

Messungen über Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizung in den Nerven.

Von

H. HELMHOLTZ.

Zweite Reihe.

(Hiezu Taf. VII.)

Ich habe in der ersten Reihe*) meiner Untersuchungen über die Zeitverhältnisse der Muskel- und Nerventhätigkeit durch die electromagnetische Zeitmessungsmethode nachgewiesen, dass die mechanischen Wirkungen der Muskeln in Folge einer Nervenreizung später eintreten, wenn die Reizung ein längeres Stück des Nerven zu durchlaufen hat, ehe sie zum Muskel hingelangt. Die genannte Methode bietet allerdings die besten Garantien dar, wo es sich um sichere Ausführung genauer Messungen handelt, hat aber den grossen Nachtheil, das angeführte Resultat nur durch ausgedehnte und mühsame Reihen von Versuchen heraustreten zu lassen, welche wegen ihrer langen Dauer auch eine besonders günstige Beschaffenheit des Froschpräparats verlangen. Die andere graphische Zeitmessungsmethode, deren Anwendung in jener Abhandlung ebenfalls schon erwähnt ist, und deren Wesen darin besteht, dass der Muskel während der Zuckung die Grössen seiner Verkürzung auf einer bewegten Fläche aufzeichnet, liess dagegen eine viel einfachere und leichter auszuführende Nachweisung der Fortpflanzungszeit in den Nerven hoffen, und da mir dies wichtig genug erschien, unternahm ich es die Sache in dieser

*) Archiv 1850. S. 276.

Weise durchzuführen, und hatte einen vollkommen günstigen Erfolg.

Die Art, wie die Versuche anzustellen sind, habe ich schon in der vorigen Abhandlung, a. a. O. S. 358, kurz angedeutet. Ein Stift, der durch den zuckenden Muskel gehoben wird, zeichnet auf einer mit gleichförmiger Geschwindigkeit bewegten Fläche eine Curve, deren verticale Coordinaten den Verkürzungen des Muskels, deren horizontale der Zeit proportional sind. Als Anfangspunkt dieser Curve wollen wir denjenigen ihrer Punkte festsetzen, welcher dem Augenblicke der Reizung des Muskels oder seines Nerven entspricht. Lassen wir nun zwei Curven nacheinander zeichnen, und sorgen wir dafür, dass zur Zeit der Reizung der Zeichenstift immer genau dieselbe Stelle auf der Fläche einnimmt, so werden beide Curven denselben Anfangspunkt haben, und es wird sich aus der Congruenz oder Nichtcongruenz ihrer einzelnen Theile beobachten lassen, ob die verschiedenen Stadien der mechanischen Wirkung des Muskels in beiden Fällen gleich oder ungleich spät nach der Reizung eingetreten sind.

Den Apparat, welchen ich zu diesen Versuchen gebraucht habe, theile ich für die Beschreibung in drei Theile, deren jeder ziemlich unabhängig vom andern ist. Diese sind:

1. Die Verbindungsstücke des zeichnenden Stiftes mit dem Muskel.
2. Das Uhrwerk, welches den Zeichencylinder in gleichmässige Umdrehung versetzt.
3. Die Vorrichtung zur rechtzeitigen Auslösung des electrischen Schlages, welcher den Nerven durchfährt.

Ein Durchschnitt des Apparats ist in Fig. 1 dargestellt, die Figuren 2 u. 3 stellen einzelne Theile desselben dar.

Ich habe zu diesen Versuchen wiederum den Wadenmuskel des Frosches mit dem dazu gehörigen Hüftnerven gebraucht. Der Muskel wurde in demselben von Glaswänden eingeschlossenen und mit Feuchtigkeit gesättigtem Raume aufgehängt, wie bei den früheren Versuchen *). Sein Nerv wurde ebenfalls

*) S. Archiv 1850. S. 286 und Abbildung Taf. VIII. Fig. 1 u. 2.

wieder über die vier dort befindlichen Drähte gelegt, durch welche es möglich war, bald der einen, bald der andern Nervenstelle von aussen her einen electricischen Schlag zuzusenden. In unserer Fig. 1 sind von den Theilen des früheren Apparats abgebildet: das Brett *BB*, die Säule *CD*, welche mit einer andern ihr gleichen die Glasglocke trägt, in welcher der Muskel aufgehängt ist, der Haken *e* und der viereckige Rahmen *f*, Alles entsprechend den gleichnamigen Theilen der Taf. VIII. Fig. 1 d. Jahrg. 1850.

Der Zweck des Apparats fordert, dass die zeichnende Spitze nur verticale Bewegungen machen könne, in horizontaler Richtung aber unverrückbar sei. Das hätte ich dadurch erreichen können, dass ich sie an einem Schlitten befestigte. Wenn ein solcher aber sicher gehen soll, bietet er stets eine ziemlich beträchtliche Reibung dar, und es schien mir rathsam, diese so viel wie möglich zu beseitigen, weil ihre Grösse zu veränderlich ist, und störende Unregelmässigkeiten in der Bewegung der Spitze hätte hervorbringen können. Ich habe deshalb vorgezogen, die letztere an einem zusammengesetzten Hebel zu befestigen. Zwei Säulen *EF*, von denen nur eine in der Zeichnung sichtbar ist, tragen den bei *F* um eine horizontale Axe beweglichen Hebel *FG*. Bei *G* ist an diesem, wiederum um eine horizontale Axe drehbar, der Hebel *GH* befestigt, welcher mittelst der Klemmschraube *d* die zeichnende Spitze trägt. Da beide Hebel um horizontale Axen drehbar sind, können sich ihre Theile und so auch die zeichnende Spitze *h* nur in Verticalebenen auf und nieder bewegen. Um alle seitliche Schwankungen der Drehungsaxen möglichst zu verhindern, geschieht die Drehung in Spitzen, und diesen ist eine ziemlich grosse Entfernung von einander gegeben. Der grössere Hebel *FG* ist in Fig. 2 von oben gesehen dargestellt. *FF* sind die Köpfe der ihn tragenden Säulen; sie sind von Stahlschrauben, welche in Spitzen auslaufen und durch Gegenmuttern festgestellt werden können, durchbohrt. Die Spitzen greifen in kegelförmige Vertiefungen des Hebels ein. Auf dieselbe Weise ist bei *GG* die Axe des kleineren Hebels in dem grösseren befestigt. Durch die Mitte des Hebels *GF* bei *a* geht eine Stahlschraube, deren untere Spitze in einer kegelförmigen Vertiefung des

Rahmens f ruht. Letzterer wird durch zwei in einander greifende Häkchen, deren oberstes in die Achillessehne eingehakt ist, vom Muskel getragen. Wenn sich dieser zusammenzieht, hebt er also den Hebel GF , und mit ihm die zeichnende Spitze. Der Druck, mit dem sich diese gegen den kreisenden Cylinder legt, kann durch das Gewichtchen c regulirt werden, welches an dem horizontalen Querarme bb verschiebbar ist. Je näher es dem Hebel GH steht, desto weniger, je weiter, desto stärker drückt es die Spitze an.

Diese Befestigungsweise der zeichnenden Spitze entspricht sehr vollständig den Erfordernissen des Versuchs. Da die Berührungsfläche der reibenden Theile sehr klein ist, und sie sich nur wenig gegen einander verschieben, so ist die Reibung an den Befestigungsstellen sehr gering, und kann selbst kleiner, als die der zeichnenden Spitze werden. Allerdings ist bei dieser Befestigungsweise die verticale Erhebung des Zeichenstifts nicht ganz genau proportional den Verkürzungen des Muskels, aber das kommt bei unseren jetzigen Versuchen nicht in Betracht. Dagegen haben wir den Vortheil, dass in der Zeichnung die verticalen Höhen auf das Doppelte vergrössert erscheinen.

Den zweiten Theil des Apparats bildet das Uhrwerk, welches den Zeichencylinder in eine Umdrehung mit gleichförmiger Geschwindigkeit versetzen soll. Diese Aufgabe streng zu lösen, ist der praktischen Mechanik bisher noch nicht gelungen. So vollkommen man die Uhrwerke mit springendem Gange herzustellen weiss, so wenig ist das bei denen der Fall, welche sich ununterbrochen gleichförmig drehen sollen. Das Kegelpendel, welches man gewöhnlich als Regulator des Ganges gebraucht, lässt sich allerdings so herstellen, dass die Dauer seiner ganzen Umlaufszeit mit der grössten Regelmässigkeit ihren constanten Werth behält. Man braucht es nur so schwer zu machen, dass es bei der Drehung durch das Uhrwerk nur sehr kleine Kreise um die Verticallinie beschreibt. Aber leider lässt sich die Gleichförmigkeit der Bewegung innerhalb eines jeden einzelnen Umlaufes durch kein Mittel gewährleisten. Das Pendel kann nämlich je nach der Grösse und Richtung des

ersten Anstosses bald Kreise, bald Ellipsen um die Verticale beschreiben, und wenn dies letztere der Fall ist, so dreht es sich, und mit ihm das ganze Uhrwerk, schneller in den Punkten der Bahn, wo es der Verticale näher, als in denen, wo es ihr ferner ist. Da sich die Drehungsgeschwindigkeiten an verschiedenen Punkten der Bahn umgekehrt verhalten, wie die Quadrate der Abstände von der Verticale, so können jene schon bei geringen Graden der Ellipticität sehr verschieden sein. Verhalten sich z. B. die Axen der Ellipse zu einander wie 7 zu 5, so wird die Drehungsgeschwindigkeit an den Endpunkten der kleinen Axe fast doppelt so gross sein, als an denen der grossen. Wo nun, wie im Kymographion, ein Umgang des Zeichencylinders vielen Umgängen des Pendels entspricht, wird eine kleine periodische Ab- und Zunahme der Drehungsgeschwindigkeit des Cylinders nicht sehr stören. Bei unseren Versuchen treten aber strengere Anforderungen ein. Der Cylinder in dem zu beschreibenden Apparate macht 6 Umdrehungen in der Sekunde. Bei einem elliptisch schwingenden Kegelpendel von einer Sekunde Umlauf würden also die ganzen Umlaufzeiten des Cylinders abwechselnd grösser und kleiner werden. Unsere Versuche bedingen aber, dass die Drehungsgeschwindigkeit des Cylinders nicht um $\frac{1}{100}$ ihres ganzen Werthes variire. Ein solcher Fehler würde bei einer elliptischen Bahn des Pendels entstehen, wo die grosse zur kleinen Axe sich wie 201 zu 200 verhält. So kleine Abweichungen von der Kreisform können wir beim Kegelpendel weder erkennen noch verhindern. Allerdings muss der vereinigte Einfluss der Reibung und des Gewichts ein elliptisch schwingendes Pendel allmählig in eine Kreisbahn überführen, falls das Räderwerk und die Befestigungsweise des Pendels nicht an einer Stelle seiner Bahn regelmässig wiederkehrende Ungleichmässigkeiten darbietet. Das letztere scheint aber kaum zu vermeiden, besonders bei der gewöhnlichen Aufhängung des Pendels auf zwei senkrecht gegen einander gestellten Schneiden. Hier müssten namentlich die Drehungsmomente und die Reibung für die Drehung des Pendels um beide

Schneiden gleich sein. Das erstere würde sich wohl durch besondere Hilfsmittel erreichen lassen, das Letztere kaum.

Bei dieser Lage der Sachen möchte es misslich mit unserem Versuche ausgesehen haben, wenn nicht glücklicherweise die Zeitdauer, während welcher wir die Umdrehungsgeschwindigkeit von genau bestimmter Grösse brauchen, sehr klein wäre, $\frac{1}{6} - \frac{1}{3}$ Sekunde. Wenn also auch die Drehungsgeschwindigkeit des Uhrwerks langsame Schwankungen ihrer Grösse zeigt, so brauchen wir das nicht zu fürchten, falls wir nur die Zeitpunkte erkennen können, wo sie genau den geforderten Werth hat. Ich habe deshalb das Kegelpendel als Regulator des Uhrwerks aufgegeben, es aber in abgeänderter Form beibehalten, als Mittel, die Grösse der Umdrehungsgeschwindigkeit zu erkennen. Ausserdem habe ich das Uhrwerk so eingerichtet, dass die Schwankungen seines Ganges nur sehr langsam vor sich gehen können. Um den letzteren Zweck zu erreichen, ist an der Axe *ik* Fig. 1, welche den Zeichencylinder *J* trägt, eine schwere, mit Blei ausgegossene Schwungscheibe befestigt, von einem Pfunde Gewicht. Bei dem grossen Beharrungsvermögen dieser Scheibe ändert sich die Geschwindigkeit ihrer Drehung nur sehr langsam, wenn die treibenden Kräfte des Uhrwerks etwas grösser oder kleiner werden. Von den Pfannenlagern der Axe *ik* befindet sich das obere zwischen Zeichencylinder und Schwungscheibe in einem starken Messingbalken, von dem in der Zeichnung Fig. 1 nur der Querschnitt *uu* erscheint. Unten endet die Axe in der Spitze *k*, welche in einer kegelförmigen Vertiefung des oberen Endes der Schraube *v* ruht. An der unteren Seite der Schwungscheibe *K* sind zwei Flügel *mm* angebracht, welche in einer kreisförmigen zum Theil mit Oel gefüllten Rinne *LMML* laufen. Die Flügel können um eine senkrechte Axe gedreht werden, welche durch die Schwungscheibe hindurchgeht, und oberhalb bei *n* mittelst eines besonderen Schlüssels gestellt werden kann. Die Rinne *LMML* kann höher und niedriger gestellt werden; im Mittelpunkte der Scheibe nämlich, welche ihren Boden bildet, ist die Schraubenmutter *oo* angebracht, welche auf den äusserlich der Röhre *NN* eingeschnittenen

Schraubengängen läuft. Durch die verschiedene Stellung der Flügel m und der Rinne kann der Widerstand, welchen das Oel der Bewegung der Flügel entgegensetzt, und dadurch auch die Geschwindigkeit des Uhrwerks innerhalb ziemlich weiter Grenzen beliebig geändert und regulirt werden. Ich habe die in Oel laufenden Flügel den sonst als Hemmung gebräuchlichen Windflügeln vorgezogen, weil sie bei viel kleineren Dimensionen dasselbe leisten.

Die Axe ik trägt an ihrem unteren Ende das Getriebe l von 12 Zähnen, in welche das Rad O von 48 Zähnen eingreift. In der nach unten verlängerten Axe dieses Rades ist eine horizontale Queraxe r angebracht, an welcher die Schwungkugeln AA hängen. Letztere bilden das Kegelpendel, welches zur Messung der Geschwindigkeit dienen soll. Sie hängen, während der Apparat ruht, neben einander herab; wird er aber in Bewegung gesetzt, und erreicht eine gewisse Geschwindigkeit, so entfernen sie sich von einander, und zwar desto mehr, je schneller er sich dreht. Wir können annähernd voraussetzen, dass die ganze Masse der Kugeln in ihrem Schwerpunkte concentrirt sei, dass also eine jede in ihrer Bewegung einem einfachen Pendel entspreche, dessen Länge l gleich der Entfernung ihres Schwerpunktes vom Aufhängungspunkte wäre. Nennen wir ferner die Schwerkraft g , die Umdrehungszeit t , und α den Winkel, welchen die Verbindungslinien der Kugelcentra und ihres Aufhängungspunktes mit der Verticale machen, so ist

$$t^2 = \frac{4\pi^2 l \cos \alpha}{g}$$

Bei ruhigem Herabhängen der Kugeln ist der Winkel α gleich $4^\circ 50'$. Aus der Formel ergibt sich, dass wenn sich die Kugeln bei $1\frac{1}{2}$ maliger Umdrehung in der Sekunde von einander lösen sollen, die Länge des einfachen Pendels l gleich 111 Millimetern sein muss. Die entsprechende Entfernung der Kugelmitelpunkte vom Aufhängungspunkt wurde dem ungefähr gleich gemacht, und dann mittelst der Schraubenmutter ss so lange abgeändert, bis das Uhrwerk, wenn es bei sehr geringer Entfernung der Kugeln von einander ging, die verlangte Anzahl

von Rotationen machte. Dazu mussten die Kugeln um einige Millimeter gesenkt werden.

Es ergibt sich ferner aus obiger Formel, dass wenn die Drehungsgeschwindigkeit nur um $\frac{1}{400}$ ihres Werthes diejenige übertrifft, bei welcher sich die Kugeln von einander lösen, der Winkel α auf $7^\circ 26'$ wachsen muss, so dass schon die Kugeln mehr Distanz zwischen sich lassen, als die Länge ihres Halbmessers beträgt. Wählt man nun zur Anstellung der Versuche solche Zeiträume, wo die Kugeln weniger als ihren Halbmesser Distanz zwischen sich lassen, so ist man sicher, dass die Drehungsgeschwindigkeit bei den verschiedenen Versuchen nicht um $\frac{1}{400}$ ihres Werthes variirt hat.

Der übrige Theil des Uhrwerks, welcher nicht mitgezeichnet ist, enthält nur noch ein Räderwerk zur Vervielfachung der Bewegung und das treibende Gewicht. Obgleich das Räderwerk sehr gut und genau gearbeitet ist, und alle Umstände, welche einen gleichförmigen Gang sichern können, berücksichtigt wurden, schwankt die Geschwindigkeit des Ganges fort-dauernd langsam auf und nieder, und zwar um etwa $\frac{1}{50}$ des ganzen Werthes, wie man aus den Bewegungen der Kugeln schliessen kann.

Der Zeichencylinder befindet sich auf dem oberen Theile der Axe ik . Er ist von dem hiesigen Mechanikus Herrn Re-koss, der auch die übrigen Theile des Apparats gebaut hat, äusserst genau cylindrisch aus Glas geschliffen worden. Ein passend abgeschnittenes Stück aus einem dicken, nahe cylindrischen Champagnerglase wurde in die Metallfassung eingesetzt, welche später den Cylinder halten sollte, mittelst dieser auf der Axe ik befestigt, so auf die Drehbank gesetzt, geschliffen und polirt. Dadurch wurde eine Cylinderfläche erhalten, welche ohne das geringste Schwanken sich auf ihrer Axe dreht.

Die Fassung besteht aus zwei Messingscheiben xx und yy , welche die Grundflächen des Cylinders bilden, und in der Mitte durch ein röhrenförmiges Stück vereinigt sind. In die Röhre passt die Axe ik genau hinein. Ein Vorsprung in ihrem Inneren entspricht dem Ausschnitt der letzteren, den man am

oberen Ende sieht, und verhindert die Drehung um die Axe. Mittelst der Schraubenmutter i , deren unteres scheibenförmiges Ende zwischen die beiden Platten xx und tt eingeschlossen ist, kann der Cylinder fest gegen die Axe angezogen werden. Um ihn mit Russ anlaufen zu lassen, löst man die Schraube i , nimmt ihn ab, und befestigt ihn auf einer ähnlich geformten Axe, welche sich zwischen den Armen einer Gabel dreht. Indem man ihn dort mit der Hand in Rotation versetzt, hält man ihn über eine Lichtflamme und lässt ihn ganz dünn mit Russ anlaufen. Wenn die Russschicht zu dick ist, werden die Striche in ihr zu breit. Nachher überträgt man ihn wieder auf die Axe ik , indem man ihn nur bei dem Knopfe i anfasst, um den Russüberzug nicht zu verwischen.

Der Theil des Apparates, welcher dazu dient die electrischen Schläge rechtzeitig auszulösen, ist theilweise in Fig. 1 sichtbar, und ausserdem von oben gesehen mit dem anstossenden Theile des Randes der Schwungscheibe K in Fig. 3 dargestellt worden. Er ruht auf einem Messingkreuz, dessen längeres Stück (RR Fig. 3) an den Enden mit Ringen und Klemmschrauben versehen, von den Säulen CD getragen, und an diesen auf- und abgeschoben werden kann. Das kürzere Kreuzstück QQ Fig. 1 dient nur dazu die Schrauben α_1 und α_2 aufzunehmen. Auf den längeren Schenkeln des Kreuzes sind vertical hervortretende Stücke qq befestigt; diese sind in ihrem oberen Theile von Schrauben $\gamma\gamma$ durchbohrt, zwischen deren Spitzen sich das Brettchen PP dreht. In Fig. 1 ist mit γ der Punkt der Durchschnittsfläche bezeichnet, welcher der Drehungsaxe angehört. Durch die Schrauben α_1 und α_2 wird der Spielraum der Drehung so weit als zulässig ist, beschränkt. Auf der oberen Seite des Brettchens PP nehmen zwei senkrechte Metallplatten die in Spitzen drehbare Axe ϑ_1, ϑ_2 zwischen sich. Am Ende ϑ_1 derselben, welches der Schwungscheibe K zugewendet ist, befindet sich ein senkrecht stehender Hebelarm, dessen oberes Ende μ sich zu dem oberen Rande der Scheibe K hinüberbiegt, und von einem Vorsprunge z dieses Randes getroffen werden kann, wenn das entsprechende Ende des Brettchens P sich bis zur Kuppe der

Schraube α_1 gesenkt hat. Wird dagegen das hintere Ende des Brettchens bis zur Berührung der Schraube α_2 herabgedrückt, so geht der Daumen z an dem Hebel μ vorbei, ohne ihn zu berühren. Eine Feder $\beta\beta$ zwischen dem Querstück des Kreuzes QQ und dem Brettchen P strebt die erste jener Stellungen herbeizuführen. In der Axe ϑ_1, ϑ_2 befinden sich zwei Drahtklemmen λ und λ . Die letztere enthält einen Kupferdraht, dessen amalgamirtes Ende in das Quecksilbernäpfchen η eingetaucht, die andere λ dagegen enthält eben solchen Draht, dessen Spitze aus Platina besteht, und auf dem Platinaplättchen ζ ruht. Letzteres steht unterhalb des Brettchens mit der Drahtklemme ϵ , und durch den darin befestigten Draht mit dem Quecksilbernäpfchen δ in leitender Verbindung. Die Axe ϑ_1, ϑ_2 hat in der hier gezeichneten Stellung ein geringes Uebergewicht nach der Seite der Dräthe $\lambda\zeta$ und $\lambda\eta$, und deshalb stützt sich die Platinaspitze des ersteren mit gelindem Drucke auf das Plättchen ζ . So lange dies geschieht, sind demnach die Näpfe δ und η leitend verbunden, so wie aber der Daumen z gegen den Hebel μ stösst, wird die Leitung bei ζ unterbrochen. Durch die Näpfe δ und η hindurch wird der Strom eines Daniell'schen Elements geleitet, in dessen Kreis gleichzeitig eine Drahtspirale No. 1 eingeschaltet ist. Diese liegt in einer zweiten solchen Spirale No. 2, deren Enden mit dem Nerven in Verbindung gesetzt sind. In dem Moment also, wo der Daumen z gegen den Hebel μ stösst, wird der Strom in No. 1 unterbrochen, und dadurch in No. 2 ein inducirter Strom erregt, welcher den Nerven durchfährt. Dass zwischen dem Moment der Unterbrechung des inducirenden und der Entwicklung des inducirten Stromes keine messbare Zeit vergeht, habe ich nachgewiesen in einer Abhandlung: „über die Dauer und den Verlauf der durch Stromesschwankungen inducirten electricischen Ströme (Poggendorffs Ann. Bd. 83. S. 505). Der Moment des Stosses fällt also mit dem Moment der Nervenreizung zusammen. Es ist ferner klar, dass bei unveränderter Stellung des Zeichenstiftes dieser bei Ausführung einer zweiten Zeichnung im Augenblicke des Stosses, also auch der Reizung, genau dieselbe Stelle des Cy-

linders berühren wird, wie das erste Mal, dass also auf dem Cylinder der Anfangspunkt der zweiten Zeichnung genau mit dem Anfangspunkte der ersten zusammenfallen wird.

Der Faden, welcher von d über den cylindrischen Querbalken g nach π hingespant ist, dient dazu den Zeichenstift so lange von dem Cylinder entfernt zu halten, bis die Zeichnung ausgeführt werden soll. Sein unteres Ende ist um den runden Stahlstab $\nu\xi$ herumgelegt, so dass es sich bei Drehungen des letzteren entweder auf- oder abwickelt. Zwei Klemmschrauben ν und π halten den Stab in seiner Lage. Man wickelt den Faden gerade so weit auf, dass sich die Zeichenspitze vom Cylinder entfernt, wenn sich das Ende P_2 des Brettchens senkt, sich dagegen anlegt, wenn sich P_1 senkt.

Die Axe ϑ_1, ϑ_2 muss so viel Reibung haben, dass bei den Bewegungen des Brettchens P_1, P_2 kein Klirren zwischen den Platinatheilen der Unterbrechungsstelle eintreten kann; denn die kleinste und kürzeste Lösung ihrer Berührung würde sogleich eine Zuckung zur Folge haben. Die Reibung kann durch Anziehen der Schraube bei ϑ_2 regulirt werden, auf deren Spitze die Axe hier sich dreht. Um das Brettchen möglichst sanft fallen zu lassen, sind die oberen Enden der Schrauben α_1 und α_2 mit Leder überzogen. Da der Daumen z den Hebel μ wohl mitunter noch, während das Brettchen fällt, ergreifen könnte, muss gesorgt werden, dass dies nur bei derselben Stellung der Scheibe K geschieht, bei der es nach vollendetem Falle geschehen würde. Zu dem Ende muss die Stossfläche des Hebels bei μ eine auf der Axe $\gamma\gamma$ senkrechte Ebene bilden, und die des Daumens muss solche Gestalt haben, dass sich entweder diese ganze Fläche auf einmal anlegt, oder doch keiner ihrer Theile eher als die Spitze. Sind diese Bedingungen erfüllt, so kommt es nicht darauf an, welche Lage das Brettchen zur Zeit des Stosses hat.

Die Versuche werden in folgender Weise ausgeführt. Zunächst bezeichnet man den Punkt des Cylinders, welcher dem Augenblicke der Reizung entspricht. Zu dem Ende lässt man den Zeichenstift sich an den Cylinder anlegen, und dreht die Schwungscheibe ganz langsam, bis ihr Daumen den Hebel μ

berührt. So lange hat der Stift eine horizontale Linie gezeichnet; in dem Augenblicke der Berührung aber löst sich der inducirte Strom aus, der Muskel zuckt und dieser Zuckung entspricht auf dem Cylinder eine einfache Verticallinie, vorausgesetzt, dass man den Cylinder langsam genug verschiebt, um seine Stellung während der Dauer der Zuckung nicht merklich zu verändern. Es ist klar, dass diese Verticallinie an der Stelle gezeichnet wird, wo der Stift in dem Augenblicke des Zusammenstosses von Hebel und Daumen, d. h. im Augenblicke der Reizung steht.

Der Hebel μ , welcher durch das Anstossen des Daumens aus seiner verticalen Stellung etwas entfernt worden ist, wird in diese zurückgeführt, so dass sich der inducirende Strom wiederum schliesst. Die Enden der inducirten Spirale No. 2 verbindet man mit dem Ende des Nerven, von welchem zunächst die Reizung ausgehen soll. Den Knopf ξ drückt man herunter, um den Zeichenstift vom Cylinder zu entfernen, und den Hebel μ vor der Berührung des Daumens zu schützen, und lässt dann das Uhrwerk sich in Bewegung setzen. Sobald man bemerkt, dass die Schwungkugeln sich zu trennen anfangen, kann die Zeichnung ausgeführt werden. Zu dem Ende lässt man das Brettchen $P_1 P_2$ sich senken, wobei sich auch der Zeichenstift anlegt. Nun geht der Daumen nicht mehr an dem Hebel vorüber, sondern trifft ihn, wirft ihn um und bewirkt dadurch die Zuckung, deren Verlauf auf dem Cylinder sich aufzeichnet. Gleich nachher entfernt man den Zeichenstift vom Cylinder, indem man den Knopf ξ wieder herabdrückt, und hält das Uhrwerk an, natürlich nicht plötzlich, weil sonst die heftig bewegte Schwungscheibe die Axen zerbrechen würde, sondern langsam, z. B. durch Andrücken des Fingers gegen den cylindrischen Umfang der Scheibe. Man findet nun auf dem Cylinder die erste Curve gezeichnet. Ich pflegte mit einer Staarnadel zwei gekrümmte, sie berührende Häkchen in die Russschicht einzuzichnen, um sie später sicher von der zweiten noch erst auszuführenden Curve unterscheiden zu können. Und zwar setzte ich diese Häkchen so an den auf- und absteigenden Theil der ersten Curve, dass sie von der zweiten

abgewendet standen. Hatte ich also zuerst das dem Muskel entferntere Nervenstück gereizt, so setzte ich die Häkchen an die Rückseite, wie in Fig. 7, hatte ich das nähere gereizt, an die Vorderseite der gezogenen Linie, wie in Fig. 6.

Um die zweite Curve zu zeichnen bringt man das andere Nervenstück in die Leitung des inducirten Stroms, stellt den Hebel μ wieder vertical und verfährt ganz wie vorher. Je schneller man die betreffenden Handgriffe ausführen lernt, desto sicherer ist man, das zweite Mal die Reizbarkeit des Muskels nicht merklich verändert zu finden, was für das Gelingen des Versuchs eine wesentliche Bedingung ist.

Die so angefertigten Zeichnungen kann man aufbewahren. Zu dem Ende befestigt man den Cylinder wieder in der Gabel, auf der man ihn angerusst hat, und rollt ihn auf einer angehauchten Fischleimplatte ab von der Art, wie sie die Kupferstecher zum Copiren der Zeichnungen gebrauchen. Durch das Anhauchen wird die Leimplatte etwas klebrig und hält den Russ des Cylinders fest, so dass sich die Zeichnung von der cylindrischen auf die ebene Fläche abwickelt. Das Leimblatt kann man mit der berussten Seite gegen ein nasses weisses Papier legen, wo es anklebt. Die Curven erscheinen dann weiss auf schwarzem Grunde, und sind sehr deutlich sichtbar.

Die Curven haben im Allgemeinen die Gestalt, welche ich schon in der zur ersten Abhandlung gehörigen Tafel Fig. 3 dargestellt habe. Wenn ich die Hebel, welche den Zeichenstift tragen, durch möglichst zarte Einstellung der Spitzen, um welche sie sich drehen, sehr leicht beweglich machte, erschien auch derselbe häufige Wechsel convexer und concaver Stellen, wie an jener abgebildeten Curve, bedingt, wie man sich entsinnen wird, durch die senkrechten Schwankungen, welche die angehängten Metallmassen unter dem Einflusse der Elasticität des Muskels vollführen. Bei den Versuchen, wo die Curven zur Darstellung der Fortpflanzungszeit im Nerven gebraucht werden sollten, zog ich es aber vor, die Schrauben, um welche die Hebel sich drehen, etwas fester zu ziehen, um mich gegen kleine seitliche Schwankungen der Zeichenspitze möglichst sicher zu stellen. Dadurch wurde die Reibung an den

Axen grösser, und die Wechsel von Convexitäten und Concavitäten demgemäss seltner, weil die Schwankungen des Gewichts durch die stärkere Reibung schneller vernichtet wurden.

Ehe wir die Curven gebrauchen, um daraus Schlüsse auf die Fortpflanzungszeit in den Nerven zu machen, ist es nöthig die Veränderungen zu kennen, welche durch die allmälige Abnahme der Reizbarkeit des Präparats an ihnen hervor gebracht werden. Vergleicht man Curven, welche derselbe Muskel bei Reizung derselben Nervenstelle hinter einander gezeichnet hat, so findet man anfangs nur eine geringe Abnahme der Höhe der Zuckung, es werden sämmtliche verticale Ordinaten proportional verringert, während Länge und Gestalt der Curve unverändert bleiben. Erst in den späteren Stadien der abnehmenden Reizbarkeit wird auch die Dauer der Zusammenziehung geändert, und zwar, was man vielleicht nicht vermuthet haben möchte, sie wird nicht kürzer sondern länger. In Fig. 4 sind zwei solche Curven copirt, und passend auf einander gelegt. Die horizontale Abscissenaxe *ab* entspricht in dieser und den folgenden Figuren der Linie, welche der Muskel ohne Zuckung gezeichnet haben würde; die senkrechte *ac* bezeichnet den Zeitpunkt der Nervenreizung. Die verticalen Höhen der Originalzeichnung sind der Deutlichkeit wegen verdoppelt worden, betragen also das Vierfache der wirklichen Zusammenziehung des Muskels. Auf der Abscissenaxe bezeichnet *ah* die Länge des Cylinderumfangs, und entspricht einem Zeitwerthe von $\frac{1}{6}$ Sekunde. Die Theile zwischen *h* und *b* fallen deshalb in den Originalen wieder mit dem Anfang der Zeichnung zusammen. Die ausgezogene Curve der Fig. 4 war die erste einer längeren Reihe, welche einer der angewandten Muskeln gezeichnet hatte, die punctirte dagegen die letzte. Wir bemerken zunächst, dass die höchste Erhebung der ersten Curve bei *k*₁ grösser ist, als die der zweiten bei *k*₂; ferner, dass das Maximum *k*₂ später nach der Reizung eingetreten ist als *k*₁. Noch auffallender wird der Unterschied beider Curven beim Sinken; die zweite nähert sich der Abscissenaxe viel langsamer als die erste. Während die Einbiegung der ersten bei *m*₁ sich fast an die Abscissenaxe anschliesst; in anderen

Fällen sogar unter sie hinabsinkt, bleibt die entsprechende der zweiten bei m_2 ziemlich hoch darüber. Ebenso liegt auch das ganze hintere Ende der ersten Curve unter der zweiten, bis sich endlich beide bei fortgesetzter Zeichnung asymptotisch der Abscissenaxe anschliessen würden. Je weiter die Reizbarkeit sinkt, desto mehr verschwindet die Einbiegung bei m_2 , desto langsamer und gleichmässiger sinkt die Curve von ihrem Gipfelpunkte ab. Schliesslich bemerke ich noch, dass diese Veränderungen in allen Fällen; wo ich eine grössere Reihe von Versuchen mit demselben Muskel ausführte, in ganz ähnlicher Weise eingetreten sind, wie in dem abgebildeten Beispiele.

Wir entnehmen aus dem eben Gesagten eine Vorsichtsmaassregel. Gesetzt, wir hätten zuerst die Eintrittsstelle des Nerven gereizt, und es wäre die ausgezogene erste Curve der Fig. 4 gezeichnet worden, dann hätten wir eine weiter vom Muskel entfernte Nervenstelle gereizt, und es wäre eine Linie ähnlich der punktirten Curve entstanden, so würden wir nicht wissen, ob die Verspätung der zweiten Curve gegen die erste von der längeren Fortpflanzungszeit im Nerven oder von der verminderten Reizbarkeit herrührt. Wir müssen also bei unseren Versuchen entweder stets die entferntere Stelle des Nerven zuerst reizen, so dass die Fortpflanzungs-Differenz in den Nerven und die Aenderung der Reizbarkeit in entgegengesetztem Sinne einwirken, oder besser nach einander mehrere Curvenpaare zeichnen lassen, bei denen abwechselnd die Reizung der näheren und der ferneren Nervenstelle vorangeht.

Sind die thierischen Theile recht kräftig und frisch, so ist die Gestalt der Doppelcurven ganz gleich, bei welcher Nervenstelle man auch mit der Reizung beginnen mag. Jede Zeichnung besteht dann aus zwei Curven von congruenter Gestalt, die in horizontaler Richtung um ein gewisses Stück gegen einander verschoben sind, wie in Fig. 5, und zwar so, dass diejenige Curve, welche bei Reizung der näheren Nervenstelle gezeichnet worden ist, auch dem Zeitpunkte der Reizung näher liegt als die andere. In Fig. 5. entspricht die Curve *adefg* der Reizung der näheren, *αδεφγ* der ferneren Nervenstelle. Die Bedeutung der übrigen Buchstaben und die

Größenverhältnisse sind in dieser und den folgenden Figuren ganz wie in Fig. 4. Beide Curven haben genau gleiche Höhen, Längen, kurz genau congruente Gestalt, und unterscheiden sich nur dadurch, dass alle Theile der einen um ein gleiches Zeittheilchen später ausgeführt worden sind, als die entsprechenden Theile der andern.

Hat man es mit thierischen Präparaten zu thun, deren Reizbarkeit von einer Zuckung zur folgenden sich merklich verringert, so werden die beiden Curven nicht mehr ganz genau congruent. Im Anfang besteht diese Aenderung, wie ich angeführt habe, nur darin, dass die senkrechten Ordinaten kleiner werden, ohne dass sich die horizontalen verlängern. Wird nun zuerst die nähere Nervenstelle gereizt, also die Curve *adefg* Fig. 5 zuerst gezeichnet, dann die zweite *αδεφγ*, und sind deren sämtliche Ordinaten etwas kleiner geworden, so entfernt sich dadurch das Stück *δ* von *d*, und *φ* von *f*, während sich *ε* dem *e* nähert. Es bekommt dann die Doppelcurve das Ansehn von Fig. 6, worin die Häkchen bei *d*, *e* und *f* die zuerst gezeichnete Curve bezeichnen. Fängt man dagegen mit der Reizung der entfernteren Stelle an, so senkt sich *d* zu *δ*, und *f* zu *φ*, während sich *e* von *ε* entfernt, wie in Fig. 7. Die Häkchen bei *δ*, *ε* und *φ* bezeichnen hier durch ihre Stellung die Curve der entfernteren Nervenstelle als die erstgezeichnete. Lässt man also eine Reihe von Doppelcurven zeichnen, während man die Reihenfolge der beiden Nervenstellen in Bezug auf die Reizung stets wechselt, so bekommt man Zeichnungen, welche abwechselnd der Fig. 6 und 7 ähnlich sehen. Sinkt die Reizbarkeit noch weiter, so dass sich die Curven auch immer mehr zu verlängern anfangen, so werden die Abweichungen ihrer Gestalt meist zu bedeutend, als dass es noch lohnte, Doppelcurven zeichnen zu lassen.

Wenn wir die Doppelcurve Fig. 5 betrachten, so geht aus ihr hervor, dass die beiden in ihr verzeichneten Muskelzuckungen in Bezug auf Stärke, Dauer und Verlauf der einzelnen Stadien der Zusammenziehung ganz gleich gewesen sind. Nur ist die eine später nach der Reizung eingetreten als die andere. Da nun in beiden Fällen die Einrichtung des Apparats und

die mechanischen Kräfte des Muskels ganz dieselben gewesen sind, so kann die Verspätung der Wirkung in dem einen Falle nur von der längeren Fortpflanzung im Nerven hergerührt haben. Ganz dasselbe sehen wir in den Curven Fig. 6 und 7. Obgleich hier die Abnahme der Reizbarkeit merklich wird, ist deren Einfluss doch noch nicht im Stande den Zeitunterschied, welcher von der Fortpflanzung im Nerven herrührt, zu verdecken, es sind auch hier noch alle Stadien der Zuckung bei Reizung der entfernteren Stelle später eingetreten, als bei der näheren. Ein besonderes Interesse bieten namentlich die der Fig. 7 ähnlichen Curven, weil sie nachweisen, dass auch in solchen Fällen die Zuckung von der entfernteren Stelle aus später eintritt, als die von der näheren, wo sie bei einem höheren Grade von Reizbarkeit ausgeführt ist, als die letztere. Es wird dadurch der Einwand widerlegt, dass die Abweichung der Curven in Fig. 5 auch nur wie die in Fig. 4 von einer Verschiedenheit der Reizbarkeit herrühren möchte, indem vielleicht die entferntere Nervenstelle stets weniger reizbar sei als die nähere. In Fig. 7 hat gerade die Zuckung, welche von der entfernteren Stelle aus erregt ist, eine grössere Höhe (s. den Gipfel bei k), entspricht also einem höheren Grade der Reizbarkeit, und doch behält der Unterschied in der Lage beider Curven denselben Sinn.

Der grosse Vortheil der beschriebenen Methode besteht darin, dass man in jeder einzelnen Zeichnung zweier zusammengehörigen Curven unmittelbar aus ihrer Gestalt erkennen kann, ob der Muskel in beiden Fällen gleichmässig gearbeitet habe, während wir dasselbe bei der electromagnetischen Zeitmessungsmethode nur aus einer langen Reihe von Einzelversuchen entnehmen konnten. Was den absoluten Werth der Fortpflanzungsgeschwindigkeit betrifft, so lassen sich die horizontalen Abstände der beiden Curven nicht mit sehr grosser Genauigkeit messen; doch finden sich die Werthe jener Geschwindigkeit ungefähr ebenso gross, wie nach der früheren Methode. In Fig. 5 z. B. ist der horizontale Abstand ungefähr 1^{mm} , die Länge des Cylinderumfangs, entsprechend $\frac{1}{6}$ Sekunde, ist $85,7^{\text{mm}}$, also die Abscissenlänge für 1 Sekunde $514,2^{\text{mm}}$

Die Länge von 1^{mm} entspricht also $\frac{1}{514,2}$ Sekunde. Die Länge der Nervenleitung war 53^{mm} ; daraus folgt die Fortpflanzungsgeschwindigkeit von 27,25 Metern in der Sekunde. Der wahrscheinlichste Werth aus den früheren Versuchen war 26,4 Meter.

Am Schlusse meiner früheren Abhandlung habe ich durch die electro-magnetische Messungsmethode die Veränderungen der Zuckungsdauer und der Fortpflanzungszeit der Reizung untersucht, welche eintreten, wenn man den Nerven auf Eis legt, und habe gefunden, dass beide Zeitgrössen dabei beträchtlich zunehmen. Dasselbe lässt sich leicht durch die zeichnende Methode nachweisen. Die Zuckungscurven behalten dieselbe verticale Höhe, welche sie hatten, ehe der Nerv auf Eis lag, bekommen aber eine viel grössere horizontale Ausdehnung. Ohne besondere neue Einrichtungen des Apparats kann man allerdings die Temperaturunterschiede nicht so constant machen, dass Doppelcurven von übereinstimmender Gestalt erhalten werden könnten. Der Zeitunterschied für die Fortleitung im Nerven wird aber gleichzeitig so vergrössert, dass die beiden Curven trotz ihres Mangels an Congruenz doch immer im richtigen Sinne von einander abweichen.

Berichtigungen zu der früheren Abhandlung im Jahrgang 1850.

S. 281. Z. 8. v. o. statt Fig. 4. lies „Fig. 3“.

S. 303 in der Tabelle unter Versuch No. 5. Differenz der Ausschläge statt 0,99 lies 93,90“.

S. 305. in der Tabelle unter Versuch No. 8. Differenz der Ausschläge statt 85,1 lies „65,1“.

Fig. 1.

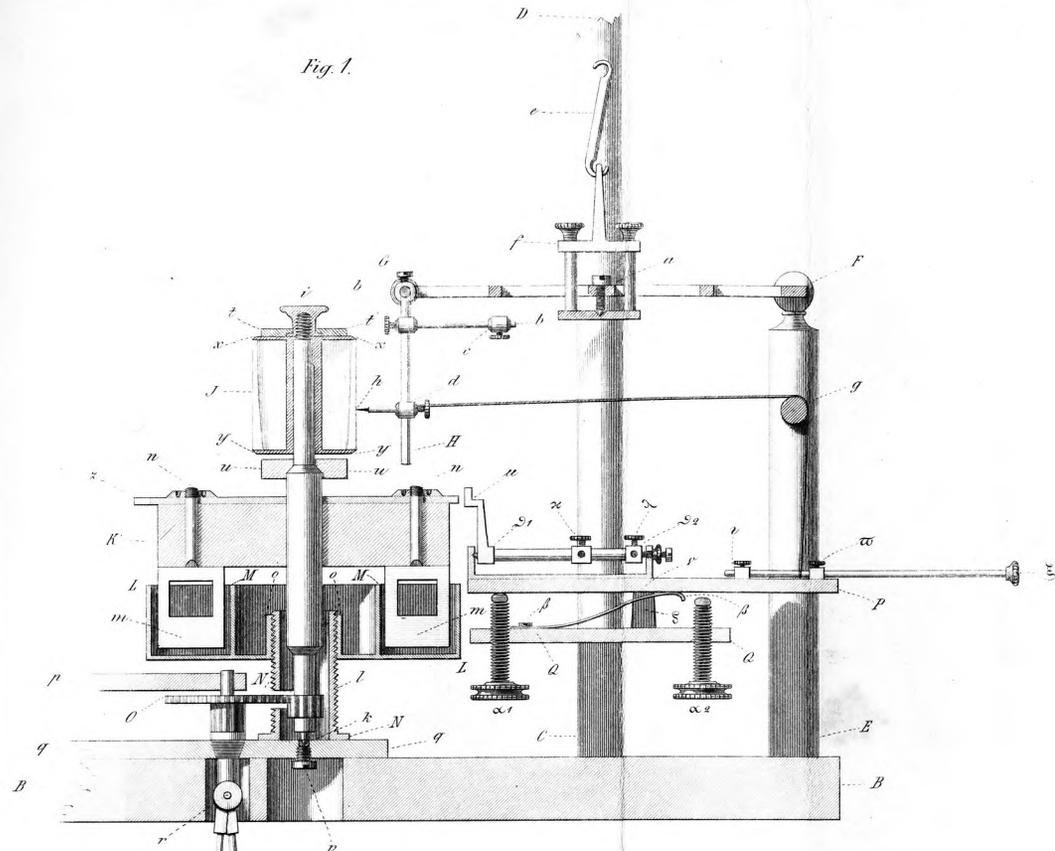


Fig. 2.

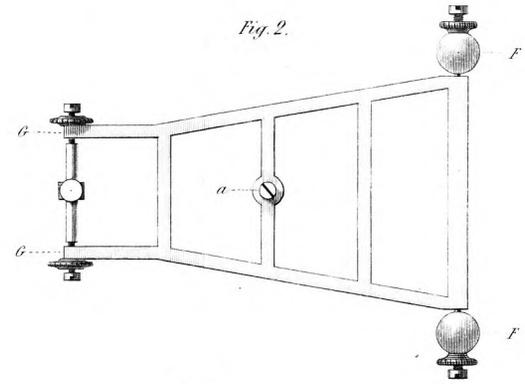


Fig. 4.

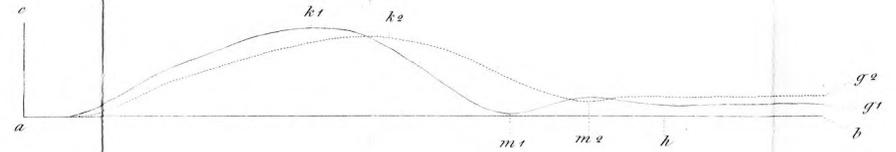


Fig. 5.

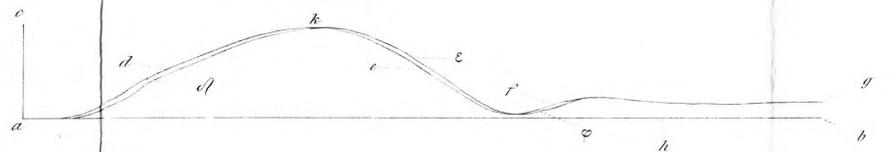


Fig. 6.

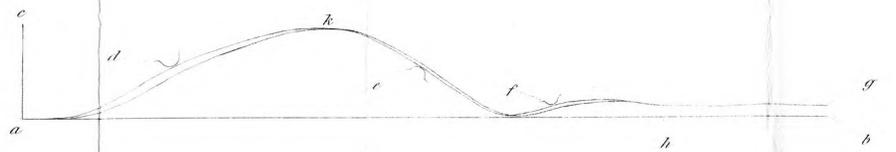


Fig. 7.

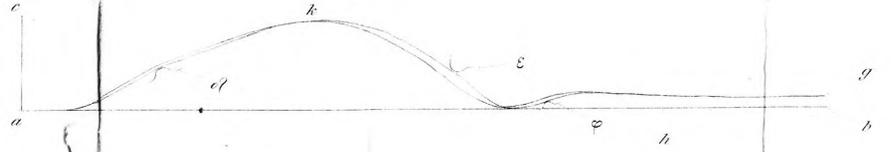


Fig. 5.

