

## **Universitäts- und Landesbibliothek Tirol**

### **Kurzes Lehrbuch der Physiologie für Mediciner**

**Boruttau, Heinrich**

**Leipzig [u.a.], 1898**

XI. Thierische Elektricität

## Thierische Elektricität.<sup>1)</sup>

An Muskeln, Nerven, Drüsen und Schleimhäuten lassen sich mit geeigneten Mitteln elektrische Erscheinungen erkennen, unter denen besonders die mit der Thätigkeit der betreffenden Organe verbundenen von grosser Wichtigkeit sind für die Erforschung dieser Thätigkeit, speciell aber der Leitungsvorgänge in den „erregbaren“ Gebilden.

Da die **elektromotorischen Kräfte** in den thierischen Geweben im Vergleiche zu denjenigen unserer künstlichen Stromquellen **sehr klein** sind (abgesehen von den unten zu besprechenden elektrischen Organen der Zitterfische), und da die Intensität der durch leitende Verbindung zweier Punkte eines Organes zu erhaltenden Ströme in Folge des ausserordentlich hohen Leitungswiderstandes der thierischen Gewebe erst recht winzig ist, so werden zur Untersuchung der thierisch-elektrischen Erscheinungen die **empfindlichsten Anzeige- resp. Messapparate für Spannungen und Stromstärken nöthig**, von denen ausserdem noch verlangt wird, dass sie dem zeitlichen Verlaufe jener Erscheinungen entweder direct treu zu folgen im Stande sind, oder aber (bei schnellen Vorgängen) wenigstens eine indirecte Ermittlung des zeitlichen Verlaufes — experimentell oder durch Rechnung — ermöglichen.

Meist benützt man für elektrophysiologische Versuche ein empfindliches Galvanometer mit Spiegelablesung; das Princip dieser, sowie die allgemeine Anordnung der Theile sind in den schematischen Figuren 41 *a* und *b* angedeutet. *Ww* sind die Drahtwindungen, welche dem Magneten *m* in seiner Ruhelage (Fig. 41 *a*), somit also dem magnetischen Meridian — vgl. die Windrose in der Figur — parallel gerichtet sein müssen. Steigerung der Empfindlichkeit wird erreicht durch theilweise Compensirung der Richtkraft des Erdmagnetismus

<sup>1)</sup> Siehe L. Hermann, Allgemeine Muskelphysik, in seinem Handbuche I, 1, und Allgemeine Nervenphysiologie, ebenda, II, 1, Leipzig 1879; W. Biedermann, Elektrophysiologie, Jena 1895.

vermittelt des Astasirungsmagneten, welcher entweder mit  $m$  zu einem „astatischen“ Nadelpaar fest verbunden oder wie hier seitlich angebracht sein kann — Richtmagnet,  $Rm$ ; Hauy'scher Stab —, derart, dass sein magnetischer Nordpol  $Nm$  dem Erdnordpol, sein Südpol  $Sm$  dem Erdsüdpol zugekehrt ist, er also auf  $m$  entgegengesetzt richtend einwirkt, wie der Erdmagnetismus.

Auf den mit dem beweglichen Magneten  $m$  fest verbundenen Spiegel  $sp$  ist das Fernrohr  $F$  gerichtet, derart, dass in der Ruhelage die optische Achse desselben in einer auf der Spiegelfläche senkrechten Ebene liegt. Senkrecht dazu, also parallel dem Spiegel, ist an dem Fernrohre die Scala  $sk\ sk$  in derartiger Höhe angebracht, dass, wie man sieht, in der Ruhelage das Spiegelbild der Scalenmitte im Fernrohre sichtbar werden muss. Wird durch Aufhebung einer gutleitenden Nebenschliessung  $Nschl.$  der Strom von einem thierischen Gewebe durch die Windungen geschickt, so erfolgt Ablenkung des Magneten um einen gewissen Winkel; es

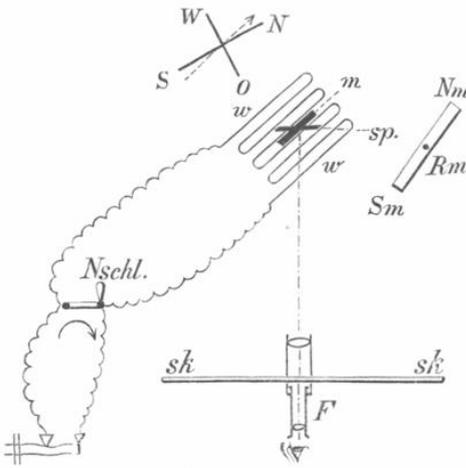


Fig. 41 a.

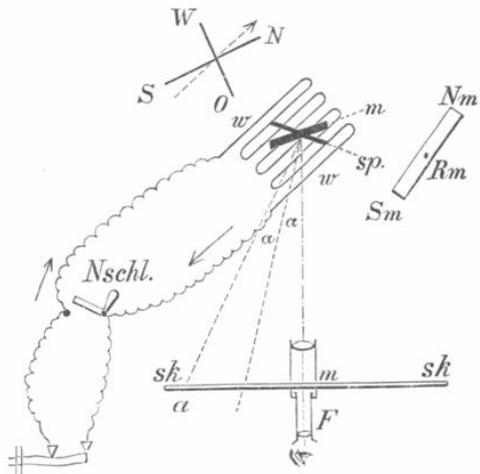


Fig. 41 b.

erscheint ein Punkt  $a$  (Fig. 41 b) der Scala im Gesichtsfeld, dessen Entfernung von der Scalenmitte  $am$  der Tangente des doppelten Ablenkungswinkels (Drehwinkels, Einfallswinkels) proportional ist; ist die Entfernung des Fernrohres vom Galvanometer verhältnissmässig gross und der Ablenkungswinkel verhältnissmässig klein, so kann sein Scalenwerth direct für ihn eingesetzt werden.

Das äussere Ansehen einer für Muskel- und Nervenströme geeigneten astatisch-aperiodischen Spiegelboussole ist nach einem von Hermann<sup>1)</sup> angegebenen Modell in Fig. 42 dargestellt. Der aus einem ganz leichten stählernen Ring bestehende bewegliche Magnet befindet sich hier im Inneren der Rolle  $W$  mit 20—40.000 Windungen feinen isolirten Kupferdrahtes; er ist von diesen geschieden durch eine dicke kupferne Hülse, den sogenannten Dämpfer, welcher die Trägheitsschwingungen des Magneten hemmt, indem eben diese in der Metallmasse Ströme im Sinne des Lenz'schen Gesetzes induciren. Um diese „Dämpfung“

<sup>1)</sup> A. g. P., XXI, 480.

möglichst vollständig zu machen, ist hier noch ein Kupferstopfen innerhalb des Lumens des Magnetringes vorhanden, dessen Griff aussen bei *D* sichtbar ist. Ein

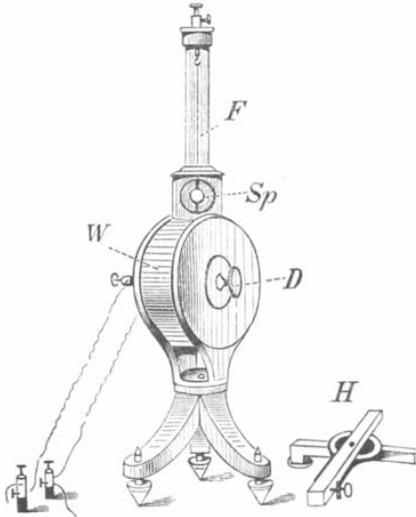


Fig. 42

Stäbchen innerhalb eines die Dämpferhülse und Windungen oben durchsetzenden Canales verbindet den Magnet mit dem Spiegel *Sp*; beide zusammen sind vermittelst des feinen Coconfadens *F* an einem „Torsionskopf“ aufgehängt, welcher das obere Ende einer den Faden schützenden Glasröhre abschliesst. Die Steigerung der Empfindlichkeit durch theilweise Compensirung des Erdmagnetismus (Astasie), sowie gleichzeitig vollkommene Aufhebung der Trägheitsschwingungen (Aperiodisirung) wird erreicht durch den Hauy'schen Stab *H* (siehe oben), welcher in seiner Entfernung von der Boussole verschiebbar und um seine Mitte mit feiner Einstellung horizontal drehbar eingerichtet ist, um die niemals fehlenden Aenderungen

des Erdmagnetismus zu corrigiren, eventuell auch ablenkende Ströme compensiren zu können.

Wegen der Theorie und Behandlung der aperiodischen Boussole kann im

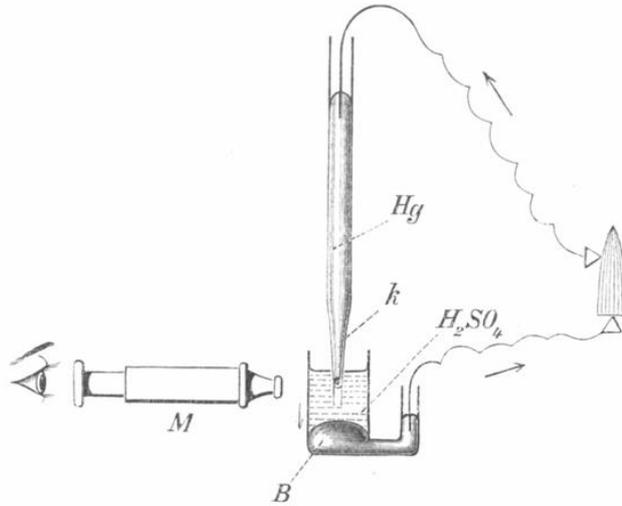


Fig. 43.

Uebrigen auf die ausführlichen Abhandlungen von du Bois-Reymond<sup>1)</sup> ver-

<sup>1)</sup> In dessen „Gesamm. Abhandl. z. Nerven- und Muskelphysik“, I, S. 284, 368 u. s. w.

wiesen werden. Von astatischen, aber nicht schwingungsfreien Instrumenten kommen heutzutage für thierisch-elektrische Untersuchungen wohl nur die Thomson-Galvanometer in Betracht, deren Empfindlichkeit diejenige der gewöhnlichen Spiegelboussole bedeutend übertrifft. Indessen vermögen sie dem zeitlichen Verlaufe der Erscheinungen nicht direct zu folgen, während die aperiodische Boussole bei langsamem Verlaufe dies ohne Weiteres thut. Ein Instrument, welches schnellen Oscillationen, wie den phasischen Actionsströmen (siehe unten) treu folgte und zu deren directen Registrirung geeignet wäre, gibt es bis jetzt nicht.

Man hat für die letztgenannten Zwecke ein anderes Instrument mehrfach verwendet, welches wesentlich die elektromotorische Kraft anzeigt und misst, nämlich das Lippmann'sche Capillarelektrometer. Es besteht (Fig. 43) aus einer an dem einen Ende zur offenen Capillare  $k$  ausgezogenen, mit Quecksilber gefüllten Glasröhre; die Capillare taucht in ein Gefäß mit verdünnter Schwefelsäure, derart, dass diese ihren unteren Theil bis zum Quecksilbermeniscus gleichfalls anfüllt. Unterhalb der verdünnten Schwefelsäure befindet sich das „Basisquecksilber“  $B$ , welches zur Verbindung mit der einen Stelle des zu untersuchenden Körpers dient, während die andere mit dem Quecksilber in der Glasröhre verbunden wird. Wirkt zwischen den beiden Stellen eine elektromotorische Kraft, so bewegt sich der Quecksilbermeniscus in der Capillare um ein von der Grösse jener Kraft abhängiges Stück in der Richtung, in welcher man sich den Strom in dem das Capillarelektrometer enthaltenden Schliessungsbogen verlaufend denken würde (siehe die Pfeile in der Figur). Die Bewegung kann mit dem Mikroskope  $M$  beobachtet oder aber vergrössert an die Wand projectirt werden; bei schnellen Oscillationen hat man sie photographisch registrirt (Marey, Sanderson und Page u. A.).

Die Grösse der Ausschläge misst die elektromotorische Kraft, unabhängig vom Widerstande, dagegen beeinflusst dieser die Geschwindigkeit der Bewegung; überhaupt bleibt diese hinter schnell ablaufenden Vorgängen, wie den Actionsströmen, umsomehr zurück, je empfindlicher das Instrument<sup>1)</sup>.

Zur Ableitung von thierischen Geweben müssen zur Vermeidung der störend sich einmischenden Polarisation sogenannte „unpolarisirbare“, dabei gleichartige Elektroden verwendet werden: Amalgamirtes Zink in Zinksulfatlösung, Zwischenschaltung von mit verdünnter Kochsalzlösung geknetetem Thon o. ä. zwischen die ätzende Zinklösung und die Gewebe, du Bois-Reymond; mit Chlorsilber überzogene Silberdrähte unter Einschaltung verdünnter Kochsalzlösung, d'Arsonval. Auch für die Zuleitung der Reizströme bei feineren Versuchen sind solche Elektroden nöthig.

Die zuerst sicher festgestellten und genau untersuchten thierisch-elektrischen Erscheinungen betreffen einen abnormen Zustand, nämlich das Verhalten quer durchschnittener Muskeln und Nerven [Matteucci<sup>2)</sup>, du Bois-Reymond<sup>3)</sup>]: Werden an einem solchen Objecte die Querschnittsfläche einerseits und

1) Siehe Burch's Zusammenstellung: „Theory and Practice of Capillary Electrometer“, London 1896.

2) Siehe du Bois-Reymond: Unters. über thier. Elektr., I, 108—128.

3) Ebenda, S. 491 ff., 515 ff.; II, 251 ff.

die unversehrte Oberfläche andererseits durch einen Schliessungsbogen verbunden, so fliesst in diesem ein Strom von der Oberfläche („Längsschnitt“) zum Querschnitt, im Muskel und Nerven selbst vom Querschnitt zur Oberfläche. Der **Querschnitt** verhält sich „negativ“ zum **Längsschnitt** im Sinne des Verhaltens von Zinkpol zu Kupferpol im galvanischen Elemente.

Untersucht man genauer das Verhalten eines von zwei Querschnitten begrenzten parallelfaserigen Muskelstückes („Muskelcylinder“), so ergibt sich auf dessen Oberfläche eine derartige Vertheilung der Spannungen, dass jeder von dem mittleren (von beiden Querschnitten gleichweit entfernten) Umfange oder sogenannten „Aequator“ ( $\bar{A}\bar{A}$ , Fig. 44) weiter entfernte Punkt negativ ist gegen jeden dem Aequator näheren Längsschnittpunkt, aber weniger stark, als ein auf dem Querschnitt gelegener Punkt („schwache Längsschnittströme“); dasselbe

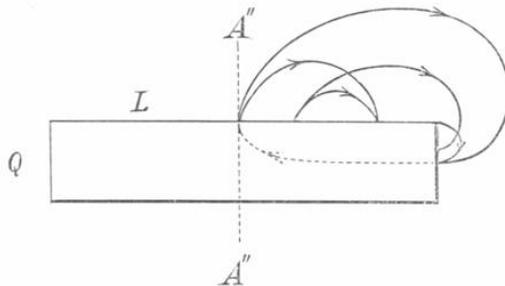


Fig. 44.

gilt für den Nerven. Bei genügend dicken Muskelstücken lässt sich ferner erkennen, dass jeder von der Achse entferntere Querschnittspunkt negativ ist gegen jeden dieser näheren, bzw. in ihr selbst liegenden Querschnittspunkt. Wird der Querschnitt schräg zur Faserrichtung eines Muskels angelegt, so erfolgt eine Verschiebung der Orte stärksten Potentialunterschiedes nach den stumpfen Schnittecken zu: die in Folge dessen hier zu erhaltenden besonders kräftigen Ströme („Neigungsströme“) werden auf eine kettenartige Hintereinanderschaltung der von den einzelnen Primitivfasern gelieferten Ströme zurückgeführt.

Zwischen zwei Längsschnittpunkten eines Muskelcylinders, welche vom „Aequator“ gleichweit entfernt sind, sowie zwischen den beiden Querschnitten eines Muskelcylinders besteht kein Potentialunterschied; dagegen wird für Nervenstücke aus lauter rein centripetalen resp. centrifugalen Fasern angegeben, dass zwischen zwei Querschnitten ein Strom nachweisbar sei, welcher beim centrifugalen Nerven in diesem selbst vom peripherischen zum centralen Querschnitt fliesse, beim centripetalen umgekehrt vom centralen zum peripherischen, also entgegengesetzt der gewöhnlichen Richtung der physiologischen Wirkung [„axialer Nervenstrom“, du Bois-Reymond, Mendelssohn<sup>1)</sup>].

<sup>1)</sup> A. (A.) P., 1885, S. 381.

Die elektromotorische Kraft des Längsquerschnittstromes beträgt am Muskel 0·035—0·075 derjenigen eines Daniell-Elementes, am Nerven meist 0·02; bei marklosen Mollusken- und Crustaceennerven 0·03—0·05 Daniell.

Schädigende thermische und chemische Einwirkungen vermögen den Längsquerschnittstrom zu vermindern, aufzuheben, resp. unter Umständen ihm umgekehrte Richtung zu geben (du Bois-Reymond).

Mit dem Absterben der Muskel- resp. Nervenfasern vermindert sich auch die Kraft des Längsquerschnittstromes; sie lässt sich durch Anlegen neuer, mehr nach der Mitte zu gelegener Querschnitte wiederholt verstärken (Engelmann, Head, Kühne u. A.).

Kurzschluss des eigenen Längsquerschnittstromes vermag den Muskel resp. Nerven selbst zu erregen [Erfahrungen von Kühne<sup>1)</sup>, Hering<sup>2)</sup>, Knoll<sup>3)</sup> u. A.]. Auch kann der Nerv desselben oder eines anderen Präparates erregt werden, wenn man durch ihn einen Muskelstrom schliesst: Zuckung ohne Metalle, erste Beobachtung einer wirklich thierisch-elektrischen Erscheinung, Galvani.

### **Am völlig unversehrten Muskel resp. Nerven fehlt im Ruhezustande jedes Anzeichen elektromotorischer Kräfte.**

Insbesondere tritt zwischen den Muskelbäuchen und den Sehnen oder Aponeurosen, welche als Ableitungsorte des „natürlichen Muskelquerschnittes“ aufgefasst worden sind, kein Strom auf, wenn nicht durch die Präparation irgend eine Schädigung stattgefunden hat. Wirkliche „Ruheströme“ lassen sich an Neuroepithellagern ableiten (innere Netzhautfläche und äussere Bulbusfläche, äussere Netzhautfläche oder Oberfläche des N. opticus), sowie insbesondere von Schleimhäuten: Froschzunge, Magenschleimhaut u. A.

**Bei der Thätigkeit der Muskeln und Nerven** spielen sich in ihnen **elektrische Vorgänge** ab, welche **auch an ihrer unversehrten Oberfläche** mit geeigneten Hilfsmitteln, resp. unter geeigneten Umständen deutlich **erkannt** werden können; da sie ausserdem schädigenden Einflüssen viel stärker unterliegen, als die Längsquerschnittsströme, so sind sie von jenen vor der Hand principiell zu sondern; man fasst alles Hierhergehörige unter der Bezeichnung der „**Actionsströme**“ zusammen [Hermann<sup>4)</sup>]. Das Auftreten elektrischer Thätigkeitserscheinungen galt früher allerdings für untrennbar von dem Vorhandensein (der „Präexistenz“) elektromotorischer Kräfte im Muskel, resp. Nerven deshalb, weil die zuerst entdeckte derartige Erscheinung in einer **Abnahme** (der elektromotorischen Kraft) des zwischen Längs-

<sup>1)</sup> Unters. physiol. Inst., Heidelberg, III, 2, 1879.

<sup>2)</sup> Ac. W., LXXXV, 237.

<sup>3)</sup> Ibid., S. 282.

<sup>4)</sup> Untersuchungen zur Physiologie der Muskeln und Nerven, III, S. 61, 1868; A. g. P., XVI, 193.

und Querschnitt abzuleitenden Stromes besteht, welche dann erfolgt, wenn der Muskel<sup>1)</sup> resp. Nerv dadurch in Thätigkeit versetzt wird, dass ausserhalb der abgeleiteten Strecke ihm „tetanisirende“ Stromstösse in rascher Folge zugeführt werden: diese Kraftabnahme, deren Grösse von derjenigen eben des Längsquerschnittstromes abhängig ist (ihr proportional ist), nannte man die „**negative Schwankung**“ des Muskel- resp. Nervenstromes bei der Thätigkeit [du Bois-Reymond<sup>2)</sup>]. Dass sie wirklich Ausdruck der Thätigkeit ist, folgt daraus, dass sie beim Muskel vor Allem auch bei indirecter elektrischer Reizung vom Nerven aus, ferner an beiden Objecten bei nicht elektrischer, ja bei adäquater Reizung — Strychninkrampf, Schnitt, mechanische Tetanisation, chemische Reizung — nachweisbar ist [du Bois-Reymond<sup>3)</sup>].

Neuere Angaben über diesen Gegenstand siehe bei Steinach<sup>4)</sup>, Fuchs<sup>5)</sup> u. A. Actionsströme bei adäquater Reizung sind auch die auf Lichteinfall erfolgenden Aenderungen des elektrischen Verhaltens der zuvor im Dunkeln gehaltenen Netzhaut (siehe oben): photoelektrische Schwankungen, Holmgren<sup>6)</sup>, Kühne und Steiner<sup>7)</sup>.

Wird ein ausgeschnittener parallelfaseriger Muskel derart abgeleitet, dass kein Strom vorhanden ist (Unversehrtheit oder Ableitung symmetrisch zum „Aequator“) und an dem einen Ende tetanisirt, so tritt während der Dauer der Reizung ein schwacher Strom auf, welcher im Muskel nach der Reizstelle hin gerichtet ist. Wird dagegen von zwei Punkten eines stromlosen resp. unversehrten **Nerven** abgeleitet, so ist bei Tetanisation einer ausserhalb gelegenen Nervenstrecke mit dem Galvanometer keinerlei elektrische Erscheinung an ihm wahrzunehmen.

Dass auch in diesem Falle eine solche vorhanden ist, wie sie sich gestaltet und welches überhaupt die Beziehung zwischen Thätigkeitserscheinungen und Längsquerschnittstrom ist, hat sich erst im Laufe von Versuchen ergeben, den **zeitlichen Verlauf der Thätigkeitserscheinung**, welche jeder **einzelne Reiz** hervorruft,

<sup>1)</sup> Derselbe muss für solche Versuche mit directer Reizung curarisirt sein, damit nicht zugleich die intramusculären Nerven mitgereizt werden.

<sup>2)</sup> Unters. über thier. Elektr., II, 1, S. 1 ff., S. 390 ff.

<sup>3)</sup> Ibid., S. 50 ff., S. 473 ff.

<sup>4)</sup> A. g. P., LV, 487, LXIII, 495.

<sup>5)</sup> A. g. P., LIX, 468.

<sup>6)</sup> Unters. physiol. Inst., Heidelberg, III, 278.

<sup>7)</sup> Ibid., S. 327.

zu ermitteln, resp. die Frage zu beantworten, ob die negative Schwankung beim Tetanisiren mit einer Reihe von schnell aufeinander folgenden Stromstößen *continuirlicher* oder *discontinuirlicher* Beschaffenheit ist: — eine Frage, über welche das Galvanometer wegen seiner Unfähigkeit, rasch verlaufenden Strömen zu folgen, allein für sich keine Antwort geben kann. Hierfür erwiesen sich zwei Kunstgriffe als nöthig, nämlich, dass man erstens nach dem Reiz in einem bestimmten messbaren und willkürlich abzuändernden Intervall den „Boussolkreis“ mit dem Präparate darin nur auf ganz kurze Zeit schliesst und so nacheinander aus dem Verlaufe der Thätigkeitserscheinung kleine Theilchen (im Idealfalle sogenannte „Differentialreotoms“) herauschneidet und aus den Grössen der

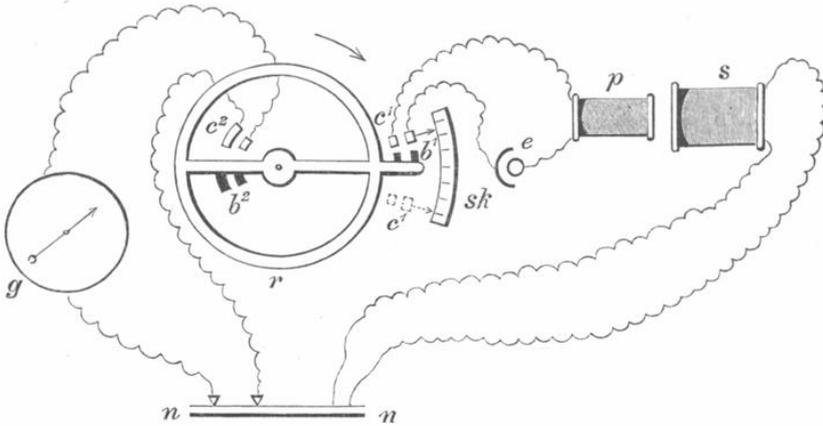


Fig. 45.

einzelnen Ablenkungen die Curve jenes Verlaufes wieder zusammensetzen kann, und dass man zweitens, um genügend grosse Ablenkungen zu erhalten, resp. um den Verlauf auch bei wiederholter Reizung zu erkennen, die Reizung in gleichen Zwischenräumen oft wiederholt und nach jeder solchen (innerhalb jedes Intervalls) in gleichem, von Ablesung zu Ablesung vergrößerbarem zeitlichen Abstände den Boussolkreis schliessen lässt („Repetitionsmethode“): Man erreicht dies vermittelt des zuerst von Bernstein<sup>1)</sup> construirten, von Anderen später modificirten „Differentialreotoms“.

Die allgemeine Einrichtung eines solchen Instrumentes und die Versuchsanordnung bei seiner Verwendung zeigt Fig. 45. Das Metallrad *r*, welches durch einen geeigneten Motor in gleichmässiger Umdrehung (5–20 Touren in der

<sup>1)</sup> Ac. Berl. Monatsb., 1867, S. 444. A. g. P., I, 173; Untersuchungen über den Erregungsvorgang im Nerven- und Muskelsystem, Heidelberg 1871.

Secunde) erhalten wird, trägt an einer Speiche, sowie an einem diametral gegenüberliegenden Speichenfortsatz ausserhalb der Peripherie je ein Paar unter sich leitend zusammenhängender Bürsten oder Schleifstifte, welche dazu dienen, einmal während jeder Umdrehung je ein Paar feststehender Contactflächen leitend zu verbinden, deren eines zur Erzeugung des Reizes, das andere zur Ableitung nach der Boussole dient. Diese Contactflächenpaare oder kurz „Contacte“ sind als Quecksilbernäpfchen oder Kupferbänke ausgeführt und gegen einander verstellbar, indem der eine oder der andere um die Drehungsachse des Rheotomrades drehbar und in jeder Stellung fixirbar ist. In dem Schema Fig. 45 ist es der „Reizcontact“  $c^1$ , welcher längs der Scala  $sk$  sich verschieben lässt, an der man die Grösse der Drehung in Tausendstel des Rheotomumfangs ablesen kann. Jedesmal, wenn das Bürstenpaar  $b^1$  über  $c^1$  schleift, wird der Strom im primären Kreise (Stromquelle  $e$  und primäre Rolle  $p$ ) auf ganz kurze Zeit geöffnet und geschlossen; in der secundären Rolle  $s$  entsteht dabei ein Doppelinductionsschlag, welcher bei der Schnelligkeit des Ablaufes auf das Präparat (Nerv  $nn$ ) wie ein Einzelreiz wirkt<sup>1)</sup>. Steht  $c^1$  dem Boussolecontact  $c^2$  diametral gegenüber (punktirte Stellung in der Figur), so dass die Bürsten  $b^2$  zur selben Zeit auf  $c^2$  schleifen, wie  $b^1$  auf  $c^1$ , so wird gleichzeitig mit der Reizung eine von der Reizstelle entfernt liegende Strecke zum Galvanometer  $g$  abgeleitet (die Ableitungsdauer lässt sich durch Verstellbarkeit der Bänke resp. Näpfe des Boussolecontactes gegen einander variiren); wird nun aber  $c^1$ <sup>2)</sup> verschoben, in dem Sinne, dass immer längere Zeit zwischen Reiz und Boussolechluss vergeht, und bei jeder „Schieberstellung“ abgelesen, so erhält man nacheinander die den einzelnen „Zeitdifferentialen“ entsprechenden Ablenkungen.

Auf diese Weise findet man, dass vom Momente jedes Einzelreizes bis zum ersten Auftreten einer Ablenkung ein Zeitraum vergeht, welcher der Entfernung zwischen der Reizstelle und der dieser näherliegenden („proximalen“) Ableitungselektrode proportional ist: der Actionsstrom pflanzt sich mit gleichmässiger Geschwindigkeit vom Orte der Reizung aus in der Nerven- wie auch Muskelfaser fort und besitzt **kein „Latenzstadium“**. Was den Sinn der Ablenkungen und den zeitlichen Verlauf dieser selbst betrifft, so gilt zunächst für den Nerven und den direct gereizten, curarisirten, parallelfaserigen Muskel Folgendes: Liegt nur die proximale Elektrode der unversehrten Oberfläche an, die von der Reizstelle entferntere „distale“ dagegen am künstlichen Querschnitte, so treten nur Ablenkungen im Sinne einer Negativität des Längsschnittes gegen die Querschnittselektrode<sup>3)</sup> (d. h. der Actionsstrom fliesst im

<sup>1)</sup> Es existirt auch eine Construction, welche nur mit Oeffnungsschlägen zu reizen erlaubt.

<sup>2)</sup> Oder aber (Hermann'sche Construction)  $c^2$ .

<sup>3)</sup> Resp. einer Verminderung der zwischen beiden dauernd vorhandenen elektromotorischen Kraft des Längsquerschnittstromes („negative Schwankung“).

Organe von der ersteren zur letzteren, „atterminal“, Hermann) auf, welche rasch zunehmen bis zu einem Maximum und minder schnell wieder abnehmen, so dass man eine von der Abscissenachse<sup>1)</sup> steil sich entfernende und nach Erreichung des Maximums weniger steil zu ihr zurückkehrende Curve hat (Fig. 47 b).

Die Dauer dieses Vorganges ist völlig unabhängig von der Länge der abgeleiteten Strecke, woraus (in Verbindung mit der Abhängigkeit seines Beginnes von der Entfernung zwischen Längsschnittelektrode und Reizstelle) folgt, dass es sich um einen **wellenförmig** von der Reizstelle aus sich fortpflanzenden Vorgang handelt, welcher darin besteht, dass jede Längsschnittstelle gegen die benachbarten Stellen auf einen kurzen Zeitraum negativ (im Sinne des Zinkpoles zum Kupferpole im galvanischen Elemente) wird, der Querschnitt an ihm aber nicht theilnimmt [der Vorgang „erlischt“ daselbst<sup>2)</sup>]. Die **Fortpflanzungsgeschwindigkeit** dieser „**Negativitätswelle**“ fand Bernstein<sup>3)</sup> beim Muskel gleich derjenigen der „**Contractionswelle**“ (siehe S. 194), welcher sie aber zeitlich vorausläuft, da sie ja kein Latenzstadium hat; beim Nerven fand er sie gleich der von Helmholtz nach der myographischen Methode gefundenen Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung (27—29 m in der Secunde).

Die Dauer der Negativitätswelle ist theilweise streitig, jedenfalls beim Muskel und Nerven verschieden und von vielen Factoren abhängig, wahrscheinlich von der Art des Reizes, vor Allem aber von der Temperatur, indem Wärme sie verkürzt, Kälte sie in die Länge zieht (Bernstein, Hermann).

Leitet man beim Rheotomversuche von zwei Punkten der unversehrten Längsoberfläche des Nerven oder parallelfaserigen Muskels ab, so ist zu erwarten, dass beide an dem Vorgange des Negativwerdens nacheinander theilnehmen, was sich dadurch ausdrücken muss, dass die Ablenkungen die Form eines Wechselstromes, einer „doppelsinnigen Schwankung“ annehmen, indem während des Ablaufes der Welle über die proximale Elektrode diese negativ (in dem bekannten Sinne) gegen die distale, während des Ablaufes der Welle über die distale diese hingegen negativ gegen die proximale, die letztere somit

<sup>1)</sup> Welche hier der elektromotorischen Kraft des Längsquerschnittstromes, nicht Null entspricht.

<sup>2)</sup> Vgl. unten S. 263 über den „**Incrementsatz**“.

<sup>3)</sup> a. a. O.

positiv gegen jene wird: im Schema Fig. 46 sind  $rr$  die Reizelektroden,  $p$  ist die proximale,  $d$  die distale Ableitungselektrode. Mit  $Nw$  ist die Negativitätswelle gemeint im Sinne der Curve der Negativitäten derjenigen Punkte des Nerven, welche der Vorgang in einem gegebenen Augenblicke umfasst; der kleine Pfeil bezeichnet die Fortpflanzungsrichtung des Vorganges. Offenbar muss bei seinem Ablaufe über  $p$  ein im Nerven jener Richtung gleichläufiger (Pfeil 1), bei seinem Ablaufe über  $d$  ein gegenläufiger (Pfeil 2) Strom den Boussolkreis durchlaufen.

Dieser Vorgang wurde für den parallelfaserigen Muskel bereits von Bernstein<sup>1)</sup> festgestellt; für den Nerven gelang sein Nachweis erst viel später [und zunächst nur durch künstliche Verlangsamung mittelst Abkühlung], Hermann<sup>2)</sup>, welcher dieses ganze Gebiet sehr genau bearbeitet<sup>3)</sup> und die elektrischen Erfolge des Einzelreizes als „phasische“ Actionsströme bezeichnet hat (ein- und zweiphasischer Actionsstrom) gegenüber der Gesamtwirkung einer Reihe solcher Reizerfolge bei frequenter Reizung, als „tetanischem Actionsstrom“.

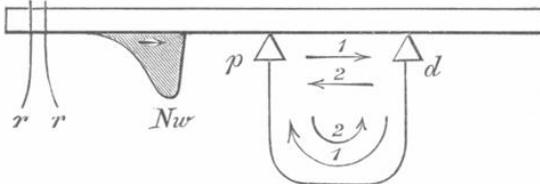


Fig 46.

Nimmt die Negativitätswelle bei ihrem Ablaufe an Grösse nicht ab, so müssen auch die ihren Ablauf über die beiden Elektroden ausdrückenden entgegengesetzt gerichteten „Phasen“ gleiche Grösse haben (die Curven den gleichen Flächeninhalt einschliessen); bei vielen rasch aufeinanderfolgenden Reizen werden daher die negativen und positiven Phasen auf das Galvanometer, welches ihrem raschen Ablaufe ja nicht folgen kann, gleich stark einwirken, so dass es in Ruhe bleibt: so erklärt es sich, weshalb man am Nerven, in welchem die mit der Erregungswelle zu identificirende Negativität unter normalen Bedingungen an Grösse weder zu- noch abnimmt (siehe S. 238), bei stromloser Ableitung zum Galvanometer ohne Rheotom keinerlei Actionsstrom beobachtet, während die Wirkung der ausschliesslich negativen Phasen bei Längsquerschnittsableitung sich zur Erzeugung der „negativen Schwankung“ summirt. Am ausgeschnittenen Muskel dagegen nimmt die Negativitätswelle bei ihrem

<sup>1)</sup> a. a. O.

<sup>2)</sup> A. g. P., XVIII, 574; XXIV, 246.

<sup>3)</sup> Siehe bereits A. g. P., XVI, 191, 418 und a. a. O.

Ablaufe über die Faser an Grösse ab (die zweite Phase ist kleiner als die erste), woraus sich die schwache negative Ablenkung bei dauerndem Boussolschluss und Tetanisation (siehe oben) erklärt.

Hermann bezeichnet diese Erscheinung deshalb als „decrementiellen“ (tetanischen) Actionsstrom. Auch bei indirecter Reizung vom Nerven aus und Ableitung von der Muskelmitte (resp. in der Nähe des Nerveneintrittes und der meisten Endorgane) und vom Muskelende erhält man einen solchen, resp. bei der Rheotomuntersuchung einen „zweiphasischen Actionsstrom“ mit kleinerer zweiter („abterminaler“) Phase. Der Rheotomversuch lässt sich mit Anwendung geeigneter Elektroden auch an den Vorderarmmuskeln des lebenden Menschen unter Reizung des Plexus brachialis anstellen [Hermann<sup>1)</sup>]. Man erhält einen zweiphasischen Actionsstrom mit Phasen von gleichem Flächeninhalte, ohne Rheotom dagegen gar keine Ablenkung, woraus folgt, dass die Negativität resp. Erregungswelle im normal ernährten Muskel sich fortpflanzt, ohne an Grösse abzunehmen. Die Geschwindigkeit dieser Fortpflanzung beträgt 10—13 m in der Secunde.

Aus einer geringeren Höhe (des Maximums) der zweiten Phase gegenüber der ersten folgt allein noch nicht eine Abnahme der Welle bei ihrem Ablaufe. Jener Höhenunterschied muss vielmehr jedesmal schon zu Stande kommen, wenn der Abstand der beiden ableitenden Elektroden geringer als die Länge der Welle ist, so dass diese die distale bereits ergreift, ehe sie an der proximalen abgelaufen ist. Es kommt dann zur theilweisen Superposition der beiden Phasen, welche bewirkt, dass in der Curve des zweiphasischen Stromes die erste Phase kürzer und höher, die zweite länger und niedriger ist (Fig. 47a). Durch Uebereinanderzeichnen der Curve des zweiphasischen und derjenigen des bei Längsquerschnittableitung erhaltenen einphasischen Actionsstromes und Subtraction der Ordinaten lässt sich die zweite Phase für sich construiren und erkennen, ob ein „Decrement“ vorhanden oder nicht (Hermann); in Fig. 47c ergibt sich so die zweite Phase der ersten genau gleich; sie beginnt zur Zeit des Maximums der ersten; würde sie, wie dies bei kurzer abgeleiteter Strecke vorkommt, noch früher beginnen, so würde auch die erste Phase durch die Superposition niedriger werden.

Die Actionsstromcurven, wie Fig. 47, lassen sich übrigens direct erhalten, indem man während der Rotation des Rheotoms den einen der Contacte im Sinne zunehmenden Intervalls zwischen Reiz und Boussolschluss langsam und mit gleichmässiger Geschwindigkeit verschiebt: der natürliche Vorgang spielt sich dann verlangsamt ab, so dass ihm das Galvanometer zu folgen vermag, und der zeitliche Verlauf der Ablenkung des letzteren wird photographisch (siehe S. 13) registriert; Hermann<sup>2)</sup>, Matthias<sup>3)</sup> Borutt<sup>4)</sup>. Man hat (für Muskelströme) auch die Bewegung des Capillarelektrometers registriert, welches die Einzelphasen wiedergibt, dessen besondere Eigenschaften aber die complicirte Deutung resp. Umrechnung der erhaltenen Curven verlangen [vergl. Hermann<sup>5)</sup> über Burdon Sanderson's hierhergehörige Versuche]. Zweckmässig und in den

1) A. g. P., XVI, 410; XXIV, 294.

2) A. g. P., XLIX, 539.

3) A. g. P., LIII, 70.

4) A. g. P., LXIII, 158.

5) A. g. P., LXIII, 440.

Versuchsergebnissen mit dem Rheotomverfahren übereinstimmend ist dagegen die Anwendung dieses Instrumentes für die Untersuchung der Actionsströme des Herzens [Marey, Page und Burdon Sanderson<sup>1)</sup>, v. Kries<sup>2)</sup> u. A.]. Die wellenartige Fortpflanzung ist hier nämlich eine sehr langsame (ebenso wie für die Contraction, Engelmann), so dass zwei entgegengesetzte Phasen bei Ableitung zweier Punkte der unversehrten Ventrikeloberfläche mit den einfachsten Mitteln zu erkennen sind; wird an dem einen das Gewebe abgetötet, so fällt die betreffende Phase weg. Die Fortpflanzungsrichtung geht bei künstlicher Reizung eines etwa durch die Stannius'sche Ligatur stillgestellten Ventrikels von der Reizstelle aus; bei der natürlichen Ventrikelsystole geht sie von der Basis nach der Spitze (anscheinend mit Ausnahmen). Auch bei Ableitung von

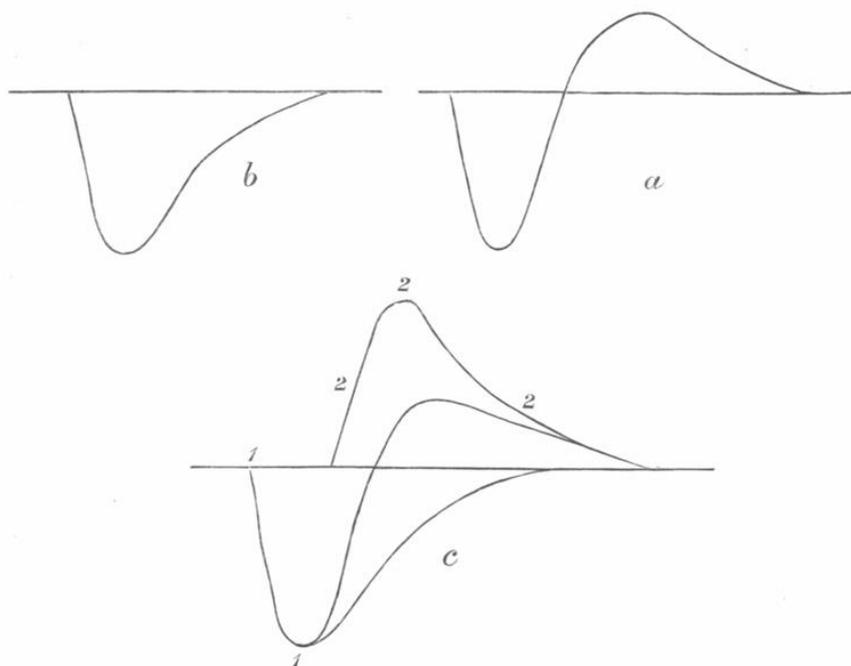


Fig. 47.

der unversehrten äusseren Oberfläche des lebenden Thieres und Menschen lassen sich von den Actionsströmen des Herzens herrührende Ablenkungen erhalten [Waller<sup>3)</sup>].

Auch die Registrirung der Muskel-Actionsströme bei centraler Innervation (im Strychnintetanus) ist bis jetzt nur mit dem Capillarelektrometer möglich; so wurden Frequenzen beobachtet, welche denjenigen der Contractionsschwankungen bei willkürlicher Thätigkeit durchaus entsprechen [Lovén<sup>4)</sup>, Delsaux, Burdon

<sup>1)</sup> J. P., II, 384.

<sup>2)</sup> A. (A.) P., 1895, 130.

<sup>3)</sup> Philos. Transact., CLXXX, B, 169; 1889.

<sup>4)</sup> A. (A.) P., 1883, S. 584.

Sanderson]. Wahrgenommen werden können alle Actionsströme mit dem Telephon [Bernstein und Schoenlein<sup>1)</sup>, Wedensky<sup>2)</sup>], welches in dieser Beziehung noch empfindlicher ist, als das nunmehr noch zu besprechende „physiologische Rheoskop“.

Bringt man den Nerven eines zweiten Nervmuskelpräparates auf die Oberfläche eines Muskels und lässt diesen (durch Reizung seines Nerven) zucken, so erfolgt jedesmal auch eine Zuckung des zweiten („secundären“) Muskels, welche davon herrührt, dass der zweite („secundäre“) Nerv durch den Actionsstrom des ersten („primären“) Muskels gereizt wird: Diese **„secundäre Zuckung“** ist länger bekannt [Matteucci, 1842<sup>3)</sup>] als die „negative Schwankung“ und war somit die erste Beobachtung, welche für eine elektromotorische Veränderung bei der Muskelthätigkeit sprach (Becquerel, Vergleich mit dem Schlage der elektrischen Fische).

Speciell bei indirecter Erregung des primären Muskels gelingt die secundäre Zuckung bei allen Arten der Lagerung des secundären Nerven (quer, geschlängelt, nur Querschnittsfläche berührend u. s. w.). Am directgereizten, curarisirten, parallelfaserigen Muskel lässt sich indessen ihr Ausbleiben bei querer Lagerung des Nerven unter gewissen Umständen beobachten [Boruttau<sup>4)</sup>] und damit beweisen, dass sie von der Erzeugung eines Potentialunterschiedes an verschiedenen Punkten des Nerven durch die primäre Negativitätswelle herrührt.

Tetanisirt man das primäre Präparat durch frequente Inductionsschläge, so geräth auch das secundäre in Dauercontraction, indem die frequenten Actionsströme des primären Muskels den secundären Nerven „tetanisiren“; dieser „secundäre Tetanus“, ebenso wie die Rheotomanalyse der tetanischen Actionsströme sind Beweise für die discontinuirliche Beschaffenheit des Muskeltetanus. Andere als elektrische Tetanisirung des primären Präparates ist übrigens nicht recht geeignet, secundären Tetanus hervorzurufen; bei chemischer Reizung (Kochsalztetanus) mag dies von ungleichzeitiger resp. ungleichmässiger Erregung der primären Muskelfasern herrühren [Kühne<sup>5)</sup>]; beim willkürlichen und Strychnintetanus muss ein besonderer, weniger steiler, daher unwirksamer Verlauf der Actionsströme angenommen werden, da die Frequenz für sich zur Erzeugung von secundärem Tetanus hinreichen würde [v. Kries<sup>6)</sup>]. Solche Annahmen sind auch nöthig, um zu erklären, dass im lebenden Körper keine Erregung von Muskel zu Nerv, resp. von Muskel zu Muskel [auch solche ist experimentell möglich, Kühne<sup>7)</sup>] übertragen wird.

1) Sitzungsber. der naturforsch. Gesellsch. in Halle, 1881; Unters. physiol. Labor., Halle, II, 189.

2) A. (A.) P., 1883, S. 313; C. m. W., 1883, S. 465.

3) C. R., XV, 797.

4) A. g. P., LXV, 20.

5) Unters. physiol. Inst., Heidelberg, III, S. 2 ff.

6) A. (A.) P., 1886, Suppl. 1.

7) a. a. O. und Z. B., XXIV, 383; XXVI, 203.

Wenn der Nerv eines secundären Präparates einem Nerven angelegt und dieser gereizt wird, so erfolgt Erregung des secundären durch den Actionsstrom des primären Nerven (also bei grösseren Entfernungen zwischen Reiz- und Anliegestelle) für gewöhnlich niemals; nur bei besonderer Empfindlichkeit (Kaltfrösche) und bestimmter Versuchsanordnung soll eine derartige „secundäre Zuckung vom Nerven aus“ zu erhalten sein [Hering<sup>1)</sup>]. Ganz gewöhnlich ist dagegen eine scheinbare „secundäre Erregung“ bei geringeren Entfernungen zwischen Reiz- und Anliegestelle; dieselbe rührt aber nicht vom Actionsstrom, sondern von den nunmehr zu besprechenden elektrotonischen Strömen her (du Bois-Reymond).

Wenn durch eine beliebige Strecke eines Nerven ein constanter Kettenstrom fliesst, so lassen sich von ausserhalb derselben (extrapolar) gelegenen Nervenstrecken Ströme ableiten, welche jenem Strome (im Nerven, wie auch im äusseren Schliessungsbogen) gleichgerichtet und während seiner ganzen Dauer vorhanden sind [du Bois-

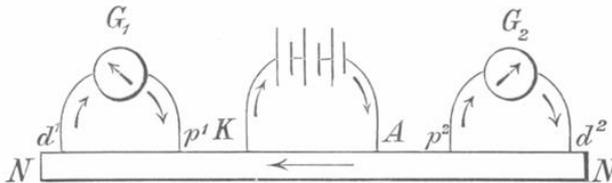


Fig. 48.

Reymond<sup>2)</sup>]. Diese „**elektrotonischen Ströme**“ sind der galvanische Ausdruck der S. 231 ff. besprochenen, als „physiologischer Elektrotonus“ bezeichneten, speciell extrapolar sich ausbreitenden Erregbarkeitsänderungen.

Ist (Fig. 48) *A* die Anode, *K* die Kathode des „elektrotonisierenden“ Stromes, so erkennt man, dass bei Ableitung auf der Kathodenseite die proximale Elektrode *p*<sup>1</sup> negativ im bekannten Sinne gegen die distale *d*<sup>1</sup> — katelektrotonischer Strom —, auf der Anodenseite dagegen die proximale Elektrode *p*<sup>2</sup> positiv gegen die distale *d*<sup>2</sup> sein muss — anelektrotonischer Strom; die entsprechend eingeschalteten Galvanometer *G*<sub>1</sub> und *G*<sub>2</sub> erfahren Ablenkungen in entgegengesetzter Richtung.

Ist im ableitenden Bogen bereits ein Längsquerschnitt- oder „schwacher Längsschnittstrom“ vorhanden, so addiren sich die elektrotonischen Ströme einfach algebraisch zu demselben.

<sup>1)</sup> Ac. W., LXXXV, 237.

<sup>2)</sup> Unters. über thier. Elektr., II, 1, S. 289.

Wie bei den Erregbarkeitsänderungen, so hängt auch bei den elektrotonischen Strömen deren Stärke von der Intensität des elektrotonisirenden Stromes, der Länge der durchströmten Strecke und vor Allem der Entfernung der abgeleiteten von der durchströmten Strecke ab: mit Zunahme dieses Abstandes nimmt die Grösse der Ablenkungen ab (Gegensatz zum Actionsstrom!).

Die anelektrotonische Ablenkung ist stets grösser als die katelektrotonische, ja die letztere kann ganz fehlen (für den Muschelnerven von Biedermann als Regel angegeben, bei anderen marklosen, sowie beim markhaltigen Nerven jedenfalls Ausnahme). Der zeitliche Verlauf der Ströme ist jedenfalls derart, dass der katelektrotonische Strom früher (nach Schliessung des polarisirenden) ein Maximum erreicht, als der anelektrotonische, und dann schneller absinkt. Auch die Fortpflanzungsgeschwindigkeit von den Elektroden aus dürfte für den anelektrotonischen Strom geringer als für den katelektrotonischen, jedenfalls aber geringer als diejenige der „Negativitätswelle“ (s. o.) sein — Rheotomversuche von Bernstein<sup>1)</sup>, Boruttau<sup>2)</sup>.

Von grosser theoretischer Bedeutung ist die gegenseitige Beeinflussung der Actions- und elektrotonischen Ströme bei gleichzeitiger Reizung und Polarisierung eines Nerven. Findet letztere zwischen Reiz- und Ableitungsstrecke statt und beobachtet man die negative Schwankung des Demarcationsstromes bei tetanisirender Reizung, so zeigt sich diese im Katelektrotonus verstärkt, im Anelektrotonus geschwächt, genau wie die Muskelzuckung; ferner aber — besonders deutlich, wenn das eine Nervenende tetanisch gereizt, das andere constant durchströmt und eine dritte Strecke in der Mitte abgeleitet wird — beobachtet man, dass die elektrotonischen Ablenkungen, genau wie der Längsquerschnittstrom, während der Tetanisation eine Abnahme — „negative Schwankung“ — erfahren [Bernstein<sup>3)</sup>]; der elektrotonisirende Strom selbst wird gleichzeitig verstärkt [Hermann<sup>4)</sup>]. Deuten diese Erscheinungen sowie gewisse andere auf eine Verminderung des Elektrotonus (resp. der „Polarisirbarkeit“, siehe später) des Nerven durch die Erregung hin, so ist andererseits durch das Verhalten der phasischen Actionsströme im Elektrotonus (extrapolare Zunahme der zweiten Phase im Anelektrotonus, Abnahme im Katelektrotonus) u. s. w. festgestellt, dass die Erregungs- resp. Negativitätswelle im Nerven zunimmt, wenn sie zu „positiveren“, und abnimmt, wenn sie zu „negativeren“ Stellen fortschreitet: Satz vom „polarisatorischen Increment der Erregung“, Hermann<sup>5)</sup>, durch welchen eine rein physikalische Erklärung der Erregbarkeitsänderungen im Elektrotonus ermöglicht und der innige Zusammenhang zwischen diesen und den elektrotonischen Strömen erwiesen ist.

Ein constanter Strom, welcher durch eine Nervengestrecke geleitet wird, erfährt während der Dauer seines Fliessens eine Schwächung, welche nicht auf Widerstands-

<sup>1)</sup> A. (A.) P., 1886, S. 197.

<sup>2)</sup> A. g. P., LVIII, 42.

<sup>3)</sup> Moleschott's Unters. z. Naturl. d. Menschen, X, S. 348; A. A. P., 1866, S. 614.

<sup>4)</sup> A. g. P., VI, 560; VII, 323.

<sup>5)</sup> A. g. P., VI, 359; VII, 350.

zunahme im gewöhnlichen Sinne beruht, sondern auf einer entgegengerichteten elektromotorischen Kraft: „interpolärer Elektrotonus“ [Hermann<sup>1)</sup>]. Diese tritt für sich allein hervor nach der Oeffnung des Stromes, indem sich dann ein diesem entgegengesetzter „Nachstrom“ ableiten lässt [du Bois-Reymond<sup>2)</sup>].

Von extrapolaren Strecken erhält man nach Oeffnung des elektrotonisirenden Stromes Nachströme, welche auf der Anodenseite diesem entgegengesetzt, auf der Kathodenseite auf einen ganz kurzen Zeitraum gleichfalls entgegengesetzt, dann aber gleichgerichtet sind [Hermann<sup>3)</sup>].

Den eben besprochenen analoge Erscheinungen zeigt auch der Muskel, nur dass hier extrapolare Wirkungen zurücktreten (Spuren von elektrotonischen Strömen während der Durchströmung durch einen constanten Strom sind von Hermann u. A. angegeben): nach Oeffnung eines ihn durchsetzenden Kettenstromes erhält man bei Ableitung von der ganzen durchströmt gewesenen Strecke je nach dessen Dauer und Stärke einen entgegengesetzt resp. gleichgerichteten Nachstrom, die sogenannte „negative und positive Polarisation“ von du Bois-Reymond<sup>4)</sup>; der letztere ist von Hermann<sup>5)</sup> als Actionsstrom durch die Oeffnungserregung erklärt worden; Hering<sup>6)</sup> fand bei localer Ableitung an der Anode nach schwächerer Durchströmung einen entgegengesetzt, nach stärkerer einen gleichgerichteten Nachstrom, an der Kathode meist nur einen entgegengesetzten; über sein Erklärungsprincip siehe weiter unten.

Die sämmtlichen nach Aufhören galvanischer Durchströmung an Nerven und Muskeln auftretenden Erscheinungen, welche man als „secundär-elektromotorische“ zusammenfassend bezeichnet, sind jedenfalls von Bedeutung für die **Theorie** der thierisch-elektrischen Kräfte überhaupt, auf welche nunmehr kurz eingegangen werden soll.

Ausgehend von der streng gesetzmässigen Vertheilung der Spannungen an regelmässigen, künstlich zugerichteten Muskel- und Nervenstücken, welche Spannungen er für präexistirend ansah und als deren „Bewegungserscheinungen“ er negative Schwankung und Elektrotonus auffasste, suchte seinerzeit du Bois-Reymond<sup>7)</sup> eine gemeinschaftliche Erklärung aller dieser Phänomene in der Annahme, dass die Nerven- und Muskelfasern aus Molecülen beständen, deren jedes Sitz einer elektromotorischen Kraft sei, welche sein eines Ende negativ, sein anderes positiv mache (analog der Faraday'schen Theorie des

1) A. g. P., XXXVIII, 153.

2) Unters. über thier. Elektr., II, 2, S. 377.

3) Unters. z. Physiol. d. Muskeln u. Nerven, III, 71; A. g. P., XXXIII, 135.

4) Ac. Berl. Sitzungsber., 1883, S. 343; 1889, S. 1131.

5) A. g. P., XXXIII, 103.

6) Ac. W., LXXXVIII, 415, 446; A. g. P., LVIII, 133.

7) Unters. über thier. Elektr., I, S. 553 ff., und im II. Band der „Gesamm. Abh.“.

Magnetismus): je zwei solche Molecüle sollten, mit den negativen Enden von einander abgekehrt, verbunden, ein „peripolar-elektrisches Doppelmolecül“ bilden, und die Zusammensetzung der „ruhenden Muskel- resp. Nervenfasern“ aus lauter solchen erklärte die Negativität des Querschnittes gegen die Längsoberfläche (den „Ruhestrom“) und die Vertheilung der Spannungen bis in alle Einzelheiten<sup>1)</sup>. Theilweise Aufhebung der peripolaren Anordnung bei der Thätigkeit wurde zur Erklärung der negativen Schwankung, „säulenartige“ Gleichrichtung der „dipolaren“ Einzelmolecüle zur Erklärung des Elektrotonus angenommen.

Diese „Moleculartheorie“ muss, in der ursprünglichen Fassung wenigstens, als unhaltbar angesehen werden, nachdem die Stromlosigkeit unversehrter Muskeln (und Nerven) absolut feststeht [Hermann<sup>2)</sup>, Engelmann (für den Herzmuskel<sup>3)</sup>, Biedermann] und die „Präexistenz“ elektromotorischer Kräfte im Muskel und Nerven auch durch complicirte Hilfshypothesen („parelektronomische“ Schicht dipolarer Molecüle an den „natürlichen Querschnitten“) sich nicht mehr stützen liess.

Nachdem die Aufstellung chemischer Theorien der elektro-physiologischen Phänomene (Säure-Alkalikette von Ranke u. A.) bereits früher versucht worden war, führte Hermann<sup>4)</sup> 1868 diese Erscheinungen, der Moleculartheorie entgegnetretend, auf chemische Umsetzungsprocesse im Muskel und Nerven zurück, indem er annahm, dass jede Stelle eines solchen, an welcher Zersetzung in stärkerem Maasse stattfindet, sich negativ verhält gegen solche Stellen, wo Zersetzung schwächer oder gar nicht vor sich geht oder Restitutionsprocesse überwiegen: „Alterationstheorie“. Deshalb verhält sich der absterbende Querschnitt negativ gegen die unversehrte Oberfläche — „Demarcationsstrom“ —, jede erregte Stelle negativ gegen ihre nicht erregte Umgebung — „Actionsstrom“.

Die Zurückführung des Längsquerschnittsstromes auf einen Zersetzungsprocess hat mehrfache Stützen gefunden, z. B. in der Beobachtung, dass am Nerven jener auf die Dauer des Absterbens beschränkt ist, mit der Begrenzung dieses Absterbens (S. 242) aufhört und durch Anlegung eines neuen Querschnittes wieder in voller Stärke hervorgerufen werden kann [Engelmann, Head<sup>5)</sup> u. A.].

<sup>1)</sup> Vgl. auch Helmholtz, Ann. d. Physik, LXXXIX, 211. 353.

<sup>2)</sup> Untersuchungen zur Physiol. d. Muskeln und Nerven, III, Berlin 1868 A. g. P., III, 1; IV, 149.

<sup>3)</sup> Engelmann, Onderzoek. physiol. Lab. Utrecht (3), III, 101; A. g. P., XV, 116.

<sup>4)</sup> a. a. O. II. und III; Vierteljahrsschr. der Züricher naturf. Ges., 1878, I.

<sup>5)</sup> A. g. P., XL, 207.

Die Alterationstheorie ist von Hering<sup>1)</sup> weiter ausgesponnen worden, indem dieser jede Einzelercheinung auf ein undefinirtes „chemisches Geschehen“ im Sinne der Dissimilationsprocesse („absteigende Veränderung“) und Assimilationsprocesse („aufsteigende Veränderung“) zurückzuführen sucht (siehe S. 8). Ueberwiegen („Allo- nomie“, Störung des „autonomen Gleichgewichtes“) der ersteren soll sich durch Negativität, Ueberwiegen der letzteren durch Positivität der betreffenden Stelle gegen die Umgebung anzeigen.

Auf diese Weise erklärt Hering (wie schon früher Hermann es versucht hatte) auch den Elektrotonus (von dessen elektrischen Aeusserungen Biedermann nur die anelektrotonische für physiologisch hält), sowie sämtliche secundär- elektromotorischen Erscheinungen, einschliesslich der entgegengesetzten Nachströme.

Ferner erklärt er die „positive Nachschwankung“, welche am Nerven bisweilen der negativen Schwankung bei tetanischer Reizung folgt, durch den Restitutions- process. In diesem Sinne wollen auch Gaskell<sup>2)</sup> und Fano<sup>3)</sup> eine positive Schwankung des am einseitig verletzten Herzen abzuleitenden Demarcationsstromes während der Vagusreizung, sowie Reid gewisse Beobachtungen an der Iris erklärt wissen.

Hierzu muss indessen bemerkt werden, dass am Muskel möglicherweise alle Erscheinungen dadurch complicirt sein können, dass neben der Negativitätswelle, welche der Contractionswelle vorausläuft (Bernstein) und als reiner Leitungsprocess — siehe unten — jene erst auslöst, noch ein elektrischer Ausdruck der Contraction selbst auftreten könnte. Eine solche Zweitheilung des galvanischen Phänomens der Muskelthätigkeit, welche auf gewisse Eigenthümlichkeiten der Erscheinungsweise des phasischen Actionstromes, in Verbindung mit der Einwirkung der Dehnung und Verkürzungshinderung des Muskels sich stützt, ist schon früher versucht [Meissner und Cohn<sup>4)</sup>, Holmgren<sup>5)</sup>] und neuerdings durch Schenck<sup>6)</sup> vertheidigt worden. Allerdings sind die hierhergehörigen Beobachtungen theilweise durch Verwendung unregelmässig gebauter Muskeln [Gastroknemius, siehe darüber du Bois-Reymond<sup>7)</sup>] complicirt; aber dass auch diese bei richtiger Versuchsanordnung an der Bedeutung der Grunderscheinungen nichts zu ändern braucht, zeigen z. B. Hermann's Versuche am Gastroknemius<sup>8)</sup>.

Die Alterationstheorie für sich allein vermag die Ausbreitung sowie wellenförmige Fortpflanzung elektrischer Zustandsänderungen an Muskeln und Nerven nicht zu erklären. Hierfür hat sich vielmehr die Annahme von Polarisationsvorgängen im Inneren dieser Organe als fruchtbar erwiesen. Nachdem Peltier eine „innere

1) „Lotos“, N. F., IX, S. 60 ff.

2) Festschr. f. Ludwig, 1877, S. 14.

3) Di alcuni rapporti fra le proprietà contrattili e le elettriche ecc., Mantova 1887.

4) Zeitschr. f. ration. Med. (3), XV, 27.

5) C. m. W., 1864, S. 291; A. A. P., 1871, S. 237.

6) A. g. P., LXIII, 317.

7) A. A. P., 1863, S. 529; 1871, S. 562.

8) A. g. P., XVI, 238.

Polarisation“ feucht durchtränkter poröser Nichtleiter angegeben hatte, hat du Bois-Reymond<sup>1)</sup> diese genauer untersucht und die negative Nachwirkung der Durchströmung von Muskeln und Nerven durch sie erklärt. Ferner hatte Matteucci<sup>2)</sup> gezeigt, dass die elektrotonischen Erscheinungen an feucht umhüllten Drähten gleichfalls auftreten und sie auf polarisierende Vorgänge zurückgeführt: diese Erscheinungen an „Kernleitern“ wurden von Hermann<sup>3)</sup> genauer untersucht und das Stattfinden von Polarisation an der Grenze von „Kern“ und „Hülle“ als ihre einzige Bedingung erkannt. Nachdem eine solche Grenz-polarisation auch zwischen zwei Elektrolyten durch du Bois-Reymond<sup>4)</sup> angegeben war und ihre Anwendung auf Kernleiter aus zwei Elektrolyten durch Hermann und E. H. Weber<sup>5)</sup> eine theoretische Bearbeitung erfahren hatte, erschien die Erklärung zunächst der elektrotonischen Erscheinungen am Nerven durch dieselbe gesichert. Aber auch wellenförmiges Fortschreiten eines solchen Polarisationsvorganges an Kernleitern wurde von Hermann und Samways<sup>6)</sup> constatirt, ferner die Erscheinung der phasischen Actionströme, sowie deren Veränderungen im Elektrotonus u. s. w. an geeigneten derartigen Modellen durch Boruttau<sup>7)</sup> reproducirt.

Eine Erklärung der wellenförmig sich fortpflanzenden, sowie der dauernd sich ausbreitenden elektrischen Erscheinungen an einem Kernleiter lässt sich

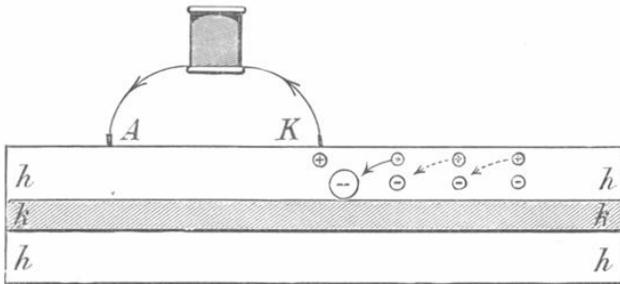


Fig. 49.

folgendermassen versuchen [Boruttau<sup>8)</sup>]: Es sei  $hhhh$  die Hülle,  $kk$  der Kern-draht des Kernleiters im Längsschnitt (Fig. 49),  $A$  die Anode,  $K$  die Kathode

<sup>1)</sup> Unters. über thier. Electricität, I, 376; II, 2, 377.

<sup>2)</sup> C. R., LVI, 760; LXV, 151, 194, 884; LXVI, 580.

<sup>3)</sup> A. g. P., V, 264; VI, 312; VII, 301.

<sup>4)</sup> Ac. Berl. Monatsber., 1856, S. 395.

<sup>5)</sup> Borchardt's Journ. für Mathematik, LXXVI, 1.

<sup>6)</sup> A. g. P., XXXV, 1.

<sup>7)</sup> A. g. P., LVIII, 1; LIX, 49; LXIII, 158.

<sup>8)</sup> A. g. P., LXIII, 145.

eines momentan zugeleiteten Stromes, so nimmt dieser im Momente der Zuleitung den nächsten Weg zwischen den Elektroden und dem Kerndraht; dabei wird die Elektrolyse der zwischenliegenden Flüssigkeit eingeleitet; es geht, wenn wir den Vorgang an der Kathode in's Auge fassen, das Kation oder elektropositive, z. B. Wasserstoffatom nach der Kathode, während das Anion oder das elektro-negative, z. B. Sauerstoffatom von dem Kerndraht angezogen wird und dessen Oberfläche an der betreffenden Stelle derart verändert, dass sie gegen das benachbarte unveränderte Drahtstück elektromotorisch wirksam wird. Der durch die Gegenwart des beide Stellen berührenden Elektrolyten ermöglichte locale Strom (dessen Verlauf in Fig. 49 der ausgezogene kleine Pfeil angibt) bewirkt Elektrolyse des nächsten noch unzersetzten Elektrolytmolecüls, so dass dessen elektropositiver Bestandtheil von dem freien elektronegativen, die Veranlassung zu dem localen Strom bildenden Ion angezogen wird und durch Vereinigung mit demselben die zunächst der Kathode entstandene locale elektromotorische Kraft vernichtet. Dafür gibt das zuletzt freigewordene Ion Veranlassung zu einer solchen, deren Folge die Zerlegung des nunmehr benachbarten dritten Elektrolytmolecüls sein wird u. s. w.; es ist ohne Weiteres verständlich, wie, von der Kathode aus wellenförmig ablaufend, ein Punkt nach dem anderen für einen kurzen Zeitraum gegen seine Umgebung negativ elektrisch wird, vorausgesetzt, dass die Einwirkung des zugeleiteten Stromes eine kurzdauernde war; dauert dieselbe längere Zeit an, so werden die jedesmal durch den localen Process secundär gebundenen Ionen von Neuem getrennt; es wandern die Kationen nach der Kathode, resp. die Anionen nach der Anode; es bedecken sich die extrapolaren Strecken des Kerndrahtes mit zunehmender Entfernung von der durchströmten Strecke in abnehmendem Maasse mit negativ elektrischen Theilchen auf der Kathodenseite, mit positiv elektrischen auf der Anodenseite, wodurch die elektrotonischen Ströme bei Anlegung ableitender Bögen sich ohne Weiteres erklären [Hermann<sup>1)</sup>]. Ist auch der Kern ein Elektrolyt, so müssen analoge Vorgänge wohl auch in diesem angenommen werden. Freilich ist die experimentell ermittelte Polarisation an der Grenze zweier Elektrolyten unendlich viel kleiner als die Gegenkraft bei der Querdurchströmung (vgl. S. 231) lebender Muskeln und Nerven, welche diejenige zwischen Metallen und Elektrolyten beinahe erreicht [Hermann<sup>2)</sup>]. Ferner könnte gegen die polarisatorische Theorie des Elektrotonus und der Negativitätswelle die Wirkung narkotischer, speciell flüchtiger (Aether, Chloroform) Gifte angeführt werden, welche die Nervenleitung resp. deren galvanischen Ausdruck vorübergehend aufhebt (Bernstein, Mommsen, Waller) und die elektrotonischen Erscheinungen temporär modificirt [Waller<sup>3)</sup>]; doch spricht dies höchstens für eine besondere „Labilität“ der chemischen Bestandtheile der Nerven und Muskeln, von deren Zustand die Polarisirbarkeit als physikalisch-chemischer Process natürlich abhängen muss. Jedenfalls kann nur ein solcher physikalisch-chemischer Process die Ausbreitung und wellenförmige Fortpflanzung der elektrischen Erscheinungen resp. den Leitungsprocess selbst im Muskel und Nerv erklären, wie hier nochmals betont sei. Dass die Leitung von der localen Ausbreitung zu unterscheiden ist, erhellt aus der oben gegebenen theoretischen

<sup>1)</sup> A. g. P., V, 270.

<sup>2)</sup> Nachr. d. Götting. Gesellsch. d. Wissensch., 1887, S. 326; A. g. P., XLII, 1.

<sup>3)</sup> Brain 1896; Philos. Transact., CLXXXVIII, B, 1.

Darstellung und stimmt zu den früher (S. 247) genannten Versuchen über Trennung von Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit.

Dass es auch am Muskel die (der Contractionswelle voranlaufende) Negativitätswelle ist, welche erst an jedem von der Reizstelle entfernten Punkte den Contractionsvorgang auslöst, zeigt sich auch in der von Bernstein<sup>1)</sup> entdeckten, von Engelmann, Werigo, v. Kries u. A. untersuchten Erscheinung der „Anfangszuckung“; bei sehr hohen Reizfrequenzen erhält man sowohl bei Application auf den Nerven, wie auch direct auf den Muskel nur **eine** Zuckung beim Beginne der Reizung, aber keinen (ausgebildeten) Tetanus: die Negativitätswellen, deren Dauer nicht unter ein gewisses Minimum sinken (resp. deren Steilheit nicht ein gewisses Maximum übersteigen kann), decken sich bis nahe an ihre Gipfel, so dass sie nicht mehr einzeln reizauslösend wirken können, während der steile Anstieg der ersten Negativitätswelle eben die Anfangszuckung bedingt (Bernstein).

Dass rein locale chemische Veränderungen zu elektromotorischen Erscheinungen Anlass geben können, zeigt sich übrigens noch an anderen Geweben, als den Muskeln und Nerven: so rufen die in Drüsenepithelien beständig anzunehmenden Vorgänge die **Haut- und Schleimhautströme** [du Bois-Reymond; Rosenthal und Roeber; Engelmann<sup>2)</sup>: Froschhaut; Hermann<sup>3)</sup>, Biedermann<sup>4)</sup>: Froschzunge, Darm- und Cloakenschleimhaut; Rosenthal, Bohlen<sup>5)</sup>: Magenschleimhaut], sowie die durch directe oder indirecte Reizung der betreffenden Organe eingeleiteten Secretionsvorgänge die sogenannten **Secretionsströme** (Näheres bei denselben Autoren) hervor.

Die Einzelheiten dieses Gebietes sind zum Theile noch streitig; die „Ruheströme“ gehen meistens von der freien Haut- resp. Schleimhautfläche durch ihr Inneres nach der Rückseite: „einsteigender Strom“; die Secretionsströme sind theils negative Schwankungen desselben („aussteigende Ströme“), theils auch positive oder endlich combinirte Phänomene.

Dagegen müssen den Actionsströmen der Muskeln und Nerven gleichgestellt werden die sogenannten Entladungen der Organe der elektrischen Fische<sup>6)</sup>. Die Platten, aus welchen dieselben zusammengesetzt sind, müssen als rudimentäre Muskel- (Torpedo, Gymnotus) resp. Drüsenelemente (Malapterurus) aufgefasst werden, mit ausserordentlich entwickeltem Endorgane der betreffenden Faser-

---

<sup>1)</sup> Untersuchungen über den Erregungsvorgang u. s. w., S. 100 ff.

<sup>2)</sup> A. g. P., VI, 146.

<sup>3)</sup> A. g. P., XVIII, 460; XXVII, 280; LVIII, 242.

<sup>4)</sup> A. g. P., LIV, 209.

<sup>5)</sup> A. g. P., LVIII, 97.

<sup>6)</sup> Näheres findet sich sehr ausführlich nebst Literaturangaben in Biedermann's „Elektrophysiologie“, Abschn. K.

verzweigung der „elektrischen Nerven“ (diese sind Spinal- resp. Cerebralnerven und vermitteln willkürliche, reflectorische, sowie auf ihre inadäquate Reizung erfolgende „Entladungen“). Die als „einphasische Actionsströme“ aufzufassenden Thätigkeitsäusserungen der einzelnen Platten summiren sich durch deren säulenartige Anordnung zu „Einzelschlägen“ von beträchtlicher elektromotorischer Kraft; indem diese ausserdem auf verschiedenen Wegen in rasch aufeinander folgender Reihe auftreten können (intermittirende Entladung, Marey, Gotch, Schoenlein), können auf Menschen und Thiere, welche durch geeignete Berührung eventuell unter Vermittlung des Wassers einen Schliessungsbogen für die Organe bilden, lebhaft physiologische Wirkungen ausgeübt werden: auf diese Weise dient die thierische Elektricitätsentwicklung den elektrischen Fischen als Schutz- und Angriffswaffe.

---