

LE

# PHYSIOLOGISTE RUSSE



RÉDIGÉ PAR

M. LÉON MOROKHOWETZ,

Professeur de physiologie à l'Université Impériale.

MOSCOU.

---

VOL. V.

20 FEVRIER 1907.

N<sup>o</sup>s 81—85.

---

## Aktionsströme der markhaltigen Nerven.

Von Dr. A. Judin.

Assistenten an dem physiologischen Institut der K. Universität zu Moskau.

---

### I. Methodik.

Das von Einthoven im Jahre 1903 beschriebene Galvanometer stellt ein für die Untersuchung der tierischen Elektrizität höchst wertvolles Instrument vor.

In vorliegender Schrift sind einige Versuche, die auf die Frage der Aktionsströme der Nerven sich beziehen, beschrieben.

Das von mir benutzte Galvanometer hatte folgende Konstruktion (Fig. 1). Als Erreger des Magnetfeldes diente ein grosser von Edelmann (München) gelieferter Elektromagnet mit etwas veränderten Kernen. Jeder Pol des Elektromagneten stellt einen an beiden Seiten keilförmig abgeschrägten Zylinder vor. Die Axe der Kerne durchzieht ein zylinderförmiger Kanal, der breit genug ist, um an dem einen Ende den Tubus eines Mikroskops, an dem anderen einen kleinen Abbé'schen Kondensator aufnehmen zu können. Zwischen den Polen des Elektromagneten befindet sich ein 8 cm langer, 1,5 mm breiter und 2 mm hoher Spalt. In diesem Spalt wird der Faden gespannt, durch welchen die zu untersuchenden Ströme gehen sollen. Der Herstellung dieses Fadens hatte ich meine besondere Aufmerksamkeit zugewandt. Ich benutzte nicht Quarzfäden, sondern Glasfäden und zwar nur deshalb, weil ich mir solche selbst, in beliebiger Anzahl! und zwar von beliebiger Dicke herstellen

konnte. Fig. 2 zeigt, wie der Faden befestigt und gespannt wird: *a* ist ein Hartgummistabchen mit quadratischem Querschnitt; *b* und *c* sind Kupferstäbchen, an denen der Faden mittels des Wood'schen Metalls angelötet ist; *d*—eine durch eine Schraube regulierbare Feder, *e*—eine Feder aus Glas, deren eines Ende an der kupfernen Feder *d*, das andere mittels des Mendelejew'schen Kittes an dem Faden *s* befestigt ist. Der nicht gespannte Teil *f* des Fadens dient als Dämpfer der eigenen Schwingungen der Feder. Bei dem von mir beschriebenen System der Befestigung des Fadens stellt sich das von mir konstruierte Galvanometer bei derselben Empfindlichkeit sechsmal schneller als dasjenige von Einthoven ein <sup>1)</sup>, wie Fig. 3, mit Einthoven's Kurven verglichen, zeigt. Alle weiterbeschriebenen Versuche wurden bei gleicher Empfindlichkeit des Galvanometers angestellt, nämlich der Ausschlag des Fadens gleich 1 mm entspricht einer Stromstärke von  $3 \cdot 10^{-9}$  Amp. Die Ausschläge sind den Stromstärken proportional.

Der auf obige Weise befestigte Faden wurde mit Hilfe eines an dem einen Kern des Elektromagneten befestigten, beweglichen Schlittenapparats auf gehörige Weise im Magnetfeld eingestellt. Fig. 4 zeigt die Einrichtung des Schlittenapparats. Mit dessen Hilfe kann der Faden in jede beliebige Lage gebracht werden. Die Dicke des Fadens beträgt ungefähr  $7 \mu$ , die Länge—10 cm, dessen Leitungswiderstand 2200 Ohm.

Beim Photographiren der Kurven bedienten wir uns einer 800-fachen Vergrößerung (Zeiss-Objectiv D, Kompensationsokular 2). Die Einstellung geschah mit der Hand. In den nachstehenden Photogrammen wurde das Netz nach Garten's etwas abgeändertem Verfahren <sup>2)</sup> aufgetragen, nämlich die Ordinaten mittels einer Stimmgabel von 200 Doppelschwingungen pro Sek. Die eine Zinke derselben trug eine Folienspitze, welche unmittelbar vor dem Okular hin und her schwang. Aus den Photogrammen ist ersichtlich, dass die Ordinaten einander paarweise genähert sind, was die Folge einer unvollkommenen Zentrierung der Zinke der Stimmgabel ist. Die Zeit wird um eine Ordinate gezählt, wobei Zeitintervalle von 0,005 Sek., wie an Fig. 3 und 5 zu sehen ist, erhalten werden <sup>3)</sup>. Die horizontalen Linien, die Abszissen, wurden folgendermaassen aufgetragen. An dem einen Rande des engen Spaltes (0,6 mm), der unmittelbar vor die photographische Platte eingestellt wurde, befanden sich in Zwischenräumen von je 2 mm kleine Einschnitte, die aber beim Photographiren eine deutliche Spur auf der Platte zurückliessen. Die Platte wurde in den Du Bois-Reymond'schen Federmyographion eingestellt, aber nicht durch die Feder, sondern durch ein Gewicht in Bewegung gesetzt. Was die übrigen methodischen Einzelheiten anbelangt, so sei hier erwähnt, dass alle Versuche an dem n. ischiadicus des Frosches (*rana esculenta*) angestellt wurden und, nach Hermann's Vorgehen, nicht ein einzelner Nerv, sondern ein Bündel von 2—4 Nerven genommen wurde. Dadurch wurde eine genügende Verminderung des

<sup>1)</sup> Selbstverständlich kann diese Geschwindigkeit noch bedeutend vergrößert werden. In meinem Galvanometer war der Faden fast dreimal dicker als in Einthoven's.

<sup>2)</sup> Abhandl. d. k. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Mathem.—phys. Klasse. 26. № 5. p. 331.

<sup>3)</sup> An einigen Kurven ist die Zeit auf gewöhnliche Weise mittels Marey's Chronographen markirt.

Widerstands des äusseren Stromkreises des Galvanometers erzielt, so dass dessen Ausschläge vollkommen aperiodisch waren, und man nicht genötigt war von einer anderen Dämpfungsart Gebrauch zu machen. Die Ableitung des Stromes zum Galvanometer geschah mittels Du-Bois Reymond's Thonelektroden. Zur elektrischen Reizung dienten Du-Bois Reymond's Schlittenapparate, und der Moment der Reizung wurde auf der photographischen Platte unmittelbar entweder mittels des Hebels eines Pflüger'schen Fallapparates, oder durch einen nach Garten's Vorschrift konstruirten Unterbrechungsanzeiger vermerkt.

Vorversuche hatten gezeigt, dass die Benutzung des Galvanometers einige Vorsichtsmaassregeln erfordere. Ungeachtet aller solcher Vorsichtsmaassregeln, gelingt es aber nur selten solche Photogramme zu erhalten, an welchen keine Spuren des Einflusses irgend eines, oft ganz unerwarteten, Umstandes zu bemerken wären. Als Beispiel kann Fig. 33 dienen, wo bei aufmerksamer Betrachtung des Anfangs der Kurve die Beeinflussung der Stimmgabel, die zur Markierung der Zeit gedient hatte, sichtbar wird. Ausserdem machen sich an vielen Photogrammen Spuren von Erchütterung des Galvanometers bemerkbar.

## II. Aktionsströme der Nerven bei einzelner Reizung.

Es ist bekannt, dass bei einer einzelnen Reizung des Nerven eine einzelne Erregungswelle sich mit der Geschwindigkeit  $v$  in ihm fortpflanzt, die für den n. ischiadicus circa 30 m pro Sek. beträgt, mit der Periode  $t$ , die von verschiedenen Autoren zwischen 0,0007 und 0,024 Sek. geschätzt wird. Nimmt man die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung für konstant an, so finden wir, da  $v$  und  $t$  bekannt sind, die Wellenlänge  $l$ . Bisher können wir die Prozesse, welche diese Erregungswelle bedingen, nur auf Grund der diese Vorgänge begleitenden elektrischen Erscheinungen beurteilen.

Die Thätigkeit fast aller Organe des tierischen Organismus wird von elektrischen Erscheinungen begleitet, die höchst komplizirt und verwickelt sind, da die Organe selbst sehr komplizirt gebaut sind. Ein Bündel Nervenfasern erscheint selbst im Vergleich zu den Muskeln als eins der einfachsten Untersuchungsobjekte; deshalb muss die Untersuchung der elektrischen Eigenschaften der Nerven allen andern vorausgehen.

Vor allem wandte ich meine Aufmerksamkeit der Untersuchung der Welle des Aktionsstromes bei einzelner Reizung zu. Die meisten der untenstehenden Photogramme (Fig. 5, 13, 18, 19 u. s. w.) stellen die Resultate einer solchen Reizung dar, wenn der Querschnitt eines Nerven und dessen Längsschnitt zum Galvanometer abgeleitet worden sind. Bei Betrachtung der Kurve des Aktionsstroms, z. B. auf Fig. 5, wird man gewahr, dass dieselbe sich von den Kurven, welche von anderen Autoren, meinen Vorgängern auf diesem Gebiete, sowohl mittels des Kapillarelektrometers als auch des Rheotoms erhalten wurden, in vielem unterscheidet. Das Kapillarelektrometer giebt im allgemeinen verunstaltete Kurven, die einer mühsamen und komplizirten Korrektur bedürfen. Diese Eigenschaft des Elektrometers ist hauptsächlich eine Folge von dessen grosser Trägheit. So beträgt die Zeit der Einstellung des Kapillarelektrometers, dessen Borut

tau sich bediente, (nach der normalen Kurve zu urteilen) 6 bis 7 Sek. Eine der charakteristischen Eigenschaften des Kapillarelektrometers ist, dass der Abfall der Kurve fast immer fehlt. Sogar Garten, der bei der Untersuchung des *n. olphactorius* des Hechtes so schöne Resultate erhalten hatte, getraut sich nicht, den Abfall der Kurve zu bestimmen: «Ein bestimmter Zeitwert für den Abfall der negativen Schwankung lässt sich kaum angeben...»<sup>1)</sup>. In Bezug auf die mittels des Rheotoms aufgezeichneten Kurven lässt sich sagen, dass sie nur die Summe der Resultate vieler Reizungen darstellen. Schon der Mangel an Uebereinstimmung bei der Bestimmung der Periode der Aktionsstromes (0,0007—0,024 Sek.) bezeugt die Unsicherheit der mittels des Rheotoms erhaltenen Resultate. An den Kurven, die ich erhalten habe, ist ein scharfer Unterschied in dem aufsteigenden und abfallenden Teil der Kurve des Aktionsstroms wahrzunehmen. Die ganze Kurve verläuft in circa 0,03 Sek., wobei auf den aufsteigenden Schenkel 0,006—0,007 Sek. kommen. Zieht man die Geschwindigkeit der Angaben des Galvanometers und dessen Aperiodizität in Betracht, so gelangt man zu dem Schlusse, dass nicht nur Bernstein's sondern auch Hermann's für die Periode  $t$  gefundenen Zahlenwerte zu klein sind und den tatsächlichen nicht entsprechen. Am nächsten steht ihnen die von Head gefundene Zahl—0,024 Sek. Der Grund, weshalb Bernstein und Hermann so geringe Werte erhielten, versteht sich von selbst: bei der äusserst kurzen Schliessung des Stromkreises des Galvanometers entgeht in den Versuchen mit Bernstein's Rheotom, infolge der Selbstinduktion des Galvanometers, der Anfang, namentlich aber das Ende der Kurve der Beobachtung. Wir dürften uns kaum irren, wenn wir voraussetzen, dass die mittels Einthoven's Galvanometer erhaltene Zahlengrösse der wirklichen sehr nahe kommt. Jedenfalls ist der Wert 0,03 Sek. die Maximalgrenze für die Periode des Aktionsstromes, da mit Einthoven's Galvanometer etwaige unrichtige Resultate nur nach der einen Seite hin, nämlich Vergrösserung der Periode, erhalten werden können. Hauptsächlich ist es folgende Betrachtung, die zu dem Schluss leitet, dass die durch Einthoven's Galvanometer gegebene Periode die richtige ist. Betrachtet man die bei submaximaler Reizung des Nerven erhaltene Kurve (Fig. 15) näher, so gewahrt man, dass deren Periode dieselbe ist wie die der bei maximaler Reizung erhaltenen Kurve (Fig. 5), trotz der unbedeutenden Amplitude der ersteren. Ein solches Zusammentreffen wäre unmöglich, wenn das Galvanometer sehr verspätete Angaben liefern würde.

Indem wir somit zu dem Schluss gelangt sind, dass die Periode des Aktionsstromes circa 0,03 Sek. beträgt, und indem wir dessen Fortpflanzungsgeschwindigkeit zu 30 m. pro 1 Sek. annehmen, finden wir auch die Wellenlänge des Aktionsstromes, und zwar gleich 90 cm. Hieraus kann man schon einige Schlüsse bezüglich der Beobachtung des doppelsinnigen, phasischen Aktionsstromes bei der Ableitung zweier Längsschnittpunkte eines Nerven zum Galvanometer ziehen.

Bei der geringen Länge des *n. ischiadicus* des Frosches, kann man nur selten eine 2—3 cm übersteigende Entfernung zwischen den zum Galvano-

<sup>1)</sup> Garten. Beiträge zur Physiol. d. marklos. Nerven. p. 19.

meter abgeleiteten Punkten erhalten. Gewöhnlich ist dieselbe eine geringere, wodurch die von Hermann erklärte Erscheinung, die sog. Superposition, bedingt wird.

Ich erlaube mir, mich bei derselben etwas aufzuhalten. Möge die Kurve  $a b c$  (Fig. 6) eine den Nerven  $m n$  durchlaufende Welle eines Aktionsstromes,  $a d$  die zum Galvanometer abgeleiteten Punkte des Nerven sein, wobei  $a d$  im Vergleich zu  $a c$  eine geringe Grösse besitzt (in der Zeichnung  $ad : ac = \frac{1}{20}$ ); konstruieren wir graphisch eine von einem idealen Galvanometer verzeichnete Kurve. In derselben Zeichnung ist das Resultat einer solchen Konstruktion, die Kurve  $c e a$ , durch eine punktirte Linie dargestellt. Vergleicht man diese Kurve mit dem entsprechenden Photogramm (Fig. 7), welches von zwei Punkten des Längsschnitts des Nerven erhalten wurde, so sehen wir, dass sie sich wenig von einander unterscheiden. Der Unterschied wird noch geringer, wenn wir bei einer solchen Konstruktion das Verhältnis  $ad : ac$  so wählen, wie es in Wirklichkeit bei der Erhaltung der Kurve Fig. 7 der Fall war. Bei diesem Versuch war die Entfernung der Elektroden von einander ungefähr 1 cm, so dass das entsprechende Verhältniss  $ad : ac$  bis zu  $\frac{1}{90}$  vermindert werden musste.

Somit können wir folgende Schlüsse ziehen: 1) Eine diphasische Kurve eines Aktionsstroms ist das Resultat der Superposition zweier monophasischer Kurven, und zwar gerade solcher, wie sie bei der Längs-Querableitung eines Nerven zum Galvanometer erhalten werden; 2) das Studium der Aktionsströme giebt sicherere Resultate bei der Längs-Querableitung eines Nerven zum Galvanometer, da es weit schwerer und weniger zuverlässig ist eine komplizirtere, man darf wohl sagen zufällige, von der Entfernung der Elektroden abhängige, diphasische Kurve zu entziffern. Dass die monophasische Aktionskurve von dem grösseren oder geringeren Abstand der Elektroden von einander in ihren Eigenschaften keine Veränderung erfährt, erhellt aus Fig. 8 und 9, in denen dieser Abstand 11, resp. 20 mm war.

Die soeben untersuchten Kurven wurden bei der Reizung eines Nerven durch einen Oeffnungsschlag des Induktionsapparats erhalten. Es wirft sich natürlich die Frage auf, ob diese Kurven nicht durch die Abzweigungen des Reizungsstroms verunstaltet waren. Während der Versuche hatte man in der That gegen diesen Umstand zu kämpfen, insbesondere beim Erhalten der diphasischen Kurven, wenn die eine den Strom ableitende Elektrode notwendigerweise sich in der Nähe des Abschnitts befand, welcher der Reizung unterworfen wurde. Um dem Uebelstande vorzubeugen, wandte ich Hering's Methode, nämlich einen Metall (Platin) ring an; auf diesen wurde das eine Ende des Nerven gelegt, und die Elektroden wurden an den innerhalb dieses Ringes befindlichen Teil desselben angelegt. Trotz dieser Maassregel konnten bei genügender Stärke des Reizungsstroms dessen Abzweigungen auf das Galvanometer übergehen, wenn die Entfernung zwischen der gereizten Stelle und

der nächsten zum Galvanometer abgeleiteten Elektrode eine relativ geringe war. An Fig. 10 und 20 sind die Resultate solcher Uebergänge zu sehen; alle übrigen der hier angeführten Kurven weisen keine solche Verunstaltungen auf. Davon zeugen z. B. die bei verschiedenen Richtungen des Reizungsstroms erhaltenen Kurven (Fig. 11 und 12): zwischen ihnen ist kein Unterschied wahrzunehmen. Auf den Photographen scheinen diese Kurven etwas langgezogen, was von der ausserordentlichen Dämpfung des Galvanometers abhängt, da zufällig ein sehr kleiner Nervenabschnitt abgeleitet worden war.

Den besten Beweis können jedoch die monophasische (Fig. 13) und die diphasische (Fig. 14) Kurve liefern, welche bei mechanischer Reizung durch einen einzelnen Schlag des Hammers eines Heidenhain'schen Tetanomotors erhalten wurden. Eine gewisse Langgezogenheit dieser monophasischen Kurve, welche besonders an ihrer Spitze sich bemerkbar macht, findet seine Erklärung darin, dass nicht alle Nervenfasern gleichzeitig gereizt wurden. Die unvollständige Rückkehr des Galvanometers zum Nullpunkt erklärt sich durch die Verletzung des Nerven an der Reizungsstelle. Ein Vergleich diphasischer bei elektrischer (Fig. 7) und mechanischer Reizung erhaltener Kurven zeigt beinahe vollkommene Identität derselben.

Die nächste Reihe von Kurven (Fig. 15—20) zeigt die Abhängigkeit des Aktionsstromes von der Stärke der Reizung. Dieselben wurde alle von einem und demselben Präparat erhalten, wobei die Spiraldistanz des Schlittenapparats resp. 72, 57, 47, 34, 23 und  $2\frac{1}{2}$  cm war. An den 3 ersten Kurven gewahrt man ein Ansteigen der Amplitude, von der dritten an bleibt letztere konstant, obgleich der Reizungsstrom um einige hundert Mal stärker geworden <sup>1)</sup> war. Ohne auf die Erklärung dieser Erscheinung näher einzugehen, will ich nur auf eine unlängst von Gotch <sup>2)</sup> über diesen Gegenstand erschienene Arbeit hinweisen. Auf Grund seiner Versuche gelangte derselbe zu dem Schluss, dass die scheinbare submaximale Wirkung sich durch den Umstand erklärt, dass bei schwacher Reizung auch nicht alle Nervenfasern erregt sein können. Er überzeugte sich davon besonders durch einen Versuch partieller Reizung des n. ischiadicus. Indem er «maximal» nur eine der Wurzeln des plexus ischiadicus reizte, erhielt er als Resultat einen submaximalen Aktionsstrom im n. ischiadicus.

### III. Summierung zweier Reizungen.

Nachdem die Frage des Aktionsstromes bei einzelner Reizung genügend aufgeklärt war, leitete ich Versuche über Tetanisierung der Nerven ein. Als Vorversuche dienten solche zur Untersuchung der Frage von der Wirkung zweier rasch aufeinander folgender Reizungen auf einen Nerven. Als Erreger

<sup>1)</sup> Mittels Hitlay's Elektro-Dynamometer angestellte Messungen zeigten, dass die Stromstärke in der secundären Spirale ceteris paribus bei der Spiraldistanz von  $9\frac{1}{2}$  cm um 75 Mal grösser ist als bei der Spiraldistanz von 21 cm.

<sup>2)</sup> Journal of Physiol. Bd. 28, S. 394.

dienten zwei Oeffnungsschläge zweier Induktionsapparate. Die Resultate einer solchen Reizung sind durch eine Reihe von Kurven (21—24) dargestellt. Der Versuch fand in folgender Reihenfolge statt. Auf den Nerven wirkten ein: 1) ein Schlag; 2) zwei Schläge zu gleicher Zeit; 3) zwei Schläge mit sehr kurzer (0,0005 Sek.) Zwischenpause; 4) zwei Schläge mit einer Zwischenpause von  $\frac{1}{400}$  Sek. Als Resultat sehen wir eine beständig anwachsende Amplitude der Kurve. Dieselbe Erscheinung bieten die Kurven 25—27. Das Anwachsen der Kurvenhöhe bei zweimaliger Reizung nach sehr kurzer Zwischenpause (weniger als 0,0005 Sek.) in Betracht ziehend, werden wir kaum gegen den tatsächlichen Stand der Dinge verstossen, wenn wir behaupten, dass es ein «kritisches Intervall» in Gotch's Sinne <sup>1)</sup> nicht giebt, und dass zwei Reizungen sich stets summiren, in welcher kurzen Zwischenpausen sie auf einander auch folgen mögen. Hier sind zwei Einwendungen möglich: 1) es können zwei Reizungen wie eine einzige, nämlich die stärkere wirken; 2) der Nerv kann in der zwischen zwei Versuchen verflossenen Zeit irgend welche Veränderungen erfahren haben. Die erste Einwendung fällt bei Betrachtung der Kurve Fig. 22 von selbst weg: zwei Reizungen wirkten hier gleichzeitig, und die Kurve unterscheidet sich ihrer Höhe nach durch nichts von der vorhergehenden, die bei einer einzigen Reizung erhalten wurde. Andererseits sahen wir schon, dass eine Reizung, welche die maximale übertrifft, um einige hundert Mal verstärkt werden kann, ohne auf die Höhe der Kurve einen Einfluss auszuüben. Die zweite Einwendung wird durch folgende Betrachtung wiederlegt: ich versuchte von einem und demselben Präparat Kurven in gewissen Zeitintervallen (z. B. alle halbe Stunde) zu erhalten, um zu sehen, wie eine Abschwächung des Demarkationsstroms auf die Kurve einwirkt. Es erwies sich, dass die Amplitude der Kurve allmähig, doch um ein sehr Geringes abnimmt. Dabei konnte der Demarkationsstrom mehr als um die Hälfte schwächer werden. Diese Abnahme der Amplitude des Aktionstroms lässt sich, wie mir scheint, zum Teil durch eine allmähige unbedeutende Eintrocknung des Präparats und folglich eine Vergrösserung des Ohm'schen Widerstands des Nerven erklären <sup>2)</sup>. Die auf Summierung der Reizungen bezüglichen Versuche wurden in obenbeschriebener Reihenfolge ausgeführt, weshalb der Einfluss der Zeit sich hier nur durch Verringerung, nicht aber durch Vergrösserung der Amplituden der summirten Kurven kundgeben konnte.

Somit existirt bei Zimmertemperatur (18—19° C.) kein «kritisches Intervall». Sollte dasselbe zu kurz sein, um bemerkt werden zu können? Gotch's Versicherung nach, soll dieses Intervall bei Abkühlung des Nerven grösser werden.

<sup>1)</sup> Journ. of Physiol. V. 23 p. XXII—XXIII; V. 24 p. 410.

<sup>2)</sup> Es sei bemerkt, dass ich bei meinen Versuchen nur in ausschliesslichen Fällen den Nerven mit Kochsalzlösung zu benetzen brauchte, da in der zweckmässig eingerichteten feuchten Kammer Austrocknen während 3—4 Stunden nicht beobachtet wurde.

#### IV. Wirkung der Abkühlung auf den Aktionsstrom der Nerven.

Um diesen Einfluss zu untersuchen, musste eine Abkühlungskammer benutzt werden. Der Nerv sammt den Elektroden, auf denen er lag, wurde in eine aus Kupfer gefertigte Kammer mit Doppelwänden, zwischen welchen sich Eis befand, gebracht. Die eine der Wände war aus Holz und diente dazu, die Elektroden zu stützen. Das Thermometer zeigte  $1,5^{\circ}$  C. in der Kammer.

Die Kurven Fig. 8 und 28 geben einen Begriff von der Wirkung der Abkühlung auf den Aktionsstrom des Nerven. Die erste davon wurde bei  $19^{\circ}$  C. vor der Eintragung in die Kühlkammer, die zweite ceteris paribus 45 Min. nach der Eintragung bei  $1,5^{\circ}$  C. erhalten. Ein Vergleich dieser Kurven zeigt einen bedeutenden Unterschied in der Grösse der Amplituden. Dieser Umstand kann nur in der Verstärkung der elektromotorischen Kraft des Aktionsstroms der Nerven bei der Abkühlung eine Erklärung finden. Tatsächlich würde diese Vergrösserung noch bedeutender sein, wenn bei der Abkühlung der Ohm'sche Widerstand nicht auch anwüchse.

Kontrollversuche zeigten, dass bei der Abkühlung von  $20^{\circ}$  bis  $1,5^{\circ}$  C. der Widerstand der Nerven ungefähr um die Hälfte anwächst. Das erhaltene Resultat steht in direktem Widerspruch mit denjenigen der sowohl von Boruttau <sup>1)</sup> als auch von Herrik <sup>2)</sup> und Gotch <sup>3)</sup> mittels des Kapillarelektrometers angestellten Versuche. Die Ursache dieses Widerspruchs liegt, wie mir scheint, in der Vergrösserung des Widerstands des Nerven bei dessen Abkühlung. Die Bewegung des Kapillarelektrometers wird in der That bei Vergrösserung des äusseren Widerstands stets verlangsamt, was bei der kurzen Dauer der Erscheinung Verminderung der Kurvenhöhe nach sich zieht. Ein Vergleich derselben Kurven (Fig. 8 und 28), zeigt, wie gross die Wirkung der Abkühlung auf die Periode des Aktionsstroms der Nerven ist: dieselbe wächst um ein Unbedeutendes an.

An denselben Kurven gewahrt man die Verminderung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Aktionsstroms in dem Nerven nach dessen Abkühlung. Nimmt man den Aktionsstrom als den Ausdruck der Nerventhätigkeit an, so dient der obenbeschriebene Umstand nochmals als Einwendung gegen die vor kurzem von Weiss <sup>4)</sup> zum Beweise, dass die Temperatur auf die Verbreitungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven keine Wirkung ausübt, gemachten Versuche. Aus Fig. 28 ersieht man, dass zwischen dem Moment der Reizung und dem Beginn des Aufstiegs der Kurve ungefähr 0,0025 Sek. vergehen, und da zwischen der Reizungsstelle und dem nächsten Ableitungselektroden im vorliegenden Fall der Abstand 18—19 mm betrug, so beträgt die

<sup>1)</sup> Pfl. Arch. B. 84, S. 309.

<sup>2)</sup> Amer. Journ. of Physiol. IV. S. 301.

<sup>3)</sup> Journ. of Physiol. V. 28, S. 395.

<sup>4)</sup> Compt. rend. d. la Soc. d. biol. 1900 p. 51; 1902 p. 1386; 1903 p. 31.

Geschwindigkeit  $v$  bei  $1,5^{\circ}$  C. ungefähr 7—8 m in 1 Sek. Ist diese Grösse bekannt, so ergibt sich auch sogleich die Wellenlänge: 20—25 cm.

Kehren wir nun zu der Untersuchung der Summierung der Reizungen an dem abgekühlten Nerven zurück. Aus einer Reihe von Kurven (Fig. 29, 30, 31), wo die Resultate zuerst einer Reizung, dann zweier Reizungen in verschiedenen Zeitintervallen abgebildet sind, ersehen wir, dass Summierung im Sinne von Amplitudenvergrößerung nirgend stattgefunden hat. Man kann voraussetzen, dass die Abkühlung bis  $1,5^{\circ}$  C. den Nerven in den Zustand höchster, maximaler Erregbarkeit versetzt hat, wenn Summierung der Reizungen nicht mehr stattfinden kann.

Es sei hier noch eines Umstandes erwähnt, der gleichfalls mit der erhöhten Empfindlichkeit des Nerven verknüpft ist. Vergleicht man die Kurven von Aktionsströmen, die einerseits von frischgefangenen, andererseits von solchen Fröschen, die ungefähr einen Monat lang gehungert hatten, bei anderweitigen gleichen Bedingungen herrührten, so gewahrt man bedeutende Verstärkung der elektromotorischen Kraft des Aktionsstromes bei den hungernden Fröschen. Die Kurven Fig. 25, 26 geben einen Begriff von einer solchen Verstärkung.

## V. Aktionsstrom des tetanisirten Nerven.

Wenden wir uns jetzt der Betrachtung der beim Tetanisiren der Nerven erhaltenen Kurven zu.

Anfänglich wurde der Nerv mittels eines Induktionsapparats tetanisirt, in dessen primären Kreis ein Näff'scher Unterbrecher eingeschaltet war. Die Kurven 32 und 33 zeigen das Resultat einer 50—100-maligen Reizung pro 1 Sek., wobei ersichtlich ist, dass sowohl die Schliessungs- als die Oeffnungsschläge jedesmal eine neue Zacke an der Kurve hervorbringen. Die ganze Kurve befindet sich überhaupt über der Abszissenaxe.

Ein eben solches Bild (Fig. 34) beobachtet man auch in dem Falle, wenn eine 100 Doppelschwingungen gebende Stimmgabel als Unterbrecher dient, der Nerv somit 200 Reizungen pro Sek. erhält. Die Summierung der Reizungen giebt sich durch einen bedeutenden Aufstieg der Kurve über die Abszissenaxe kund. Beim Uebergang zur 400-maligen Reizung pro 1 Sek. (Stimmgabel mit 200 Doppelschwingungen) erscheint schon ein glatter Tetanus (Fig. 35). Das höchste Interesse bieten die Kurven, wenn die Zahl der Reizungen 1000-mal pro 1 Sek. (Stimmgabel mit 500 Doppelschwingungen) erreicht hatte. Die Kurve Fig. 36 stellt einen anfänglichen Tetanus dar. Zuerst findet ein sehr starker Aufstieg der Kurve statt, der von der Summierung der Reizungen abhängt. Wir sehen, dass die Kurve keine Zacken hat und allmähig zur Abszissenaxe abfällt. Fährt man mit der Reizung fort, so nimmt diese Kurve schon einen ganz anderen Charakter an, wie das 6 Minuten nach Beginn des Tetanus erhaltene Photogramm Fig. 37 zeigt. Fast denselben Charakter besitzt die 12 Minuten nach Beginn des Tetanisirens erhaltene Kurve (Fig. 38). Wir sehen also, dass die Kurve des Aktionsstroms bei der Reizung eines

Nerven durch sehr schnell aufeinander folgende Schläge anfänglich eine ganz glatte Linie, ohne die geringsten Zacken, vorstellt, in der Folge aber einen sehr unregelmässigen Charakter annimmt. Diese Unregelmässigkeiten dürften sich nur durch Unregelmässigkeit der Erscheinungen im Nerven selbst erklären lassen. In der Tat, der Einfluss einer etwaigen Unregelmässigkeit in der Reizungsstärke muss auf Grund obenangeführter Betrachtungen ausgeschlossen werden, da eine etwas höhere als maximale Reizung angewandt wurde, folglich eine Verstärkung oder Abschwächung derselben durch die Form der Kurve sich nicht kundgeben konnte. Ein Einfluss von Abzweigungen des zur Reizung dienenden Stroms konnte auch nicht stattfinden, da ein solcher bei anderen, sogar weniger günstigen, Bedingungen bei der Reizung von mir nicht beobachtet wurde.

Die nächstfolgende (Fig. 39) Kurve giebt einen Begriff von dem Verlauf eines kurz andauernden Tetanus, bei derselben Anzahl von Reizungen pro Sekunde, und die Kurve Fig. 40, 41 zeigt das Ende eines Tetanus, welcher 10 Minuten gedauert hatte. Wir sehen, dass das Ende eines nach langer Reizung erzeugten Tetanus bei weitem langsamer als nach kurzer Reizung vor sich geht.

Bei Betrachtung der soeben beschriebenen Kurven drängt sich uns unwillkürlich eine gewisse Analogie zwischen einem anhaltenden Tetanus der Muskeln und dem Gange der Kurve des Aktionsstroms eines Nerven bei dessen Tetanisierung auf. Hier wie dort fängt die Kurve an, nach einem steilen Aufstieg, langsam zur Abszissenaxe herabzusteigen, worauf sie eine Reihe unregelmässiger Zacken bildet. In beiden Fällen geht nach längerem Tetanisiren der Abstieg langsamer vor sich. In Betreff des Muskeltetanus zeigt ein solcher Charakter der Kurve Ermüdung des Muskels. Es unterliegt keinem Zweifel, dass die im Nerven stattfindenden Vorgänge, sofern sie sich durch Aktionsströme kundgeben, nicht frei von den Folgen vorhergegangener Tetanisierung sind. Die Analogie mit den Muskeln kann auch noch weiter geführt werden. Ein von dem Organismus abgetrennter Muskel besitzt die Fähigkeit, sich von der Tetanisierung zu erholen, wenn auch nicht vollständig. Dasselbe kann an dem Aktionsstrom eines Nerven beobachtet werden. Die nächstfolgende Kurve (Fig. 42) zeigt das Resultat der Tetanisierung eines Nerven nach vorangegangener längerer Tetanisierung und kurzer Ruhe. Wir sehen hier, dass diese Kurve ganz ähnlich der Kurve des Tetanus eines frischen Nerven (Fig. 36) ist, nur ist die Höhe des anfänglichen Aufstiegs viel geringer und der Abstieg zur Abszissenaxe geht etwas schneller vor sich. Fig. 43 zeigt noch eine Kurve, die beim Tetanisiren eines Nerven mittels eines Telephons erhalten wurde, auf welches eine Orgelpfeife, welche ungefähr 900 Schwingungen pro 1 Sek. machte, einwirkte. Diese Kurve hat ganz denselben Charakter wie die vorhergehenden. Die geringe Höhe des Aufstiegs hängt davon ab, dass die Reizung eine submaximale war, was ein Kontrollversuch der Reizung eines Muskels durch den Nerven ceteris paribus zeigte. Bei Tetanisierungsversuchen an Nerven bemerkte ich überhaupt, dass die negative Schwankung des Nervenstroms in den ersten Stadien der Tetanisierung um so schneller abnimmt, je mehr Reizungen pro Sek. kommen.

Zum Schluss mögen hier noch einige Worte über die elektromotorische Kraft sowohl des eigenen Stroms des ruhenden Nerven bei Längs-Querableitung

als auch des Aktionstroms gesagt sein. Der ruhende Strom hatte die gewöhnliche Spannung zwischen 0,01 und 0,018 Volt und wurde nach der Kompensationsmethode bestimmt. Bei allen Versuchen wurde mit der Zeit bedeutende Verminderung der Spannung des ruhenden Stromes wahrgenommen. Nach  $1\frac{1}{2}$ —2 Stunden hatte die Spannung sich ungefähr um die Hälfte vermindert; darauf ging die Verminderung in verlangsamtem Tempo und erreichte etwa nach 20 Stunden den Nullpunkt, wonach die Richtung des Ruhestroms stets wechselte. Die Spannung dieses entgegengesetzten Stromes war eine verhältnissmässig sehr geringe, nicht über 0,0003 Volt. Ein frischer Querschnitt stellte den ruhenden Strom in höherem oder geringerem Maasse, je nachdem der Nerv irgend welchen schädlichen Einflüssen, z. B. dem Austrocknen, ausgesetzt gewesen war oder nicht, wieder her.

Was die Spannung des Aktionsstromes anbetrifft, so wurde dieselbe bei einer einzelnen Reizung auf 0,0008—0,0012 Volt berechnet, wenn der Versuch bei Zimmertemperatur ausgeführt wurde. Bei Abkühlung des Nerven bis  $1,5^{\circ}$  C. erreichte die elektromotorische Kraft des Stroms 0,0035 Volt. Die angeführten Zahlengrössen können z. B. an den Kurven 5 und 29 geprüft werden, wenn die obenerwähnte Empfindlichkeit des Galvanometers bekannt ist und man in Betracht zieht, dass der Widerstand des Nerven im ersten Fall etwa 20000, im zweiten 30000 Ohm betrug. Daraus folgt, dass die elektromotorische Kraft im Mittel 15% der Kraft des Demarkationsstroms eines frisch querdurchschnittenen Nerven ausmacht. Wenn Bernstein und nach ihm Hermann seiner Zeit fanden, dass der Aktionsstrom den Ruhestrom an Stärke übertreffen kann, so dürfte ein solches Resultat der Unvollkommenheit der damaligen Methoden zuzuschreiben sein. Die Abzweigungen des zur Reizung benutzten Stroms geben sich kund gleichviel, ob das Galvanometer eine grosse oder relativ geringe Empfindlichkeit besitzt. Mir dünkt, dass das Unterbinden des Nerven mit einem benetzten Faden noch kein unerschütterlicher Beweis für das Fehlen von Abzweigungen des reizenden Stromes ist, da der Faden selbst, den Stromverlauf stark verändern kann.

Nach späteren Angaben von Gotch und Burch <sup>1)</sup> beträgt die Spannung des Aktionstroms 0,032 Volt, d. h. übertrifft die Spannung des ruhenden Stromes wieder an Grösse. Ich wage es nicht zu behaupten, dass die Versuche dieser Autoren ganz frei von demselben Uebelstande sind, um so mehr als bei Gotch's <sup>2)</sup> Photogrammen die Einwirkung von Abzweigungen des Reizungsstromes unzweifelhaft wahrnehmbar sind.

Ich erwähnte schon, dass ich bei meinen Versuchen mich eines Herzing'schen Ringes bediente. Von der vorzüglich schützenden Wirkung dieses Ringes hatte ich mich schon während meiner Vorversuche bei der Einrichtung des Galvanometers überzeugt. Auf Fig. 44 sind die Resultate der einzelnen Reizung eines Nerven durch einen Induktionsschlag bei Anwendung des He-

---

<sup>1)</sup> Proceed. Royal. Soc. V. 73, p. 300.

<sup>2)</sup> Journ. of Physiol. V. 28, p. 38.

ring'schen Ringes (Kurve *a*) und nach Entfernung dieses letzteren (Kurve *b*) dargestellt. Der Unterschied zwischen diesen Kurven ist deutlich genug.

Bei Betrachtung der Kurven des Aktionsstromes, welche bei einer einzelnen Reizung erhalten wurden (z. B. Fig. 17, 18), sieht man, dass bei Beendigung des Aktionsstromes die Kurve öfters den Wechsel der Stromrichtung anzeigt. Diese Erscheinung ist nie an einem ganz frischen, sondern fast immer an einem Nerven beobachtet worden, der schon mehr als einmal gereizt worden war, und dabei sogar nach einem frischen Querschnitt. Die Ursache dieser Erscheinung lässt zwei Voraussetzungen zu: dieselbe ist entweder ein Ausdruck von Diphasigkeit oder eine positive Nachwirkung. Die erste dieser Voraussetzungen ist kaum annehmbar, da eine solche Annahme es notwendig machen würde eine gar zu grosse Periode des Aktionsstromes zuzugeben, was mit anderen Versuchen im Widerspruch steht. Eher ist die zweite Annahme zulässig, um so mehr, als ich bei meinen Versuchen stets eine positive Nachwirkung in Hering's Sinne, d. h. nach Beendigung der Tetanisierung des Nerven, beobachtet habe.

### Erklärung der Abbildungen.

#### Tafel I.

Fig. 1. Schematischer Durchschnitt des dem Galvanometer zugrunde gelegten Elektromagneten.

Fig. 2. Rahmen zur Befestigung des Fadens; Länge des Fadens  $s=10$  cm.

Fig. 3. Ausschlag des Fadens beim Schliessen des Gleichstroms. 1 mm der Abweichung des Fadens entspricht einem Strom von  $3 \cdot 10^{-9}$ . Von rechts nach links zu lesen.

Fig. 4. Einrichtung des beweglichen Teils des Galvanometers.

Fig. 5. Kurve des Aktionsstroms bei einer einzelnen Reizung durch einen Induktionsschlag. Der Moment der Reizung ist durch den Schatten des Hebels eines Pflüger'schen Hammers und auch durch die Spur eines Funkens (ein vertikaler heller Streifen *a*) angezeigt. Widerstand des abgeleiteten Theils des Nerven—18000 Ohm. Elektromotorische Kraft des Aktionsstroms—0,0008 Volt. Längs-Querableitung. Kurve von rechts nach links zu lesen.

Fig. 6. Konstruktion der diphasischen Kurve *a e c* aus der monophasischen *a b c*.

#### Tafel II.

Fig. 7. Diphasische Kurve bei Reizung mit einem Induktionsschlag. Diese Kurve wird wie alle nachfolgenden von links nach rechts gelesen. Der Reizungsmoment wird durch den Hebel angezeigt.

Fig. 8 u. 9. Die Länge des zum Galvanometer abgeleiteten Nervenabschnitts betrug 11 mm (Fig. 8) und 20 mm (Fig. 9). Temp. 19° C.

Fig. 10. Kurve des Aktionsstroms bei sehr stark reizendem Strom. Veränderung der Kurve durch Abzweigungen des Induktionsstroms, am Gipfel der Kurve in *a* zu sehen.

Fig. 11 u. 12. Reizung durch einen Induktionsschlag in aufsteigender (Fig. 11) und absteigender (Fig. 12) Richtung.

Fig. 13 u. 14. Monophasische und diphasische Kurven bei mechanischer Reizung (durch einen einzelnen Schlag mit dem Tetanomotor). Die Zeit durch eine (100 Doppelschwingungen pro 1 Sek.) Stimmgabel angezeigt.

Fig. 15. Submaximale Reizung. Spiralendistanz des Induktionsapparats—72 cm.

#### Tafel III.

Fig. 16, 17, 18, 19 u. 20. Dasselbe Präparat wie im vorigen Versuch. Successive allmälige Verstärkung der Reizung. Spiralendistanz—57, 47, 34, 23 und 2½ ctm.; die letzte Kurve (20) durch Abzweigungen des Induktionsstroms verändert.

Fig. 21, 22, 23 u. 24 (Taf. IV). Zur Frage der Summierung der Reizungen: 1) ein Induktionsschlag im Moment *a* (Fig. 21); 2) zwei Schläge von zwei Bobinen in demselben Moment (Fig. 22); 3) zwei Schläge mit weniger als 0,0005 Sek. Zeitintervall (Momente *a* und *b* Fig. 23); 4) zwei Schläge mit 0,0025 Sek. Zeitintervall. Dasselbe Präparat und gleiche Bedingungen während der ganzen Dauer des Versuchs.

#### Tafel IV.

Fig. 24. Erklärung s. oben in Taf. III.

Fig. 25, 26 u. 27. Zur Frage der Summierung der Reizungen. Nerv eines Frosches, der 1 Monat gehungert hatte. Eine Reizung (Fig. 25); zwei Reizungen mit 0,003 Sek. Zeitintervall (Fig. 26, nur die zweite Reizung durch die Spur des Funktions *b* angezeigt); zwei Reizungen mit 0,008 Sek. Zeitintervall.

Fig. 28. Einzelne Reizung eines bis 1,5° C. abgekühlten Nerven. Dasselbe Präparat und gleiche Bedingungen wie Versuch Fig. 8.

Fig. 29, 30 u. 31 (Taf. V). Zur Frage der Summierung der Reizungen. Bis 1,5° C. abgekühlter Nerv. Maximale elektromotorische Kraft des Aktionsstroms (Fig. 29) 0,0032 Volt; Widerstand des zum Galvanometer abgeleiteten Nervenabschnitts 30,000 Ohm. Eine Reizung in *a* (Fig. 29); zwei Reizungen in *a* und *b* (Fig. 30 u. 31). Die Zeit durch eine (100 Doppelschwingungen pro 1 Sek.) Stimmgabel angezeigt.

#### Tafel V.

Fig. 31. Erklärung s. oben in der Erklärung zu Taf. IV.

Fig. 32 u. 33. Tetanische Reizung durch den Induktionsstrom; Näff's Unterbrecher gab 25 und 50 volle Schwingungen. Die Schliessungs- und Oeffnungsschläge geben jedesmal einen neuen Aufstieg der Kurve.

## Tafel VI.

Fig. 34 u. 35. Tetanische Reizung durch den Induktionsstrom; als Unterbrecher dienten Stimmgabeln mit 100 und 200 Doppelschwingungen pro 1 Sek. Die Zeit durch eine Stimmgabel mit 100 Doppelschwingungen angezeigt. Kurve 34 bei der Reproduktion verunstaltet.

## Taf. VI und VII.

Fig. 36. Tetanische Reizung des Nerven. Unterbrecher—eine Stimmgabel mit 500 Doppelschwingungen. Anfangsmoment des Tetanus. Die Zeit durch eine Stimmgabel mit 100 Doppelschwingungen angezeigt.

Fig. 37 u. 38. Fortsetzung des Tetanus 6 und 12 Minuten nach dem Beginn; Unterbrecher—eine Stimmgabel mit 500 Doppelschw. Die Zeit durch eine Stimmgabel mit 50 Doppelschw. angezeigt.

Fig. 39. Kurze Tetanisierung; das Verfahren dasselbe wie in Fig. 36.

Fig. 40 u. 41. Ende des lange andauernden Tetanus. Unterbrecher—eine Stimmgabel mit 500 Doppelschw.

Fig. 42. Tetanus nach vorhergegangener längerer Tetanisierung. Die übrigen Bedingungen wie bei Versuch Fig. 36.

Fig. 43. Tetanische Reizung durch Ströme von einem durch eine Orgelpfeife in Bewegung gesetzten Telephon.

Fig. 44. Schützende Wirkung von Hering's Ring: a) Kurve bei Reizung durch einen Oeffnungsschlag; b) und c) bei Hinwegnahme des Hering'schen Ringes. Induktionsschläge in verschiedenen Richtungen. 100-fache Vergrößerung des Mikroscoops. (Taf. V).

---

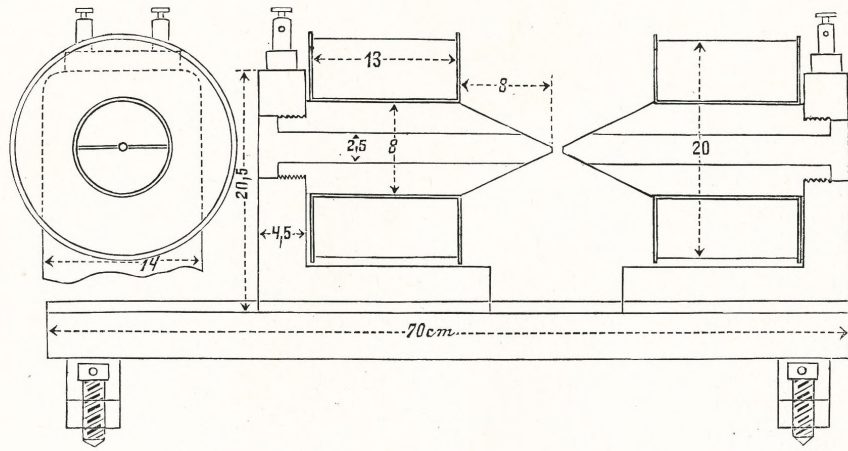


Fig. 1.

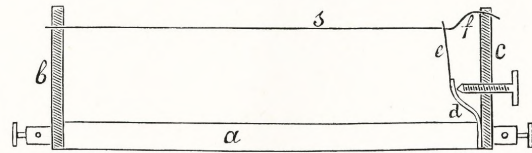


Fig. 2.

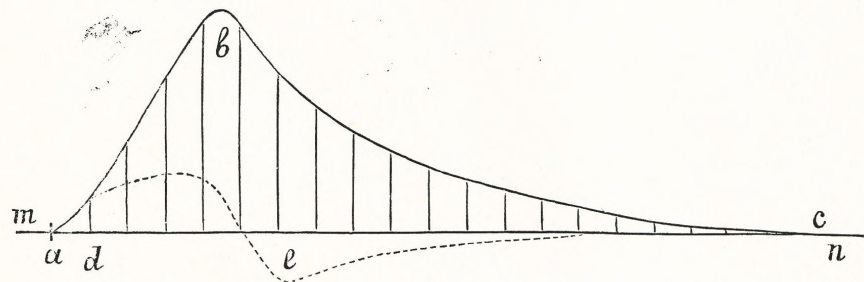


Fig. 6.

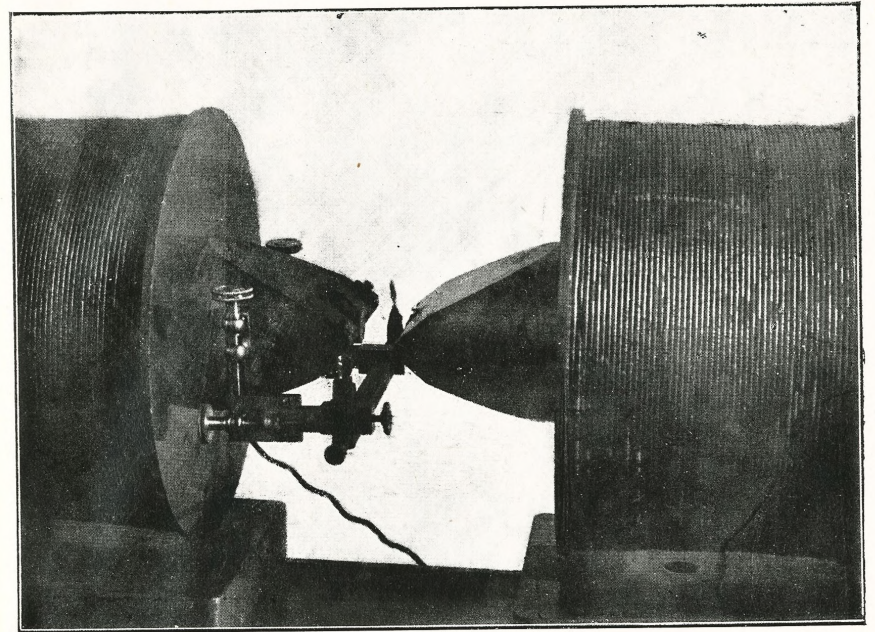


Fig. 4.

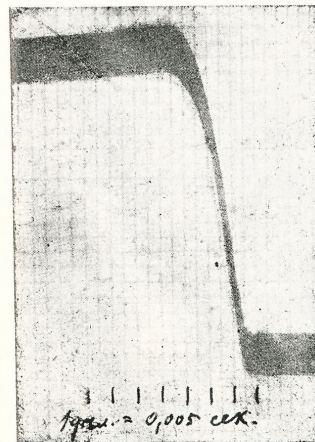


Fig. 3.

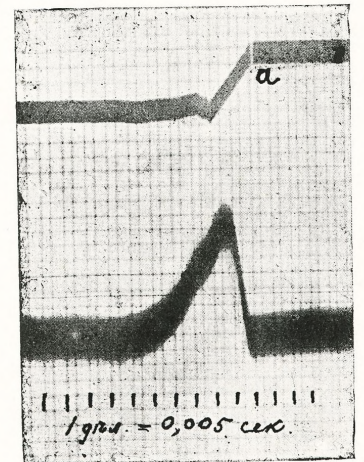


Fig. 5.

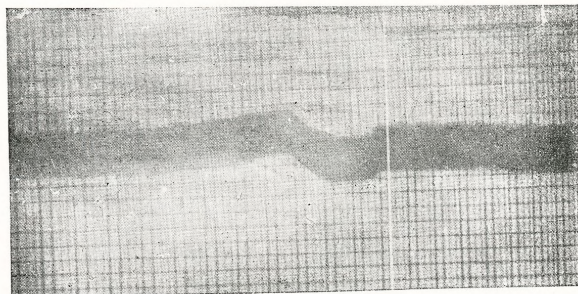


Fig. 7.

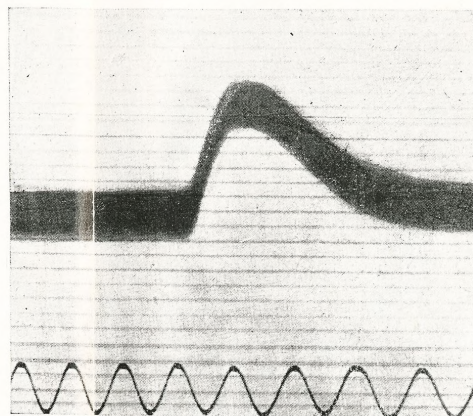


Fig. 13.

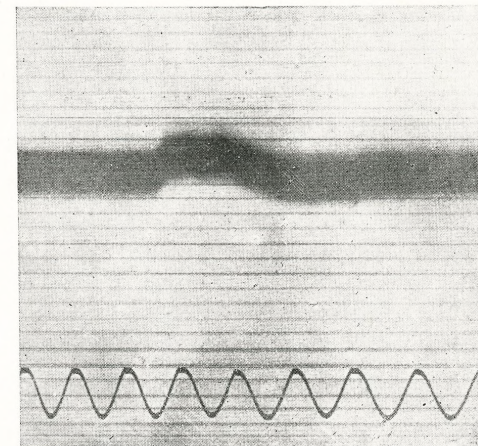


Fig. 14.

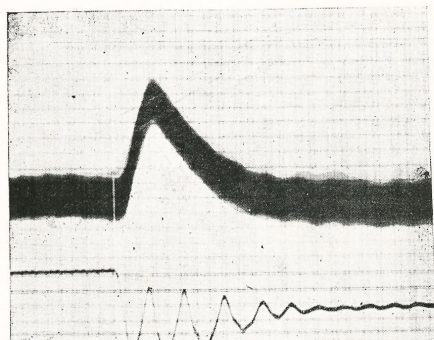


Fig. 8.

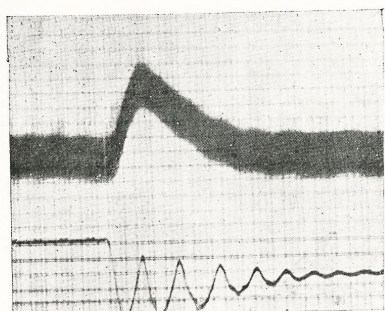


Fig. 9.

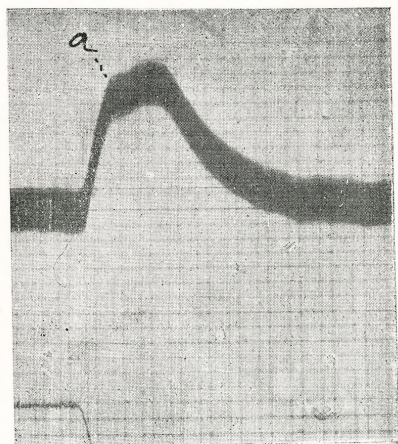


Fig. 10.

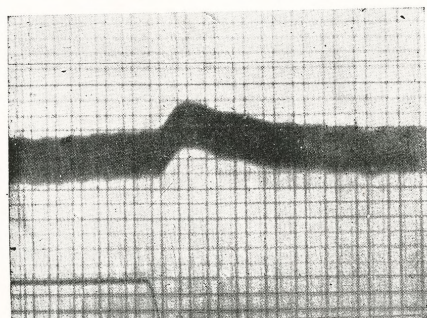


Fig. 15.

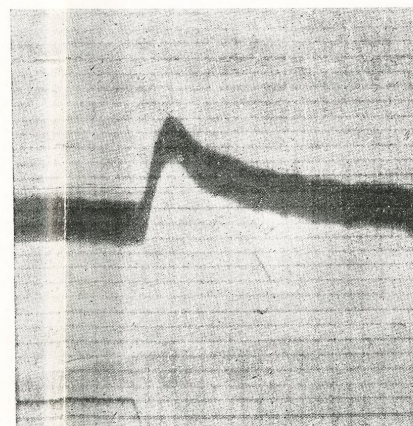


Fig. 11.

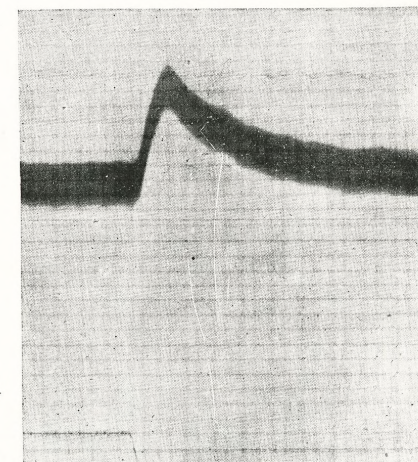


Fig. 12.

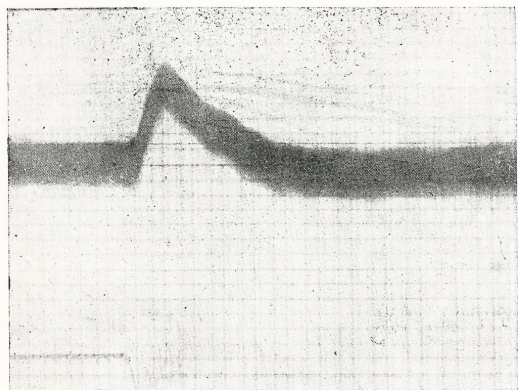


Fig. 16.

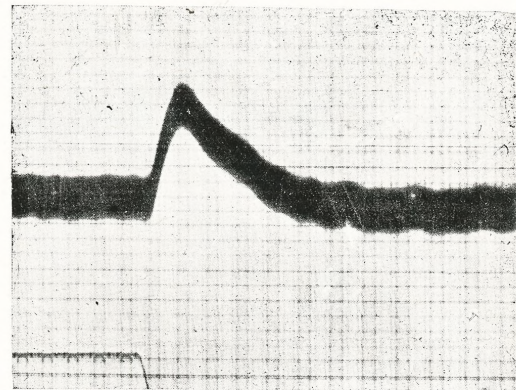


Fig. 19.

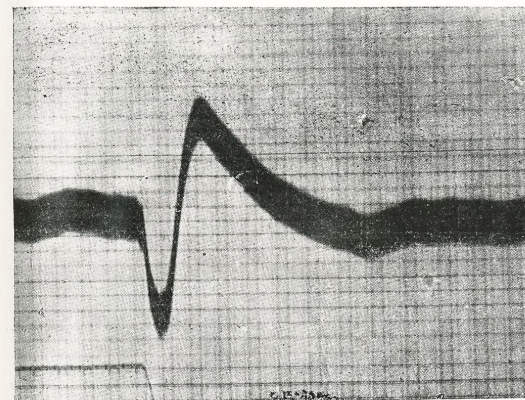


Fig. 20.

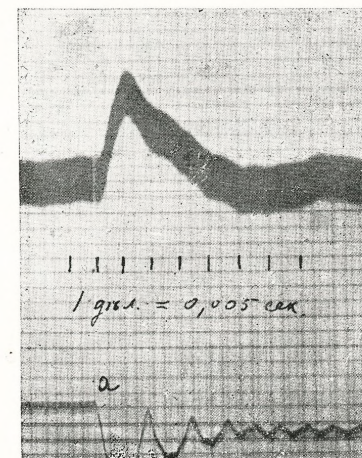


Fig. 21.

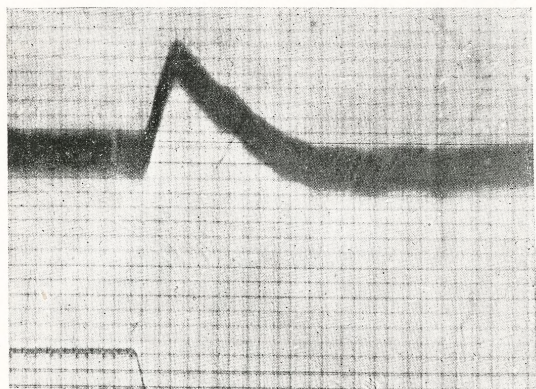


Fig. 17.

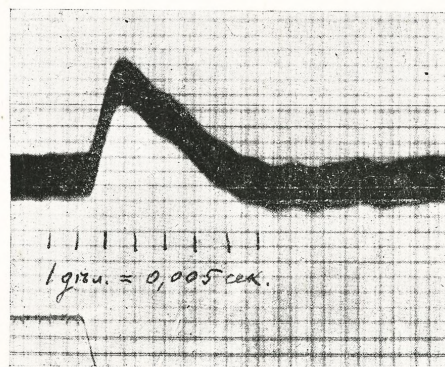


Fig. 18.

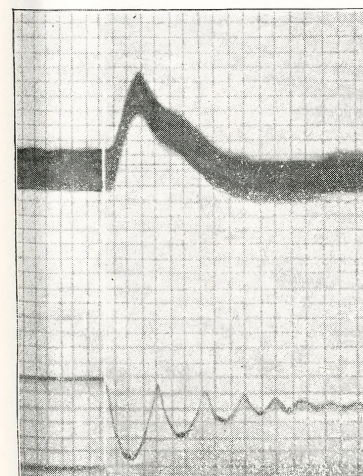


Fig. 22.

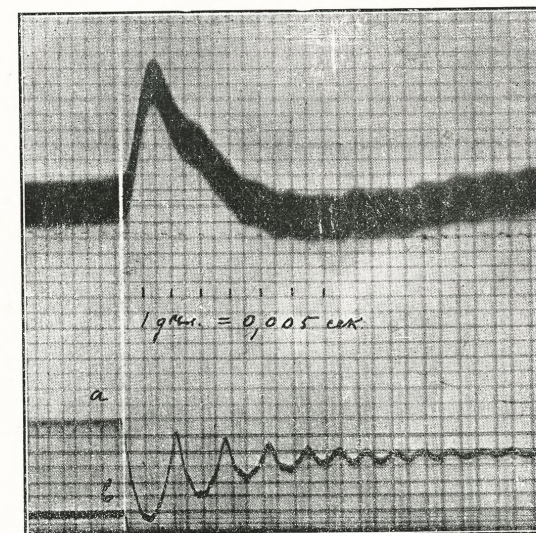


Fig. 23.

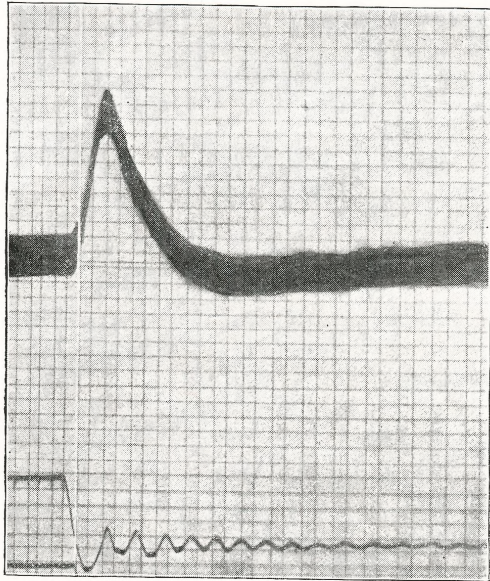


Fig. 24.

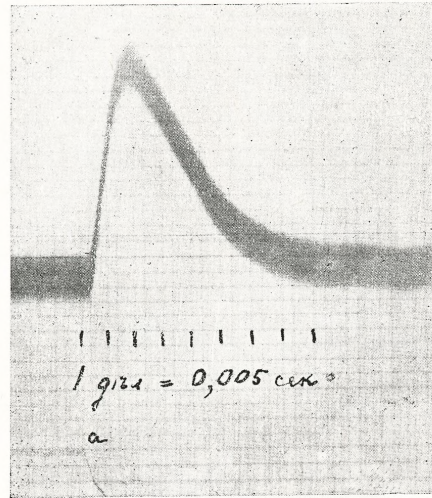


Fig. 25.

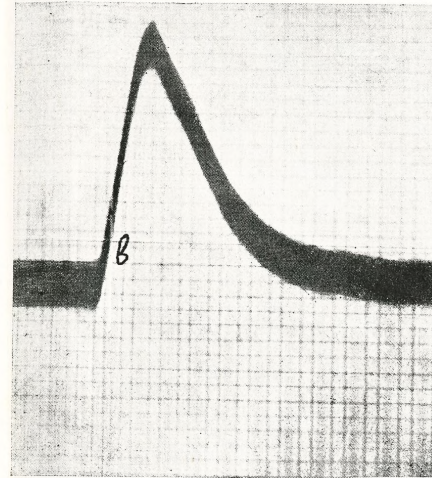


Fig. 26.

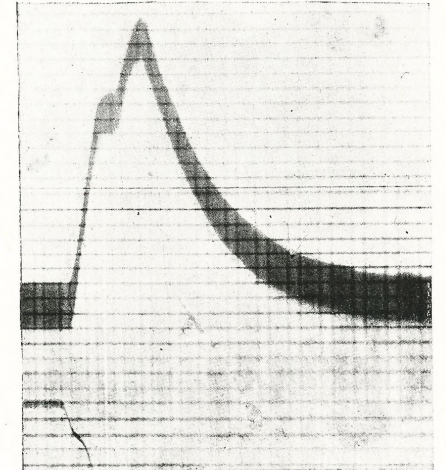


Fig. 27.

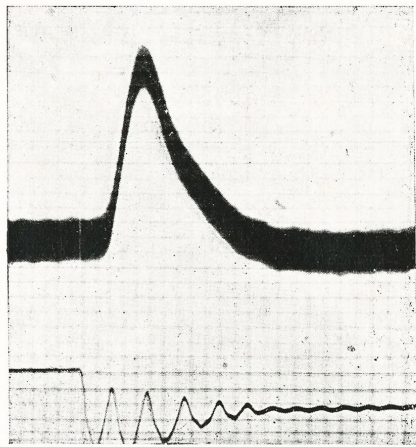


Fig. 23.

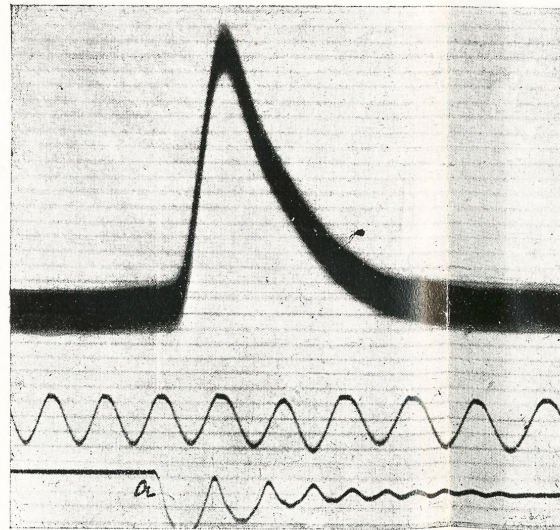


Fig. 29.

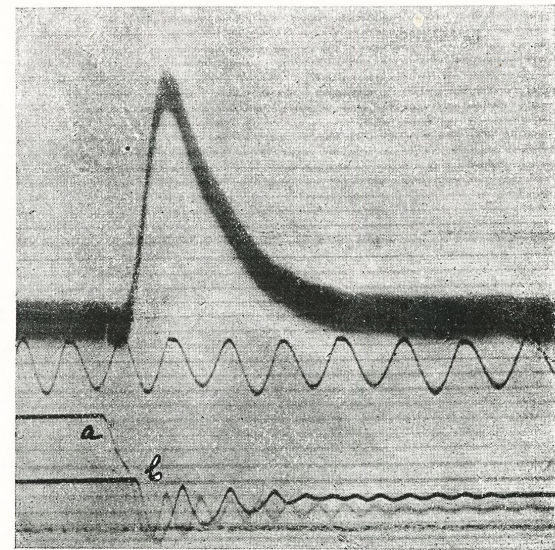


Fig. 30.

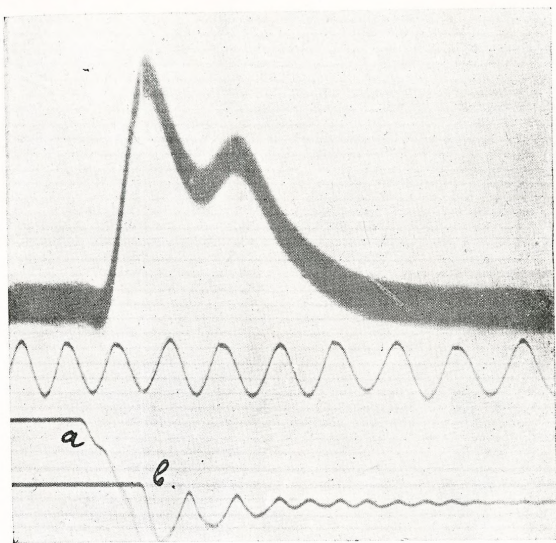


Fig. 31.

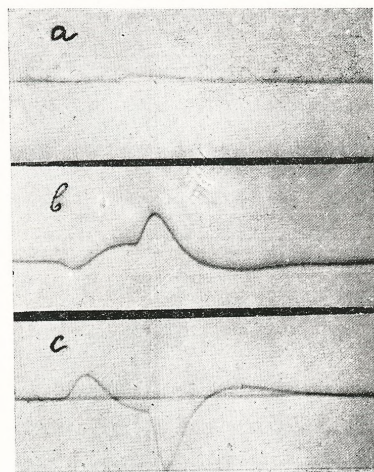


Fig. 44

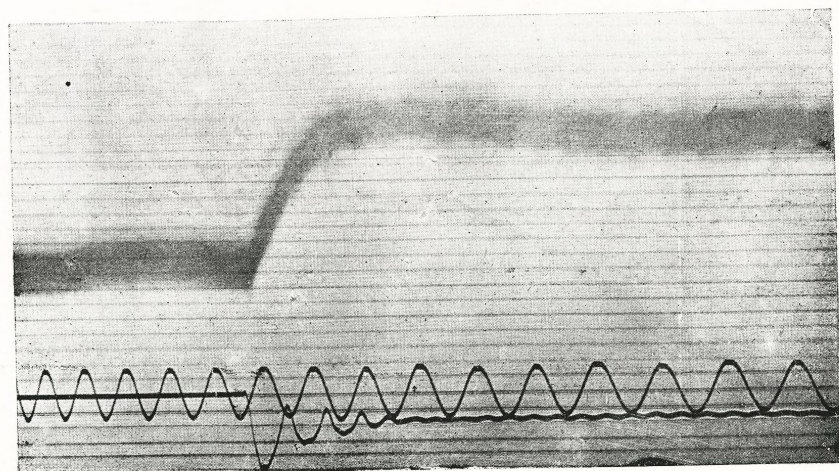


Fig. 35.

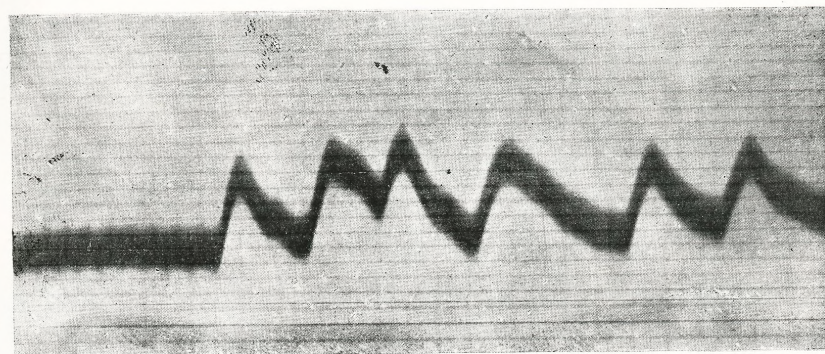


Fig. 32

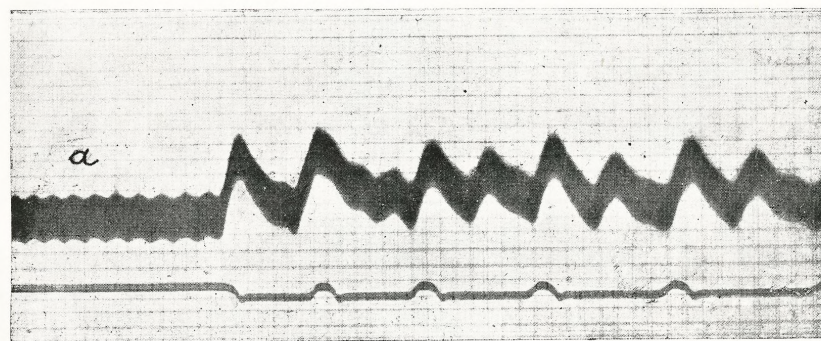


Fig. 33.

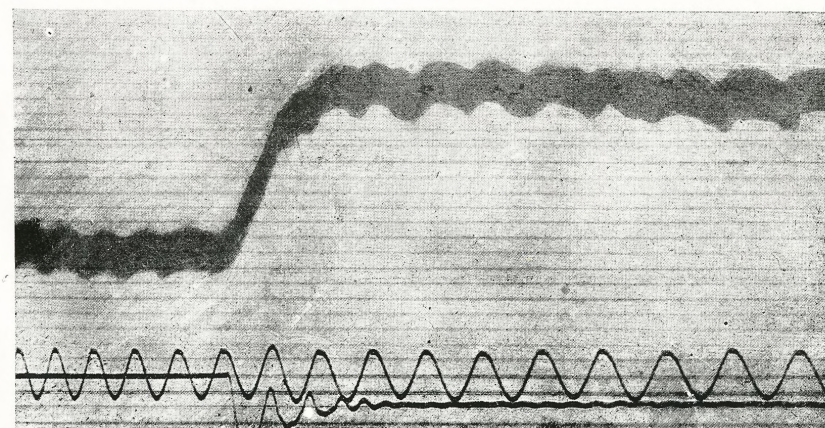


Fig. 34.

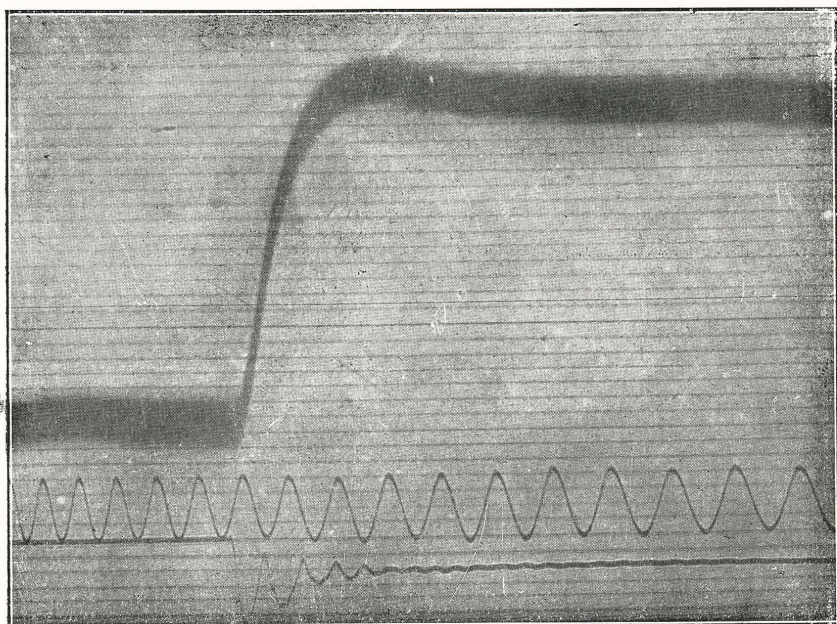


Fig. 36.

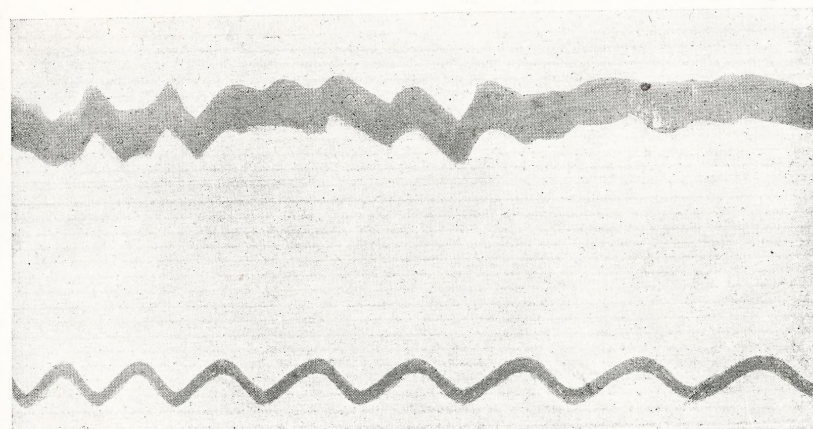


Fig. 37.

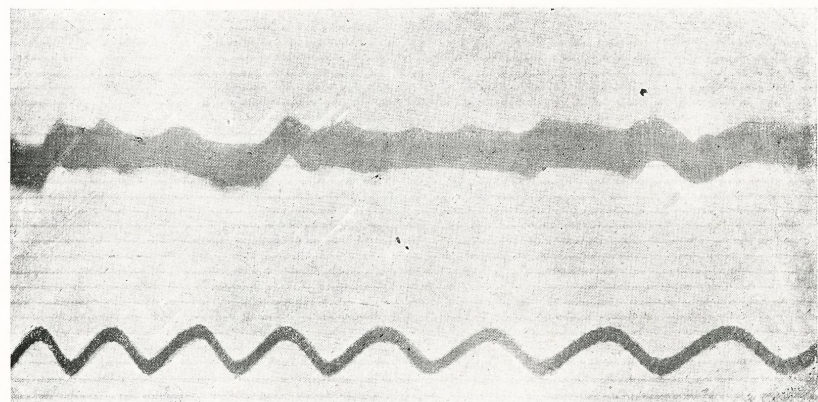


Fig. 38.

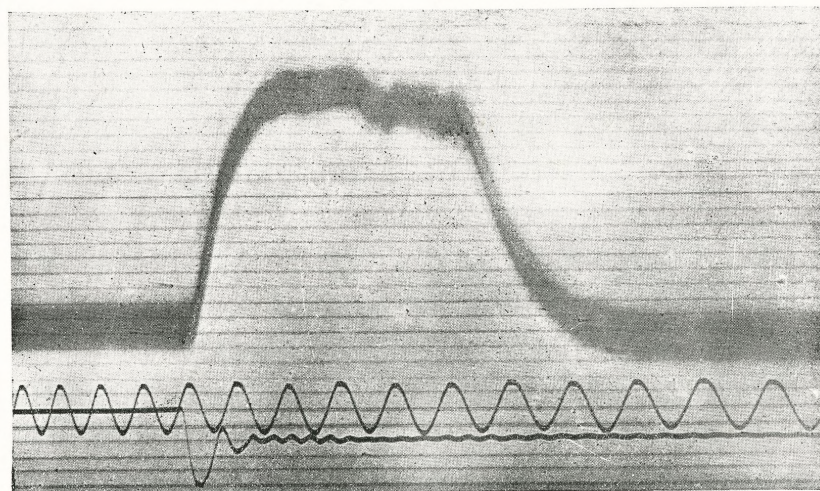


Fig. 39.

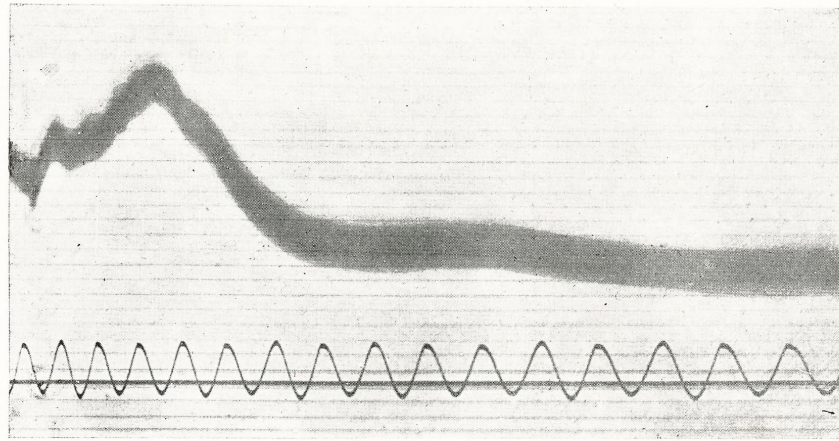


Fig. 40.

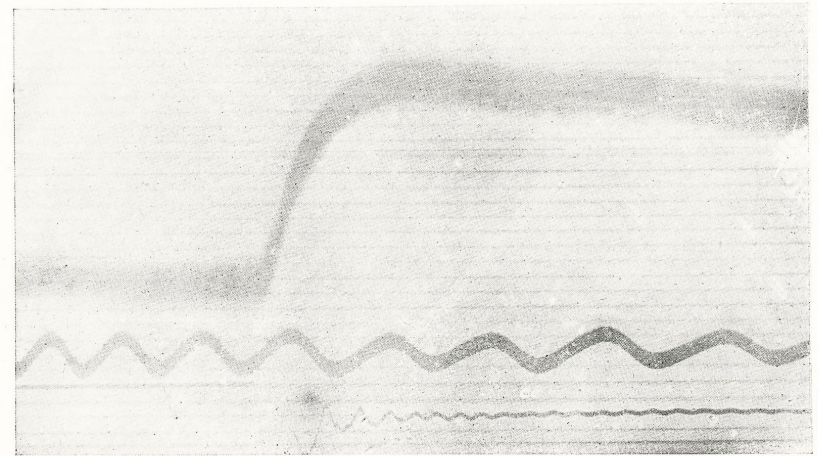


Fig. 42.

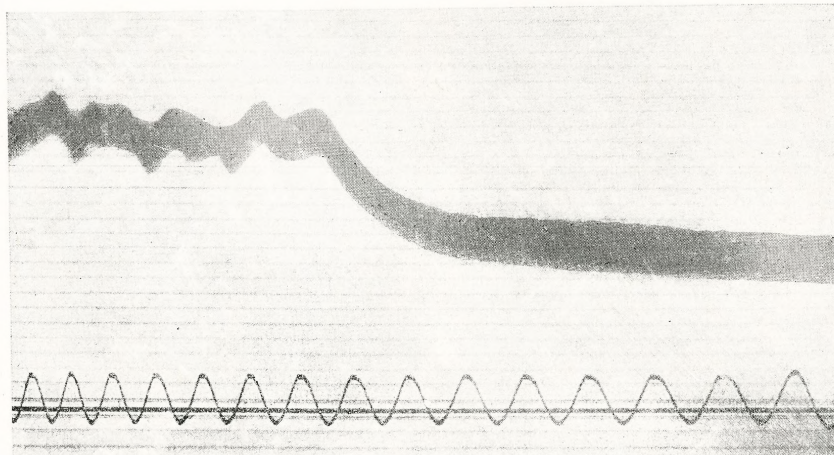


Fig. 41.

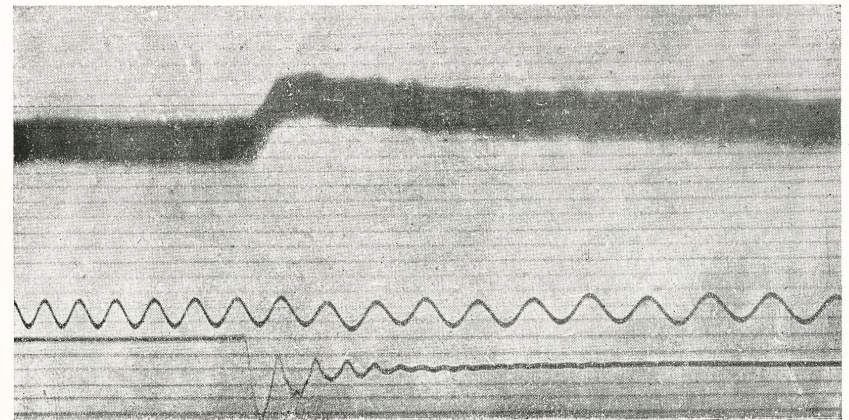


Fig. 43.