleichen von Fr. W. Fröhlich<sup>3)</sup> nachgewiesenen Ermüdung des markhaltigen Nerven, — lauter Versuche, welche ständig vor meinen Augen vor sich gegangen sind, Erscheinungen, deren Einzelheiten ich selbst zum Teil zusammen mit Fröhlich an den elektrischen Erscheinungen des Nerven studiert und zur vollen Analogie mit dem Verhalten des Muskels entwickelt habe, wie aus der nächsten Veröffentlichung hervorgeht.

Durchaus zurückweisen muss ich aber den weiteren Satz Garten's, dass nämlich, „wenn auf Grund der Ermüdung des Nerven die Unzersetzlichkeit des Nervkernleiters fallen gelassen werden müsse, damit das Interesse schwinde<sup>4)</sup>, welches man an die Kernleitertheorie geknüpft hat“.

Diese auch in dem neuen elektrophysiologischen Bericht in den „Ergebnissen der Physiologie“<sup>5)</sup> wie schon früher in seinem Buche von Biedermann geäusserte Vorstellung, ist sicher diejenige des Meisters Ewald Hering, dass nämlich die Alterationstheorie auch zur Erklärung der ausgebreiteten und sich fortpflanzenden elektrischen Erscheinungen genüge, oder, besser gesagt, dass die

1) In Buchform erschienen bei Gustav Fischer, Jena 1903.

2) Zeitschr. f. allgem. Physiologie Bd. 2 S. 169. 1903.

3) Zeitschr. f. allgem. Physiologie Bd. 3 S. 468. 1904.

4) a. a. O. S. 82.

5) 2. Jahrg. 2. Hälfte. 1903.

allgemeine Annahme des Stoffwechsels mit seinen beiden, sich gegenseitig selbst steuernden Phasen der Dissimilation und Assimilation auch das Geheimnis der Erregungsleitung in sich schliesse, — dass, wie sich gelegentlich Herr Kollege Garten mündlich mir gegenüber in etwas drastischerer Form äusserte, mit der „Erklärung der Leitungsvorgänge überhaupt das Leben erklärt sein würde“.

Ich wage hier ohne Scheu, einzuwenden, dass mit derartigem Verzicht auf die „Erklärung“ einer Teilerscheinung und Stehenbleiben bei allgemeinen Annahmen jene in meiner kurzen Geschichte der Physiologie<sup>1)</sup> gekennzeichnete „Resignation“ gegeben ist, welche schon wiederholt in der Wissenschaft die fruchtbare Arbeit durch Perioden der „naturphilosophischen“ Spekulation unterbrochen hat, natürlich nicht zum Vorteil unserer Erkenntnis. Ich sehe vielmehr gerade in der Verbindung der Vorstellung, die ich gar nicht mehr als Kernleitertheorie, sondern viel allgemeiner als das Prinzip der Grenzsichten bezeichnen möchte, mit der Alterationstheorie, d. h. der elektrischen Differenz je nach dem Überwiegen einer der beiden Phasen des Stoffwechsels (*D* oder *A*) einen der fruchtbarsten Gedanken der allgemeinen Physiologie, indem hierdurch die Leitung der Erregung nicht nur in der Muskel- und Nervenfasern, sondern in jedem lebenden Gewebelement oder auch einzelligem Lebewesen erklärt werden kann, denen allen mindestens an der äusseren Oberfläche die „Grenzschicht“ gemeinsam ist, welche die Rolle der semipermeablen Membran übernimmt, an welcher durch den Reiz die lokale „Störung“, Stoffwechsel- und damit Konzentrationsänderung entsteht und „längs“ ihr (bei länglichen, fibrillär differenzierten Gebilden wird die Bevorzugung einer bestimmten, „axialen“ Richtung besonders deutlich sein) sich fortpflanzt, durch die elektrischen Anzeigeapparate als „Aktionsstrom“ oder „Negativitätswelle“ erkennbar, am kontraktile Gebilde von dem tiefer in den Stoffwechsel eingreifenden, ebenfalls wellenartig fortschreitenden Kontraktionsvorgang gefolgt. Diese für den Leitungsvorgang so wichtige „Grenzschicht“ ist meiner Ansicht nach identisch mit dem

---

1) Im zweiten Bande von Neuburger-Pagel's Handbuch der Geschichte der Medizin. Jena 1903.

„Ektoplasma“, der besonders differenzierten äusseren Plasmanschicht, deren Bedeutung für die Bewegungserscheinungen der Zelle auf Grund der Gesetze der Oberflächenspannung Rumbler in seinen vortrefflichen zellmechanischen Untersuchungen<sup>1)</sup> beleuchtet hat.

Die Wichtigkeit dieser gewissermassen versöhnenden Verbindung der Alterations- und Grenzschnitt- oder Membrantheorie glaube ich noch darum hier ganz besonders betonen zu müssen, weil die gegensätzliche Meinung gegenüber der Alterationstheorie neuestens noch von einer anderen Seite gar zu einseitig vertreten wird und ich so gewissermassen in die unverdiente und unerquickliche Position zwischen zwei Feuern mich versetzt fühle: Brünings in Zürich<sup>2)</sup> bemängelt sowohl die Alterationstheorie als auch die einfache Zurückführung der bioelektrischen Ströme auf die Konzentrationskette, letztere deshalb, weil solche reine Flüssigkeitsketten sich nicht hintereinander (zur Säule) schalten lassen, wie das für die Ströme der tierischen Gewebe bekanntlich der Fall und in der Natur auch in den elektrischen Organen der Zitterfische in weitgehendem Masse verwendet ist, — vielmehr könne hier ein „Strom“ nur durch Ausgleich der Potentialdifferenz in einem metallischen Leiter, niemals aber in einem dritten flüssigen Leiter erhalten werden, dessen blosse Gegenwart alle Spannungen annulliere, während bei den bioelektrischen Erscheinungen schon der alte Galvani'sche Versuch der Zuckung ohne Metalle hiervon abweiche:

„Das Charakteristische und Problematische der zellelektrischen Erscheinungen liegt nicht darin, wie in einem System aus gelösten organischen und unorganischen Verbindungen Potentialunterschiede zustande kommen können, sondern darin, wie solche Potentialunterschiede sich ohne einen Leiter erster Klasse als elektrischer Strom abgleichen können.“ Brünings glaubt die Lösung der Frage nun darin zu finden, dass die „Zellmembranen“ in dem Sinne semipermeabel seien, dass sie „keine Moleküle“, sondern nur die eine Art Ionen

---

1) Zahlreiche Abhandlungen im Archiv für Entwicklungsmechanik 1896 ff.

2) Dieses Archiv Bd. 100 S. 367. 1903.

durchtreten lassen<sup>1)</sup>), indem sie für diese ein spezifisches Lösungsvermögen, eine spezifische Durchlässigkeit besitzen; nur so werde der enorme Gegenstrom bei der galvanischen Durchströmung der lebendigen Gebilde erklärlich, welcher, wie seinerzeit Hermann betonte, die Kraft desjenigen zwischen Metallen und Flüssigkeit erreicht; hierin bestehe die „physiologische Polarisation“ jeder Zelle, welche bei jeder Art Reizung — „mechanischer, chemischer, elektrischer — „depolarisiert“ wird, wobei nach des Verfassers Ansicht „keine chemische, nur osmotische Spannkraft verbraucht wird“. Er beruft sich hierfür auf die bekannten Argumente, welche auch ich früher für die reine Kernleitertheorie der Nervenleitung ins Feld geführt habe: die Unermüdbarkeit des Nerven, die nicht nachweisbare Wärmeproduktion bei seiner Tätigkeit usw. Er hält mir ferner vor, dass zwar in meinen Kernleiterarbeiten auch schon mehrfach von „semipermeablen Kernleitern“ die Rede sei, indessen handle es sich bei den von mir benutzten Modellen weder um Semipermeabilität noch um spezifisches Ionenlösungsvermögen. „Zwei durch Pergamentschlauch oder Darm voneinander ‚getrennte‘ Elektrolytlösungen sind nicht ‚gewissermassen eine Realisierung der semipermeablen Membran‘, und eine derartige Vorrichtung hat keine Veranlassung, mechanisch, chemisch, elektrisch ‚erregbar‘ oder ‚erregungsleitend‘ zu sein.“

Hierzu habe ich nun zu bemerken, dass es Brünings, als er dies schrieb, nach seinem eigenen Eingeständnis keineswegs gelungen war, Kernleitermodelle mit einer seinem Postulat entsprechenden ionenlösenden resp. -trennenden Membran herzustellen, ferner dass mir seinerzeit bei der Hoffnung, Kernleiter aus zwei Elektrolyten herzustellen, welche infolge einer „Zersetzlichkeit“ ihres Materials deutlichere elektrische Wellenerscheinungen zeigen sollten, recht wohl besondere Eigenschaften der Membran vorgeschwebt haben, nachdem langjährige Versuche im hiesigen Institut Prof. Meissner und mich zu der Überzeugung geführt hatten, dass bei den meisten, insbesondere aber den „Membranen“ lebender Gebilde nicht nur an ein mechanisches Verhältnis zwischen Molekülen und Poren, sondern an ganz bestimmte physikalisch-

---

1) Dies ist ja aber eben die zuerst von Ostwald eingeführte Erklärung der elektromotorischen Wirkung semipermeabler Membranen!

chemische Beziehungen zwischen den Bestandteilen der Lösung und denjenigen der Membran selbst gedacht werden muss, wie sie übrigens schon von Matteucci, neuerdings von Waymouth Reid und Bottazzi angenommen wurden (wenigstens im Sinne der Imbibition usw.). Doch selbst die Zurückhaltung der einen Ionenart ist schon durch Strong<sup>1)</sup> in dessen modifizierter Kernleitertheorie postuliert worden, wenngleich seine Angaben, dass von vornherein die eine Ionenart eine grössere Reibung in ihrer Bewegungsrichtung erfahren sollte als die andere in der ihrigen, dem jetzigen Stande der Elektrochemie ebenso wenig zu entsprechen scheint wie die meinige, dass den Ionen eine Trägheit zukäme, welche an der Hand meines Schemas zur Wellengleichung geführt hätte. Mit diesen letzten Sätzen wünsche ich übrigens keinerlei Prioritätsstreitigkeit heraufzubeschwören, zumal bei meiner unten noch anzudeutenden Ansicht über den Wert einer solchen.

Brünings hat nun inzwischen<sup>2)</sup> bei Einschaltung gewisser Stoffe zwischen stark verdünnte Salzlösungen und reines Wasser auffällig hohe Spannungen auftreten sehen, — so zwischen 0,001 n Chlorkaliumlösung und Wasser bei Einschaltung von Pfeifenton eine Spannung von über 0,100 Volt, von Ebenholz gar bis 0,180, und zwar auch, nachdem die Materialien tagelang in der Lösung gelegen hatten, so dass kapillarelektische Erscheinungen nach des Verfassers Ansicht ausgeschlossen seien. Er misst diesem „galvanischen Element ohne erstklassigen Leiter“ in der bisher allein erschienenen vorläufigen Mitteilung eine hohe physiologische Bedeutung bei. Ich wünsche, dass seine Hoffnungen auf tieferes Eindringen in das Wesen der bioelektrischen Erscheinungen auf diesem Wege sich wenigstens teilweise realisieren mögen, bin aber der Überzeugung, dass die neuen Erfahrungen über die Ermüdbarkeit, die Narkose und Degeneration des Nerven, welche gebieterisch die Beteiligung von Stoffwechselvorgängen bei der Erregung auch dieser differenzierten Zellen formulieren — also Verlust chemischer und nicht nur osmotischer Energie —, auch Brünings zwingen werden, die reine Membrantheorie aufzugeben, welche ohne Zuhilfenahme der Alterationshypothese eben-

1) Journ. of Physiol. vol. 25 p. 527. 1900.

2) Zentralbl. f. Physiol. Bd. 17 H. 21 S. 621. 1904.

sowenig auskommen kann wie umgekehrt diese ohne Zuhilfenahme einer Grenzschrift- oder sonstigen Strukturtheorie, da sie allein niemals die Erregungsleitung verständlich machen kann; alle Leitungsvorgänge, auch Explosionswellen, sind an Dimensions- resp. Strukturverhältnisse gebunden.

Zur wirklichen wissenschaftlichen Erforschung jeder beliebigen anorganischen oder organischen Naturerscheinung ist eben Berücksichtigung aller einschlägigen Faktoren im gleichen Masse die Grundbedingung; jede einseitige Anschauung hemmt die Erkenntnis, und um so mehr, je zäher und hartnäckiger an ihr festgehalten und ruhige Auseinandersetzung mit den Vertretern der Gegenansicht unmöglich gemacht wird; leider ist dies auf wenigen Gebieten bisher in solchem Masse der Fall gewesen wie dem der bioelektrischen Erscheinungen.

Und wenn Biedermann neuestens<sup>1)</sup> schreibt: „Es ist fast beschämend, gestehen zu müssen, dass wir nach jahrzehntelanger Arbeit so vieler ausgezeichneten Forscher heute noch der Erkenntnis vom eigentlichen Wesen der Nervenregung (des Nervenprinzips) so fern stehen wie nur je<sup>2)</sup>“, und dass selbst bezüglich der elementarsten Grundfragen, die hier aufgeworfen werden, noch Streit besteht,“ wenn er es für nur „zu erklärlich“ hält, dass nach einem Ausspruche von Loeb neuerdings Stimmen laut geworden sind, welche den wissenschaftlichen Wert der Elektrophysiologie einschränken, nachdem dieselbe mehr als ein halbes Jahrhundert im Vordergrund der physiologischen Forschung gestanden habe, — so möchte ich nicht sowohl mit ihm den Grund darin sehen, dass man „die vorliegenden Probleme meist zu einseitig vom Standpunkt der Muskel- und Nervenphysik behandelte, ohne genügende Rücksicht darauf, dass es sich doch um lebendige Gebilde handelt“, sondern weit mehr in der unerquicklichen Polemik, welche leider von Anfang an mit der Behandlung der Fragen dieses Gebietes verbunden worden ist. Ich weiss wohl, dass der Hinweis hierauf gerade von meiner Seite, als eines jüngeren Arbeiters, unbescheiden erscheinen könnte; ich bin mir dessen bewusst, selbst gegen die

---

1) Asher und Spiro's Ergebnisse der Physiologie Bd. 2, 2. Hälfte, S. 132. 1903.

2) Dieses glaube ich entschieden bestreiten zu dürfen!!

Forderung einer jeden persönlichen Stachels baren, rein sachlichen Auseinandersetzung gesündigt zu haben; dennoch halte ich mich zur Erwähnung dieses wunden Punktes für berechtigt, nachdem ich der Elektrophysiologie ein Jahrzehnt der Arbeit, ja, vielleicht bei dem heutigen Zuge, welcher mehr äusseren und unmittelbaren Erfolg verheissende Gebiete bevorzugt, eine Existenz geopfert habe. Die Geschichte unseres Wissenszweiges lehrt bekanntlich, dass scharfe Polemik gleich im allerersten Anfange seiner Entwicklung einsetzte: Galvani und, besonders später, Aldini gegen Volta; und die allzu harten Worte, mit denen du Bois-Reymond gegen Matteucci, gegen Valentin, später gegen Meissner und Hermann vorgegangen ist, sind das Erbstück für viele seiner Schüler und Jünger der Elektrophysiologie geblieben, derart, dass selbst in den im grossen ganzen sachlich geführten Diskussionen der letzten Jahre die Parteien sich doch oft erhitzten und unter der Verbitterung und einseitigen Verteidigung nur ihrer Ansicht seitens jedes einzelnen die Aufklärung der Grundfragen sehr gelitten hat. Gewiss ist Ähnliches auf vielen anderen Gebieten speziell der biologischen Wissenschaften der Fall, indessen dürfte das ganz besondere Überwiegen der Polemik in der Lehre von den bioelektrischen Phänomenen und den Gesetzen der elektrischen Reizung doch entschieden tiefere, in der Eigenheit des Stoffes wie auch der menschlichen Natur liegende Gründe haben.

Hierher gehört sicher einmal die grosse Subtilität der Technik, welche die Beherrschung der schwierigsten Verhältnisse der Experimentalphysik nebst geeigneter Behandlung der zartesten Objekte aus lebenden Organismen erfordert, und die damit verbundene grosse Tücke der Fehlerquellen, welche nur zu oft falsche Ergebnisse vortäuscht<sup>1)</sup>; doch ist auch die Beurteilung der sicher festgestellten Tatsachen und das Verständnis ihres inneren Zusammenhanges auf unserem Gebiete ein so besonders schwieriges, dass selbst hervorragenden Forschern von jeher die allerelementarsten Missverständnisse untergelaufen sind<sup>2)</sup>, — die natürlich denjenigen,

---

1) Ich brauche nur an die unipolaren Abgleichungen zu erinnern, deren Bedeutung und Vermeidung seinerzeit Ewald Hering in klassischer Weise besprochen hat, ohne dass deshalb diese Fehlerquelle seitdem vermieden worden wäre und nicht mehr zu den schwersten Irrtümern Veranlassung gegeben hätte.

2) So schliesst z. B. noch allerneuestens Tschiriew (Journ. de Physiol. et de Pathol. t. 4 p. 828. 1902) aus der treppenförmigen Kurve des Kapillarelektro-

welcher öfters unter Vermeidung der Fehlerquelle das richtige Ergebnis erhalten oder unter Vermeidung des Fehlschlusses die richtige Einsicht gewonnen hat, nur zu leicht zu gar zu scharfer, harter, oft die sachliche Form überschreitender Kritik und Erwiderung anreizen!

Anderseits hat auch wieder auf unserem einer vorwiegend physikalischen Methodik sich bedienenden Gebiete die Technik mit der Zeit eine solche Vervollkommnung erfahren — ich erinnere nur an die Registrierung der Bewegungen des Kapillarelektrometers durch die Oxforder Forscher und durch S. Garten in Leipzig —, die Versuchsergebnisse präsentieren sich dem Geübten mit einer solchen Schärfe und Exaktheit, dass füglich innerhalb der kleinen Schar wirklicher Spezialisten auf unserem Gebiete rücksichtlich der Tatsachen bereits fast völlige Übereinstimmung herrscht und der Streit sich in der Hauptsache nur noch um Deutungen und Theorien dreht! Und hier mag es die durchaus menschliche Neigung sein, gegen alle Macht der Gegenbeweise die einmal liebgewordenen Ansichten nicht aufzugeben, welche den Streitenden gar zu sehr die Feder spitzt, besonders aber in dem Falle, wo die betreffende Vorstellung von einem geliebten und verehrten Meister überkommen ist, — „iurare in verba magistri“.

Endlich ist auch die hier wie überall in den biologischen Wissenschaften zu beklagende weite Zerstreuung und schwierige Auffindbarkeit der Veröffentlichungen mit schuld daran, dass immer aufs neue Prioritätsstreitigkeiten die elektrophysiologische Literatur erfüllen.

Und angesichts der Tatsache, dass solche zurzeit selbst zwischen von uns Jüngern hochverehrten Lehrmeistern und Pionieren unseres Gebietes mit besonderer Heftigkeit fortdauern, möchte einen das Gefühl überkommen, dass an eine Besserung des in Rede stehenden Übelstandes vorderhand nicht zu denken ist. Mit der hieraus erwachsenden Resignation gedenke ich, nachdem ich oben in der Verbindung der Alterations- und Membrantheorie die Möglichkeit einer Versöhnung der theoretischen Streitigkeiten gezeigt habe, von deren

---

meters auf das Nichtexistieren rhythmischer („phasischer“) Aktionsströme; G. Fano führt als Beweis für Gaskell's Theorie der Vaguswirkung aufs Herz die Verstärkung der zweiten Phase des Aktionsstromes im unversehrten Vorhof während der Vagusreizung an (Archivio di fisiologia vol. 1 fasc. 3 p. 249. 1904), weil er die erste Phase für dissimilatorisch, die zweite für assimilatorisch hält! (Auch schon Schönlein passiert!)



den Tatsachen entsprechender Richtigkeit ich zudem fest überzeugt bin, bis auf weiteres die Mitarbeit an der Ergründung des Wesens der bioelektrischen Erscheinungen und der Erregungsleitung in lebendigen Geweben aufzugeben.

Indessen betone ich gleichzeitig, dass auch ohne jede Rücksicht auf theoretische Fragen unseres engeren Gebietes, ganz im Gegensatz zu der gewiss in weiteren Kreisen des ärztlichen Publikums und selbst der Physiologen, besonders im Auslande, heutzutage verbreiteten Ansicht, die Technik der Untersuchung der tierisch-elektrischen Erscheinungen ihren vollen Wert behält und auf gleicher Stufe steht mit jeder anderen Methode in der Physiologie: so gut wie Lampe und Reagensglas, Mikroskop, Messer und das Heer der graphischen Apparate sind das Galvanometer und das Kapillarelektrometer berufen, Aufschluss zu geben über Fragen der speziellen und allgemeinen Physiologie, ganz besonders aber an denjenigen Gebilden, an welchen bis jetzt physiologische Veränderungen mit keinem anderen Mittel direkt nachzuweisen sind, nämlich den Nerven<sup>1)</sup>; und hier wird die bioelektrische Methode nicht nur für die Kenntnis der physiologischen, sondern ganz besonders auch der pathologischen Verhältnisse von grosser Bedeutung sein, wie ich in der Folge zu zeigen Gelegenheit haben werde.

---

1) Dass die „Aktionsströme“ der Nerven von deren wirklicher Tätigkeit untrennbar sind, steht nach allem, was ich finde, wohl jetzt für alle Forscher, ausser Herzen, fest; zwar hat noch neuerdings Gotch (Journ. of Physiol. vol. 28 p. 32. 1902) aus dem Verhalten bei Reizung in verschiedenem Abstand von einem Querschnitt Schlüsse auf die Unabhängigkeit beider Dinge gezogen, doch ist der hier zugrunde liegende Irrtum bereits durch eine kurze Fussnote Garten's (a. a. O. S. 29 Anm. 3) erledigt, so dass ich näheres Eingehen hierauf auf gelegeneren Zeit versparen darf.

Ein scherzhaftes Missverständnis ist übrigens P. Schultz in Berlin widerfahren, indem er in ernsthaften Worten (Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abt., 1903 Suppl.-Bd. S. 1) gegen den von mir, Waller und Herzen gebrauchten Ausdruck „Aktionsströme ohne Aktion“ zu Felde zieht, ohne zu merken, dass derselbe in sich eine ironisierende Bezeichnung, ein „ὀξύμωρον“ darstellt!